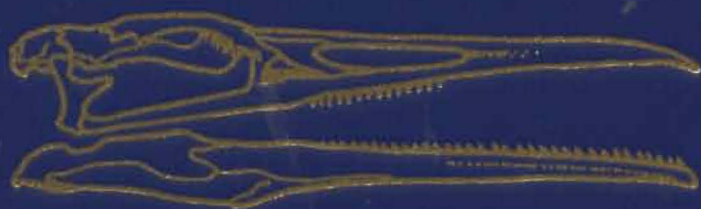


Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран

ИСКОПАЕМЫЕ РЕПТИЛИИ И ПТИЦЫ

Часть 3



Российская академия наук
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российский фонд фундаментальных исследований



Russian Academy of Sciences
Borissiak Paleontological Institute

The Russian Foundation for Basic Research



Russian Academy of Sciences
Borissiak Paleontological Institute

Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries

The reference book
for paleontologists, biologists and geologists

Editors-in-Chief

E.I. Vorobyeva, E.N. Kurochkin, A.V. Lopatin, M.A. Shishkin

Editorial Board:

*A.K. Agadjanian, O.B. Afanassieva, N.V. Zelenkov, M.F. Ivakhnenko, L.I. Novitskaya,
E.K. Sytchevskaya*

Fossil Reptiles and Birds Part 3

Responsible editors of this volume

E.N. Kurochkin, A.V. Lopatin, N.V. Zelenkov

Moscow
GEOS
2015

Российская академия наук
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран

Справочник

для палеонтологов, биологов и геологов

Главные редакторы

Э.И. Воробьева, Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, М.А. Шишкин

Редакционная коллегия:

*А.К. Агаджанян, О.Б. Афанасьева, Н.В. Зеленков, М.Ф. Ивахненко,
Л.И. Новицкая, Е.К. Сычевская*

Ископаемые рептилии и птицы

Часть 3

Ответственные редакторы тома

Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков

Москва
ГЕОС
2015

УДК 568.1:551.73+551.76(470+574/575+517)

ББК 26.323

И 56

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы.

Часть 3. Отв. Ред. Е.Н.Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М.: ГЕОС, 2015. – 300 с. + 44 с. вкл.

ISBN 978-5-89118-699-6

Книга «Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3» продолжает серию справочников монографического типа «Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран». Настоящий том посвящен морфологии и систематике хористодер, крокодилов и птиц из мезозойских и кайнозойских отложений России и сопредельных территорий Евразии. Рассматриваются проблемы происхождения и ранней дивергенции этих групп тетрапод, их систематика, географическое и геологическое распространение. Приведены диагнозы, состав и распространение для всех таксонов до видового уровня.

Книга рассчитана на палеонтологов, герпетологов, орнитологов, биологов и геологов различного профиля и студентов биологических и геологических высших и средних специальных учебных заведений.

300 с., 89 рис., 28 фототабл.

Принята к печати Ученым советом
Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН.

Публикуется при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-07010).



Рецензенты: д.б.н. Ф.Я. Дзержинский, д.б.н. *Н.Н. Иорданский*

Издание РФФИ не подлежит продаже

© Авторский коллектив, 2015

© Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, 2015

© ГЕОС, 2015

Введение

“Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3” – очередной том из серии справочников монографического типа “Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран”. Он продолжает ранее вышедшие книги “Бесчелюстные и древние рыбы” (2004), “Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1” (2008), “Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii)” (2010), “Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2” (2012) и включает обзор современных данных по мезозойским и кайнозойским хористодерам, крокодилам и птицам с территории бывших республик Советского Союза и Монголии, где работали российские палеонтологи. Крокодилы и птицы – две группы архозавроморфных диапсид, представленные в современных фаунах; хористодеры – вымершая группа архозавроморфных рептилий, конвергентно сходных с крокодилами.

Как и в предыдущих частях, рептилии и птицы рассматриваются в этом томе в традиционном классическом содержании в рангах классов типа позвоночных. Для всех приведенных таксонов используется ранговая классификация, при этом для хористодер и птиц приводятся новые системы, разработанные с учетом современных данных о филогении этих групп. Приведенная в этом томе система птиц – единственная современная система, включающая все ныне живущие и ископаемые семейства птиц, в том числе несколько десятков таксонов высшего уровня, открытых в последние два десятилетия. Подавляющее большинство таксонов, приведенных в данной работе, являются монофилетическими. Лишь в отдельных случаях сохранены традиционные парафилетические группировки (т.е. содержащие не всех потомков одного предка – например, Reptilia), о чем специально упоминается в тексте.

Монография состоит из нескольких разделов, выделенных по систематическому принципу. Как и в предыдущих изданиях серии, систематическую часть по каждой группе предваряет вводная рубрика «принципы систематики и филогении», в которой отражены современные взгляды на систематическое разнообразие рассматриваемого таксона и родственные отношения отдельных представителей. Вводные рубрики проиллюстрированы наиболее общепринятыми филогенетическими деревьями для каждой группы. В данный том также включен раздел, посвященный проблеме происхождения птиц – одной из наиболее горячо обсуждаемых

проблем современной эволюционной палеонтологии, а также отдельный раздел, посвященный остеологической номенклатуре птиц. Скелет птиц характеризуется высокой степенью структурной сложности, в результате чего однозначная интерпретация тонких деталей устройства костей без отсылки к стандартизированной номенклатуре бывает затруднена. Приведенная номенклатура позволяет сопоставлять русские названия морфологических структур (многие из которых впервые предложены в данном томе) с их латинскими и англоязычными эквивалентами.

Значительная часть ископаемых видов и родов птиц, включенных в это издание, описывалась до широкого распространения филогенетического подхода у систематиков, и поэтому при подготовке данного тома была предпринята ревизия многих таксонов в соответствии с современным представлением о таксономии и систематике мезозойских и кайнозойских птиц. Обоснования отнесения того или иного таксона к определенной систематической группе, где это необходимо, приведены в рубрике «Замечания» в соответствующих разделах.

Ископаемые птицы во многих случаях на уровне высших таксонов (выше вида и рода) относятся к современным группам, для которых диагнозы составлялись в основном на строении мягких внутренних органов и характеристиках наружных покровов, не только оперения, но и рамфотеки и подтеки. Такие диагнозы неприложимы к ископаемым формам, от которых известны только скелетные структуры. Составлять остеологические диагнозы не входило в задачи данной сводки. Поэтому в данной работе для многих современных высших таксонов птиц диагнозы отсутствуют.

Выполнение проекта на протяжении многих лет поддерживалось фондом Ханса Раусинга, грантами Российского фонда фундаментальных исследований №№ 04-04-48828, 07-04-00306, 10-04-00575, 14-04-01223 и Российского научного фонда № 14-24-00105, грантами Президента РФ для поддержки молодых ученых МК-7463.2013.4, а также Президента РФ для ведущей научной школы академика Л.П. Татарина №№ 00-15-97754, НШ-1840-2003.4, НШ-6228.2006.4 и Программой Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы” (подпрограмма II). Настоящий том издан при поддержке гранта РФФИ № 14-04-07010. Помощь в

подготовке данного издания оказали А.В. Пантелев, Л.В. Горобец, Ю.М. Губин, а также рецензенты: Ф.Я. Дзержинский и Н.Н. Иорданский. Помимо этого скрупулезные замечания Ф.Я. Дзержинского и комментарии Д.Т. Размадзе позволили существенно улучшить содержание раздела «Номенклатура скелета птиц». Всем этим лицам авторы и редакторы выражают крайнюю признательность.

Идейным вдохновителем и непосредственным руководителем процесса создания настоящего тома был Евгений Николаевич Курочкин, который, к великому сожалению, ушел из жизни в декабре 2011 г. Непосредственно готовить и доводить до окончательного вида эту книгу пришлось уже без его участия, однако мы старались быть верными тому творческому духу, который Е.Н. Курочкин привнес в подготовку предыдущих изданий этой серии.

Развитие науки об эволюции и палеонтологии птиц в нашей стране также неотделимо от имени профессора Московского университета Феликса Яновича Дзержинского, который отдал немало сил воспитанию нескольких поколений эволюционных морфологов и палеонтологов позвоночных. Ф.Я. Дзержинский успел с величайшей скрупулезностью отрецензировать раннюю версию данного тома, он ушел из жизни в мае 2015 г., когда данная книга уже была подготовлена к печати.

Вклад Е.Н. Курочкина и Ф.Я. Дзержинского в развитие палеорнитологии трудно переоценить, и мы хотим посвятить этот том серии «Ископаемые рептилии и птицы» светлой памяти наших учителей.

В работе используются следующие сокращения организаций и учреждений, в которых хранятся коллекционные материалы по ископаемым хори-стодерам, крокодилами и птицам:

ГИКМ – Национальный музей этнографии и естественной истории (ранее Государственный историко-природоведческий музей) (Кишинев);

ЗИН – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург);

ЕИМ – Естественно-исторический музей Азербайджанского филиала АН СССР, Естественно-исторический музей АН Азербайджанской ССР,

ныне Музей естественной истории имени Г. Зардаби (Баку);

ИГН НАНУ – Институт геологических наук Национальной академии наук Украины (Киев);

ИЗК – Институт земной коры Сибирского отделения Российской академии наук (Иркутск);

ИЗ НАНК (ранее также ИЗКаз) – Институт зоологии Национальной академии наук Казахстана (Алматы);

ИЗ НАН – Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена Национальной академии наук Украины (Киев);

ИП – Институт палеобиологии Академии наук Грузии (Тбилиси);

КККМ – Красноярский краевой краеведческий музей (Красноярск);

ННПМ – Палеонтологический музей Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины (Киев);

ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (Москва);

ПМ ТГУ – Палеонтологический музей Томского государственного университета (Томск);

ТГПИ – Тираспольский государственный педагогический институт (Тирасполь);

ЦНИГР музей – Центральный научно-исследовательский геолого-разведочный музей (Санкт-Петербург);

AMNH – Американский музей естественной истории (Нью-Йорк);

IGM – Геологический институт АН Монголии (Улан-Батор);

LPUB – Лаборатория палеонтологии Бухарестского университета (Бухарест);

LPUI – Лаборатория палеонтологии Ясского университета им. А.И. Кузы (Яссы);

MNHN – Национальный музей естественной истории (Париж);

MPD, MPC – Палеонтологический центр АН Монголии (Улан-Батор);

SMF – Исследовательский институт Зенкенберга (Франкфурт-на-Майне);

ZPAL – Институт палеобиологии Польской академии наук (Варшава).

ОТРЯД CHORISTODERA

П.П. Скучас, М.Б. Ефимов

Принципы систематики и филогения. Хористодеры – группа полуводных диапсидных рептилий, известных из позднего триаса – миоцена Евразии и Северной Америки, для которых характерно общее конвергентное сходство с короткомордыми крокодилами, гавиалами, амфибиотическими ящерицами и завроптеригиями.

Хористодеры были установлены Э.Д. Копом [Cope, 1876, 1884b] и более ста лет оставались известны всего по двум родам – *Champsosaurus* (поздний мел – эоцен Северной Америки и Европы) и *Simoedosaurus* (палеоцен – эоцен Северной Америки и Европы). В 1970–1980-е гг. из нижнемеловых отложений Монголии были описаны три рода хористодер: узкомордая *Tchoiria* [Ефимов, 1975], а также известные по немногочисленным посткраниальным остаткам *Irenosaurus* [Ефимов, 1988] и *Khurendukhosaurus* [Sigogneau-Russell, Efimov, 1984]. В 1981 г. по фрагменту передней части черепа (часть голотипа крокодила *Eotomistoma multidentatum* Young, 1964) из нижнего мела Китая был описан новый род хористодер – *Ikechosaurus*, сходный по строению с *Simoedosaurus* [Sigogneau-Russell, 1981]. Позднее к хористодерам отнесли род *Cteniogenys* (средняя – поздняя юра Европы, поздняя юра Северной Америки), описанный изначально среди ящериц, и возник вопрос о возможных родственных связях с хористодерами поздне триасового рода *Pachystropheus* [Huene, 1935; Evans, 1989, 1990, 1991; Storrs, Gower, 1993; Storrs et al., 1996]. Затем были описаны *Lazarussuchus* (поздний олигоцен – ранний миоцен Европы), представляющий наиболее молодую находку хористодер, и *Shokawa* (ранний мел Японии), обладающая длинной шеей [Hecht, 1992; Evans, Manabe, 1999]. В последние годы показана принадлежность к хористодерам *Monjurosuchus*, относившегося изначально к примитивным архозаврам, и длинношеего *Hypthalosaurus*, а также описан новый род *Philydrosaurus* [Gao et al., 2000; Gao, Fox, 2005; Gao, Kserka, 2008]. Три вышеупомянутых рода обладают уникальной чертой – закрытым нижневисочным окном, и известны из раннемеловой джехольской биоты (Китай).

Исключительно важными стали находки позвонков хористодер в средней юре Киргизии, впервые показавшие присутствие представителей данной группы в юре Азии [Averianov et al., 2006], и симедозавра в палеоцене-эоцене Казахстана – пер-

вого представителя Choristodera в палеогене Азии [Аверьянов, 2005].

Первое упоминание о находке хористодер на территории России принадлежит М.Б. Ефимову [1996], описавшему *Khurendukhosaurus bajkalensis* из раннего мела Забайкалья. В дальнейшем остатки хористодер были обнаружены в средней юре Московской области и Красноярского края, а также в раннем мелу Кемеровской области, Якутии и Красноярского края [Алифанов, Сенников, 2001; Сенников и др., 2005а, 2005б; Skutschas, 2006, 2008; Горденко, Сенников, 2008; Колосов и др., 2009; Скучас, неопубл. данные].

Систематическое положение хористодер среди Diapsida до сих пор остается неясным. Это в первую очередь связано с тем, что для них характерна «мозаика» из продвинутых признаков, свойственных как Archosauromorpha, так и Lepidosauromorpha. В связи с этим хористодер рассматривали или в составе Rhynchocephalia [Cope, 1876; Huene, 1935; Hoffstetter, 1955], или как примитивных архозавроморф [Currie, 1981; Erickson, 1987; Evans, 1988, 1990; Gauthier et al., 1988; Rieppel, 1993; Storrs, Gower, 1993; Storrs et al., 1996]. В то же время у хористодер нет многих основных синапоморфий Archosauromorpha + Lepidosauromorpha (*Sauria sensu* [Laurin, 1991]), таких как отсутствие зубов на флангах поперечных отростков птеригоидов, расширенная сзади квадратная кость, наличие ретроартикулярного и короноидного отростков, крючковидная форма пятой метатарзалии (см. [Gao, Fox, 1998]). Это предполагает более базальное положение хористодер по отношению к *Sauria* внутри системы Diapsida [Dilkes, 1998; Gao, Fox, 1998].

За последние десять лет было выдвинуто несколько филогенетических (кладистических) гипотез о родственных связях внутри Choristodera (рис. 1). Общим для этих гипотез являются: (1) поддержка монофилии подотряда Neochoristodera, объединяющего наиболее продвинутые семейства хористодер: *Simoedosauridae* и *Champsosauridae*; (2) базальное положение семейства *Cteniogenidae* (*Cteniogenys*). Основными противоречиями данных гипотез являются: (1) включение поздне триасового рода *Pachystropheus* в состав отряда Choristodera или рассмотрение его за пределами данного таксона; (2) монофилия или полифилия клады *Monjurosuchus–Philydrosaurus* (семейство *Monjurosuchidae*

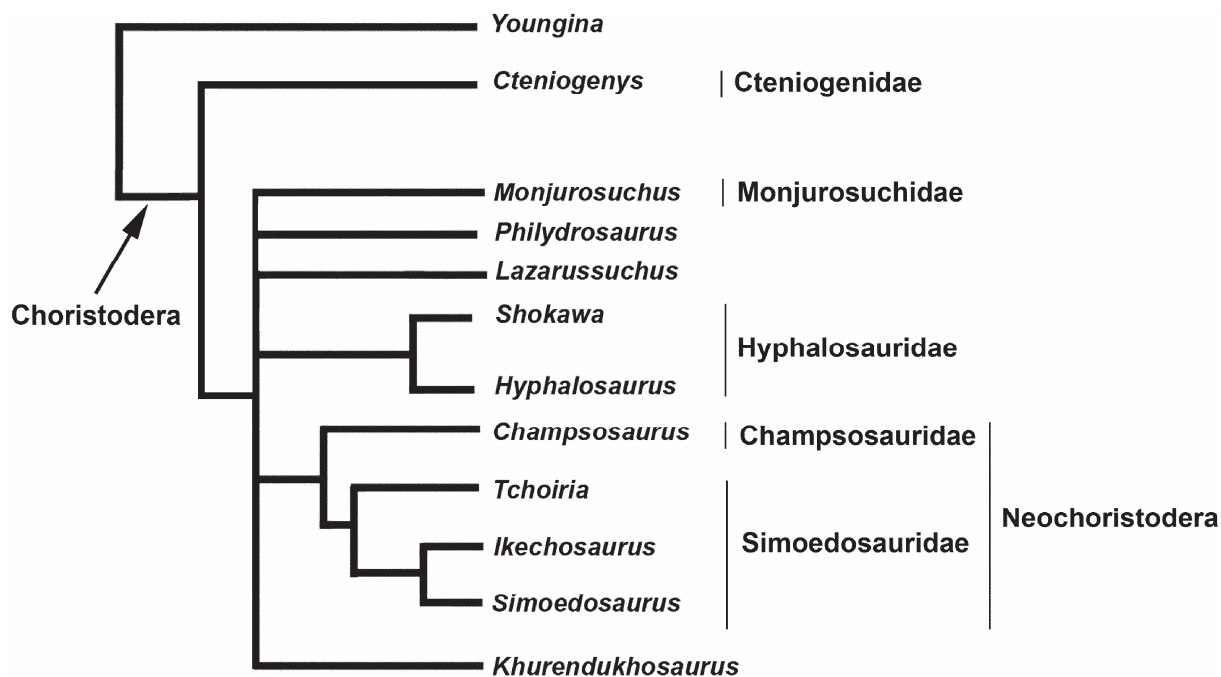


Рис. 1. Обобщенная филогенетическая схема Choristodera (по: [Skutschas, 2008; Matsumoto et al., 2013], с изменениями)

sensu [Gao, Fox, 2005]); (3) монофилия или парафилия клады Monjurosuchidae–Hyphalosauridae. Роды *Irenosaurus* и *Khurendukhosaurus*, известные по разрозненным остаткам, обычно не включались в филогенетические реконструкции Choristodera. Недавно обнаружение нового материала по *Khurendukhosaurus* в раннем мелу Забайкалья и Монголии

позволило включить данный род в кладистический анализ хористодер и установить, что он занимает внешнее положение по отношению к Neochoristodera, но является более продвинутым по сравнению с базальными Cteniogenidae [Skutschas, 2008; Matsumoto et al., 2009, 2013].

Классификация отряда (до родового уровня) представляется следующей:

Семейство Cteniogenidae Seiffert, 1973

Род *Cteniogenys* Gilmore, 1928, средняя – поздняя юра Европы и Северной Америки, поздний мел Канады.

Семейство Hyphalosauridae Gao et Fox, 2005

Род *Shokawa* Evans, Manabe, 1999, ранний мел Японии.

Род *Hyphalosaurus* Gao, Tang et Wang, 1999, ранний мел Китая.

Семейство Monjurosuchidae Endo, 1940

Род *Monjurosuchus* Endo, 1940, ранний мел Китая и Японии.

Семейство *incertae sedis*

Род *Pachystropheus* E. von Huene, 1935, поздний триас Англии.

Род *Khurendukhosaurus* Sigogneau-Russell et Efimov, 1984, ранний мел Монголии и Забайкалья (Россия).

Род *Philydrosaurus* Gao et Fox, 2005, ранний мел Китая.

Род *Lazarussuchus* Hecht, 1992, поздний олигоцен – ранний миоцен Франции и Чехии.

Род *Irenosaurus* Efimov, 1984, ранний мел Монголии.

Семейство Champsosauridae Cope, 1884

Род *Champsosaurus* Cope, 1876, поздний мел – эоцен Северной Америки и Европы.

Семейство Simoedosauridae Lemoine, 1884

Род *Tchoiria* Efimov, 1975, ранний мел Монголии.

Род *Ikechosaurus* Sigogneau-Russell, 1981, ранний мел Китая и Монголии.

Род *Simoedosaurus* Gervais, 1877, поздний мел – эоцен Европы, Азии и Северной Америки.

Диагноз. Череп дорсовентрально уплощен, верхнее височное окно выдается назад от уровня затылочного мышцелка. Хоаны расположены примерно на уровне середины маргинального зубного ряда. Предлобные кости удлиненные и имеют шовный контакт по медиальной линии практически по всей своей длине. Контакт между сошником и верхнечелюстной костью присутствует. Дорсальный отросток верхнечелюстной кости низкий и наклонен медиально. Теменное отверстие отсутствует. Неоморф в мозговой коробке присутствует как часть наружной стенки и медиальной стенки височного окна. Птеригоидный фланг включает в себя птеригоид и эктоптеригоид, которые имеют горизонтальное перекрытие. Базиптеригоидное сочленение шовное. Парасфеноид и птеригоид имеют шовный контакт. Заглазничный отросток скуловой кости гораздо короче передневентрального отростка. Межптеригоидная впадина ограничена спереди птеригоидами и сзади парасфеноидом. Зубы маргинального ряда конические, субтекодонтные. Питательные отверстия на латеральной поверхности зубной кости открываются в короткие продольные борозды. Зубовидный отросток не прирастает к эпистрофею. Тела позвонков амфицельные (примитивный признак) или амфилатицельные. Число крестцовых позвонков равно трем.

Состав. Семейства *Cteniogenidae* Seiffert, 1973, средняя – поздняя юра Европы и Северной Америки, поздний мел Северной Америки; *Champsosauridae* Cope, 1884, поздний мел – эоцен Северной Америки и Европы; *Simoedosauridae* Lemoine, 1884, ранний мел – эоцен Евразии и Северной Америки; *Nyphalosauridae* Gao et Fox, 2005, ранний мел Японии и Китая; *Monjurosuchidae* Endo, 1940, ранний мел Японии и Китая. Роды неясного семейственного положения: *Pachystropheus* E. von Huene, 1935, поздний триас Англии; *Khurendukhosaurus* Sigogneau-Russell et Efimov, 1984, ранний мел Монголии и Забайкалья (Россия); *Philydrosaurus* Gao et Fox, 2005, ранний мел Китая; *Lazarussuchus* Hecht, 1992, поздний олигоцен – ранний миоцен Европы; *Irenosaurus* Efimov, 1984, ранний мел Монголии.

Замечания. Семейства *Champsosauridae* и *Simoedosauridae* объединяют в монофилетический таксон *Neochoristodera* Evans et Hecht, 1993. Для неохористодер характерны следующие признаки: носовые кости длинные и слившиеся; контакт между носовыми и предчелюстными костями присутствует; предлобные и лобные кости примерно равной длины; орбиты сравнительно крупные и ориентированные дорсально; верхневисочное окно существенно крупнее орбиты; небное отверстие открывается между птеригоидом и небной костью, без участия сошника; птеригоидный отросток квадратной

кости низкий, узкий и расположенный горизонтально, с редуцированной фасеткой для птеригоида; птеригоквадратное отверстие присутствует и расположено между неоморфом и квадратной костью; сустав нижней челюсти при виде сбоку расположен ниже уровня нижнечелюстного симфиза; складки эмали в основании коронок зубов присутствуют; невральные дуги шейных позвонков не прирастают к телам [Evans, Hecht, 1993].

Семейство *Cteniogenidae* Seiffert, 1973

Cteniogenyidae: [Seiffert, 1973, p. 17].

Cteniogenidae: [Gao, Fox, 1998, p. 306-307].

Типовой род – *Cteniogenys* Gilmore, 1928.

Диагноз. Контакт между предчелюстными и носовыми костями отсутствует. Орбиты узкие и длинные. Лобные кости субпрямоугольные, с передним краем, расположенным немного позади уровня переднего края орбит. Предлобные кости короткие и широкие, с увеличенным небным отростком. Заглазничная и заднелобная кости не сливаются (остаются самостоятельными элементами) и входят в край орбиты. Квадратная кость со слабо развитым квадратноскуловым отростком. Маргинальные зубы короткие, со струйчатостью на коронке. Основания зубов без складок эмали.

Состав. Род *Cteniogenys* Gilmore, 1928, средняя – поздняя юра Европы и Северной Америки, поздний мел Северной Америки.

Род *Cteniogenys* Gilmore, 1928

Cteniogenys: [Gilmore, 1928, p. 162; Evans, 1989, p. 577; Evans, 1990, p. 206].

Типовой вид – *Cteniogenys antiquus* Gilmore, 1928.

Диагноз. Род монотипического семейства.

Видовой состав. *C. antiquus* Gilmore, 1928, поздняя юра Северной Америки.

Замечание. Типовой вид известен по фрагментам зубных костей из формации Моррисон. Второй вид – *Cteniogenys reedi* Seiffert, 1973, описанный из поздней юры Португалии, рассматривается как *nomen dubium* (Evans, 1989). Достоверных межвидовых различий в строении зубных костей у *C. antiquus* и у других экземпляров рода *Cteniogenys* из средней юры Великобритании и России, поздней юры Португалии, позднего мела Канады не выявлено, поэтому все они определяются как *Cteniogenys* spp.

Cteniogenys sp.

Cteniogenys: [Алифанов, Сенников, 2001, с. 73; Сенников и др., 2005а, с. 237; 2005б, с. 237; Горденко, Сенников, 2008, с. 94].

Экз. без номера, коллекция ПИН, фрагмент челюсти; местонахождение Пески, Коломенский район Московской области; мешчерский горизонт, москворецкая свита, бат, средняя юра.

Замечание. Изображения фрагмента челюсти хористодеры из Подмосковья и описания признаков, по которым данный экземпляр был отнесен к роду *Steniogenys*, опубликованы не были.

Семейство Simoedosauridae Lemoine, 1884

Simoedosauridae: [Lemoine, 1884; Evans, 1990, p. 231; Gao, Fox, 1998, p. 311].

Типовой род – *Simoedosaurus* Gervais, 1877.

Диагноз. Рыло удлиненное, но не превышает половины длины черепа. Заглазничная и заднелобная кости слиты и формируют единую кость (postorbitofrontale). Контакт между теменными костями и postorbitofrontale заметно укорочен (по сравнению с *Champsosauridae*). Заглазничный отросток скуловой кости низкий, либо отсутствует. Межптеригоидная впадина не ограничена позади птеригоидами. Подглазничное окно треугольной формы с прямым медиальным краем. Задние отверстия внутренней сонной артерии расположены в парасфеноиде и открываются вентрально. Посттемпоральное окно закрыто. Парокципитальные отростки немного отогнуты вентрально. Нижнечелюстной симфиз короткий, и его длина примерно равна трети длины зубного ряда на зубной кости. Зубы маргинального ряда имеют поперечно-расширенные основания (слабо выражено у *Tchoiria*).

Состав. Роды *Tchoiria* Efimov, 1975, ранний мел Монголии; *Ikechosaurus* Sigogneau-Russell, 1981, ранний мел Китая и Монголии; *Simoedosaurus* Gervais, 1877, ранний мел – эоцен Европы, Азии и Северной Америки.

Род *Tchoiria* Efimov, 1975

Tchoiria: [Efimov, 1975, с. 85; 1983, с. 72; 1988, с. 86; Efimov, Storrs, 2000, p. 391].

Типовой вид – *Tchoiria namsarai* Efimov, 1975.

Диагноз. Верхнечелюстная кость формирует латеральный край подглазничного окна. Межптеригоидная яма крупная, удлиненная, с заостренным передним краем; расположена примерно на уровне заднего края подглазничного окна. Базисфеноид формирует задний край межптеригоидной ямы. Челюстное сочленение находится на уровне затылочного. Нижнечелюстной симфиз в четверть длины челюсти. Основания зубов маргинального ряда округлые или слабо поперечно расширенные. Энтэпикондиллярное отверстие плечевой кости присутствует.

Видовой состав. *T. namsarai* Efimov, 1975, ранний мел (апт-альб) Монголии; *T. klauseni* Ksepka, Gao et Norell, 2005, ранний мел (апт) Монголии.

Tchoiria namsarai Efimov, 1975

Рис. 2; табл. I

Tchoiria namsarai: [Efimov, 1975, с. 83, рис. 1–3; 1988, с. 86, рис. 32; Efimov, Storrs, 2000, p. 391, Fig. 19.2–19.5; Татаринцев, 2006, с. 134, рис. VII–11].

Голотип – ПИН, № 3386/1, фрагмент черепа с нижней челюстью, передняя часть посткраниального скелета; местонахождение Хурэн-Дух, Монголия; дзунбаинская свита, апт-альб, нижний мел.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3386/4, фрагменты посткраниального скелета.

Диагноз. Зубов на верхнечелюстной кости более 60. В симфизной части зубной кости 17 зубов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Tchoiria klauseni Ksepka, Gao et Norell, 2005

Tchoiria klauseni: [Ksepka et al., 2005, p. 3–15, figs. 4–10].

Голотип – Палеонтологический центр АН Монголии, IGM 1/8, фрагмент черепа, изолированные посткраниальные кости (пять шейных, шесть туловищных, три крестцовых и четыре хвостовых позвонка, несколько ребер и гастралий, фрагмент лопатки, правые лучевая, локтевая, подвздошная, бедренная кости, фрагмент правых седалищной и лобковой костей); местонахождение Два вулкана, Южная Монголия; апт, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Зубов на верхнечелюстной кости немногим более 34. В симфизной части зубной кости 12 зубов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Simoedosaurus* Gervais, 1877

Simoedosaurus: [Gervais, 1877, p. 74; Brown, 1905, p. 6; Sigogneau-Russell, 1975, p. 1219; Gao, Fox, 1998, p. 312].

Champsosaur: [Cope, 1884a, p. 104, partim].

Типовой вид – *Simoedosaurus lemoinei* Gervais, 1877.

Диагноз. Рыло широкое и короткое. Ширина межорбитальной части крыши черепа больше диаметра орбит. Нижнечелюстной симфиз образован зубными костями (пластинчатая кость не входит в состав симфиза).

Видовой состав. *S. lemoinei* Gervais, 1877, поздний палеоцен Франции; *S. dakotensis* Erickson, 1987, палеоцен США.

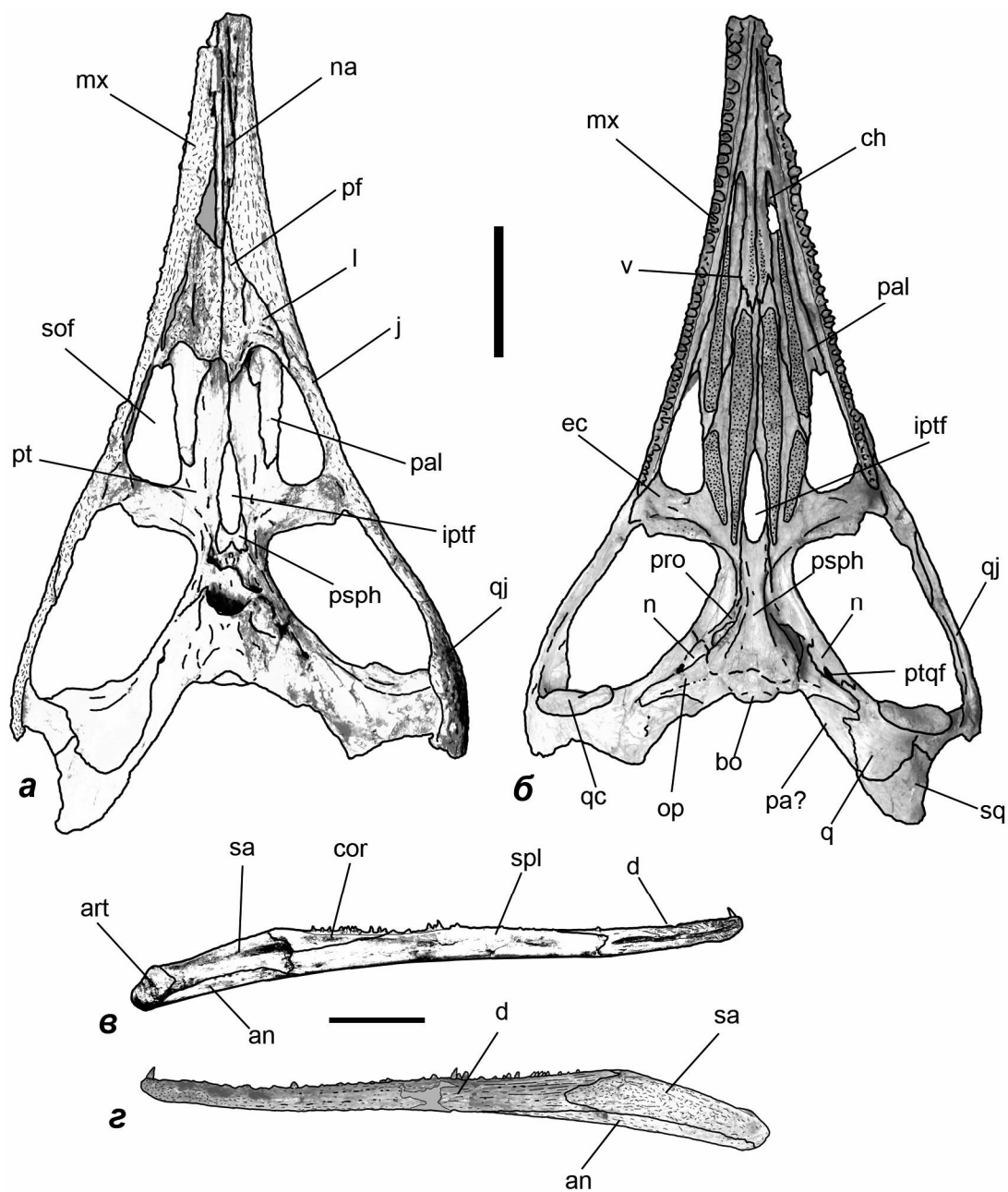


Рис. 2. Фрагмент черепа (*а, б*) и нижняя челюсть (*в, г*) *Tchoiria namsarai* Efimov, 1975, голотип ПИН, № 3386/1; местонахождение Хурэн-Дух, Монголия; альб, нижний мел: *а* – сверху, *б* – снизу; *в* – изнутри, *г* – снаружи. Длина масштабной линейки 5 см.

Обозначения: an – угловая кость; art – сочленовная кость; bo – основная затылочная кость; ch – хоана; cor – венечная кость; d – зубная кость; ec – эктоптеригоид; iptf – межптеригоидное отверстие; j – скуловая кость; l – слезная кость; mx – верхнечелюстная кость; n – неоморф; na – носовая кость; pa – теменная кость; pal – небная кость; pf – предлобная кость; pro – переднеушная кость; psph – парасфеноид; pt – крыловидная кость; ptcf – птеригоквадратное отверстие; q – квадратная кость; qc – мышцелок квадратной кости; qj – квадратно-скуловая кость; sa – надугловая кость; sq – чешуйчатая кость; sof – подглазничное отверстие; spl – пластинчатая кость; v – сошник

Simoedosaurus sp.

Водные млекопитающие (Sirenia): [Несов, Удовиченко, 1986, с. 131, табл. I, фиг. 9; Аверьянов и др., 1993, с. 81].

Торакозаврины: [Ефимов, 1988, с. 38; Аверьянов и др., 1993, с. 81].

cf. *Simoedosaurus* sp.: [Аверьянов, 2005, рис. 1, табл. IV; Глеубердина, 2005, с. 13].

Экз. ZIN PH, №№ 12-16/11, изолированные зубы; ZIN PH, № 1/11, тело шейного позвонка; ZIN PH, № 2/11, фрагмент тела туловищного позвонка; ZIN PH, №№ 3/11, 17/11, 20/11, невральные дуги туловищных позвонков; ZIN PH, № 4/11, крестцовый позвонок с крестцовыми ребрами; ZIN PH, № 11/11, переднехвостовой позвонок; ZIN PH, № 5/11, тело среднехвостового позвонка; ZIN PH, № 6/11, правое переднее туловищное ребро; ZIN PH, № 7/11, левое переднее туловищное ребро; ZIN PH, № 19/11, фрагмент головки левого переднего туловищного ребра; ZIN PH, № 8/11, заднее туловищное ребро; ZIN PH, № 22/11, центральная часть гастралии; ZIN PH, № 23/11, проксимальный конец бокового элемента гастралии; ZIN PH, № 9/11, дистальный фрагмент левой проксимальной фаланги стопы (?); ZIN PH, № 21/11, диафиз левой проксимальной фаланги стопы (?); ZIN PH, № 10/11, фрагмент когтевой фаланги; местонахождение Джилга 1а, Сарыагачский район, Чимкентская область, Южный Казахстан; ланден, терминальный палеоцен.

Экз. ZIN PH, № 18/11, фрагмент левой подвздошной кости; местонахождение Джилга 1б, Сарыагачский район, Чимкентская область, Южный Казахстан; ипр, ранний эоцен.

Замечание. *Simoedosaurus* sp. из местонахождения Джилга – единственная известная хористодера из палеогена Азии.

Simoedosauridae nomen dubium
Tchoiria magna Efimov, 1979

Tchoiria magna: [Ефимов, 1979, с. 56, рис. 1б].

Ikechosaurus magnus: [Ефимов, 1983, с. 71, рис. 1; 1988, с. 89, рис. 33а; Efimov, Storrs, 2000, p. 395, fig. 19.6].

Choristodera incertae sedis: [Ksepka et al., 2005, p. 2].

Экз. ПИН, № 559/501 (голотип *Tchoiria magna* Efimov, 1979), изолированные посткраниальные остатки и фрагмент нижней челюсти; местонахождение Хамарин-Хурал, Монголия; альб, нижний мел.

Замечания. Крупная (до 3 м) хористодера из Хамарин-Хурала изначально была отнесена к роду *Tchoiria* [Ефимов, 1979]. В дальнейшем она была отнесена к роду *Ikechosaurus* на основании поперечно-расширенных оснований зубов на зубной кости [Ефимов, 1988; Efimov, Storrs, 2000]. Данный признак не является аутапоморфией рода *Ikechosaurus* и известен также для *Simoedosaurus* (*Simoedosauridae*) и *Khurendukhosaurus*. С другой стороны, маргинальные зубы у «*Ikechosaurus*» *magnus* имеют выраженные складки эмали в основании коронок (отсутствуют у *Khurendukhosaurus*), что в совокупности с поперечно расширенными основаниями зубов, наличием переднего и заднего килей на корон-

ке, а также крупными размерами указывает на принадлежность данного таксона семейству *Simoedosauridae*. По строению зубной кости роды *Ikechosaurus* и *Simoedosaurus* различаются длиной симфиза (короткий у *Simoedosaurus* и удлинённый у *Ikechosaurus*). Строение симфизной области неизвестно для хористодеры из Хамарин-Хурала, и ее нельзя определить точнее, чем *Simoedosauridae* gen. indet. В результате «*Tchoiria magna*» (= «*Ikechosaurus magnus*») рассматривается нами как *nomen dubium*.

Choristodera incertae sedis

Род *Khurendukhosaurus* Sigogneau-Russell
et Efimov, 1984

Khurendukhosaurus: [Sigogneau-Russell, Efimov, 1984, p. 291; Ефимов, 1988, с. 90; Efimov, Storrs, 2000, p. 396; Skutschas, 2008, p. 65; Matsumoto et al., 2008, p. 235].

Типовой вид – *Khurendukhosaurus orlovi* Sigogneau-Russell et Efimov, 1984.

Диагноз. Основания зубов маргинального ряда поперечно расширены. Базальные бугры на основной затылочной кости заметно расширены латерально. Невральные дуги прирастают к телам позвонков. Верхушки остистых отростков туловищных позвонков поперечно расширены и имеют морщинистую дорсальную поверхность. Хордальный канал в телах позвонков закрыт. Вентральный киль на шейных позвонках высокий. Вентромедиальный гребень туловищных позвонков низкий или отсутствует. Небольшой шиповидный отросток, расположенный ниже постзигапофизов, присутствует на предкрестцовых позвонках. Тела хвостовых позвонков с вентральной бороздой, окаймленной высокими продольными гребнями. Лопатка и коракоид срастаются. Фасетка для ключиц на межключице сплошная и не прерывается по медиальной линии (горизонтальные ветви межключицы полностью перекрыты вентрально ключицами). Пахиостоз отсутствует.

Видовой состав. *Khurendukhosaurus orlovi* Sigogneau-Russell et Efimov, 1984, ранний мел Монголии.

Khurendukhosaurus orlovi Sigogneau-Russell
et Efimov, 1984
Табл. II, фиг. 1–8

Champsosauridae indet.: [Ефимов, 1983, с. 74, рис. 3].

Khurendukhosaurus orlovi: [Sigogneau-Russell, Efimov, 1984, Fig. 1a, 2b, 3a-b, 4,8a-b, 9a-b, 10a-b, 14; Ефимов, 1988, с. 91; Efimov, Storrs, 2000, p. 397, Fig. 19.7; Matsumoto et al., 2008, p. 235].

Khurendukhosaurus bajkalensis: [Ефимов, 1996, с. 122, рис. а, б; Efimov, Storrs, 2000, p. 397; Скучас, 2004, с. 53].

Khurendukhosaurus sp.: [Skutschas, 2008, p. 66, fig. 2-6].

Голотип – ПИН, № 3386/3, шейные позвонки, фрагмент ключицы, межключица, скапулокораконд, плечевая кость, шейные и спинные ребра; местонахождение Хурэн-Дух, Монголия; дзунбаинская свита, апт-альб, нижний мел.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3386/6, фрагменты посткраниального скелета; типовое местонахождение.

Экз. ПИН, № 2234/201 (голотип *Khurendukhosaurus bajkalensis*), правый скапулокораконд и туловищное ребро; ZIN PH, №№ 1/25, 2/25, 3/25, основные затылочные кости; ZIN PH, № 4/25, левая боковая затылочная кость; ZIN PH, № 22/25, передний фрагмент левой верхнечелюстной кости; ZIN PH, № 23/25, фрагмент правой зубной кости; ZIN PH, № 24/25, фрагмент левой зубной кости; ZIN PH, № 8/25, шейный позвонок; ZIN PH, № 17/25, туловищный позвонок; ZIN PH, № 18/25, тело крестцового позвонка; ZIN PH, №№ 19/25, 20/25, хвостовой позвонок; ZIN PH, №№ 16/25, 13/25, туловищные ребра; ZIN PH, №№ 14/25, 15/25, медиальные фрагменты правых ключиц; ZIN PH, № 8/25, передний фрагмент межключицы; ZIN PH, № 9/25, правая плечевая кость; ZIN PH, № 10/25, дистальный фрагмент левой плечевой кости; ZIN PH, № 12/25, правая лучевая кость; ZIN PH, № 11/25, локтевая кость; ZIN PH, № 21/25, малая берцовая кость; ZIN PH, № 25/25, фрагмент гастралии; местонахождение Могойто, Бурятия, Забайкалье, Россия; муртойская свита, баррем-апт, нижний мел.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Нижний мел Монголии и Забайкалья.

Замечания. *Khurendukhosaurus* из Забайкалья отличается от *K. orlovi* вдвое меньшими размерами и менее глубокой инфрагленоидной вырезкой на скапулокораконде. Данные признаки у забайкальского *Khurendukhosaurus* скорее всего могли изменяться в онтогенезе. Другие диагностические признаки, различающие два описанных вида *Khurendukhosaurus*, не известны. До обнаружения нового материала *Khurendukhosaurus bajkalensis* Efimov, 1996 формально может рассматриваться как *nomen dubium* (Matsumoto et al., 2008) или как синоним *Khurendukhosaurus orlovi* Sigogneau-Russell et Efimov, 1984.

Род *Irenosaurus* Efimov, 1988

Irenosaurus: [Ефимов, 1988, с. 88; Efimov, Storrs, 2000, p. 397].

Типовой вид – *Tchoiria egloni* Efimov, 1983.

Диагноз. Наружная бугристость плечевой кости обособлена от головки и выступает как массивное субтреугольное возвышение. Внутренняя бугристость плечевой кости выступает в виде тонкого отростка, отделенного глубокой депрессией от суставной поверхности головки. Мышелки дистального эпифиза плечевой кости хорошо выражены и разделены. Энтэпикондиллярное отверстие плечевой кости отсутствует. Тела туловищных позвонков удлиненные. Верхушки остистых отростков туловищных позвонков поперечно расширены и имеют морщинистую дорсальную поверхность.

Видовой состав. *Irenosaurus egloni* (Efimov, 1983), ранний мел Монголии.

Irenosaurus egloni (Efimov, 1983)

Табл. II, фиг. 9–14

Tchoiria egloni: [Ефимов, 1983, с. 72].

Irenosaurus egloni: [Ефимов, 1988, с. 89, рис. 33б-в; Efimov, Storrs, 2000, p. 397, fig. 19.8-19.9].

Голотип – ПИН, № 3386/2, фрагменты посткраниального скелета; местонахождение Хурэн-Дух, Монголия; дзунбаинская свита, апт-альб, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Валидность *I. egloni* (и всего рода *Irenosaurus*) вызывает сомнения [Evans, Hecht, 1993; Efimov, Storrs, 2000; Ksepka et al., 2005]. Это связано с отсутствием четких аутапоморфных признаков, отличающих данный таксон от других хористодер из местонахождения Хурэн-Дух (*Khurendukhosaurus orlovi* и *Tchoiria namsarai*). Признаки, отмеченные для *I. egloni*, скорее всего могут изменяться в онтогенезе. Не исключено, что плечевая кость *I. egloni* принадлежит *Tchoiria namsarai*, а позвонки – *Khurendukhosaurus orlovi* [Efimov, Storrs, 2000].

Choristodera indet. 1

Choristodera indet.: [Averianov et al., 2006, fig. 2].

Экз. ZIN PH, № 19/47, тело заднешейного позвонка; ZIN PH, № 1/47, тело шейного позвонка; ZIN PH, № 20/47, тело туловищного позвонка; местонахождения Джиддасай и Саракмышсай 1, окрестности г. Ташкумыр, Фергана, Киргизия; балабансайская свита, келловей, средняя юра.

Замечания. Позвонки хористодер из Ферганы – первая опубликованная находка представителей данной группы в юре Азии.

Choristodera indet. 2

Khurendukhosaurus sp.: [Колосов и др., 2009, с. 80].

Экз. ПИН, без номера, туловищные позвонки, фрагменты костей конечностей и ребер; местонахождение Тээтэ, руч. Тээтэ, левый приток р. Бото-мою, Кемпендяйская впадина, бассейн р. Вилуой, Якутия; сангарская серия, нижний мел.

Замечания. Изображения и описание материала по хористодере из Тээтэ опубликованы не были. Согласно нашим наблюдениям, для хористодеры из Тээтэ характерны примитивные черты в строении туловищных позвонков: небольшие размеры, амфицельность, удлиненное тело, отсутствие шиповидного отростка ниже постзигапофиза, прирастание нервной дуги к телу позвонка, наличие нотохордальной ямки. Дистальные фрагменты плечевых костей, проксимальный фрагмент бедренной кости и фрагменты ребер имеют типичное для хористодер строение. Хористодера из Тээтэ не относится к роду *Khurendukhosaurus*, так как для нее характерно отсутствие поперечно-расширенных верхушек остистых отростков туловищных позвонков, несущих морщинистую дорсальную поверхность. На данный момент хористодера из Тээтэ не может быть определена точнее, чем *Choristodera indet.*

Choristodera indet. 3

Choristodere (?): [Skutschas, 2006, p. 123].

Экз. ПМ ТГУ, № 200/7-БР-1, фрагмент зубной кости с симфизом; ПМ ТГУ, № 200/7-БР-2, тело шейного позвонка; ПМ ТГУ, № 200/7-БР-3, тело туловищного позвонка; ПМ ТГУ, № 200/7-БР-4, тело крестцового позвонка; местонахождение Березовский разрез, Шарыповский район, Красноярский край; верхняя часть итатской свиты, бат, средняя юра.

Замечания. Строение зубной кости хористодеры из Красноярского края наиболее сходно с таковым у представителей рода *Cteniogenys* (относительно короткий и медиально ориентированный симфиз, передняя часть меккелевой борозды входит в симфиз, основная часть симфизной поверхности расположена вдоль верхнего края меккелевой борозды, дорсальный и вентральный края меккелевой борозды параллельны, субдентальная полка мощнее, чем нижний край меккелевой борозды, основания зубов маргинального ряда округлой формы). Однако наличие большего числа зубов в симфизной области (шесть у хористодеры из Красноярского края, три у *Cteniogenys*) не позволяет отнести данную форму к *Cteniogenys*. Тела позвонков у примитивных хористодер имеют сходное строение и не могут использоваться для определения.

Choristodera indet. 4

Хористодеры: [Аверьянов и др., 2003, с. 107].

Экз. ПМ ТГУ, № 120/3-БК 3-1, туловищный позвонок; местонахождение Большой Кемчуг-3, Красноярский край; экз. ПМ ТГУ, № 120/8-Ш 1-1, туловищный позвонок; местонахождение Шестаково-1, Кемеровская область; илекская свита, нижний мел.

Замечания. Строение позвонков из илекской свиты Западной Сибири примитивно (небольшие размеры, амфицельность, удлиненное тело, отсутствие шиповидного отростка ниже постзигапофиза), и они не могут быть определены точнее, чем *Choristodera indet.* Данные находки вместе с материалом из местонахождения Тээте (Якутия, нижний мел) указывают на широкое распространение небольших примитивных хористодер в раннем мелу Сибири.

Литература

Аверьянов А.О. Первая находка хористодер (*Diapsida*, *Choristodera*) в палеогене Азии // Палеонтол. журн. 2005. № 1. С. 83–88.

Аверьянов А.О., Лецинский С.В., Файнгерц А.В. и др. Новый комплекс раннемеловых позвоночных Западной Сибири (Красноярский край) // Состояние и проблемы геологического изучения недр и развития минерально-сырьевой базы Красноярского края. Красноярск, 2003. С. 106–108.

Аверьянов А.О., Несов Л.А., Удовиченко Н.И. Позднепалеоценовый комплекс костных рыб и других позвоночных местонахождения Джилга в Южном Казахстане // Фаунистические и флористические комплексы мезозоя и кайнозоя Казахстана. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Т. 12. Алматы, 1993. С. 79–91.

Алифанов В.Р., Сенников А.Г. Об открытии динозавров в Подмоскowie // Докл. Академии наук. 2001. Т. 376. № 1. С. 73–75.

Горденко Н.В., Сенников А.Г. Среднеюрские низины и их обитатели // Геологическая история Подмоскowie в коллекциях естественно-научных музеев Российской академии наук / Отв. ред. А.С. Алексеев. М.: Наука, 2008. С. 91–105.

Ефимов М.Б. Хампсозаврид из нижнего мела Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1975. Вып. 2. С. 84–93.

Ефимов М.Б. Чойрия (*Champsosauridae*) из раннего мела Хамарин-Хурала // Тр. Совм. Сов.-Монгол. экспед. 1979. Вып. 8. С. 56–57.

Ефимов М.Б. Хампсозавриды Центральной Азии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1983. Вып. 24. С. 67–75.

Ефимов М.Б. Ископаемые крокодилы и хампсозавры Монголии и СССР // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1988. Вып. 36. 108 с.

- Ефимов М.Б.* Хампсозаврид из нижнего мела Буятрии // Палеонтол. журн. 1996. № 1. С. 122–123.
- Колосов П.Н., Ивсенсен Г.В., Михайлова Т.Е. и др.* Тафономия позднемезозойского местонахождения тетрапод Тээтэ (Якутия) // Палеонтол. журн. 2009. № 2. С. 79–85.
- Несов Л.А., Удовиченко Н.И.* Новые находки остатков позвоночных мела и палеогена Средней Азии // Вопросы палеонтологии. Т. IX. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1986. С. 129–136.
- Сенников А.Г., Алифанов В.Р., Ефимов М.Б.* Новая страница в геологической и палеонтологической истории Европейской России // Докл. МОИП. 2005а. Т. 36. С. 128–130.
- Сенников А.Г., Алифанов В.Р., Ефимов М.Б.* Новые данные о геологическом строении и фауне позвоночных среднеюрского местонахождения Пески (Московская область) // Материалы Первого Всерос. совещ. «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии» / Ред. В.А. Захаров и др. М.: ГИН РАН, 2005б. С. 236–238.
- Скучас П.П.* Хористодеры из раннего мела Забайкалья // Проблемы палеонтологии Центральной Азии (к 35-летию СРМПЭ). Матер. конф. Москва, 2004. С. 53–54.
- Татаринов Л.П.* Очерки по эволюции рептилий: Тр. ПИН РАН. Т. 290. М.: ГЕОС, 2006. 232 с.
- Глеубердина П.А.* Этапы развития фауны позвоночных кайнозоя Казахстана // Тр. Инст. зоол. МОН РАК. Т. 49. Алматы, 2005. С. 12–37.
- Averianov A.O., Martin T., Evans S.E., Bakirov A.A.* First Jurassic Choristodera from Asia // *Naturwissenschaften*. 2006. Vol. 93. P. 46–50.
- Brown B.* The Osteology of *Champsosaurus* Cope // *Mem. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1905. Vol. 9. P. 1–26.
- Cope E.D.* On some extinct reptiles and Batrachia from the Judith River and Fox Hills beds of Montana // *Proc. Acad. Natural Sci. Phil.* 1876. P. 340–359.
- Cope E.D.* The Vertebrata of the Tertiary formations of the West (Book I) // *Report of the United States Geological Survey of the Territories* / Ed. F.V. Hayden. Washington: Government Printing Office, 1884a. 1009 p.
- Cope E.D.* The Choristodera // *Amer. Natur.* 1884b. № 17. P. 815–817.
- Currie P.J.* *Hovasaurus boulei*, an aquatic eosuchian from the Upper Permian of Madagascar // *Palaeontol. Afr.* 1981. Vol. 24. P. 99–168.
- Dilkes D.W.* 1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B*. 1998. Vol. 353. P. 501–541.
- Efimov M.B., Storrs G.W.* Choristodera from the Lower Cretaceous of northern Asia // *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Camb. Univ. Press, 2000. P. 390–401.
- Erickson B.R.* *Simoedosaurus dakotensis*, new species of diapsid reptile (Archosauromorpha: Choristodera) from the Paleocene of North America // *J. Vertebr. Paleontol.* 1987. Vol. 7. P. 237–251.
- Evans S.E.* The early history and relationships of the Diapsida // *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Vol. 1. Amphibians, reptiles, birds / Ed. M.J. Benton. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 221–260.
- Evans S.E.* New material of *Cteniogenys* (Reptilia: Diapsida; Jurassic) and a reassessment of the phylogenetic position of the genus // *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1989. Bd 10. S. 577–589.
- Evans S.E.* The skull of *Cteniogenys*, a choristodere (Reptilia: Archosauromorpha) from the Middle Jurassic of Oxfordshire // *Zool. J. Linn. Soc.* 1990. Vol. 99. P. 205–237.
- Evans S.E.* The postcranial skeleton of the choristodere *Cteniogenys* (Reptilia, Diapsida) from the Middle Jurassic of England // *Geobios*. 1991. № 24. Fasc. 2. P. 187–199.
- Evans S.E., Hecht M.K.* A history of an extinct reptilian clade, the Choristodera: longivity, Lazarus-taxa, and the fossil record // *Evol. Biol.* 1993. Vol. 27. P. 323–338.
- Evans S.E., Manabe M.* A choristodere reptile from the Lower Cretaceous of Japan // *Spec. Pap. Palaeontol.* 1999. № 60. P. 101–119.
- Gao K., Evans S., Qiang J., Norell M., Shu'An J.* Exceptional fossil material of a semi-aquatic reptile from China: the resolution of an enigma // *J. Vertebr. Paleontol.* 2000. Vol. 20. № 3. P. 417–421.
- Gao K., Fox R.C.* New choristoderes (Reptilia: Diapsida) from the Upper Cretaceous and Paleocene, Alberta and Saskatchewan, Canada, and phylogenetic relationships of Choristodera // *Zool. J. Linn. Soc.* 1998. Vol. 124. P. 303–353.
- Gao K., Fox R.C.* A new choristodere (Reptilia: Diapsida) from the Lower Cretaceous of western Liaoning Province, China, and phylogenetic relationships of Monjurosuchidae // *Zool. J. Linn. Soc.* 2005. Vol. 145. P. 427–444.
- Gao K., Ksepka D.T.* Osteology and taxonomic revision of *Hypthalosaurus* (Diapsida: Choristodera) from the Lower Cretaceous of Liaoning, China // *J. Anat.* 2008. Vol. 212. P. 747–768.
- Gauthier J.A., Kluge A.G., Rowe T.* Amniote phylogeny and the importance of fossils // *Cladistics*. 1988. Vol. 4. № 2. P. 105–209.
- Gervais P.* Enumération de quelques ossements d'animaux vertébrés recueillis aux environs de Reims par M Lemoine // *Journal de Zoologie*. 1877. Vol. 6. P. 74–79.
- Gilmore C.W.* Fossil lizards of North America // *Mem. Nat. Acad. Sci.* 1928. Vol. 22. P. 1–201.
- Hecht M.K.* A new choristodere (Reptilia, Diapsida) from the Oligocene of France: an example of the Lazarus effect // *Geobios*. 1992. Vol. 25. №1. P. 115–131.
- Huene E. von.* Ein Rhynchocephale aus dem Rhät (*Pachystropheus* n.g.) // *N. Jahrb. Mineral. Geol. Paläontol. Abh.* 1935. Bd 74. S. 441–447.
- Hoffstetter R.* Rhynchocephalia // *Traité de Paléontologie*, 5 / Ed. J. Piveteau. Masson et Cie, Paris, 1955. P. 556–576.

Ksepka D.T., Gao K., Norell M.A. A new choristodere from the Cretaceous of Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2005. № 3468. P. 1–22.

Laurin M. The osteology of a Lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny // *Zool. J. Linn. Soc.* 1991. Vol. 101. № 1. P. 59–95.

Lemoine M.V. Étude sur les caractères génériques du Simoedosaure reptile nouveau de la faune cernarysienne des environs de Reims // *Imprimerie et Lithographie Matot-braine (Reims)*. 1884. P. 1–38.

Matsumoto R., Suzuki S., Tsogtbaatar K., Evans S.E. New material of the enigmatic reptile *Khurendukhosaurus* (Diapsida: Choristodera) from Mongolia // *Naturwissenschaften*. 2009. Vol. 96. P. 233–242.

Matsumoto R., Buffetaut E., Escuillie F., Hervet S., Evans S. New material of the choristodere *Lazarussuchus* (Diapsida, Choristodera) from the Paleocene of France // *J. Vertebr. Paleontol.* 2013. Vol. 33. P. 319–339.

Rieppel O. Euryapsid relationships: a preliminary analysis // *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1993. Vol. 188. P. 241–264.

Seiffert J. Upper Jurassic lizards from central Portugal // *Separata da Memória dos Serviços Geológicos de Portugal*. 1973. Vol. 22. P. 1–85.

Sigogneau-Russell D. Sur la distinction des genres *Chamososaurus* et *Simoedosaums* (Reptilia, Choris-

todera) et leur présence simultanée dans le Paléocène français // *C. R. Acad. Sci.* 1975. Vol. 281. P. 1219–1221.

Sigogneau-Russell D. Présence d'un nouveau Chamososauride dans le Crétacé supérieur de Chine // *C. R. Acad. Sci. Paris*. 1981. Vol. 292. P. 1–4.

Sigogneau-Russell D., Efimov M. Un Choristodera (Eosuchia?) insolite du Crétacé inférieur de Mongolie // *Paläontol. Z.* 1984. Bd 58. № 3. S. 279–294.

Skutschas P.P. Mesozoic amphibians from Siberia, Russia // Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Abstracts and Proceedings / Eds. P.M. Barrett and S.E. Evans. Manchester, UK, 2006. P. 123–126.

Skutschas P.P. A choristoderan reptile from the Lower Cretaceous of Transbaikalia, Russia // *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 2008. Vol. 247. № 1. P. 63–78.

Storrs G.W., Gower D.J. The earliest possible choristodere (Diapsida) and gaps in the fossil record of semi-aquatic reptiles // *J. Geol. Soc.* 1993. Vol. 150. P. 1103–1107.

Storrs G.W., Gower D.J., Large N.F. The diapsid reptile *Pachystropheus rhaeticus*, a probable choristodere from the Rhaetian of Europe // *Palaeontology*. 1996. Vol. 39. P. 323–349.



Таблица I. *Tchoiria namsarai* Efimov, 1975; голотип ПИН, № 3386/1, фрагмент черепа (1, 2) и нижняя челюсть (3), местонахождение Хурэн-Дух, Монголия; альб, нижний мел. 1, 3 – сверху, 2 – снизу. Масштаб – 5 см.

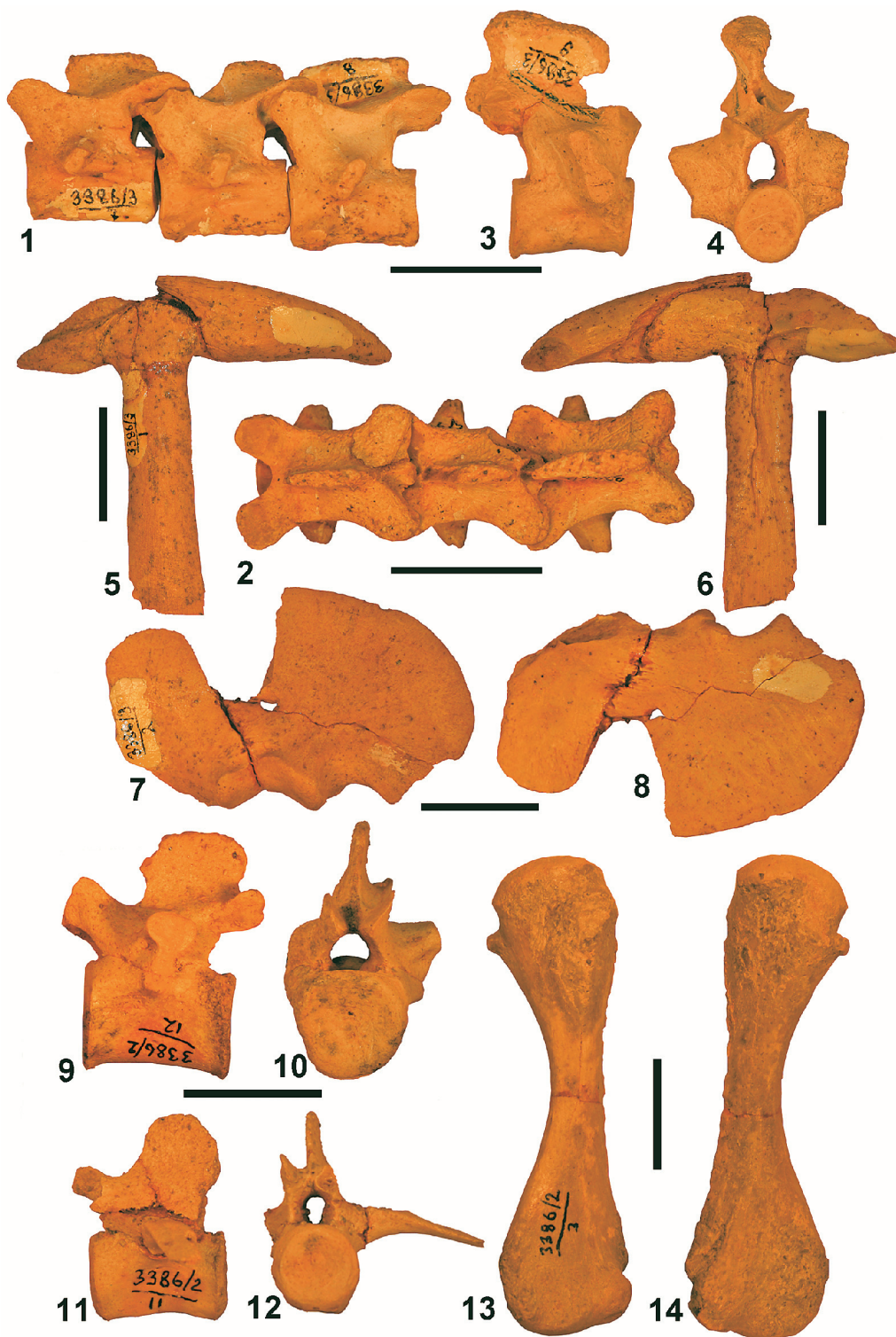


Таблица II. Фиг. 1–8. *Khurendukhosaurus orlovi* Sigogneau-Russell et Efimov, 1984; голотип ПИН, № 3386/3, фрагменты скелета: 1, 2 – шейные позвонки в предполагаемом анатомическом сочленении: 1 – сбоку, 2 – сверху; 3, 4 – туловищный позвонок: 3 – сбоку, 4 – спереди; 5, 6 – межключица и ключица: 5 – с вентральной; 6 – с дорсальной сторон; 7, 8 – фрагмент скапулокоракоида: 7 – с вентральной, 8 – с дорсальной сторон; местонахождение Хурэн-Дух, Монголия; альб, нижний мел.

Фиг. 9–14. *Irenosaurus egloni* Efimov, 1983; голотип ПИН, № 3386/2; 9, 10 – туловищный позвонок: 9 – сбоку, 10 – спереди; 11, 12 – переднехвостовой позвонок: 11 – сбоку, 12 – спереди; 13, 14 – плечевая кость: 13 – с вентральной, 14 – с дорсальной сторон; местонахождение Хурэн-Дух, Монголия; альб, нижний мел.

Масштаб – 2 см

НАДОТРЯД CROCODYLIFORMES

П.П. Скучас, М.Б. Ефимов, А.С. Резвый

Принципы систематики и филогения. Надотряд *Crocodyliformes* включает в себя современные группы крокодилов (таксон *Crocodylia* в узком смысле) и филогенетически близкие ископаемые формы, классически рассматриваемые в составе отрядов «*Protosuchia*», «*Mesosuchia*» и *Eusuchia*. Среди основных синапоморфий крокодилиформ можно отметить широкий контакт квадратной кости с мозговым черепом с формированием кранио-квадратного прохода [Benton, Clark, 1988; Татарин, 2009]. Построение филогенетической схемы крокодилиформ с использованием кладистических подходов показало парафилетичность «*Mesosuchia*» и, возможно, «*Protosuchia*». В результате были выделены и названы новые монофилетические группы (клады), для многих из которых не определен таксономический ранг (см. обобщенную филогенетическую схему на рис. 3).

Наиболее примитивных крокодилиформ, для которых, в первую очередь, характерно отсутствие хорошо развитого вторичного костного неба, рассматривают в составе «*Protosuchia*». Данный таксон скорее всего является парафилетическим, хотя некоторые исследователи указывают на возможную монофилию всех протозухий и приводят синапоморфии этой группы [Wu et al., 1997].

Всех крокодилиформ с развитым вторичным костным небом (и некоторыми другими продвинутыми признаками) относят к *Mesoeucrocodylia* («*Mesosuchia*» + *Eusuchia*). Внутри *Mesoeucrocodylia* выделяют следующие монофилетические группы: *Thalattosuchia*, *Notosuchia*, *Sebecia* и *Neosuchia*. На большинстве филогенетических схем *Notosuchia*, *Sebecia* и *Neosuchia* объединяются в монофилетический таксон *Metasuchia*. Для метазухий характерны следующие синапоморфии: на вентральной поверхности мозговой коробки базисфеноид укорочен по сравнению с основной затылочной костью; нижнебоковая часть *otoccipitale* (сращенные *exoccipitale* и *opisthoticum*) значительно редуцирована в размерах; нисходящий отросток предлобной кости находится в контакте с небной костью; лобные кости срастаются (известно и для *Thalattosuchia*); передняя часть скуловой кости в два раза шире задней; заглазничная перегородка цилиндрическая в сечении; заглазничная кость входит в край нижнего височного окна; предглазничное окно отсутствует или намного меньше в диаметре, чем глазница; небные кости контактируют друг с другом по всей длине (известно и для *Thalattosuchia*); крыловидная

кость соединяется швом накрепко с квадратной костью; коракоид почти такой же длинный, как лопатка; передний отросток подвздошной кости практически отсутствует [Benton, Clark, 1988; Fiori, Calvo, 2007; Татарин, 2009].

Группа *Thalattosuchia* включает в себя высокоспециализированные морские формы с ластовидными конечностями и гипоцеркальным хвостовым плавником (семейство *Metriorhynchidae*) и более примитивных, но также морских, панцирных крокодилов *Teleosauridae*. Талаттозухий имели космополитичное распространение в юре – раннем мелу [Mueller-Töwe, 2005; Татарин, 2009]. Положение талаттозухий внутри *Mesoeucrocodylia* неопределенно – согласно результатам различных филогенетических анализов, *Thalattosuchia* занимают базальное положение среди мезэу крокодилиид [Larsson, Sues, 2007] или находятся среди наиболее эволюционно продвинутых крокодилиформ (неозухий) [Bronzati et al., 2012].

Таксон *Notosuchia* объединяет небольших наземных крокодилиформ, для которых характерна гладкая, нескульптурированная поверхность черепа, наличие заднего зубца на чешуйчатой кости, заходящего под крышу черепа; короткая предглазничная часть черепа; наличие менее чем 10 максиллярных зубов; терминальная ориентация наружной ноздри и низко расположенный челюстной сустав. Уникальными чертами нотозухий также являются: наличие дополнительных бугорков на зубах, неглубокий, шпательевидный нижнечелюстной симфиз и вытянутая в длину суставная поверхность на сочленовной кости [Larsson, Sues, 2007]. Большинство нотозухий известны из мела Гондваны. Единственный представитель лавразийских нотозухий, *Chimaerasuchus* из раннего мела Китая, обладал уникальной для крокодилиформ растительной специализацией [Wu et al., 1995; Wu, Sues, 1996].

Таксон *Sebecia* включает в себя в основном наземных высокорылых, короткорылых и узкорылых крокодилиформ с латерально уплощенными (зифодонтными) зубами. Основными синапоморфиями себекий являются: крупное нейроваскулярное отверстие на месте контакта предчелюстной и верхнечелюстной костей, отсутствие контакта с вентральной стороны между задними частями предчелюстных костей, а также наличие сагиттального возвышения на месте контакта верхнечелюстных костей во вторичном костном небе [Larsson, Sues,

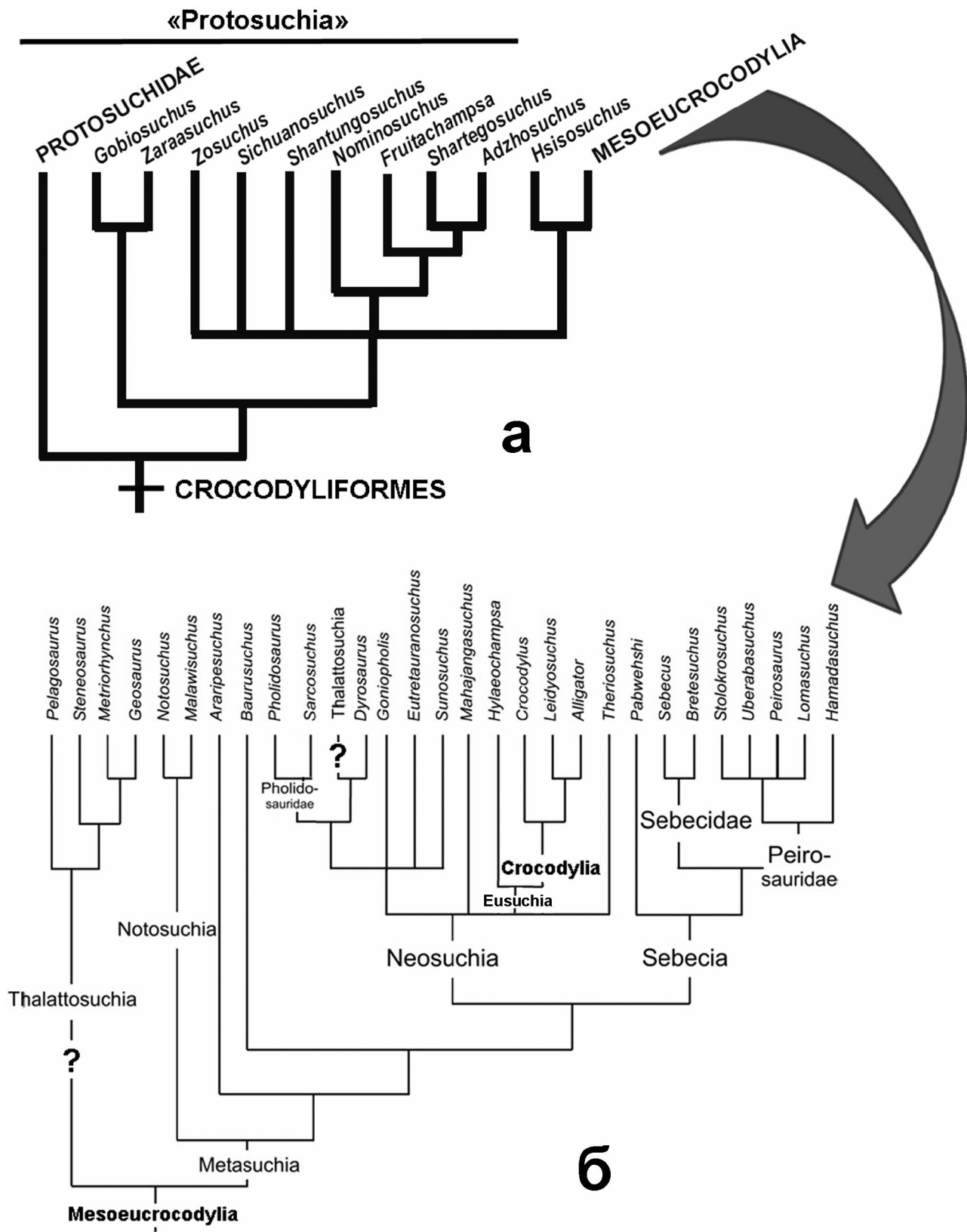


Рис. 3. Обобщенная схема филогенетических связей Crocodyliformes:
a – филогенетические связи “Protosuchia” по [Clark, 2011], *б* – филогенетические связи Mesoeucrocodylia по [Larsson, Sues, 2007; Bronzati et al., 2012].

2007]. Себекии являются группой преимущественно гондванского распространения и известны в интервале ранний мел – средний миоцен [Larsson, Sues, 2007]. На территории России и сопредельных стран достоверных находок себекий нет.

Таксон *Neosuchia* объединяет наиболее эволюционно продвинутых крокодилиформ – эзухий и близкородственные им группы (например, семейства *Dyrosauridae*, *Pholidosauridae*, *Goniopholididae*, *Atoposauridae* и *Paralligatoridae*) [Benton, Clark, 1988].

К эзухиям относят в основном пресноводных крокодилиформ с процельными позвонками и хоанами, расположенными в области крыловидных костей. Эзухиями включают таксон *Crocodylia* и занимающие внешнее положение по отношению к нему ископаемые близкородственные таксоны (например, роды *Hylaeochampsia*, *Isisfordia*). При этом *Crocodylia* являются кроновой группой крокодилиформ, которая включает все современные группы крокодилов (*Gavialoidea*, *Crocodyloidea*, *Alligatoroidea*) и их ближайшего общего предка [Brochu, 2003; Salisbury et al., 2006; Holliday, Gardner, 2012].

Диагноз. *Otoccipitale* (сращенные *exoccipitale* и *opisthoticum*) контактирует с вентромедиальной частью квадратной кости с формированием кранио-квадратного прохода для прохождения главной ветви лицевого (VII) нерва, глазнично-височной артерии и латеральной головной вены; *otoccipitale* широко контактируют между собой дорсальнее затылочного отверстия (известно также для некоторых орнитисхий); рострум базисфеноида расширен дорсовентрально; базисфеноид сочленяется с птеригоидами швом; базиптеригоидный отросток редуцирован; птеригоиды расширены дорсально и формируют вентролатеральный край отверстия для тройничного нерва; евстахиевы трубы закрыты основной затылочной костью и базисфеноидом; квадратная кость с полостью и с несколькими отверстиями на дорсальной поверхности (отверстия отсутствуют у длинномордых крокодилиформ); дорсальная головка квадратной кости контактирует с латеросфеноидом (отсутствует у талаттозухий); предглазничное окно намного меньше орбиты (встречается также в других группах архозавров); верхнечелюстная кость короче скуловой (характерно для примитивных форм); теменные кости почти не выходят на затылочную поверхность; заглазничная кость на заглазничной дуге расположена медиальнее скуловой кости (у талаттозухий латеральнее); квадратно-скуловая кость обычно расширена; крыша черепа в теменной части уплощенная (данный признак отсутствует у талаттозухий); вентромедиальный конец коракоида расширен в передне-заднем направлении, передний его край во-

гнут; лопатка обычно резко расширена дорсально; лобковая кость вытеснена (хотя бы частично) из вертлужной впадины передним отростком седалищной кости; в V пальце стопы отсутствуют фаланги; хвост со всех сторон окружен остеодермами.

Отряд «*Protosuchia*» Mook, 1934

Диагноз. Предглазничная часть черепа (рыло) короче, чем заглазничная часть; ширина предглазничной части больше ее высоты. Дистальная часть квадратной кости слабо выражена из-за вентромедиального контакта квадратной и *otoccipitale* (сращенные *exoccipitale* и *opisthoticum*). Квадратная кость имеет обширный контакт с базисфеноидом на задневентральной поверхности мозговой коробки. Квадратная ветвь крыловидной кости вентрально широкая. Базисфеноид значительно длиннее и шире основной затылочной кости. Ретроартикулярный отросток редуцирован или отсутствует.

Состав. Семейства *Protosuchidae* Brown, 1934, поздний триас – ранний мел Северной и Южной Америки, Азии; *Gobiosuchidae* Osmólska, 1972, поздний мел Монголии; *Shartegosuchidae* Efimov, 1988b, поздняя юра Монголии, Сибири (Россия) и Северной Америки; *Artzosuchidae* Efimov, 1983, поздний мел Монголии.

Замечания. Система примитивных крокодилиформ («*Protosuchia*») до сих пор противоречива. По мнению большинства исследователей, «*Protosuchia*» являются парафилетическим таксоном. Внутри «протозухий» выделяются три монофилетические клады – *Protosuchidae*, *Gobiosuchidae* и *Shartegosuchidae*, из которых наиболее базальное положение занимают протозухиды. Филогенетическое положение и родственные связи *Artzosuchidae* и родов *Neuquensuchus*, *Sichuanosuchus*, *Shantungosuchus*, *Tagarosuchus* и *Zosuchus* внутри «*Protosuchia*» не определены [Clark, 2011].

В данной работе в составе «*Protosuchia*» рассматриваются все крокодилиформы, занимающие более базальное положение, чем *Mesoeucrocodylia*.

Семейство *Gobiosuchidae* Osmólska, 1972

Gobiosuchidae: [Osmólska, 1972, p. 41; Ефимов, 1988b, с. 45; Osmólska et al., 1997, p. 260; Storrs, Efimov, 2000, p. 407].

Типовой род – *Gobiosuchus* Osmólska, 1972.

Диагноз. Наружная ноздря парная. Предглазничное окно присутствует. Лобные кости не слившиеся. Теменные кости без расширения в затылочной части. Передний и задний элементы костного века соединены друг с другом и с лобной костью

швами; таким образом, лобная кость не входит в край орбиты. Внешняя поверхность восходящего отростка скуловой кости имеет заднелатеральную экспозицию. На внешней поверхности скуловой кости, ниже нижневисочного окна, имеется продольный гребень. Верхневисочное окно очень маленькое или полностью отсутствует. Небо не скульптировано. Резцовые и переднебные отверстия отсутствуют. Хоаны расположены между верхнечелюстными и небными костями. Нижнечелюстное отверстие отсутствует. Дорсальная поверхность заднелатерального отростка чешуйчатой кости скульптирована тремя продольными гребнями. На вентральной поверхности угловой кости имеется острый гребень. Надугловая кость с продольным гребнем на дорсолатеральной поверхности. Зубы округлые в сечении, конические, без сужения на границе коронки и корня.

Имеется более чем два параллельных ряда дорсальных остеодерм. В шее присутствуют дорсальные, латеральные и вентральные остеодермы. Аппендикулярные остеодермы присутствуют. Проксимальные части конечностей окружены остеодермами, соединенными друг с другом швами.

Состав. Роды *Gobiosuchus* Osmólska, 1972, *Zaraasuchus* Pol et Norell, 2004; поздний мел Монголии.

Род *Gobiosuchus* Osmólska, 1972

Gobiosuchus: [Osmólska, 1972, p. 41; Ефимов, 1988б, с. 45; Osmólska et al., 1997, p. 260; Storrs, Efimov, 2000, p. 407].

Типовой вид – *Gobiosuchus kielanae* Osmólska, 1972.

Диагноз. Верхневисочное окно полностью закрыто. Передний край нижневисочного окна сформирован скуловой костью. Ретроартикулярный отросток отсутствует. Шейные вентральные остеодермы гладкие. Дорсальные и латеральные шейные остеодермы имеют небольшие гребни.

Видовой состав. *G. kielanae* Osmólska, 1972, поздний мел Монголии.

Gobiosuchus kielanae Osmólska, 1972

Рис. 4

Gobiosuchus kielanae: [Osmólska, 1972, p. 43; Ефимов, 1988б, с. 46; Osmólska et al., 1997, p. 257; Storrs, Efimov, 2000, p. 407].

Gobiosuchus parvus: [Ефимов, 1983, с. 91, рис. 9; 1988б, с. 45, рис. 3; Osmólska et al., 1997, p. 283; Storrs, Efimov, 2000, p. 407].

Голотип – ZPAL, MgR-II/67, череп без нижней челюсти и фрагментарный посткраниальный скелет; местонахождение Баин-Дзак, Монголия; джадохтская свита, верхний мел.

Материал. Голотип; ZPAL, MgR-II/68, задняя часть черепа и остеодермальный панцирь (шейный, туловищный и часть хвостового), фрагменты проксимальных частей конечностей; ZPAL, MgR-II/69, фрагмент черепа с нижней челюстью и с шейными дорсальными остеодермами; ZPAL, MgR-II/70, передний фрагмент черепа с передней частью нижней челюсти; ZPAL, MgR-II/71, дорсальная часть остеодермального панциря (заднешейный и туловищный отделы); типовое местонахождение.

Экз. ГИН АН Монголии, ПСТ 10/22, фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Удан-Сайр, Монголия; барунгойотская свита, кампан, верхний мел.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение и местонахождение Удан-Сайр в Монголии; верхний мел.

Замечания. По фрагменту черепа с нижней челюстью, найденному примерно в 100 км от типового местонахождения *G. kielanae*, в отложениях барунгойотской свиты, был описан еще один вид гобиозуха – *Gobiosuchus parvus* Efimov, 1983 [Ефимов, 1983]. Основными отличиями *G. parvus* от типового вида *G. kielanae* являются: приподнятость внутренних краев орбит; косое расположение верхневисочных впадин (продольное у *G. kielanae*); укороченность задних отростков чешуйчатых костей; ячеистая скульптура на теменной кости (продольные гребни у *G. kielanae*); наличие симфиза между зубными костями (у *G. kielanae* зубные кости полностью срастаются); более мелкие размеры; большее количество максиллярных зубов (18 у *G. parvus* и 16 у *G. kielanae*) [Ефимов, 1988б; Osmólska et al., 1997]. Большинство данных отличий являются признаками, изменяющимися в онтогенезе, и наиболее вероятно, что *Gobiosuchus parvus* Efimov, 1983 является младшим синонимом *Gobiosuchus kielanae* Osmólska, 1972 [Osmólska et al., 1997; Storrs, Efimov, 2000]. Окончательно вопрос о возможной конспецифичности этих двух таксонов может быть решен только после обнаружения новых остатков гобиозухов в Удан-Сайре.

Род *Zaraasuchus* Pol et Norell, 2004

Zaraasuchus: [Pol, Norell, 2004b, p. 1].

Типовой вид – *Zaraasuchus shepardi* Pol et Norell, 2004.

Диагноз. Крыша черепа скульптирована очень тонкими длинными гребнями. Верхневисочное окно очень маленькое, щелевидное. Передний край нижневисочного окна почти полностью сформирован заглазничной костью. Ретроартикулярный отросток с острым, хорошо развитым заднелатераль-

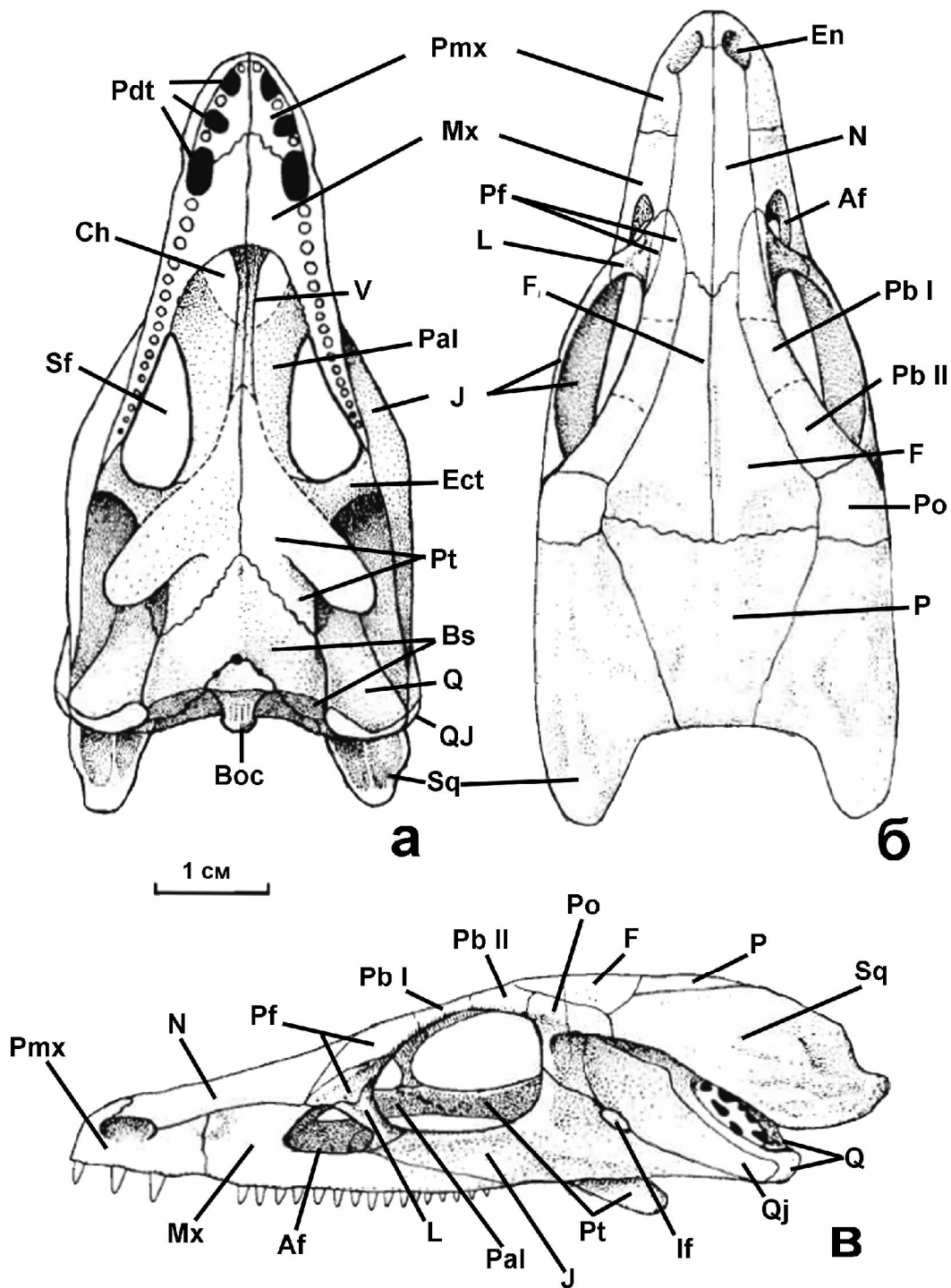


Рис. 4. *Gobiosuchus kielanae* Osmólska, 1972. Реконструкция черепа (по экз. ZPAL, MgR-II/61, ZPAL, MgR-II/68-70): а – снизу, б – сверху, в – сбоку (по [Osmólska et al., 1997, fig. 8]); местонахождение Баин-Дзак, Монголия; джадохтская свита, верхний мел.

Обозначения: Af – предглазничное окно; Boc – затылочный мышелок; Bs – базисфеноид; Ch – хоаны; Ect – эктоптеригоид; En – наружные ноздри; F – лобная кость; If – нижневисочное отверстие; J – скуловая кость; L – слезная кость; Mx – верхнечелюстная кость; N – носовая кость; P – теменная кость; Pal – небная кость; Pb I – передний элемент костного века; Pb II – задний элемент костного века; Pdt – ямки для вхождения нижнечелюстных зубов; Pf – предлобная кость; Pmx – предчелюстная кость; Po – заглазничная кость; Pt – крыловидная кость; Q – квадратная кость; Qj – квадратно-скуловая кость; Sf – подглазничное окно; Sq – чешуйчатая кость; V – сошник

ным отростком, несущим скульптуру. Кили на дорсальных и латеральных шейных остеодермах сильно развиты.

Видовой состав. *Z. shepardi* Pol et Norell, 2004, поздний мел Монголии.

Zaraasuchus shepardi Pol et Norell, 2004

Рис. 5

Zaraasuchus shepardi: [Pol, Norell, 2004b, p. 1, figs. 1–10].

Голотип – IGM, № 100/1321, задняя часть черепа в сочленении с нижней челюстью, шейными позвонками и остеодермами, с элементами передней конечности; местонахождение Зос Каньон (6 км на северо-запад от местонахождения Уха Толгод), Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Gobiosuchidae gen. indet.

Gobiosuchus sp.: [Ефимов, 1988б, с. 46–47].

Экз. № 88, коллекция Аймачного краеведческого музея г. Далан-Дзадагада, Монголия, фрагмент остеодермального панциря с фрагментами посткраниального скелета в естественном сочленении; местонахождение Тугурек-Ширэ, Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Замечания. Судя по описанию, материал из Тугурек-Ширэ может рассматриваться только как Gobiosuchidae indet.

Семейство Shartegosuchidae Efimov, 1988

Shartegosuchidae: [Ефимов, 1988б, с. 48; Storrs, Efimov, 2000, p. 403; Clark, 2011, p. 153].

Типовой род – *Shartegosuchus* Efimov, 1988.

Диагноз. Наружная ноздря парная. Предглазничное окно отсутствует. Предглазничные депрессии на лабиальных поверхностях верхнечелюстных костей присутствуют. Лобные кости слившиеся. Крыловидные кости скульптурированы. В передней части неба присутствует крупная фонтанель. Вторичное костное небо развито и образовано преимущественно небными костями. Отверстия хоан направлены назад. Присутствуют передний и задний элементы костного века. Нижнечелюстное отверстие небольшое, щелевидное или отсутствует. Задние зубы уплощены медиолатерально и зазубрены.

Состав. Роды *Shartegosuchus* Efimov, 1988, *Nominosuchus* Efimov, 1996, поздняя юра Монголии; *Fruitachampsia* Clark, 2011, поздняя юра Северной Америки; *Kiyasuchus* Efimov et Leschinsky, 2000, ранний мел России.

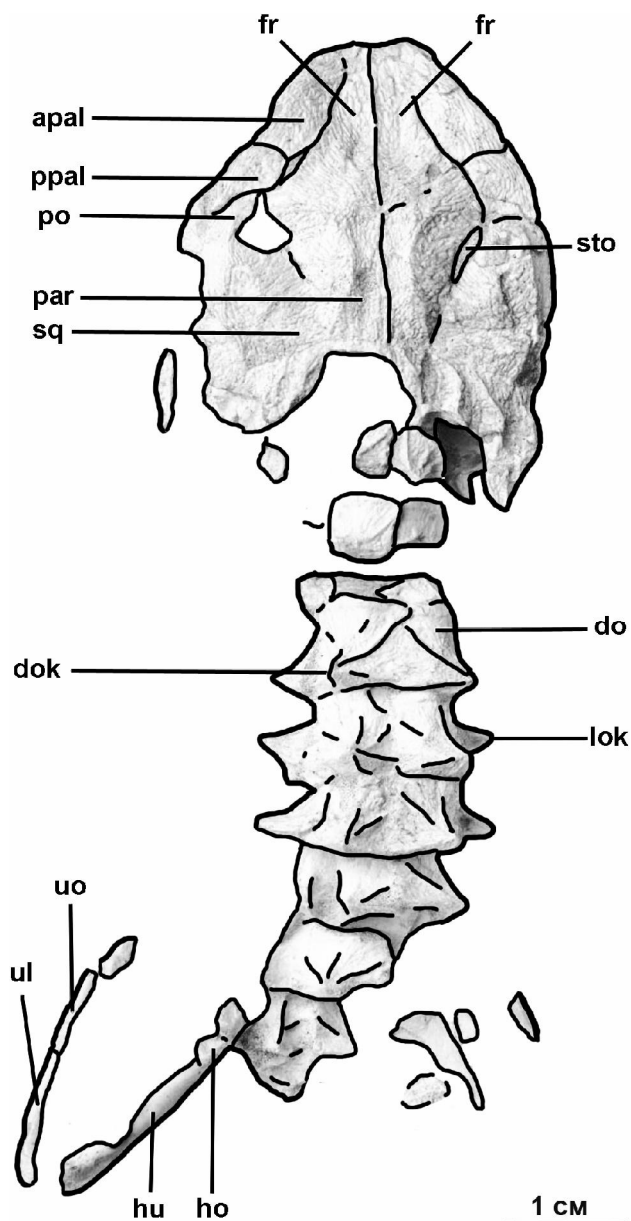


Рис. 5. *Zaraasuchus shepardi* Pol et Norell, 2004, голотип IGM, № 100/1321, задняя часть черепа в сочленении с нижней челюстью, шейными позвонками и остеодермами, и элементами передней конечности, сверху (по [Pol, Norell, 2004b, fig. 1]); местонахождение Zos Canyon (6 км на северо-запад от местонахождения Уха Толгод), Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Обозначения: apal – передний элемент костного века; do – дорсальная остеодерма; dok – киль дорсальной остеодермы; fr – лобная кость; ho – плечевая остеодерма; hu – плечевая кость; lok – киль латеральной остеодермы; par – теменная кость; po – заглазничная кость; ppal – задний элемент костного века; sq – чешуйчатая кость; sto – верхневисочное окно; ul – локтевая кость; uo – локтевая остеодерма

Замечания. Шартегозухиды являются уникальной группой крокодилов, мозаично сочетающей

примитивные признаки, типичные для «протозухий» (короткая лицевая часть черепа и крупные орбиты, редукция зубов в передней части зубной кости, неслитые парные наружные ноздри, скульптура на костях неба) и эволюционно продвинутые признаки, характерные для большинства мезозуих (слившиеся лобные кости, отсутствие предглазничного окна, развитое вторичное костное небо) [Clark, 2011]. Согласно результатам филогенетического анализа крокодилформ, в который было включено большинство таксонов шартегзухид, родственные связи внутри семейства представляются следующим образом: род *Nominosuchus* занимает наиболее базальное положение и является сестринским таксоном для клады продвинутых шартегзухид, объединяющей роды *Fruitachampsia* и *Shartegosuchus* [Clark, 2011]. Род *Kiyasuchus* в анализ включен не был, однако строение неба (развитое вторичное костное небо, края хоан сформированы задними краями крыловидных костей) указывает на его близкое родство с *Shartegosuchus*.

Род *Shartegosuchus* Efimov, 1988

Shartegosuchus: [Efimov, 1988б, с. 49; Storrs, Efimov, 2000, р. 406].

Adzhosuchus: [Efimov in Efimov et al., 2000, р. 239].

Типовой вид – *Shartegosuchus asperopalatum* Efimov, 1988.

Диагноз. Хоаны отнесены далеко назад (расположены позади уровня заднего подглазничного окна). В формировании переднего края хоан участвуют крыловидные кости. Медиальная поверхность подглазничного окна округлая.

Видовой состав. *Sh. asperopalatum* Efimov, 1988, поздняя юра Монголии.

Замечания. Помимо *Shartegosuchus* из местонахождения Шар-Тег был описан еще один род шартегзухид – *Adzhosuchus* Efimov in Efimov et al., 2000 [Efimov et al., 2000]. Для *Adzhosuchus* характерны сходные с *Shartegosuchus* строение и пропорции черепа. Большинство отличий *Adzhosuchus* от *Shartegosuchus* [Efimov et al., 2000] являются признаками, изменяющимися в онтогенезе (более крупный и массивный череп, более грубая скульптура на покровных костях). Кроме того, было отмечено, что у *Adzhosuchus* при виде с вентральной стороны находящаяся в окклюзии нижняя челюсть полностью перекрывает подглазничные окна (у *Shartegosuchus* медиальная часть подглазничных окон остается видимой) [Efimov et al., 2000]. Наиболее вероятно, что данное отличие либо является результатом возрастной изменчивости, либо связано с деформацией сохранившегося фрагмента нижней челюсти. В результате род *Adzhosuchus* Efimov,

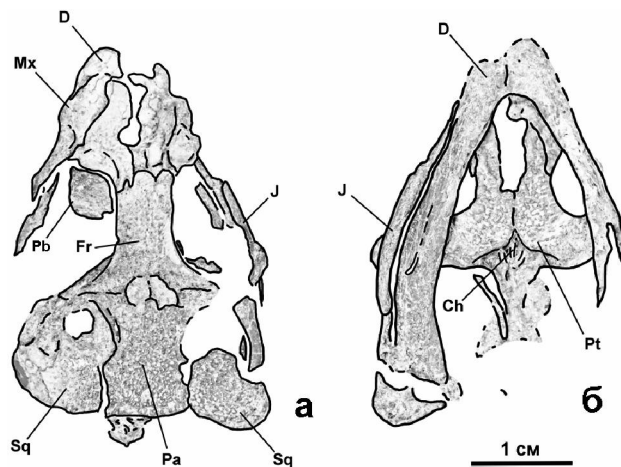


Рис. 6. *Shartegosuchus asperopalatum* Efimov, 1988, голотип ПИН, № 4171/2, фрагмент черепа с нижней челюстью: а – сверху, б – снизу; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра.

Обозначения: Ch – хоаны; D – зубная кость; Fr – лобная кость; J – скуловая кость; Mx – верхнечелюстная; Pa – теменная; Pb – элемент костного века; Pt – крыловидная кость; Sq – чешуйчатая кость

2000 рассматривается нами как младший синоним *Shartegosuchus* Efimov, 1988, а вид *Adzhosuchus fuscus* Efimov, 2000 – как младший синоним *Shartegosuchus asperopalatum* Efimov, 1988.

Shartegosuchus asperopalatum Efimov, 1988

Рис. 6; табл. III, фиг. 1, 2

Shartegosuchus asperopalatum: [Efimov, 1988б, с. 50, рис. 6; Storrs, Efimov, 2000, р. 406, fig. 20.2].

Adzhosuchus fuscus: [Efimov in Efimov et al., 2000, р. 239, fig. 3a].

Nominosuchus arcanus: [Курзанов и др., 2003, с. 55, рис. 1].

Голотип – ПИН, № 4171/2, фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4174/5, фрагмент черепа (голотип *Adzhosuchus fuscus* Efimov, 2000); экз. ПИН, № 4174/6, фрагмент черепа (голотип *Nominosuchus arcanus* Efimov, 2003); типовое местонахождение.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Кроме *Shartegosuchus asperopalatum* и *Adzhosuchus fuscus*, из местонахождения Шар-Тег по фрагменту черепа был описан новый вид крокодилформ – *Nominosuchus arcanus* Efimov in Kurzanov et al., 2003 [Курзанов и др., 2003]. Строение сохранившиеся части черепа этой формы не отличается от такового у *Sh. asperopalatum*, и соответственно *N. arcanus* Efimov in Kurzanov et al., 2003

рассматривается нами как синоним *Sh. asperopalatum* Efimov, 1988.

Род *Kiyasuchus* Efimov et Leschinsky, 2000

Kiyasuchus: [Ефимов, Лещинский, 2000, с. 361].

Типовой вид – *Kiyasuchus saevi* Efimov et Leschinsky, 2000.

Диагноз. Хоаны расположены примерно на уровне заднего края подглазничного окна. В формировании переднего края хоан участвуют крыловидные кости.

Видовой состав. *K. saevi* Efimov et Leschinsky, 2000, ранний мел Западной Сибири.

Kiyasuchus saevi Efimov et Leschinsky, 2000

Табл. III, фиг. 3–5

Kiyasuchus saevi: [Ефимов, Лещинский, 2000, с. 361, рис. 2].

Голотип – ПМ ТГУ, № 16/I-184; фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Шестаково 3, Чебулинский район, Кемеровская обл., Россия; илекская свита, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Kiyasuchus sp.

Kiyasuchus sp.: [Скучас, 2006, с. 96].

Экз. ПМ ТГУ, № 16/8-8, передний фрагмент зубной кости, местонахождение Большой Кемчуг 3, Красноярский край, Россия; илекская свита, нижний мел.

Род *Nominosuchus* Efimov, 1996

Nominosuchus: [Efimov, 1996, p. 307].

Типовой вид – *Nominosuchus matutinus* Efimov, 1996.

Диагноз. Предглазничные депрессии присутствуют, в их формировании участвуют верхнечелюстные, слезные и скуловые кости. Небные кости без скульптуры, не участвуют в формировании края подглазничного окна. Крыловидные кости и эктоптеригиды скульптурированы. Крыловидные и верхнечелюстные кости контактируют друг с другом и отделяют небные кости от края подглазничного окна. Хоаны открываются позади небных костей в глубокую медиальную хоанальную борозду. В формировании переднего края хоан крыловидные кости не участвуют.

Видовой состав. *N. matutinus* Efimov, 1996, поздняя юра Монголии.

Замечания. Род *Nominosuchus* при описании был предположительно отнесен к «протозухиям»

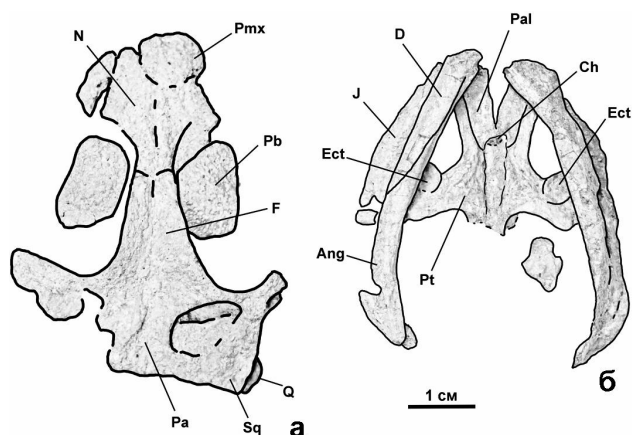


Рис. 7. *Nominosuchus matutinus* Efimov, 1996, голотип ПИН, № 4174/4, фрагмент черепа: *а* – сверху, *б* – снизу; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра.

Обозначения: Ang – угловая кость; Ch – хоаны; D – зубная кость; Ect – эктоптеригид; F – лобная кость; J – скуловая кость; Mx – верхнечелюстная кость; Pa – теменная кость; Pb – элемент костного века; Pal – небная кость; Pt – крыловидная кость; Sq – чешуйчатая кость

без указания семейственной принадлежности [Efimov, 1996]. В дальнейшем *Nominosuchus* стал рассматриваться в составе семейства Shartegosuchidae Efimov, 1988 [Storrs, Efimov, 2000; Clark, 2011].

Nominosuchus matutinus Efimov, 1996

Рис. 7; табл. IV, фиг. 1, 2

Nominosuchus matutinus: [Efimov, 1996, p. 307, fig. 3].

Голотип – ПИН, № 4174/4, фрагмент черепа; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4174/3, фрагмент черепа; коллекция ПИН, № 4174, фрагменты черепов и скелетов; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Из местонахождения Шар-Тег по фрагменту черепа был описан второй вид номинозуха – *Nominosuchus arcanus* Efimov in Kurzanov et al., 2003 [Kurzanov и др., 2003], который рассматривается нами как синоним *Shartegosuchus asperopalatum* Efimov, 1988.

Семейство Artzosuchidae Efimov, 1983

Artzosuchinae: [Ефимов, 1983, с. 92].

Artzosuchidae: [Ефимов, 19886, с. 48; Storrs, Efimov, 2000, p. 407].

Типовой род – *Artzosuchus* Efimov, 1983.

Диагноз. Плоскость краниальной пластины плавно опущена сзади и с боков. Верхние височные окна маленькие, серповидные. Заглазничные дуги,

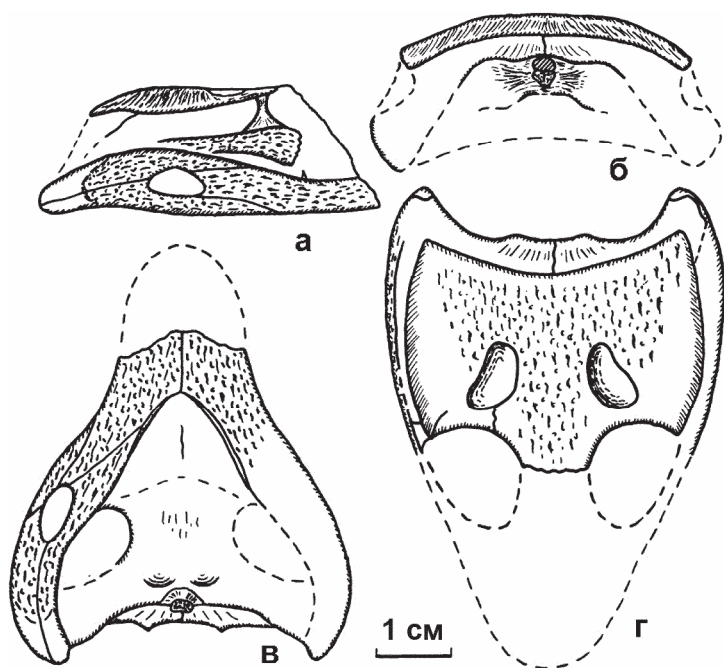


Рис. 8. *Artzosuchus brachycephalus* Efimov, 1983, голотип ГИН АН Монголии, ПСТ № 10/23, фрагмент черепа с нижней челюстью (по [Ефимов, 1983, рис. 10]): а – сбоку, б – сзади, в – снизу, г – сверху; местонахождение Удан-Сайр, Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел

резко расширяющиеся вниз, глубоко погружены. Боковые затылочные кости выступают назад в виде острого нависающего горизонтально гребня. Полого лежащие широкие фланги крыловидных костей широко расставлены и значительно смещены вперед. Нижняя челюсть с массивным плоским симфизом, большим овальным нижнечелюстным отверстием, несколько сдвинутым назад. Задние нижнечелюстные зубы с острыми коническими коронками.

Состав. Род *Artzosuchus* Efimov, 1983, поздний мел Монголии.

Род *Artzosuchus* Efimov, 1983

Artzosuchus: [Ефимов, 1983, с. 92; 1988б, с. 48; Storrs, Efimov, 2000, p. 403].

Типовой вид – *Artzosuchus brachycephalus* Efimov, 1983.

Диагноз. Род монотипического семейства.

Видовой состав. *A. brachycephalus* Efimov, 1983, поздний мел Монголии.

Artzosuchus brachycephalus Efimov, 1983

Рис. 8

Artzosuchus brachycephalus: [Ефимов, 1983, с. 92; 1988б, с. 48, рис. 5; Storrs, Efimov, 2000, p. 407].

Голотип – ГИН АН Монголии, ПСТ № 10/23, фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Удан-Сайр, Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Данный вид отличается от *Gobiosuchus* sp., известного из тех же отложений местонахождения Удан-Сайр. Однако *A. brachycephalus* известен по одному частично не отпрепарированному фрагменту черепа с нижней челюстью, и диагноз данного вида (а также рода *Artzosuchus* и семейства Artzosuchidae) должен быть в будущем уточнен.

«Protosuchia» *incertae sedis*

Род *Tagarosuchus* Efimov, 1999

Tagarosuchus: [Алифанов и др., 1999, с. 493].

Типовой вид – *Tagarosuchus kulemzini* Efimov in Alifanov et al., 1999.

Диагноз. Предглазничная часть черепа сильно укорочена. Наружная ноздря непарная, открывается косо вперед. Предглазничное окно отсутствует. Лобные и теменные кости парные. Верхнезатылочная кость выходит на дорсальную поверхность крыши черепа. Крыловидные кости не скульптурированы. Нижнечелюстной симфиз удлинен. Нижнечелюстное отверстие крупное. Коронки задних зубов конические и округлые в сечении.

Видовой состав. *T. kulemzini* Efimov in Alifanov et al., 1999, ранний мел Западной Сибири.

Замечания. Для *Tagarosuchus* детально неизвестно строение неба и квадратной кости, что не позволяет точно определить место данного рода в системе протозухий.

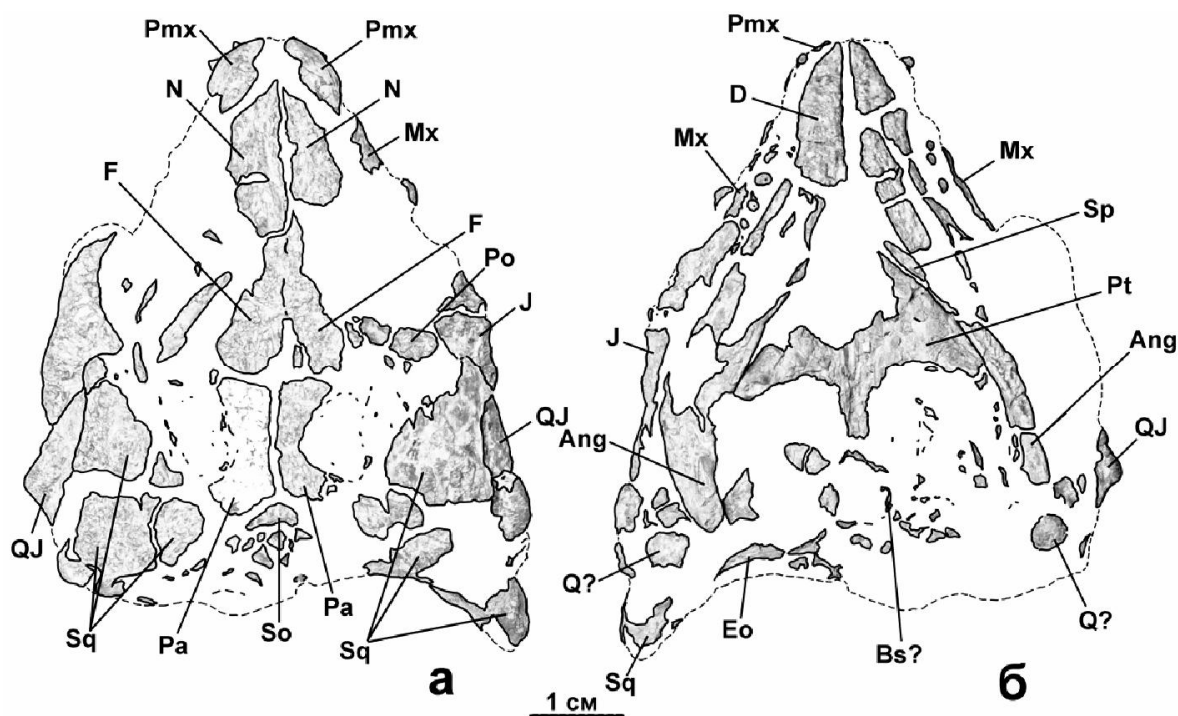


Рис. 9. *Tagarosuchus kulemzini* Efimov in Alifanov et al., 1999, голотип ПИН, № 2860/2, фрагмент черепа с нижней челюстью: *а* – сверху, *б* – снизу; местонахождение Шестаково 3, Чебулинский район, Кемеровская область, Россия; илекская свита, нижний мел.

Обозначения: Ang – угловая кость; Bs – базисфеноид; D – зубная кость; Eo – боковая затылочная кость; F – лобная кость; J – скуловая кость; Mx – верхнечелюстная кость; Pa – теменная кость; Pmx – предчелюстная кость; Po – заглазничная кость; Pt – крыловидная кость; Q – квадратная кость; QJ – квадратно-скуловая кость; So – верхнезатылочная кость; Sp – пластинчатая кость; Sq – чешуйчатая кость

Tagarosuchus kulemzini Efimov in Alifanov et al., 1999

Рис. 9; табл. IV, фиг. 3, 4

Tagarosuchus kulemzini: [Алифанов и др., 1999, с. 493].

Голотип – ПИН, № 2860/2; фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Шестаково 3, Чебулинский район, Кемеровская область, Россия; илекская свита, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Tagarosuchus sp.

Tagarosuchus sp.: [Скучас, 2006, с. 96].

Экз. ПМ ТГУ, № 16/8-7, передний фрагмент зубной кости; местонахождение Большой Кемчуг 3, Красноярский край, Россия; илекская свита, нижний мел.

Род *Zosuchus* Pol et Norell, 2004

Zosuchus: [Pol, Norell, 2004a, p. 3, figs. 3–14].

Типовой вид – *Zosuchus davidsoni* Pol et Norell, 2004.

Диагноз. Предглазничная часть черепа сильно укорочена. Переднедорсальная часть слезной кости глубоко вклинивается между верхнечелюстной и носовой костями, контактируя передним краем с предчелюстной костью. Предглазничное окно присутствует. Присутствуют передний и задний элементы костного века. Формирующие вторичное костное небо небные кости почти достигают заднего края крыловидных костей. Хоаны открываются позади небных костей в медиальную хоанальную борозду. Теменные кости без расширения в затылочной части. Верхнечелюстное озубление редуцировано: на предчелюстной кости имеется три зуба, на верхнечелюстной – пять. Коронки задних зубов конические и округлые в сечении.

Видовой состав. *Z. davidsoni* Pol et Norell, 2004, поздний мел Монголии.

Zosuchus davidsoni Pol et Norell, 2004

Рис. 10

Zosuchus davidsoni: [Pol, Norell, 2004a, p. 3, figs. 3–14].

Голотип – IGM, 100/1305, фрагменты черепа и нижней челюсти; местонахождение Zos Canyon (6 км на северо-запад от местонахождения Уха Толгод),

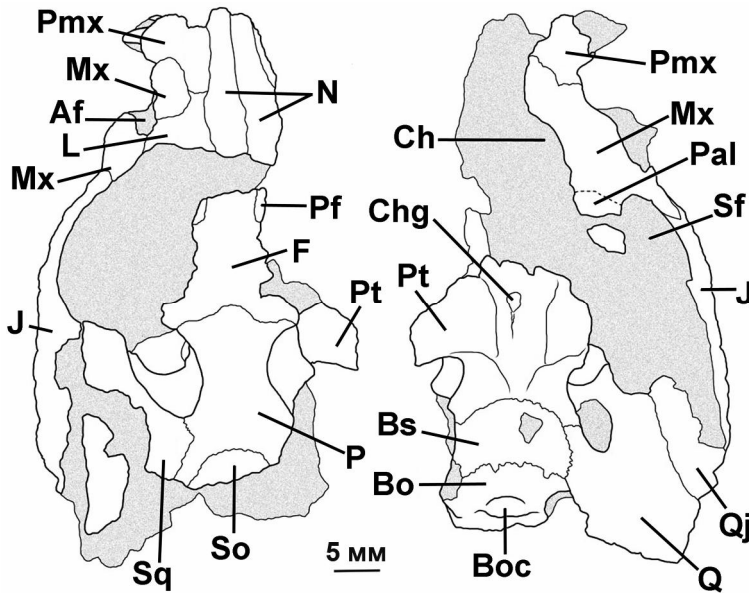


Рис. 10. *Zosuchus davidsoni* Pol et Norell, 2004, голотип IGM, 100/1305, фрагмент черепа (по [Pol et Norell, 2004a, figs. 3, 4]): *a* – сверху, *б* – снизу; местонахождение Zos Капуон (6 км на северо-запад от местонахождения Уха-Толгод), Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Обозначения: Af – предглазничное окно; Во – основная затылочная кость; Вос – затылочный мышелок; Bs – базисфеноид; Ch – хоаны; Chg – хоанальная борозда; F – лобная кость; J – скуловая кость; L – слезная кость; Mx – верхнечелюстная кость; N – носовая кость; P – теменная кость; Pal – небная кость; Pf – предлобная кость; Pmx – предчелюстная кость; Pt – крыло-видная кость; Q – квадратная кость; Qj – квадратно-скуловая кость; Sf – подглазничное окно; So – верхнезатылочная кость; Sq – чешуйчатая кость

Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

«Protosuchia» fam. indet.

зубная кость *Zhyrasuchus angustifrons*: [Несов и др., 1989, табл. II, фиг. 5; Несов, 1997, табл. 11, фиг. 10].

Замечания. Фрагмент зубной кости из Джаракудука демонстрирует типичное для «протозухий» строение (редукция зубов в самой передней части кости и расхождение ветвей нижней челюсти под сравнительно большим углом, что указывает на небольшую длину черепа) и не может принадлежать зузухии *Zhyrasuchus angustifrons*.

Отряд Mesoeucrocodylia Whetstone et Whybrow, 1983

Диагноз. Вторичное костное небо сформировано верхнечелюстной и небной костями; птеригоиды сливаются позади хоан (признак варьирует у некоторых современных крокодилов); канал для IX-XI черепно-мозговых нервов полностью расположен внутри otoccipitale; кранио-квадратный канал расположен между otoccipitale, квадратной и чешуйчатой костями; exoccipitale и opisthoticum слиты; субкапсулярный отросток редуцирован в размерах; правая и левая лобные кости сливаются в единый костный элемент; передний отросток подвздошной кости невелик.

Состав. Подотряды Thalattosuchia Fraas, 1901; Notosuchia Gasparini, 1971; Neosuchia Benton et Clark, 1988; Sebecia Larsson et Sues, 2007.

Подотряд Thalattosuchia Fraas, 1901

Диагноз. Носовые кости не контактируют с предчелюстными костями. Заднелатеральные части носовых костей отогнуты вентрально и формируют латеральную поверхность рыла. Нисходящий отросток заглазничной кости перекрывает латерально восходящий отросток скуловой кости. Передняя ветвь чешуйчатой кости редуцирована, и задний отросток заглазничной кости формирует большую часть верхневисочной дуги. Восходящий отросток скуловой кости практически не участвует в формировании верхневисочной дуги. Верхнее височное отверстие очень крупное и удлиненное. Заднелатеральная часть чешуйчатой кости имеет крупную, округлую и вогнутую поверхность. Фланги крыло-видных костей сравнительно узкие и плохо развитые. На небной поверхности верхнечелюстных и небных костей имеются продольные депрессии. Кранио-квадратный проход расположен возле латеральной поверхности черепа. Корonoиды удлиненные в передней части. Окклюзия зубов верхнечелюстных и зубных костей линейная. Четвертый вертел (трохантер) на бедренной кости отсутствует.

Состав. Семейства Teleosauridae Geoffroy Saint-Hilaire, 1831, ранняя юра – ранний мел Европы, средняя юра Африки, ранняя юра Мадагаскара, Северной и Южной Америки; Metriorhynchidae Fitzinger, 1843, средняя юра – ранний мел Европы, Центральной и Южной Америки.

Замечания. Род *Pelagosaurus* Bronn, 1841, известный из ранней юры Европы, не может быть отнесен ни к одному из упомянутых семейств в составе Thalattosuchia.

Семейство Teleosauridae Geoffroy Saint-Hilaire, 1831

Типовой род – *Teleosaurus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1825

Диагноз. Наружные ноздри расположены на самом переднем крае рыла. Заглазничная часть верхневисочной дуги поперечно уплощена, имеет скульптурированную латеральную поверхность и расширенный дорсальный край. Предлобные кости относительно небольшие. Базисфеноид выходит на вентральную поверхность мозговой коробки. Зубная кость поперечно расширена (ее ширина практически равна высоте).

Состав. Роды *Peipehsuchus* Young, 1948, ранняя – средняя юра Азии; *Platysuchus* Westphal, 1962, ранняя юра Европы; *Machimosaurus* Meyer, 1838, поздняя юра – ранний мел Европы, поздняя юра Африки; *Steneosaurus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1825, юра Европы, средняя юра Африки и Мадагаскара; *Teleosaurus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1825, средняя юра – ранний мел Европы.

Замечания. Система телеозаврид на родовом уровне нуждается в ревизии. Это, в первую очередь, связано с парафилетическим статусом рода *Steneosaurus* [Mueller-Töwe, 2005].

Род *Steneosaurus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1825

Типовой вид – *Steneosaurus rostromajor* Geoffroy Saint-Hilaire, 1825 (о проблеме типового вида *Steneosaurus* см. [Karl et al., 2008]).

Диагноз. Рыло узкое. Расширенная предчелюстная кость отогнута вентрально. На предчелюстной кости имеется 4–5 зубов. Предглазничные отверстия маленькие. Глазницы направлены дорсально. Верхневисочное отверстие имеет прямоугольный контур (с округленными углами). Длина краниальной пластины превосходит ее ширину. Крылоподобные кости с выступающим боковым отростком.

Видовой состав. *S. brevior* Blake, 1876, *S. gracilirostris* Westphal, 1961, *S. bollensis* Jaeger, 1828, то ар, ранняя юра Западной Европы; *S. boutilieri* Deslongchamps, 1869, *S. larteti* Deslongchamps, 1866, *S. megistorhynchus* Deslongchamps, 1866, бат, средняя юра Западной Европы; *S. baroni* Newton, 1893, бат, средняя юра Мадагаскара; *S. leedsi* Andrews, 1909, *S. obtusidens* Andrews, 1909, *S. pictaviensis* Vignaud, 1998, келловей, средняя юра Западной Европы; *S. heberti* Glasville, 1876, *S. edwardsi* Deslongchamps,

1866, келловей-оксфорд, средняя – поздняя юра Западной Европы; *S. rostromajor* Geoffroy Saint-Hilaire, 1825, оксфорд, поздняя юра Европы; *S. megarhinus* Hulke, 1871, оксфорд-киммеридж, поздняя юра Западной Европы; *S. priscus* Soemmering, 1814, *S. jugleri* Meyer, 1845, титон, поздняя юра Западной Европы.

Замечания. Род *Steneosaurus* нуждается в ревизии на видовом уровне. Значительная часть выделенных видов, по-видимому, не является валидными.

Steneosaurus sp.

Рис. 11

Steneosaurus sp.: [Ефимов, 1982, с. 147; 1988б, с. 52, рис. 7; Ефимов, Чхиквадзе, 1987, с. 201; Storrs, Efimov, 2000, p. 414].

Экз. без номера, коллекция музея Грозненского нефтяного института (Грозненский нефтяной технический университет им. акад. М.Д. Миллионщикова), фрагмент черепа; местонахождение Койсу, Дагестан, Россия; карахская свита, нижний аален, средняя юра.

Замечания. Фрагмент черепа телеозаврида из Дагестана имеет сходные пропорции рыла, костей крыши черепа и верхневисочных окон с «узкорылыми» представителями рода *Steneosaurus*. Глубокое захождение носовых костей между предлобными и лобными костями (=носовые кости образуют характерный пережим на контакте с предлобными в [Ефимов, 1988б]) у дагестанского стенеозавра – признак, известный также для *S. pictaviensis* Vignaud, 1998 из средней юры Франции. На данный момент дагестанский стенеозавр не может быть определен точнее, чем *Steneosaurus* sp.

Семейство Metriorhynchidae Fitzinger, 1843

Типовой род – *Metriorhynchus* Meyer, 1830.

Диагноз. Предглазничная часть черепа сравнительно широкая, короче заглазничной части. Скульптура на покровных костях черепа слабая или отсутствует. Предглазничное окно удлиненное, низкое и косо ориентированное. Носовые кости участвуют в формировании предглазничной ямы и предглазничного окна. Предлобные кости крупные и поперечно ориентированные. Латеральный край предлобной кости выпуклый и вклинивается в орбиту. Скуловые кости участвуют в формировании предглазничной ямы. Заднемедиальная ветвь чешуйчатой кости дорсально вогнутая и направлена заднелатерально, косо по отношению к продольной оси черепа. Отверстие для внутренней сонной артерии расширено. Дорсальный край надугловой кости дугообразно изогнут. На зубной и надугло-

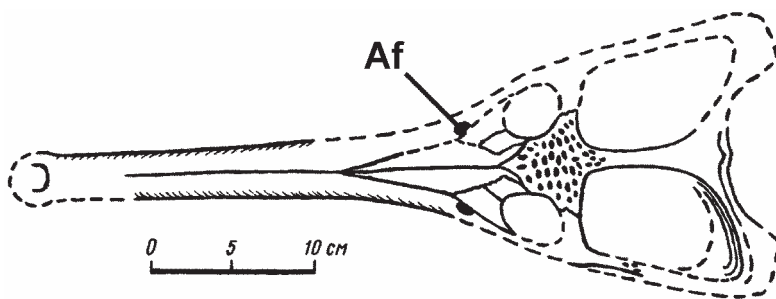


Рис. 11. *Steneosaurus* sp. Фрагмент черепа (экз. без номера, коллекция музея Грозненского нефтяного технического университета им. акад. М.Д. Миллионщикова) сверху (по [Ефимов, 1988б, рис. 7]); местонахождение Койсу, Дагестан, Россия; карахская свита, нижний аален, средняя юра.

Обозначения: Af – предглазничное окно

вой костях имеется крупная и глубокая борозда. Нижнечелюстное отверстие закрыто.

Состав. Роды *Teleidosaurus* Deslongchamps, 1869, ранняя юра Европы; *Neptunidraco* Cau et Fanti, 2011, средняя юра Европы; *Cricosaurus* Wagner, 1858, поздняя юра – ранний мел Европы и Южной Америки; *Geosaurus* Cuvier, 1824, поздняя юра – ранний мел Европы; *Dakosaurus* Quenstedt, 1856, поздняя юра – ранний мел Европы и Южной Америки; *Rhacheosaurus* Von Meyer, 1831, поздняя юра Европы.

Metriorhynchidae gen. indet. 1

Metriorhynchidae indet.: [Hua et al., 1998, p. 479, fig. 3]

Экз. ЕП-II-6(749), Ундорский палеонтологический музей, личная коллекция В.М. Ефимова, фрагменты нижней челюсти и других черепных костей, 9 позвонков, большая берцовая кость; Ульяновская обл., Россия; волжский лектостратотип, подзона *Zarajskensis*, верхний титон, верхняя юра.

Metriorhynchidae gen. indet. 2

крокодил, сходный с *Dakosaurus*: [Очев, 1981, с. 103; Ефимов, Чхиквадзе, 1987, с. 201].

Metriorhynchidae gen. et sp. indet.: [Ефимов, 1988б].

Metriorhynchid, возможно *Dakosaurus*: [Storrs, Efimov, 2000, p. 414].

Экз. без номера, коллекция Хвалынского краеведческого музея, заднеуловищный позвонок, пятая метатарзалия, о. Хорошевский, окрестности г. Хвалынска, Саратовская обл., Россия; верхняя юра – ?нижний мел.

Замечания. Судя по описанию костей и фотографии позвонка, материал может рассматриваться только как *Metriorhynchidae* gen. indet.

Подотряд Neosuchia Benton et Clark, 1988

Диагноз. Верхнечелюстная и зубная кости имеют две синусоидальные волны увеличенных зубов; четвертый и пятый верхнечелюстные зубы (один из

них является самым крупным зубом в верхнечелюстном ряду) увеличены; верхнечелюстная кость расположена субвертикально; ретроартикулярный отросток узкий, ориентированный назад; заглазничная кость с сосудистым отверстием; верхневисочное окно окаймлено костным кольцом (за исключением переднемедиального угла); заглазничная дуга с переднелатеральными выступами; нервные дуги задних шейных позвонков узкие в передне-заднем направлении; лобковая кость не входит в состав вертлужной впадины.

Состав. Семейства *Atoposauridae* Gervais, 1871, поздняя юра – поздний мел Европы, поздняя юра – ранний мел Азии; *Dygosauridae* de Stefano, 1903, поздний мел – эоцен Африки, поздний мел – палеоцен Южной и Северной Америки, поздний мел Европы и Индии, палеоцен – эоцен Азии; *Pholidosauridae* Meyer, 1841, мел Европы, ранний мел Африки и Южной Америки, поздний мел Северной Америки; *Goniopholididae* Cope, 1875, юра Северной Америки, поздняя юра – ранний мел Европы и Азии; *Paralligatoridae* Konzhukova, 1954, поздний мел Азии; *Mahajangasuchidae* Sereno et Larsson, 2009, поздний мел Африки и Мадагаскара; *Stomatosuchidae* Stromer, 1925, поздний мел Африки; группировка надсемейственного уровня *Eusuchia* и занимающие внешнее положение по отношению к ней ископаемые близкородственные таксоны продвинутых неозухий (например, роды *Susisuchus* Salisbury, Frey, Martill et Buchy, 2003, ранний мел Южной Америки; *Bernissartia* Dollo, 1883, ранний мел Европы; *Rugosuchus* Wu, Cheng et Russell, 2001, ранний мел Азии; *Shamosuchus* Mook, 1924, поздний мел Азии).

Замечания. Внутри *Neosuchia* четко выделяются следующие монофилетические клады: (1) эндемичные африканские *Mahajangasuchidae*, занимающие базальное положение в системе неозухий; (2) *Pholidosauridae* и *Dygosauridae* вместе с наиболее близкородственными *Goniopholididae*, и (3) *Eusuchia* [Larsson, Sues, 2007]. Положение *Atoposauridae* в системе *Neosuchia* неясно. Данный таксон иногда сближается с эзухиями на основе наличия некоторых форм процельности позвонков [Rogers, 2003].

Paralligatoridae, возможно, являются близкородственным таксоном для Eusuchia.

Семейство Goniopholididae Cope, 1875

Типовой род – *Goniopholis* Owen, 1841.

Диагноз. Носовые кости не участвуют в формировании носового отверстия. Присутствует предглазничная депрессия на латеральной поверхности верхнечелюстной кости. Парные, разделенные перегородкой, узкие хоаны сформированы небными и крыловидными костями, задняя половина которых заходит за подглазничные окна.

Состав. Роды *Calsoyasuchus* Tykoski, Rowe, Ketcham et Colbert, 2002, ранняя юра Северной Америки; *Goniopholis* Owen, 1842, *Sunosuchus* Young, 1948, поздняя юра – ранний мел Европы и Азии; *Amphicotylus* Cope, 1878, *Eutretauranosuchus* Mook, 1967, поздняя юра Северной Америки; *Siamosuchus* Lauprasert, Cunu, Buffetaut, Suteethorn et Thirakhupt, 2007, ранний мел Азии; *Nannosuchus* Owen, 1879, *Anteophthalmosuchus* Salisbury et Naish, 2011, *Hulkepholis* Buscalioni, Alcalá, Espílez et Mampel, 2013, ранний мел Европы; *Denazinosuchus* Lucas et Sullivan, 2003, поздний мел Северной Америки; *Kansasuchus* Efimov, 1975, поздний мел Азии.

Род *Sunosuchus* Young, 1948

Sunosuchus: [Young, 1948, p. 258; Buffetaut, Ingavat, 1980, p. 881; Ефимов, 1988а, с. 81; Wu et al., 1996, p. 608; Storrs, Efimov, 2000, p. 409; Schellhorn et al., 2009, p. 60].

Типовой вид – *Sunosuchus miaoi* Young, 1948.

Диагноз. Предглазничная часть черепа узкая, ее длина больше чем в два раза превышает длину заглазничной области. Небольшая краниальная пластина занимает менее 60% общей ширины черепа на уровне середины верхневисочных отверстий. На лобной кости присутствует продольный гребень. Рельеф задней части дорсальной поверхности теменной кости образован крупными овальными ямками, ориентированными поперечно оси черепа. Парные передние небные отверстия располагаются перед подглазничными окнами. Нижнечелюстной симфиз длинный. Пластинчатая кость лишь немного принимает участие в формировании нижнечелюстного симфиза. Ретроартикулярный отросток расширен, и его дорсальная поверхность ориентирована дорсолатерально.

Видовой состав. *S. miaoi* Young, 1948, *S. junggarensis* Wu, Brinkman et Russell, 1996, поздняя юра Китая; *S. shunanensis* Fu, Ming et Peng, 2005, средняя юра Китая; *S. thailandicus* Buffetaut et Ingavat,

1980, поздняя юра – ?ранний мел Таиланда; *S. shartegensis* Efimov, 1988, поздняя юра Монголии.

Замечания. По результатам кладистических анализов гониофolidид [Andrade et al., 2011; Halliday et al., 2014] было сделано предположение, что род *Sunosuchus* является полифилетическим, и только *S. miaoi* Young, 1948 должен сохранить родовое название *Sunosuchus* (как типовой вид рода). Полифилетический статус рода *Sunosuchus* нуждается в дальнейшей проверке, и в данной работе мы сохраняем его прежний объем.

Sunosuchus shartegensis Efimov, 1988

Рис. 12

Sunosuchus shartegensis: [Ефимов, 1988а, с. 81, рис. 1; 1988б, с. 53, рис. 8; Storrs, Efimov, 2000, p. 409; Halliday et al., 2014, figs. 1–3, 4a].

“*Sunosuchus*” cf. *thailandicus*: [Halliday et al., 2014]

Голотип – ПИН, № 4174/1, фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Шара-Тэг-Ула, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; цаганцабский горизонт, титон-валанжин, верхняя юра.

Материал. Голотип.

Диагноз. Нейроваскулярные отверстия на дорсальной поверхности рострума отсутствуют, предглазничная депрессия заметно отставлена от зубного ряда, квадратная кость относительно широкая, с расширенным медиальным полумышцелком, пластинчатые кости в области симфиза вплотную примыкают к зубному ряду, нижнечелюстной симфиз наклонен дорсально, зубной ряд расположен ниже уровня мыщелка квадратной кости.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В работе Т. Холлидея с соавторами [Halliday et al., 2014] указывается, что *S. shartegensis* может являться синонимом *S. thailandicus*, но эта гипотеза нуждается в дальнейшей проверке с использованием кладистических методов. До подтверждения (или опровержения) синонимии упомянутых видов мы сохраняем самостоятельный видовой статус *S. shartegensis*.

Sunosuchus sp. 1

Goniopholidae: [Несов, 1986, с. 19; 1988, с. 95; 1990, с. 85].

Sunosuchus? : [Ефимов, 1988б, с. 33].

Sunosuchus sp.: [Averianov, 2000, p. 776, fig. 1].

Экз. ZIN PN, № 1/5, левая чешуйчатая кость; ZIN PN, № 2/5, передняя часть левой чешуйчатой кости; ZIN PN, №№ 3–9/5, зубы; ZIN PN, № 10/5, фрагмент туловищного позвонка; ZIN PN, № 11/5, фрагмент левой подвздошной кости; ZIN PN, № 12/5, фрагмент левой подвздошной кости; ZIN PN,

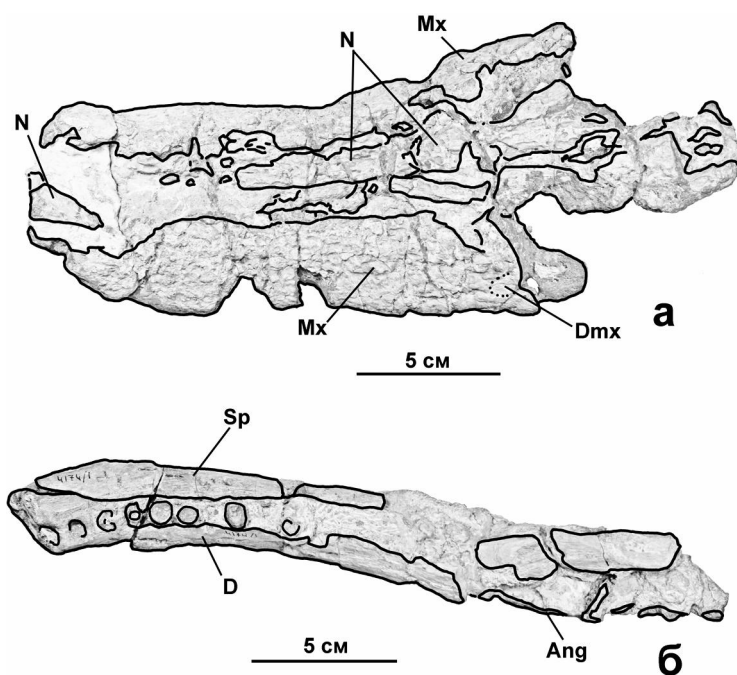


Рис. 12. *Sunosuchus shartegensis* Efimov, 1988, голотип ПИН, № 4174/1, фрагмент черепа с нижней челюстью: *а* – передняя часть черепа сверху, *б* – левая ветвь нижней челюсти сверху; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра.

Обозначения: Ang – угловая кость; D – зубная кость; Dmx – предглазничная депрессия; Mx – верхнечелюстная кость; N – носовая кость; Sp – пластинчатая кость

№ 13/5, фрагмент правой седалищной кости; ZIN PN, № 14/5, дистальная часть левой большой берцовой кости; ZIN PN, № 15/5, проксимальная часть левой малой берцовой кости; ZIN PN, № 16/5, правая первая кость плюсны; ZIN PN, № 17/5, дистальная часть левой(?) второй(?) кости плюсны; ZIN PN, № 18/5, шейная остеодерма; ZIN PN, № 19/5, брюшная остеодерма; местонахождение Сарыкамышсай, правый берег руч. Сарыкамышсай, левого притока р. Нарын, Джалал-Абадская обл., Киргизия; балабансайская свита, келловей, средняя юра.

Род *Kansajsuchus* Efimov, 1975

Kansajsuchus: [Efimov, 1975, с. 147, рис. 1; 1988б, с. 56; Storrs, Efimov, 2000, p. 409].

Turanosuchus: [Efimov, 1988а, с. 83, рис. 2; 1988б, с. 55; Storrs, Efimov, 2000, p. 409].

Типовой вид – *Kansajsuchus extensus* Efimov, 1975.

Диагноз. Предчелюстные кости на дорсальной стороне черепа имеют длинный медиальный контакт друг с другом позади наружной ноздри. На дорсальной поверхности лобной кости присутствует продольный медиальный гребень (в задней половине) и поперечный гребень (немного спереди от середины кости). Лобная кость не доходит до края верхневисочного отверстия. Дорсальная поверхность чешуйчатой и теменной кости плоская, без гребней. Кранио-квадратный проход открытый за счет отсутствия контакта между квадратной и чешуйчатой костями. Отверстие для выхода IX–XI черепных нервов в боковой затылочной кости

очень крупное. Прикус крокодилового типа. Нижнечелюстное отверстие отсутствует. Нижнечелюстной симфиз длинный. Задние челюстные зубы с притупленной коронкой. Брюшной остеодермальный покров с овальными щитками.

Видовой состав. *K. extensus* Efimov, 1975, поздний мел Средней Азии.

Распространение. Поздний мел Средней Азии и Казахстана.

Замечания. *Kansajsuchus* отличается от паралигаторид и *Shamosuchus* наличием длинного медиального контакта предчелюстных костей позади наружной ноздри, отсутствием выхода лобной кости в край верхневисочного отверстия, отсутствием гребней на дорсальной поверхности чешуйчатой и теменной костей, наличием очень крупного отверстия для выхода IX–XI черепных нервов в боковой затылочной кости, прикусом крокодилового типа, длинным нижнечелюстным симфизом и не может рассматриваться в составе семейства Paralligatoridae. *Kansajsuchus* не может быть отнесен к Eusuchia, так как у него имеются амфицельные, а не процельные позвонки (положение хоан для кансайзуха не известно).

По результатам кладистического анализа гониофолидид (Halliday et al., 2014), было подтверждено филогенетическое положение кансайзуха в составе семейства Goniopholididae [см. Efimov, 1975, 1988б; Storrs, Efimov, 2000].

Нижнечелюстной симфиз (голотип *Turanosuchus aralensis* Efimov, 1988) из местонахождения Шах-Шах (Казахстан, бостобинская свита, сантон, верхний мел) по своему строению соответствует строе-

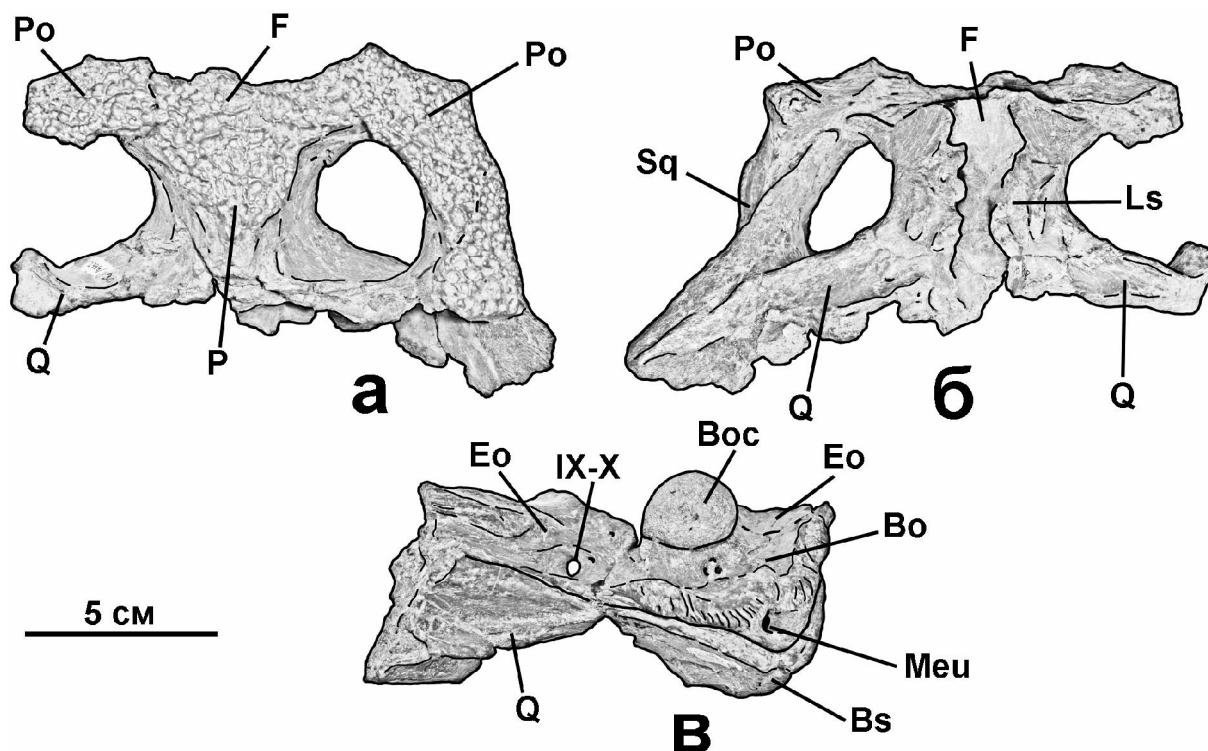


Рис. 13. *Kansajsuchus extensus* Efimov, 1975, экз. ПИН, № 2399/308, фрагмент черепа: *a* – сверху, *б* – снизу, *в* – снизу и сбоку; местонахождение Кансай, Таджикистан; яловачская свита, сантон, верхний мел.

Обозначения: Во – основная затылочная кость; Voc – затылочный мыщелок; Bs – базисфеноид; Eo – боковая затылочная кость; F – лобная кость; Meu – центральное отверстие евстахиевой трубы; P – теменная кость; Po – заглазничная кость; Q – квадратная кость; Sq – чешуйчатая кость; IX-XI – отверстие для выхода IX–XI черепных нервов

нию передней части морды *Kansajsuchus extensus*. В результате *Turanosuchus* Efimov, 1988 рассматривается нами как младший синоним *Kansajsuchus* Efimov, 1975 и соответственно *Turanosuchus aralensis* Efimov, 1988 – как младший синоним *Kansajsuchus extensus* Efimov, 1975.

Kansajsuchus extensus Efimov, 1975

Рис. 13; табл. VI

Kansajsuchus extensus: [Ефимов, 1975, с. 147, рис. 1; 1988б, с. 56, рис. 10, 11; Storrs, Efimov, 2000, p. 409; Halliday et al., 2014, figs. 5–10].

Turanosuchus aralensis: [Ефимов, 1988а, с. 83, рис. 2; 1988б, с. 55; Storrs, Efimov, 2000, p. 409].

Голотип – ПИН, № 2399/301; фрагмент правой и левой предчелюстных костей одной особи; местонахождение Кансай, Ферганская впадина, Согдийская обл., Таджикистан; яловачская свита, сантон, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2399/302–355, черепные кости и их фрагменты, позвонки, зубы, остеодермы из типового местонахождения; экз. ПИН, № 2229/507, нижнечелюстной симфиз (голотип *Turanosuchus aralensis* Efimov, 1988), экз. ПИН, №№ 2229/501–505, фрагменты черепных и пост-

краниальных костей; местонахождение Шах-Шах, Северо-Восточное Приаралье, Кызылординская обл., Казахстан, бостобинская свита, сантон, верхний мел; экз. ЦНИГР, № 8/12457, теменная и верхнезатылочная кости; местонахождение Байболат, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан, бостобинская свита, сантон, верхний мел.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Поздний мел Средней Азии и Казахстана.

Goniopholididae gen. indet.

cf. *Sunosuchus* sp.: [Averianov et al., 2005, p. 791; Скучас и др., 2005, с. 121; Скучас, 2006, с. 95].

Goniopholididae indet.: [Kuzmin et al., 2013, p. 452–457, figs. 1–3].

Экз. ZIN PH, № 1/176, фрагмент верхнечелюстной кости; ZIN PH, № 2/176, фрагмент левой носовой кости; ZIN PH, № 3/176, передний фрагмент правой пластинчатой кости; ZIN PH, №№ 4–8/176, зубы; ZIN PH, № 9/176, фрагмент дорсальной остеодермы; ZIN PH, № 10/176, фрагмент вентральной остеодермы, 17 зубов без номеров; местонахождение Березовский разрез, Шарыповский район,

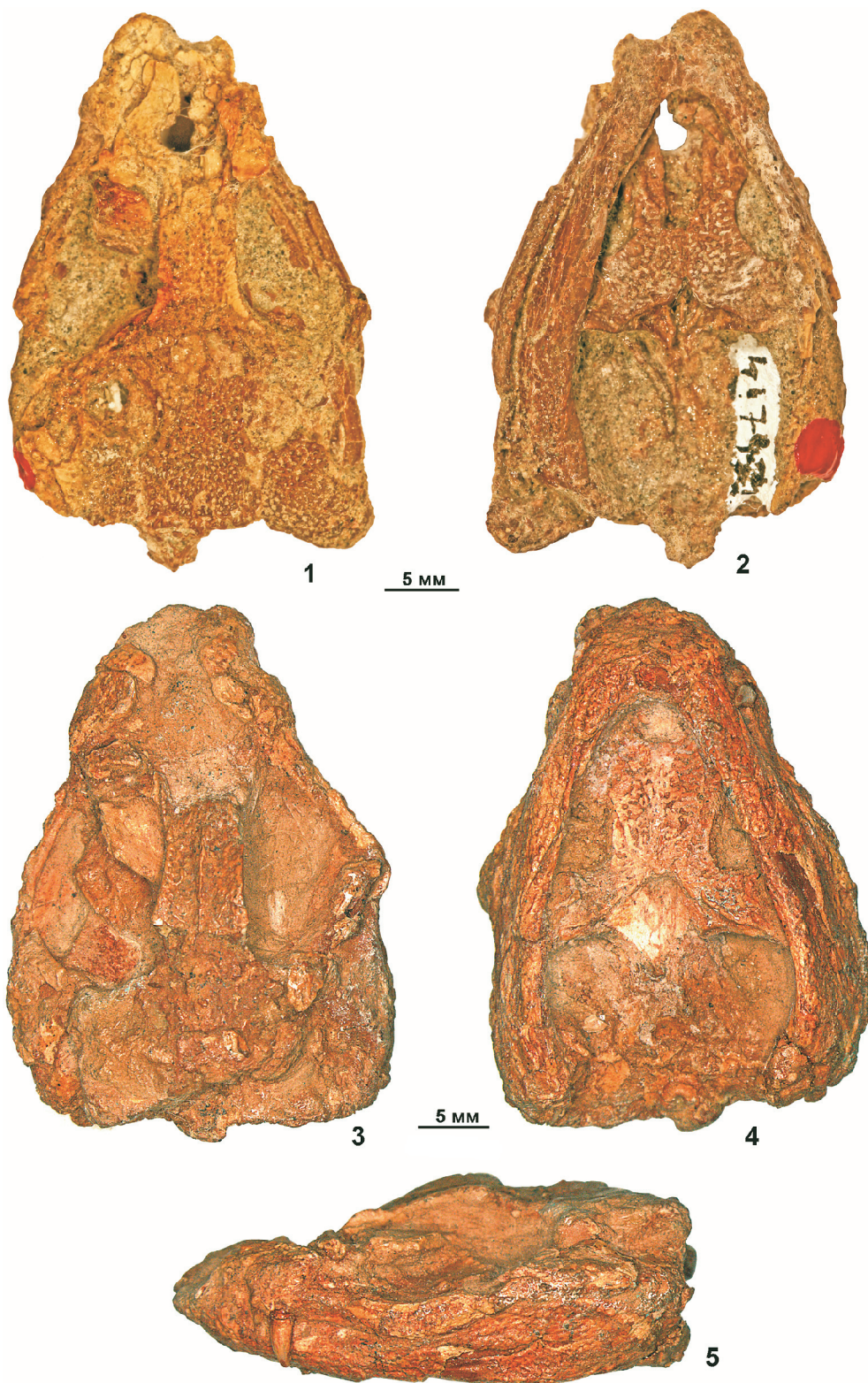


Таблица III. Фиг. 1, 2. *Shartegosuchus asperopalatum* Ефимов, 1988, голотип ПИН, № 4171/2, фрагмент черепа с нижней челюстью: 1 – вид сверху, 2 – вид снизу; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра. Фиг. 3–5. *Kiyasuchus saevi* Ефимов et Leschinsky, 2000, голотип ПМ ТГУ, № 16/I-184, фрагмент черепа с нижней челюстью: 3 – вид сверху, 4 – вид снизу, 5 – вид сбоку; местонахождение Шестаково 3, Чебулинский р-н, Кемеровская обл., Россия; илекская свита, нижний мел

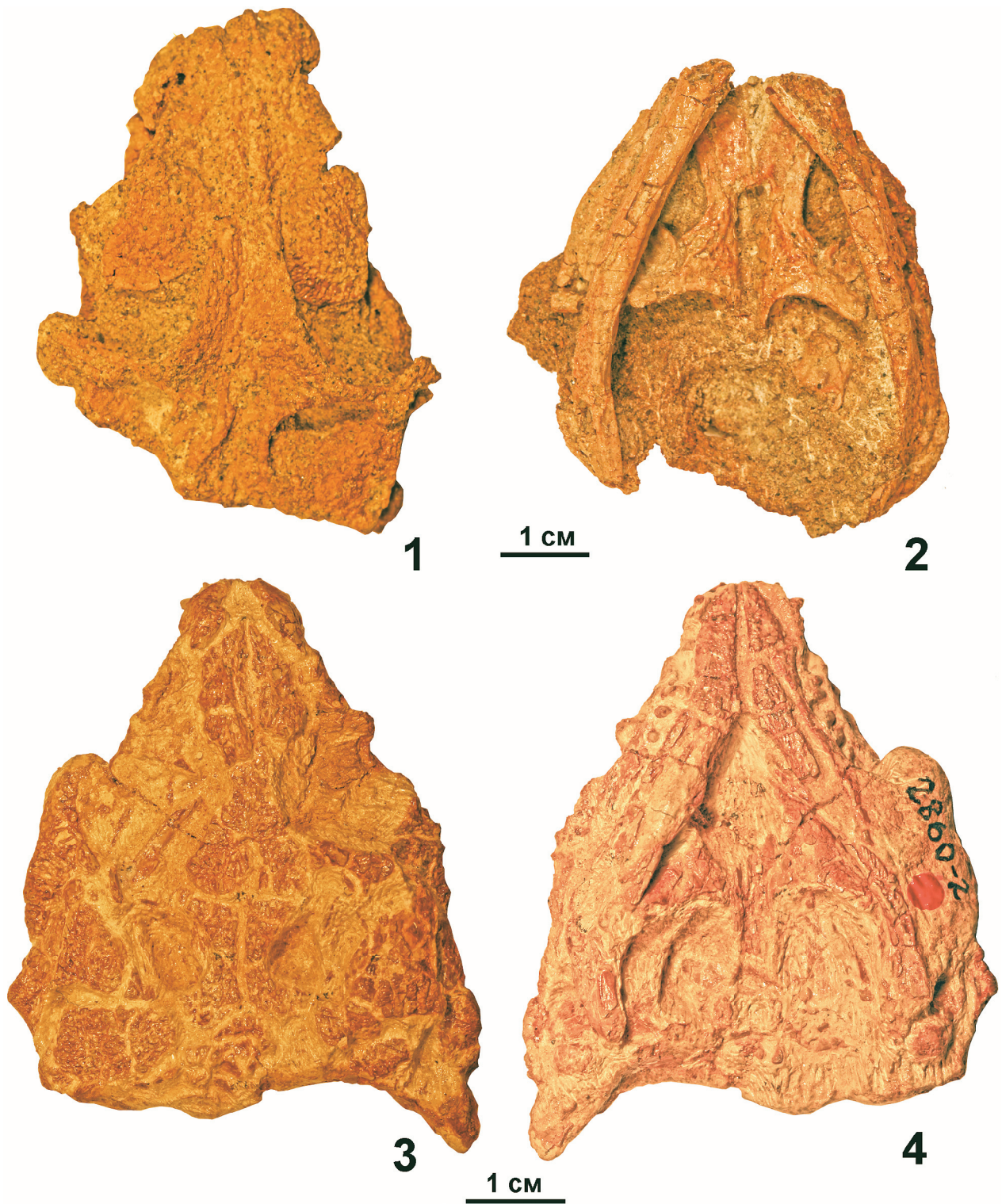


Таблица IV. Фиг. 1, 2. *Nominosuchus matutinus* Efimov, 1996, голотип ПИН, № 4174/4, фрагмент черепа: 1 – вид сверху, 2 – вид снизу; местонахождение Шар-Тег, Монголия; верхняя юра.
 Фиг. 3, 4. *Tagarosuchus kulemzini* Efimov, 1999, голотип ПИН, № 2860/2, фрагмент черепа с нижней челюстью: 3 – вид сверху, 4 – вид снизу; местонахождение Шестаково 3, Чебулинский р-н, Кемеровская обл., Россия; илекская свита, нижний мел

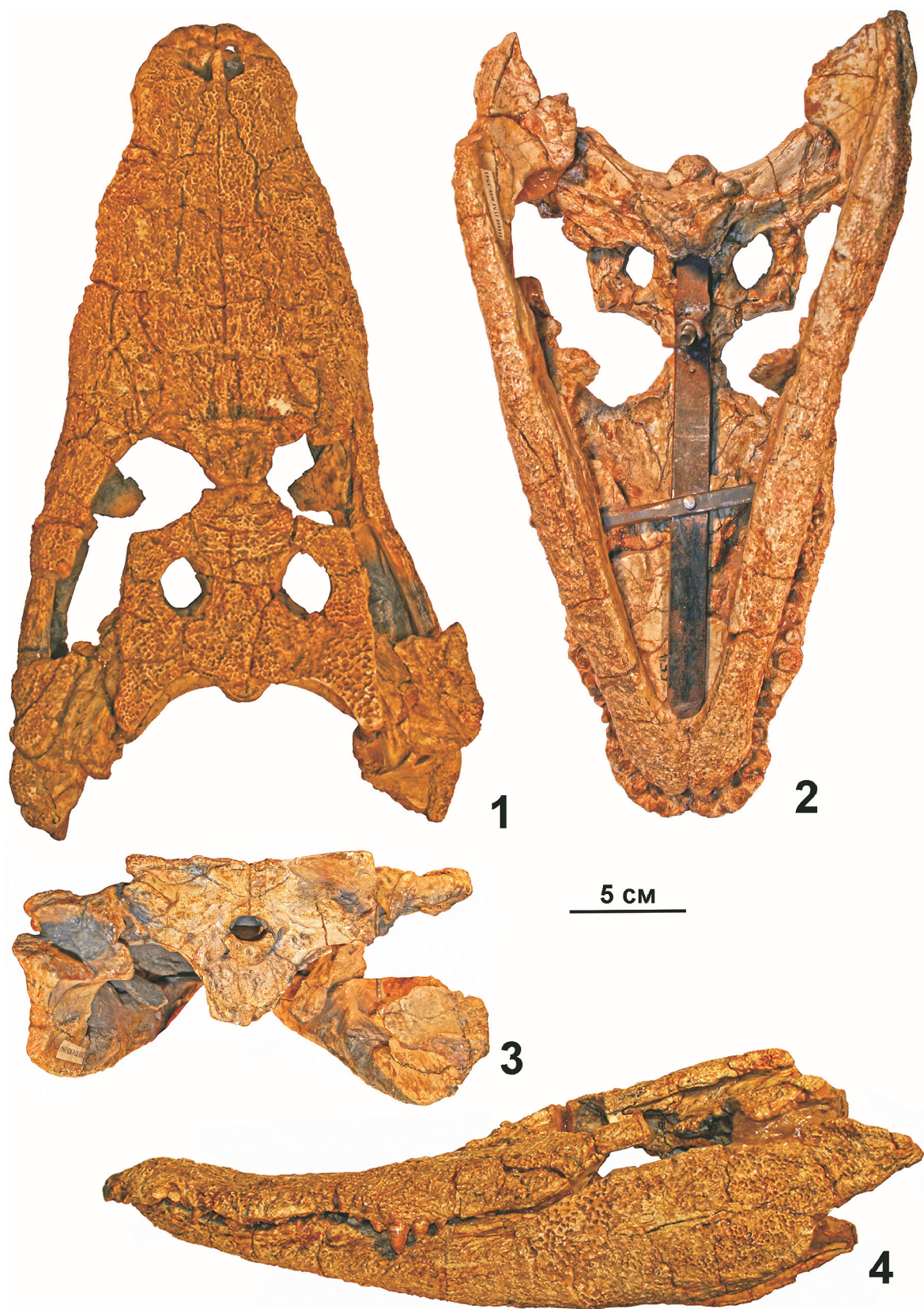


Таблица V. Фиг. 1–4. *Paralligator gradilifrons* Konzhukova, 1954, голотип ПИН, № 554/1, фрагмент черепа с нижней челюстью: 1 – вид сверху, 2 – вид снизу, 3 – вид сзади; 4 – вид сбоку; местонахождение Ширэгин-Нашун, Монголия; баинширэинская свита, сеноман-сантон, верхний мел

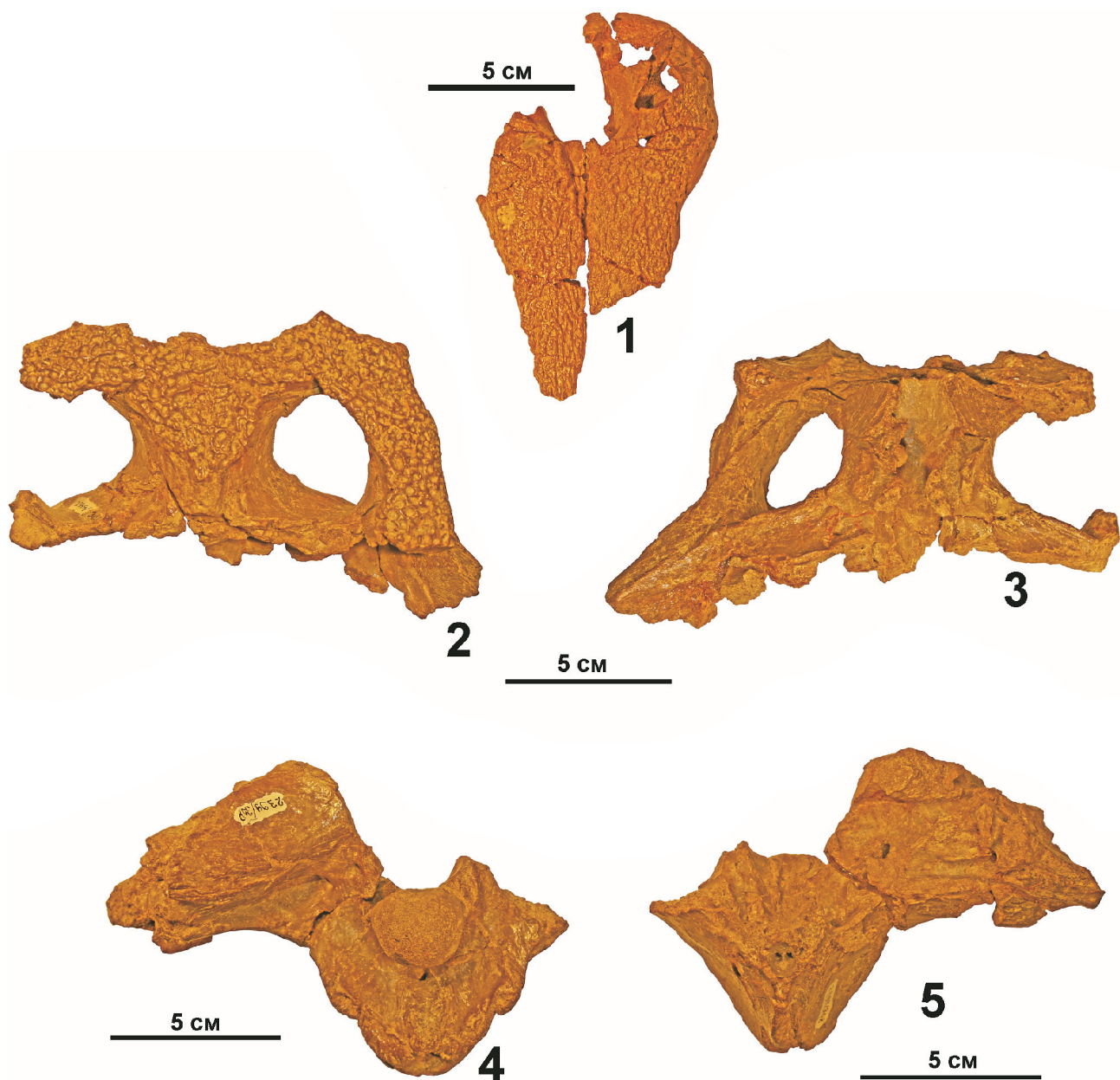


Таблица VI. Фиг. 1–5. *Kansajsuchus extensus* Efimov, 1975; 1 – голотип ПИН, № 2399/301, фрагмент правой и левой предчелюстных костей, вид сверху; 2–5 – экз. ПИН, №№ 2399/308, фрагмент черепа: 2 – вид сверху, 3 – вид снизу, 4 – вид сзади, 5 – вид спереди; местонахождение Кансай, Таджикистан; яловачская свита, сантон, верхний мел.

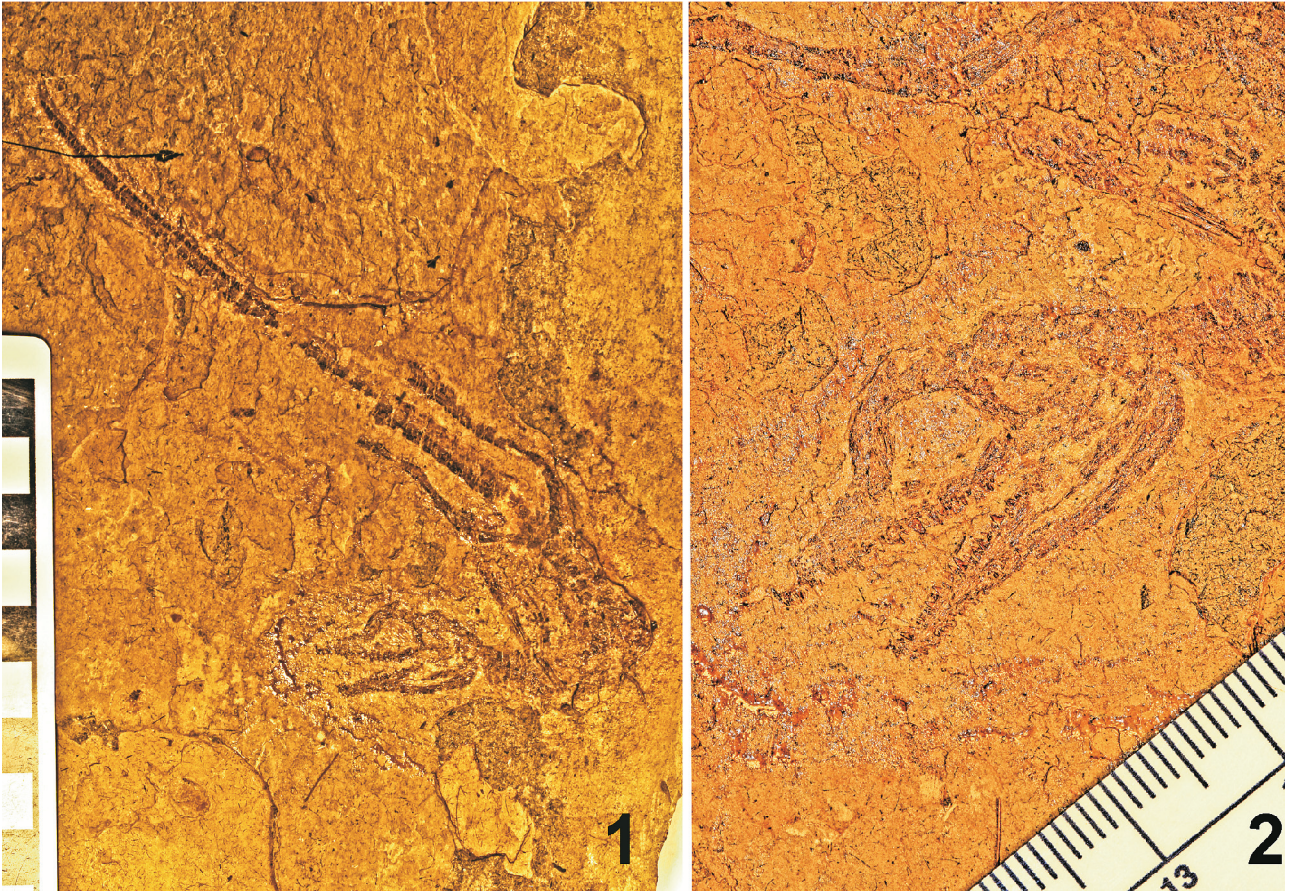


Таблица VII. Фиг. 1, 2. *Karatausuchus sharovi* Efimov, 1976, голотип ПИН, № 2585/1, отпечаток скелета: 1 – общий вид, 2 – область черепа; местонахождение Михайловка, хребет Каратау, Южный Казахстан; карабастауская свита, оксфорд-киммеридж, верхняя юра

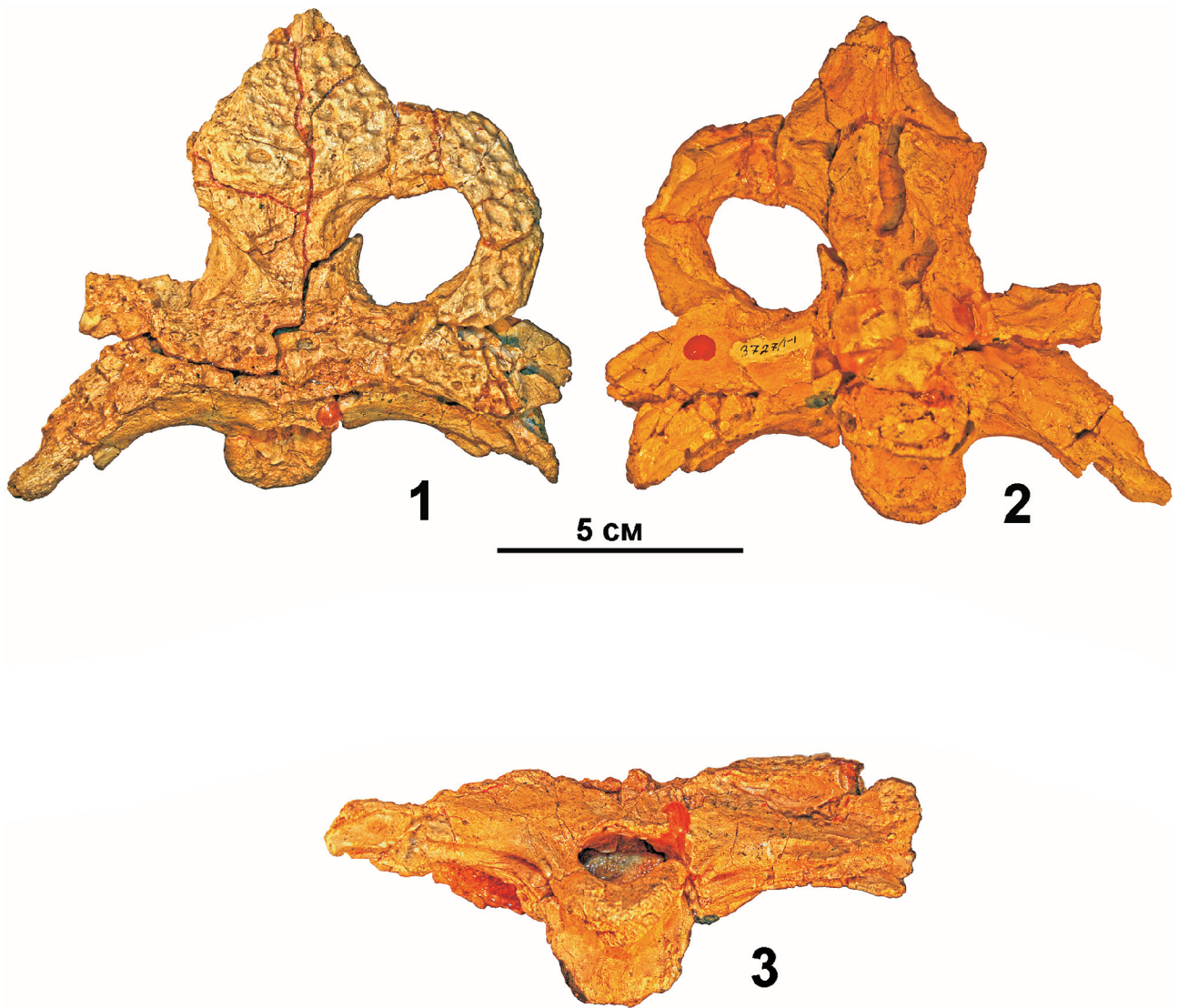


Таблица VIII. Фиг. 1–3. *Ferganosuchus planus* Ефимов, 1982, голотип ПИН, № 3727/1, фрагмент черепа: 1 – вид сверху, 2 – вид снизу, 3 – вид сзади; местонахождение Андарак, Киргизия; средний эоцен, алайский ярус



1



2



3

1 cm

Таблица IX. Фиг. 1–3. *Tadjhikosuchus macrodentis* Efimov, 1982, голотип ПИН, № 2399/457, передний фрагмент зубной кости: 1 – сверху, 2 – снизу, 3 – медиально; местонахождение Кансай, Таджикистан; яловачская свита, сантон, верхний мел

Красноярский край, Россия; верхняя часть итатской свиты, бат, средняя юра.

Семейство Paralligatoridae Konzhukova, 1954

Paralligatoridae: [Конжукова, 1954, с. 172; Ефимов, 1982, с. 149; Несов и др., 1989, с. 149; Storrs, Efimov, 2000, p. 410].

Shamosuchidae: [Ефимов, 1983, с. 78; 1988б, с. 61].

Типовой род – *Paralligator* Konzhukova, 1954.

Диагноз. Присутствует развитая система гребней на костях крыши черепа (единный поперечный предглазничный гребень расположен на лобных, предлобных, слезных костях, имеются продольные медиальные гребни на лобных и теменных костях, присутствуют гребни на скуловой, чешуйчатой и надугловой костях). Имеется система глубоких борозд, прослеживаемая от наружной ноздри до глазниц (в области предглазничного гребня правая и левая половины системы образуют анастомоз). Хоаны вытянуты в передне-заднем направлении, разделены продольно костной перегородкой и располагаются большей частью в крыловидных костях (только передний край сформирован небными костями). Кранио-квадратный проход открытый за счет отсутствия в данном регионе контакта между квадратной и чешуйчатой костями. Челюстной симфиз короткий. Нижнечелюстное отверстие отсутствует. Прикус аллигаторного типа. Задние челюстные зубы с притупленной коронкой. Имеются более чем два параллельных ряда дорсальных остеодерм.

Состав. Род *Paralligator* Konzhukova, 1954, поздний мел Монголии.

Замечания. Типовым родом семейства Paralligatoridae изначально являлся *Paralligator* с типовым видом *P. gradilifrons* [Конжукова, 1954]. В дальнейшем М.Б. Ефимов [Ефимов, 1983] выделил новое семейство Shamosuchidae и синонимизировал *Paralligator* Konzhukova, 1954 с *Shamosuchus* Mook, 1924, с типовым видом *Sh. djadochtaensis* Mook, 1924 из монгольского местонахождения Баин-Дзак [Mook, 1924] (барунгойотская свита, кампан, верхний мел). Кроме *Sh. djadochtaensis*, к роду *Shamosuchus* были отнесены ранее описанные из позднего мела Монголии виды: *Paralligator gradilifrons* Konzhukova, 1954, *P. ancestralis* Konzhukova, 1954, *P. major* Efimov, 1981, *P. ulgicus* Efimov, 1981 [Ефимов, 1983]. Объем рода *Shamosuchus* также увеличился за счет описания новых позднемеловых монгольских видов: *Sh. tersus* Efimov, 1983, *Sh. ulanicus* Efimov, 1983 [Ефимов, 1983]. Название Paralligatoridae Konzhukova, 1954 является приоритетным по отношению к Shamosuchidae Efimov, 1983, и оно было сохранено для монотипического семейства,

объединяющего все виды *Shamosuchus* (см. [Storrs, Efimov, 2000]).

После описания новых находок *Sh. djadochtaensis* [Pol et al., 2009] стало ясно, что данный вид сильно отличается по своему строению от всех остальных монгольских «шамозухов» и они должны быть разнесены в разные роды, а сам вид *Sh. djadochtaensis* и, соответственно, род *Shamosuchus* должны быть выведены из семейства Paralligatoridae. Таким образом, мы вернули родовое название *Paralligator* Konzhukova, 1954 для всех позднемеловых монгольских «шамозухов», за исключением *Sh. djadochtaensis*. Основными отличиями *Shamosuchus* от *Paralligator* являются: наличие прощельных шейных позвонков (амфищельные у *Paralligator*), отсутствие системы глубоких борозд на крыше черепа (присутствует у *Paralligator*), отсутствие контакта удлинненной слезной кости с носовой (контактирует у *Paralligator*), наличие увеличенного третьего зуба на верхнечелюстной кости (для *Paralligator* характерны увеличенные четвертый и пятый зубы).

Род *Paralligator* Konzhukova, 1954

Paralligator: [Конжукова, 1954, с. 172; Sun, 1958, p. 227; Ефимов, 1981, с. 26].

Shamosuchus: [Ефимов, 1982, с. 150; 1988б, с. 61; Storrs, Efimov, 2000, p. 411 (partim)].

Типовой вид – *Paralligator gradilifrons* Konzhukova, 1954.

Диагноз. Род монотипического семейства.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Поздний мел Монголии.

Замечания. Для представителей рода *Paralligator* характерна значительная изменчивость в скульптуре костей крыши черепа, которая, в первую очередь, проявляется в различной высоте и длине гребней. Поэтому степень выраженности гребней и признаки, изменяющиеся в онтогенезе (например, общий размер, форма верхних височных отверстий, расстояние между верхневисочными отверстиями), не могут использоваться для установления видов параллигаторов. Кроме того, такой признак, как вхождение носовых костей в наружное носовое отверстие, может сильно варьировать у особей одного вида крокодилов. Например, для ископаемого крокодила *Leidyosuchus canadensis* из позднего мела Северной Америки было показано, что у некоторых особей данного вида носовые кости доходили до наружного носового отверстия, а у некоторых – нет [Wu et al., 2001]. Таким образом, различия по данному признаку не могут являться основанием для выделения новых видов.

В результате все установленные ранее виды – *P. ancestralis* Konzhukova, 1954, *P. major* Efimov, 1981, *P. ulgicus* Efimov, 1981, *Shamosuchus tersus* Efimov, 1983, *Sh. ulanicus* Efimov, 1983 – не имеют четких диагностических отличий от типового вида и рассматриваются нами как младшие синонимы *P. gradilifrons* Konzhukova, 1954.

Род *Paralligator* не может быть отнесен к *Eusuchia*, так как у его представителей хоаны не полностью локализованы в крыловидных костях и отсутствует процельность позвонков. Скорее всего, *Paralligator* является близкородственным *Eusuchia* [Storrs, Efimov, 2000]. На это родство указывает наличие у *Paralligator* более чем двух параллельных рядов дорсальных остеодерм и отсутствие передне-латерального отростка дорсальных остеодерм, характерного для более примитивных *Neosuchia* (например, *Goniopholididae*).

Paralligator gradilifrons Konzhukova, 1954

Табл. V

Paralligator gradilifrons: [Конжукова, 1954, с. 172, рис. 1–7, табл. I, табл. II, фиг. 1–3].

Shamosuchus gradilifrons: [Ефимов, 1988б, с. 64, рис. 16; Storrs, Efimov, 2000, p. 411, fig. 20.6].

Paralligator ancestralis: [Конжукова, 1954, с. 181, рис. 8–9].

Shamosuchus ancestralis: [Ефимов, 1983, с. 84, рис. 5; Ефимов, 1988б, с. 67, рис. 18; Storrs, Efimov, 2000, p. 411].

Paralligator major: [Ефимов, 1981, с. 26, рис. 1].

Shamosuchus major: [Ефимов, 1983, с. 80, рис. 2; Ефимов, 1988б, с. 63, рис. 15; Storrs, Efimov, 2000, p. 411].

Paralligator ulgicus: [Ефимов, 1981, с. 27, рис. 2].

Shamosuchus ulgicus: [Ефимов, 1983, с. 83, рис. 4; Ефимов, 1988б, с. 65, рис. 17; Storrs, Efimov, 2000, p. 411, figs. 20.8, 20.9].

Shamosuchus ulanicus: [Ефимов, 1983, с. 85, рис. 6; Ефимов, 1988б, с. 68, рис. 19; Storrs, Efimov, 2000, p. 411].

Shamosuchus tersus: [Ефимов, 1983, с. 87, рис. 7; Ефимов, 1988б, с. 69, рис. 20–22; Storrs, Efimov, 2000, p. 411, fig. 20.7].

Голотип – ПИН, № 554/1, фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Ширэгин-Нашун, Монголия; байнширэнская свита, сеноман-сантон, верхний мел.

Экз. ПИН, №№ 551/21-1, фрагмент крыши черепа (голотип *Sh. ancestralis* Konzhukova, 1954), ПИН, №№ 551/29-(2-158), фрагментарные черепные и посткраниальные кости, местонахождение Ногон-Цав; ПИН, №№ 4216/300, 301, 302, фрагменты черепных костей; Монголия; нэмегтинская свита (?), верхний мел.

Экз. ПИН, № 3726/501, фрагмент черепа (голотип *Sh. major* Efimov, 1981), фрагменты посткраниального скелета, экз. ПИН №№ 3726/502, 503; местонахождение Хонгил-Цав, Монголия; байнширэнская свита, сеноман-сантон, верхний мел.

Экз. ПИН, № 3458/501, фрагмент черепа и остеодермального панциря (голотип *Sh. ulgicus* Efimov, 1981); местонахождение Амтгай; фрагменты черепа, экз. ПИН № 3458/502; местонахождение Байшин-Цав, Монголия; байнширэнская свита, сеноман-сантон, верхний мел.

Экз. ПИН № 3140/502 (голотип *Sh. ulanicus* Efimov, 1983); местонахождение Улан-Булак; фрагменты черепных костей из местонахождений Улан-Хушу, Бамбу-Кудук (экз. ПИН, № 3905/501) и Цаган-Хушу (экз. ПИН, № 3140/501), Монголия; нэмегтинская свита, маастрихт, верхний мел.

Экз. ПИН, № 3141/501, фрагмент черепа (голотип *Sh. tersus* Efimov, 1983), фрагменты черепных и посткраниальных костей из местонахождения Ногон-Цав (экз. ПИН, №№ 3141/502, 503), Монголия; нэмегтинская свита, маастрихт, верхний мел.

Материал. Голотип.

Распространение. Типовое местонахождение.

Neosuchia incertae sedis

Род *Shamosuchus* Mook, 1924

Shamosuchus: [Mook, 1924, p. 1; Ефимов, 1982, с. 150; 1988б, с. 61; Storrs, Efimov, 2000, p. 411].

Типовой вид – *Shamosuchus djadochtaensis* Mook, 1924.

Диагноз. Вырезка на месте контакта предчелюстной и верхнечелюстной костей отсутствует; третий зуб на верхнечелюстной кости увеличен; удлиненная слезная кость не контактирует с носовой костью; дорсальная поверхность слезной и предлобной костей имеет гладкую округленную депрессию, окаймленную гребнями; лобная кость имеет возвышенные орбитальные края и достигает верхневисочного окна; присутствует неглубокая и широкая борозда на чешуйчатой кости, которая сужается назад и прерывается на уровне слуховой вырезки и снова появляется вдоль латерального края заднелатерального отростка чешуйчатой кости; узкий восходящий отросток квадратно-скуловой кости имеет слабо развитый гребень, расположенный близко к его переднему краю, и выступ на заднем крае нижневисочного отверстия; небольшое сифо尼亚льное отверстие расположено антеровентрально по отношению к ушной вырезке; на квадратной кости присутствует хорошо развитый гребень; небная перегородка между суборбитальными окнами в виде песочных часов, с вогнутыми латеральными краями; латеральные края отверстия хоан сформированы

рованы в основном птеригоидами; базисфеноид имеет среднюю экспозицию на вентральной поверхности и небольшую – на латеральной поверхности мозговой коробки; заднее отверстие кранио-квадратного канала расположено близко к латеральному краю парокципитального отростка; затылочный мышцелок и вентральная поверхность основной затылочной кости немного наклонены постероventрально; отверстие блуждающего нерва неразделенное; нижнечелюстное отверстие закрыто и латеральная поверхность угловой и надугловой костей имеет продольную борозду; шейные позвонки процельные; первый туловищный позвонок процельный; хвостовые позвонки амфицельные; дорсальные остеодермы налегали друг на друга; дорсальные остеодермы с дискретными выпуклостями на их передних краях и с чрезвычайно крупными киями, смещенные к их заднему краю; имеются аппендикулярные остеодермы.

Видовой состав. *Shamosuchus djadochtaensis* Mook, 1924, поздний мел Монголии.

Shamosuchus djadochtaensis Mook, 1924

Рис. 14

Shamosuchus djadochtaensis: [Mook, 1924, p. 1, figs. 1, 2; Ефимов, 1988б, с. 62, рис. 13; Storrs, Efimov, 2000, p. 411; Pol et al., 2009, p. 1, figs. 3–36].

Голотип – AMNH, № 6412, фрагмент черепа с нижней челюстью; местонахождение Баин-Дзак, Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. IGM, 100/1195, фрагмент скелета; местонахождение Уха Толгод, Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Местонахождения джадохтской свиты Баин-Дзак и Уха Толгод.

Замечания. Экземпляры *Sh. djadochtaensis* имеют небольшие размеры и ряд ювенильных признаков (крупные глазницы, укороченный лицевой отдел черепа и др., см. [Pol et al., 2009]) – возможно, они принадлежали молодым особям. Согласно результатам филогенетического анализа, *Sh. djadochtaensis* вместе с *Rugosuchus* из раннего мела Китая формируют кладу, сестринскую для *Eusuchia* [Pol et al., 2009].

Род *Karatausuchus* Efimov, 1976

Karatausuchus: [Ефимов, 1976а, с. 126; 1988б, с. 59; Storrs, Efimov, 2000, p. 408].

Типовой вид – *Karatausuchus sharovi* Efimov, 1976.

Диагноз. Нижнечелюстное отверстие отсутствует. Ретроартикулярный отросток хорошо развит. Прикус аллигаторного типа. Зубов более 90, корон-

ки зубов уплощены латерально. Тела позвонков амфилатицельные. Остеодермальный покров отсутствует. Размеры некрупные.

Видовой состав. *K. sharovi* Efimov, 1976, поздняя юра Южного Казахстана.

Замечания. Род *Karatausuchus* с типовым видом *K. sharovi* Efimov, 1976 описан по отпечатку и противопечатку ювенильной особи. Сохранность голотипа *K. sharovi* не позволяет выявить большинство деталей строения скелета и определить точную систематическую принадлежность рода. Ювенильный статус единственного известного экземпляра также затрудняет детальное сравнение с другими крокодилиформами. Тем не менее *Karatausuchus* отличается от протозухий наличием хорошо развитого ретроартикулярного отростка, а от эзухий – амфилатицельными, а не процельными позвонками. Для *Karatausuchus* характерно отсутствие нижнечелюстного отверстия – признак, встречающийся в различных группах мезозукокродилий, например у атопозаврид и параллигаторид. *Karatausuchus* не может быть отнесен к атопозавридам (из-за отсутствия гетеродонтности зубной системы) или к параллигаторидам (из-за отсутствия притупленности коронки задних зубов). В результате род *Karatausuchus* рассматривается нами как *Neosuchia incertae sedis*.

Karatausuchus sharovi Efimov, 1976

Табл. VII

Karatausuchus sharovi: [Ефимов, 1976а, с. 126; 1988б, с. 59, рис. 12; Storrs, Efimov, 2000, p. 408, fig. 20.4].

Голотип – ПИН, № 2585/1, полный, но плохо сохранившийся скелет молодой особи, с противопечатком; местонахождение Михайловка, Чимкентская обл., Чайанский р-он, хребет Каратау, Южный Казахстан; карабастауская свита, оксфорд-киммеридж, верхняя юра.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Neosuchia nomina dubia

Shamosuchus borealis Efimov, 1975

Kansajsuchus borealis: [Ефимов, 1975, с. 148, рис. 2].

Shamosuchus occidentalis: [Ефимов, 1982, с. 149, рис. 2б-в; Storrs, Efimov, 2000, p. 411].

Shamosuchus borealis: [Ефимов, 1988б, с. 72, рис. 23].

Kansajsuchus borealis: [Резвый, 2001, с. 244].

Экз. ПИН, № 327/721 (голотип *Sh. occidentalis* Efimov, 1982), фрагмент передней части черепа, экз. ЦНИГР, №№ 312–330/12457, черепные и дру-

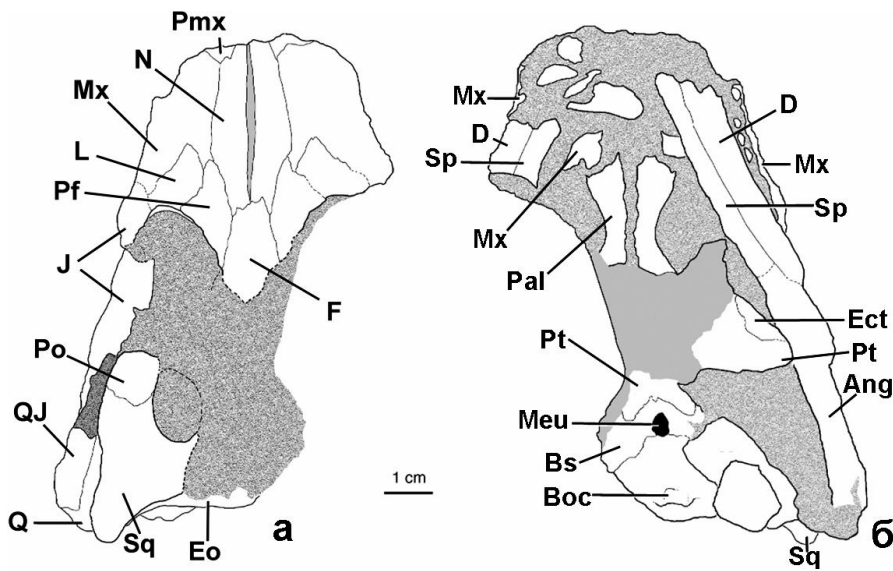


Рис. 14. *Shamosuchus djadochtaensis* Mook, 1924, голотип AMNH, № 6412, фрагмент черепа: *a* – сверху, *б* – снизу (по [Pol et al., 2009, figs. 3, 4]); местонахождение Баин-Дзак, Монголия; джадохтская свита, кампан, верхний мел.

Обозначения: Ang – угловая кость; Voc – затылочный мыщелок; Bs – базифеноид; D – зубная кость; Ect – эктоптеригоид; Eo – боковая затылочная кость; F – лобная кость; J – скуловая кость; L – слезная кость; Meu – центральное отверстие евстахиевой трубы; Mx – верхнечелюстная кость; N – носовая кость; Pal – небная кость; Pf – предлобная кость; Pmx – предчелюстная кость; Po – заглазничная кость; Pt – крыловидная кость; Q – квадратная

кость; QJ – квадратно-скуловая кость; Sp – пластинчатая кость; Sq – чешуйчатая кость

кие кости, местонахождение Джаракудук, Центральные Кызылкумы, Мингбулакский р-н, Навоийская обл., Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Замечания. Голотип (фрагмент лобной и предлобных костей) *Shamosuchus borealis* Efimov, 1975 имеет плохую сохранность и характеризуется наличием поперечного гребня. Сходный гребень имеется не только у *Shamosuchus*, но и у представителей родов *Kansajsuchus* и *Paralligator*, и соответственно данный экземпляр может быть определен только как *Neosuchia indet.*

Shamosuchus karakalpakensis Nessov et Cherepanov in Nessov et al., 1989

Shamosuchus karakalpakensis: [Несов и др., 1989, с. 149, табл II, фиг. 8; Storrs, Efimov, 2000, p. 411].

Экз. ЦНИГР, № 311/12457 (голотип *Sh. karakalpakensis* Nessov et Cherepanov, 1989), фрагмент лобной кости, экз. ЦНИГР, № 312-330/12457, черепные и другие кости; местонахождение Шейхджейли, локальная точка СШД-8а, Каракалпакия, Узбекистан; ходжакульская свита, сенман, верхний мел.

Замечания. Материал по *Shamosuchus karakalpakensis* не имеет диагностических признаков, отличающих его от других позднемиловых неозухий (например, *Shamosuchus*, *Paralligator*, *Kansajsuchus*), и поэтому данный таксон может рассматриваться только как *nomen dubium*.

Zholsuchus procerus Nessov et Cherepanov, 1989

Zholsuchus procerus Nessov et Cherepanov, 1989: [Несов и др., 1989, табл. II, фиг. 6; Несов, 1997, табл. 12, фиг. 5].

Экз. ЦНИГР, № 381/12457 (голотип *Zh. procerus* Nessov et Cherepanov, 1989), фрагмент предчелюстной кости; местонахождение Джаракудук, Центральные Кызылкумы, Мингбулакский район, Навоийская обл., Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Замечания. Фрагмент предчелюстной кости из-за своей фрагментарности не может быть определен точнее, чем *Crocodyliiformes indet.*, и соответственно *Zholsuchus procerus* Nessov et Cherepanov, 1989 является *nomen dubium*.

Инфраотряд Eusuchia Huxley, 1875

Диагноз. Хоаны полностью окружены крыловидными костями. Тела шейных, туловищных и хвостовых позвонков процельные. Имеется более чем два параллельных ряда дорсальных остеодерм.

Состав. Прimitивные базальные роды: *Hylaeochampsia* Owen, 1874, ранний мел Европы; *Isisfordia* Salisbury, Molnar, Frey et Willis, 2006, конец раннего мела – начало позднего мела Австралии; кроновая группа эзухий *Crocodylia* Gmelin, 1789, включающая надсемейства *Gavialoidea* Adams, 1854, поздний мел – палеоцен Европы, поздний мел – эоцен Северной Америки, поздний мел – плейстоцен Южной Америки, миоцен – современность Азии, плиоцен – современность Индии, плейстоцен Ин-

донезии, эоцен – миоцен Африки; *Alligatoroidea* Gray, 1844, поздний мел – миоцен Европы, поздний мел – современность Северной Америки, палеоцен – современность Южной Америки, поздний мел – современность Азии, поздний мел Индии; *Crocodyloidea* Cuvier, 1807, поздний мел – миоцен Европы, поздний мел – современность Северной Америки, палеоцен – современность Южной Америки, поздний мел – современность Азии, эоцен – современность Африки, современность Мадагаскара, ранний мел – современность Австралии; семейства, не включаемые ни в одно из надсемейств: *Pristichampsidae* Kuhn, 1968, эоцен Европы, Северной Америки, Азии; *Aegyptosuchidae* Kuhn, 1936, поздний мел Африки.

Замечания. В состав *Eusuchia* включают вне-ранговый таксон *Crocodylia* Gmelin, 1789 (кронная группа *Eusuchia*, объединяющая всех современных эузухий и близкородственные им вымершие группы). *Crocodylia* могут быть диагностированы следующим образом: краниальная пластина с практически горизонтальными сторонами; заднелатеральный отросток чешуйчатой кости хорошо развит; подпорки предлобных костей узкие или продольно расширенные в своей дорсальной и столбчатые в вентральной части; слезная кость имеет широкий контакт с носовой; задний (каудальный) отросток верхнечелюстной кости отсутствует; заглазничная перегородка узкая; шов между лобной и теменной костями обычно волнообразный; нижнечелюстное отверстие присутствует; ретроартикулярный отросток ориентирован в заднедорсальном направлении; туловищные позвонки сильно процельные; первый хвостовой позвонок двояковыпуклый; проксимальный конец локтевой кости значительно шире, чем дистальный.

Род *Borealosuchus* Brochu, 1997 из позднего мела – эоцена Северной Америки не может быть помещен ни в одно из вышеперечисленных надсемейств или семейств.

Надсемейство *Gavialoidea* Adams, 1854

Диагноз. Симфиз пластинчатой кости длинный (более пяти альвеол), V-образный; зубная кость не вогнута на дорсальной поверхности между четвертой и десятой альвеолами; наружные ноздри выступают дорсально; чешуйчатая борозда расширена в передней части; максиллярные зубы гомодонтные, четвертая и пятая альвеолы не увеличены; небный отросток клиновидный, с острым концом; широкая экспозиция базисфеноида (при виде сзади) отсутствует; премаксилла простирается на дорсальной поверхности роострума назад дальше уровня третьей максиллярной альвеолы; второй шейный

позвонок (эпистрофей) с раздвоенным гипофизальным килем.

Состав. Базальные роды («торакозаврины»): *Euthoracosaurus* Brochu, 2004, поздний мел Северной Америки; *Thoracosaurus* Leidy, 1852 поздний мел – палеоцен Европы и Северной Америки; роды *Eosuchus* Dollo, 1907, палеоцен Европы, палеоцен – эоцен Северной Америки; *Argochampsia* Hua et Jouve, 2004, палеоцен Африки, *Eogavialis* Buffetaut 1982, эоцен – миоцен Африки; семейство *Gavialidae* Adams, 1854, в состав которого включаются подсемейства *Gryposuchinae* Velez-Juarbe et al., 2007, олигоцен Центральной Америки, миоцен Южной Америки; и *Gavialinae* Adams, 1854, плиоцен – современность Индии; миоцен – современность Азии; плейстоцен Индонезии.

Род *Thoracosaurus* Leidy, 1852

Thoracosaurus: [Leidy, 1852, p. 35].

Holops: [Cope, 1869, p. 123].

Типовой вид – *Thoracosaurus neocesariensis* (de Kay, 1842).

Диагноз. Передняя часть рыла слегка расширена. Небольшие предглазничные отверстия присутствуют. Слезная кость значительно крупнее предлобной. Шов между лобной и теменной костями прямой. Головчатый отросток латеросфеноида ориентирован латерально. Верхневисочные отверстия крупные.

Видовой состав. *T. neocesariensis* (de Kay, 1842), поздний мел (поздний маастрихт) – ранний палеоцен Северной Америки; *T. macrorhynchus* de Blainville, 1855, поздний мел (маастрихт) – ранний палеоцен Западной Европы; *T. borissiaki* Efimov, 1988, поздний мел (маастрихт) Крыма.

Thoracosaurus borissiaki Efimov, 1988

Рис. 15

Thoracosaurus cf. *macrorhynchus*: [Борисяк, 1913, с. 555, рис. 1].

Thoracosaurus borissiaki: [Efimov, 1988, с. 82, рис. 30; Storrs, Efimov, 2000, p. 415, Fig. 20.11].

Голотип – ЦНИГР, кол. № 3373 (каталогизационный номер 709); фрагмент черепа; Инкерманские каменоломни, Крым; маастрихт, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. ЦНИГР без номера, задний фрагмент черепа; местонахождение Скалистое, Крым; маастрихт, верхний мел.

Диагноз. Верхние височные окна круглые, практически одинакового размера с глазницами. Гребень атлантозатылочной связки на задней поверхности основной затылочной кости полулунной формы, без продолговатых отростков. Латеральные края подглазничных отверстий округлые.

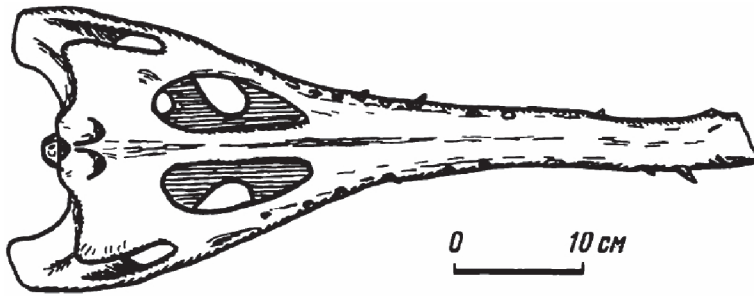


Рис. 15. *Thoracosaurus borissiaki* Efimov, 1988, голотип ЦНИГР, колл. № 3373 (каталогизационный номер 709), фрагмент черепа снизу (по [Ефимов, 1988б, рис. 30]): Инкерманские каменоломни, Крым; маастрихт, верхний мел

Распространение. Поздний мел Крыма.

Семейство *Pristichampsidae* Kuhn, 1968

Pristichampsinae: [Kuhn, 1968; Busbey, 1986; Blas et al., 2004].

Pristichampsidae: [Rossmann, 1998, p. 90; 2000, p. 2].

Типовой род – *Pristichampus* Gervais, 1853.

Диагноз. Череп с удлинённым рылом и высокими боковыми стенками. Латеральный край морды сильно фестончатый. Непарное носовое отверстие окружено носовым кольцом (гребнем). Наружные отверстия орбит наклонены дорсомедиально под углом примерно 25° к фронтальной плоскости черепа. Предчелюстная кость с 5 альвеолами. Нижнечелюстные зубы входят при окклюзии в углубления на верхней челюсти. Надугловая и квадратно-скуловая кости вместе формируют небольшую часть черепно-нижнечелюстного сустава. Зубы (и альвеолы) уплощены лабиолингвально. Зубы зифодонтные, обычно с пальчатыми киями. Тело атласа имеет две сближенные фасетки для контакта с ребрами и очень крупную фасетку для контакта с затылочным мышцелком. Плечевая кость достигает 70 % длины бедренной кости; лучевая кость достигает примерно 32 % длины локтевой кости. Фаланги внутренних пальцев «копытообразные». Пяточная кость с длинным *tuber calcanei*. Остеодермальный панцирь покрывает практически все тело и конечности.

Состав. Род *Pristichampus* Gervais, 1853.

Распространение. Палеоцен – средний эоцен Евразии.

Замечания. Согласно последним филогенетическим анализам [например, Brochu, 2006], семейство *Pristichampsidae* занимает обособленное положение внутри *Srocodylia* и является сестринским таксоном по отношению к монофилетической группе, объединяющей *Alligatoroidea* и *Gavialoidea*.

Род *Pristichampus* Gervais, 1853

Pristichampus: [Gervais, 1853; Rossmann, 1998, p. 90; 2000, p. 2].

Типовой вид – *Pristichampus rollinatii* Gray, 1831.

Диагноз. Род монотипического семейства.

Видовой состав. *P. rollinatii* Gray 1831, ранний – средний эоцен Евразии.

Pristichampus rollinatii Gray, 1831

Pristichampus rollinatii: [Gray, 1831; Rossmann, 1998, p. 98].

Pristichampus birjukovi: [Ефимов, 1988б, с. 76, рис. 26; Efimov, 1993, p. 25, fig. 3].

Голотип – MNHN, AG 3; зуб; местонахождение Аргентон, Франция; средний эоцен.

Материал. Экз. Института палеобиологии при Национальном музее Грузии, № 7-01-1, задняя часть черепа (голотип *Pristichampus birjukovi* Efimov, 1988), отдельные зубы, позвонки и остеодермы; местонахождение Можжевелник (р. Калмакпай), Зайсанская котловина, Казахстан; чакпактаская свита, нижний–средний эоцен.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Ранний–средний эоцен Евразии.

Замечания. Задняя часть черепа из местонахождения Можжевелник (голотип *Pristichampus birjukovi*) не имеет четких отличительных признаков от *P. rollinatii*, и на данный момент *P. birjukovi* Efimov, 1988 формально может рассматриваться как синоним *P. rollinatii* Gray, 1831.

Pristichampsidae incertae sedis

Pristichampus kuznetzovi Efimov, 1988

Pristichampsinae gen. et sp. indet.: [Ефимов, 1984, с. 69].

Pristichampus kuznetzovi: [Ефимов, 1988б, с. 79, рис. 25б].

non *Pristichampus rollinatii*: [Rossmann, 1998, p. 98].

Экз. Института зоологии НАН – МОН Республики Казахстан, № 3/1 (голотип *Pristichampus kuznetzovi* Efimov, 1988), фрагмент зубной кости; местонахождение Стена (р. Калмакпай), Зайсанская котловина, Казахстан; ?чакпактаская свита (экземпляр найден на осыпи), нижний–средний эоцен.

Замечания. Зубы, сохранившиеся на фрагменте зубной кости № 3/1, имеют характерную для пристиампсид латеральную уплощенность коронки.

Отсутствие зубчиков на сагиттальных гребнях коронок зубов (основной отличительный признак *Pristichampsus kuznetzovi*) может являться как ювенильной чертой (в этом случае возможна синонимия данного вида с *Pristichampsus rollinai* Gray, 1831), так и уникальным признаком, подтверждающим самостоятельный таксономический статус находки. До обнаружения новых находок *Pristichampsus kuznetzovi* Efimov, 1988 может рассматриваться как *Pristichampsidae incertae sedis*.

Надсемейство Crocodyloidea Cuvier, 1807

Диагноз. Задний отросток заглазничной кости редуцирован или полностью отсутствует; чешуйчатая кость формирует латеральную поверхность переднедорсального угла нижнего височного отверстия; передний отросток небной кости редуцирован или не распространяется далеко за передний край небного отверстия (кроме рода *Crocodylus*); носовые кости входят в заднедорсальный край наружных ноздрей.

Состав. Семейство Crocodylidae Cuvier, 1807, эоцен – миоцен Европы, эоцен – современность Северной Америки, эоцен – современность Южной Америки, эоцен – современность Азии, эоцен – современность Африки, современность Мадагаскара, ранний мел – современность Австралии.

Замечания. Ряд родов, относимых к данному надсемейству, не может быть отнесен к семейству Crocodylidae: *Asiatosuchus* Mook, 1940, палеоцен – эоцен Азии, эоцен Европы; *Prodiplocynodon* Mook, 1941, *Brachyuranochampsia* Zangerl, 1944, поздний мел Северной Америки; *Arenysuchus* Puertolas, Canudo et Cruzado-Caballero, 2011, поздний мел Европы.

Семейство Crocodylidae Cuvier, 1807

Crocodylidae: [Cuvier, 1807; Salisbury, Willis, 1996, p. 213; Brochu, 2003, p. 661].

Типовой род – *Crocodylus* Laurenti, 1768.

Диагноз. Основание медиального отростка подпорки предлобной кости имеет сужение; орбиты с отогнутыми дорсальными краями; квадратно-скуловая кость с небольшим отростком, идущим вдоль нижневисочной дуги, или без него; задний птеригоидный отросток небольшой и направленный постероventрально; небный отросток значительно выступает за уровень переднего конца суборбитального окна; базисфеноид имеет обширную экспозицию; лингвальное отверстие для прохождения сочленовной артерии и альвеолярного нерва расположено на шве между угловой и надугловой костями; задняя половина остистого отростка второго шейного позвонка узкая; фасетка для скапулокора-

коида непосредственно спереди от гленоидной впадины широкая и суживающаяся в переднем направлении.

Состав. Подсемейства Crocodylinae Cuvier, 1807, эоцен – миоцен Европы, эоцен – современность Северной Америки, палеоцен – современность Южной Америки, эоцен – современность Азии, эоцен – современность Африки, современность Мадагаскара, ранний мел – современность Австралии; Tomistominae Kälin, 1955, эоцен – миоцен Европы, эоцен – современность Азии, эоцен – миоцен Африки, миоцен–плиоцен Южной Америки, ?эоцен–плиоцен Северной Америки.

Подсемейство Tomistominae Kälin, 1955

Tomistominae: [Brochu, 2007, p. 925].

Диагноз. Между пластинчатыми костями имеется длинный симфиз. Небная кость имеет клиновидный отросток. Сплениальный симфиз сжат при виде сверху. Край слезной кости разделен задним отростком челюстной кости (у некоторых продвинутых форм эта апоморфия утрачена).

Состав. Роды *Kentisuchus* Mook, 1955, *Dollosuchoides* Brochu, 2007, ранний эоцен Европы; *Maroccosuchus* Jonet et Wouters, 1977, ранний эоцен Северной Африки; *Gavialosuchus* Toula et Kail, 1885, *Megadontosuchus* Mook, 1955, средний эоцен Европы; *Paratomistoma* Brochu et Gingerich, 2000, средний эоцен Африки; *Rhamphosuchus* Falconer et Cautley, 1840, средний – поздний эоцен Индии; *Ferganosuchus* Efimov, 1982, средний эоцен Азии; *Tomistoma* Müller, 1846, эоцен – современность Азии, эоцен – миоцен Африки, миоцен Европы; *Thecachampsia* Cope, 1867, поздний олигоцен – плиоцен Северной Америки; *Charactosuchus* Langston, 1965, средний миоцен – ранний плиоцен Южной Америки, ?средний эоцен – ранний плиоцен Северной Америки; *Penghusuchus* Shan, Wu, Chen et Sato, 2009, поздний миоцен Азии; *Toyatamaphimeia* Aoki, 1983, плейстоцен Японии.

Род *Ferganosuchus* Efimov, 1982

Ferganosuchus: [Efimov, 1982, с. 147].

Типовой вид – *Ferganosuchus planus* Efimov, 1982.

Диагноз. Череп очень низкий в церебральной области. Затылок значительно наклонен вперед. Затылочный мышелок и большое затылочное отверстие уплощены дорсовентрально. Верхнезатылочная кость не выходит на дорсальную поверхность черепа. На боковых затылочных костях присутствуют хорошо выраженные горизонтальные гребни. Заднебоковые выросты чешуйчатых костей удлиненные.

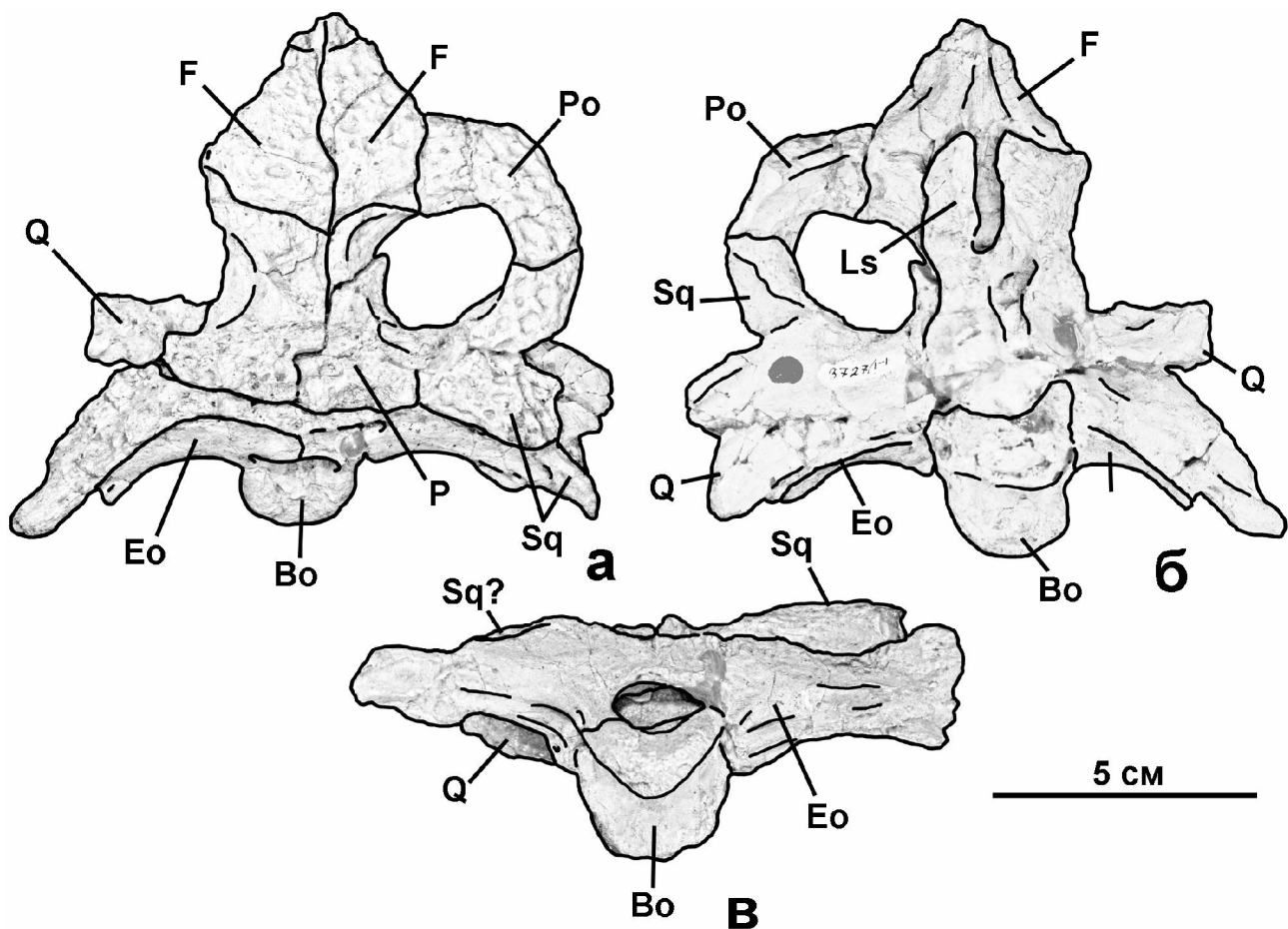


Рис. 16. *Ferganosuchus planus* Efimov, 1982, голотип ПИН, № 3727/1, фрагмент черепа: *a* – сверху, *б* – снизу, *в* – сзади; местонахождение Андарак, Киргизия; нижний эоцен.

Обозначения: Bo – основная затылочная кость; Eo – боковая затылочная кость; F – лобная кость; Ls – латеросфеноид; P – теменная кость; Po – заглазничная кость; Q – квадратная кость; Sq – чешуйчатая кость

Состав. *F. planus* Efimov, 1982, ?ранний–средний эоцен Киргизии.

Ferganosuchus planus Efimov, 1982
Рис. 16, табл. VIII

Ferganosuchus planus: [Efimov, 1982, с. 147–148, рис. 1а, б; Efimov, 1993, р. 25, fig. 2].

Голотип – ПИН, № 3727/1, задняя часть черепа; местонахождение Андарак, Ляйлякский район, Ошская область, Киргизия; алайский ярус, нижний эоцен.

Материал. Голотип; позвонки, фрагменты черепных костей, остеодермы и отдельные зубы из типового местонахождения.

Диагноз. Совпадает с диагнозом рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Tomistominae gen. indet.

Tomistominae indet.: [Звонков, Скучас, 2011, с. 62, рис. 2–3].

Экз. ZIN PH № 1/145, передний фрагмент правой зубной кости; ZIN PH № 2/145, остеодерма; Иково, Луганская область, Украина; средний эоцен, нижний лютет.

Tomistominae nomina dubia
Dollosuchus zajsanicus (Efimov, 1982)

Asiatosuchus zajsanicus: [Efimov, 1982, с. 148, рис. 2а].

Asiatosuchus sp.: [Efimov, 1983, с. 70, фиг. 1].

Dollosuchus zajsanicus: [Efimov, 19886, с. 84, рис. 25в, г].

Экз. Института палеобиологии при Национальном музее Грузии, № 7-1-102 (голотип *Asiatosuchus zajsanicus* Efimov, 1982), фрагмент симфизной части левой зубной кости; местонахождение Стена (р. Калмакпай), Зайсанская котловина, Казахстан; обайлинская свита, нижний–средний эоцен.

Замечания. Нижняя челюсть *Dollosuchus zajsanicus* имеет признаки, характерные для томисто-

мин (узкая зубная кость, сходный характер озубления, длинный и узкий сплениальный симфиз), но может рассматриваться только как *Tomistominae* indet.

Tomistoma borisovi Efimov, 1988

Tomistoma borisovi: [Ефимов, 1988б, с. 85, рис. 25д, е].

Экз. ПИН, № 4018/1 (голотип *Tomistoma borisovi* Efimov, 1988), фрагмент средней части нижней челюсти, р. Конур-Кура; экз. ПИН, № 4250/1, фрагмент нижней челюсти, р. Аккезень; экз. ПИН, № 4249/1, фрагмент квадратной кости, Тагви (р. Аксыир) и отдельные зубы из того же местонахождения, Зайсанская котловина, Казахстан; нижнеаксыирская подсвита аксыирской свиты, верхний эоцен.

Замечания. Материал по *Tomistoma borisovi* не имеет диагностических признаков и может рассматриваться только как *Tomistominae* indet.

Crocodylia incertae sedis

Род *Tadzhikosuchus* Efimov, 1982

Tadzhikosuchus: [Ефимов, 1982, с. 103; 1988б, с. 79; Storrs, Efimov, 2000, p. 414].

Zhyrazuchus: [Несов и др., 1988, табл. II, фиг. 3, 4; Несов, 1997, табл. 11, фиг. 11, 12].

Типовой вид – *Tadzhikosuchus macrodentis* Efimov, 1982.

Диагноз. Размеры небольшие. Межглазничная часть лобной кости узкая. Гребни на лобной кости отсутствуют. Лобная кость не доходит до края верхневисочного отверстия. Отверстие хоан узкое, вытянутое в передне-заднем направлении и имеет каплевидную форму (задний край заметно сужен). Хоаны смещены к переднему краю крыловидных костей. Альвеолы третьего и четвертого нижнечелюстных зубов сближены и увеличены; края их сильно приподняты над дорсальной поверхностью челюсти. Альвеолы пятого – десятого нижнечелюстных зубов чуть сжаты с боков. Пластинчатые кости входят в симфиз.

Видовой состав. *T. macrodentis* Efimov, 1982, поздний мел Средней Азии.

Замечания. Увеличенные и сближенные альвеолы третьего и четвертого нижнечелюстных зубов – признак, неизвестный у меловых крокодилиформ, но характерный для различных таксонов кайнозойских *Crocodylia* [Brochu, 1999]. Ревизия материала из местонахождения Джаракудук позволила расширить диагноз рода, однако родственные связи *Tadzhikosuchus* и его положение внутри *Crocodylia* остаются неясными.

Tadzhikosuchus macrodentis Efimov, 1982

Табл. IX

Tadzhikosuchus macrodentis: [Ефимов, 1982, с. 103, рис. 1; 1988б, с. 80; рис. 27; Storrs, Efimov, 2000, p. 414, fig. 20.10].

Tadzhikosuchus neutralis: [Ефимов, 1988б, с. 80, рис. 28].

Tadzhikosuchus kyzylkumensis: [Несов и др., 1989, с. 152, табл. II, фиг. 3–4; Несов, 1997, табл. 11, фиг. 9].

Zhyrazuchus angustifrons: [Несов и др., 1989, с. 152, табл. II, фиг. 3–5; Несов, 1997, табл. 11, фиг. 10–12].

Голотип – ПИН, № 2399/457, фрагмент левой зубной кости; местонахождение Кансай, Ферганская впадина, Согдийская обл., Таджикистан; яловачская свита, сантон, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2399/458 (голотип *T. neutralis* Efimov, 1988б), фрагмент левой зубной кости; типовое местонахождение.

Экз. ЦНИГР, № 331/12457 (голотип *T. kyzylkumensis* Nessov et Cherepanov in Nessov et al., 1989), фрагмент зубной кости; экз. ЦНИГР, № 332/12457 (голотип *Z. angustifrons* Nessov et Cherepanov in Nessov et al., 1989), лобная кость; экз. ЦНИГР, № 333/12457, крыловидные кости; экз. ЗИН без номеров, позвонки; местонахождение Джаракудук, Центральные Кызылкумы, Мингбулакский район, Навоийская обл., Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Фрагменты зубных костей *T. macrodentis* и *T. neutralis* из местонахождения Кансай имеют сходное строение и не могут быть дифференцированы друг от друга. Таким образом, *T. neutralis* Efimov, 1988 является младшим синонимом *T. macrodentis* Efimov, 1982.

Фрагмент зубной кости из Джаракудука (голотип *T. kyzylkumensis*) отличается от голотипа *T. macrodentis* только меньшими размерами. К этому таксону относятся найденные в этом же местонахождении крыловидные кости с типичным для эзухий строением (изначально отнесены к *Zh. angustifrons*), лобная кость (голотип *Zh. angustifrons*) (см. [Несов и др., 1989, табл. II, фиг. 3–5; Несов, 1997, табл. 11, фиг. 10–12]) и небольшие процельные позвонки [Rezvyi, 2007]. В результате *Zhyrazuchus* Nessov et Cherepanov in Nessov et al., 1989 рассматривается нами как младший синоним *Tadzhikosuchus* Efimov, 1982, а *Zh. angustifrons* Nessov et Cherepanov in Nessov et al., 1989 – как синоним *T. macrodentis* Efimov, 1982.

Crocodylia nomina dubia

Manracosuchus isolatus Efimov, 1984

Manracosuchus isolatus: [Ефимов, 1984, с. 71, табл. II, рис. 2; Efimov, 1993, p. 23].

Allognathosuchus isolatus: [Ефимов, 1988б, с. 73, рис. 24в, г].

Экз. Института палеобиологии при Национальном музее Грузии, № 7-1-101 (голотип *Manracosuchus isolatus* Efimov, 1984), постсимфизная часть правой зубной кости; экз. № 7-1-103, фрагмент нижней челюсти, отдельные зубы и щитки панциря; местонахождение Стена (р. Калмакпай), Зайсанская котловина, Казахстан; обайлинская свита, нижний-средний эоцен.

Замечания. Фрагментарный материал не имеет четких диагностических признаков и может рассматриваться только как *Crocodylia* indet.

Sajkanosuchus ckhikvadzei Efimov, 1984

Sajkanosuchus ckhikvadzei: [Ефимов, 1984, с. 73, рис. 3а, б; 1988б, с. 74, рис. 24а, б; Efimov, 1993, p. 25, fig. 4].

Экз. Института палеобиологии при Национальном музее Грузии, № 7-4-101 (голотип *S. ckhikvadzei* Efimov, 1984), симфизная часть левой зубной кости; местонахождение Обайлы (Основное), Зайсанская котловина, Казахстан; обайлинская свита, нижний-средний эоцен.

Замечания. Фрагмент зубной кости, послуживший голотипом *S. ckhikvadzei* Efimov, 1984, не имеет четких диагностических признаков и может рассматриваться только как *Crocodylia* indet.

Diplocynodon kintyktshensis Efimov, 1988

Diplocynodon kintyktshensis: [Ефимов, 1988б, с. 76, рис. 25а].

Экз. Института палеобиологии при Национальном музее Грузии, № 6-12-1 (голотип *Diplocynodon kintyktshensis* Efimov, 1988), фрагмент краниальной пластины; местонахождение Кинтыкче, Северное Приаралье, Казахстан; нижний миоцен.

Замечания. Фрагмент черепа не имеет четких диагностических признаков рода *Diplocynodon* и может рассматриваться только как *Crocodylia* indet.

Tzaganosuchus infansis Efimov, 1988

Tzaganosuchus infansis: [Ефимов, 1983, с. 93, рис. 11; 1988б, с. 81, рис. 29а, б].

Экз. ПИН, № 3104/7 (голотип *Tzaganosuchus infansis* Efimov, 1983), фрагмент правой предчелюстной кости ювенильной особи; экз. ПИН, №№ 3104/8–11, фрагмент нижней челюсти, отдельные зубы, остеодермы; местонахождение Цаган-Хушу,

Монголия; наранбулакская свита, пачка Бумбан, нижний эоцен.

Замечания. Фрагментарность материала по *Tzaganosuchus infansis* позволяет рассматривать данную форму только как *Crocodylia* indet.

Asiatosuchus volgensis Efimov et Yarkov, 1993

Asiatosuchus volgensis: [Ефимов, Ярков, 1993, с. 88, рис. 1].

Экз. Волгоградского краеведческого музея, № 26650/57, фрагмент правой зубной кости (голотип *Asiatosuchus volgensis* Efimov et Yarkov, 1993), остеодерма, изолированные зубы; р. Карповка, Городищенский р-н, Волгоградская область; верхний палеоцен.

Замечания. Фрагментарность материала позволяет рассматривать данную форму только как *Crocodylia* indet.

Crocodylia fam. indet. 1

Asiatosuchus sp.: [Ефимов, 1988а, с. 82].

Экз. Института палеобиологии при Национальном музее Грузии, № 7-01, изолированные зубы; местонахождение Стена (р. Калмакпай), Казахстан, Зайсанская котловина; обайлинская свита, нижний-средний эоцен.

Замечания. Изолированные зубы из обайлинской свиты могут рассматриваться только как *Crocodylia* indet.

Crocodylia fam. indet. 2

Alligator sp.: [Ефимов, 1976б, с. 105, рис. 1].

Экз. ПИН, №№ 3104/2–6, отдельные кости черепа, зубы, остеодермы; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; наранбулакская свита, пачка Бумбан, нижний эоцен.

Замечания. Данный материал был предположительно отнесен к *Tzaganosuchus infansis* (Ефимов, 1983, с. 94), описанному из того же местонахождения. Признаки, по которым он был отнесен к виду *Tzaganosuchus infansis*, указаны не были. Фрагментарность материала не позволяет определить его таксономическое положение точнее, чем *Crocodylia* indet.

Crocodyliformes indet. 1

Протозухии cf. *Gobiosuchus* sp. и cf. *Artzosuchus* sp.: [Ефимов, Чхиквадзе, 1987, с. 200; Ефимов, 1988б, с. 47].

Экз. ЦНИГР, № 334/12457, передний фрагмент зубной кости, передний фрагмент зубной кости; местонахождение Джаракудук (=Джиракудук в [Несов, 1997]), локальная точка ЦБИ-7а, Централь-

ные Кызылкумы, Мингбулакский район, Навоийская обл., Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Замечания. Изолированные остатки мелких крокодилиформ из Джаракудука, отнесенные к «протозухиям» cf. *Gobiosuchus* sp. и cf. *Artzosuchus* sp., без иллюстраций и описания [Ефимов, Чхиквадзе, 1987; Ефимов, 1988б], могут рассматриваться только как *Crocodyliformes indet.*

Crocodyliformes indet. 2

Thalattosuchia: [Ефимов, Чхиквадзе, 1987, с. 201; Storrs, Efimov, 2000, p. 414].

Peipehsuchus sp.: [Несов и др., 1989, с. 150, фиг. 14; Несов, 1990, с. 85, 87; Averianov, 2000, p. 776].

Экз. без номера, место хранения неизвестно, коронка зуба, ур. Тугурек-Шивер, Алайский хребет, Фергана, Киргизия, верхняя юра – ?нижний мел; экз. без номеров, место хранения неизвестно, изо-

лированный зуб, окрестности г. Ташкумыр, балабансайская свита, Фергана, Киргизия, келловей, средняя юра; экз. без номеров, место хранения неизвестно, изолированные позвонки, окрестности г. Гжель, Московская область, Россия, келловей, средняя юра.

Замечания. Изолированные зубы крокодилиформ, отнесенные к *Thalattosuchia* (коронка зуба «*Teleosaurus*» sp., ур. Тугурек-Шивер, Алайский хребет, Фергана, Киргизия, верхняя юра – ?нижний мел [Ефимов, Чхиквадзе, 1987, с. 201; Storrs, Efimov, 2000, p. 414]; зуб *Peipehsuchus* sp., окрестности г. Ташкумыр, балабансайская свита, Фергана, Киргизия, келловей, средняя юра [Несов и др., 1989, с. 150, фиг. 14; Несов, 1990, с. 85, 87; Averianov, 2000, p. 776]), могут рассматриваться только как *Crocodyliformes indet.* Сообщение о находке позвонков морского крокодила в среднем келловее Московской области [Ефимов, Чхиквадзе, 1987, с. 201] требует подтверждения.

Литература

Алифанов В.Р., Ефимов М.Б., Новиков И.В., Моралес М. Новый питтакозавровый комплекс тетрапод из нижнемелового местонахождения Шестаково (Южная Сибирь) // Докл. АН. 1999. Т. 369. № 4. С. 491–493.

Борисяк А.А. Об остатках крокодила из верхнемеловых отложений Крыма // Изв. Имп. Акад. наук. 1913. Т. 7. № 10. С. 555–558.

Ефимов М.Б. Позднемеловые крокодилы Средней Азии и Казахстана // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 146–149.

Ефимов М.Б. Древнейший крокодил с территории СССР // Палеонтол. журн. 1976а. № 1. С. 126–128.

Ефимов М.Б. Первая находка аллигатора (*Crocodylia*) в раннем палеогене Монголии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976б. С. 105–106. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 3).

Ефимов М.Б. Новые позднемеловые параллигаторы Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 26–28. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 15).

Ефимов М.Б. Новые ископаемые с территории СССР // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 146–150.

Ефимов М.Б. Обзор ископаемых крокодилов Монголии // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. С. 76–96. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 24).

Ефимов М.Б. Ископаемые крокодилы Зайсанской котловины // Флора и фауна Зайсанской впадины. Тбилиси: Мецниереба, 1984. С. 67–76.

Ефимов М.Б. Об ископаемых крокодилах Монголии и Советского Союза // Ископаемые рептилии и

птицы Монголии. М.: Наука, 1988а. С. 81–90. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 34).

Ефимов М.Б. Ископаемые крокодилы и хампсозавры Монголии и СССР. М.: Наука, 1988б. 108 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 36).

Ефимов М.Б., Лецинский С.В. Первая находка черепа ископаемого крокодила в Сибири // Материалы региональной конференции геологов Сибири, Дальнего Востока и Северо-Востока России. Томск, 2000. Т. 2. С. 361–363.

Ефимов М.Б., Чхиквадзе В.М. Обзор находок ископаемых крокодилов СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1987. Т. 13. № 3. С. 200–207.

Ефимов М.Б., Ярков А.А. Крокодил из палеоцена нижнего Поволжья // Палеонтол. журн. 1993. № 2. С. 87–91.

Звонок Е.А., Скучас П.П. О находке томистомного крокодила (*Crocodylidae*, *Tomistominae*) в среднем эоцене Украины // Палеонтол. журн. 2011. № 6. С. 62–65.

Конжукова Е.Д. Новые ископаемые крокодилы из Монголии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1954. Т. 48. С. 172–193.

Курзанов С.М., Ефимов М.Б., Губин Ю.М. Новые архозавры из юры Сибири и Монголии // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 55–59.

Несов Л.А. Условия в лиманах и озёрах позднего мезозоя Средней Азии и Казахстана на основе изучения комплексов позвоночных // История древних озёр (Тез. докл. VII симпозиума по истории озёр). Л.: ГО СССР, 1986. С. 19–21.

Несов Л.А. Комплексы позвоночных позднего мезозоя и палеоцена Средней Азии // Труды XXXI сесс. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1988. С. 93–101.

- Несов Л.А.* Позднеюрский лабиринтодонт (Amphibia, Labyrinthodontia) среди других реликтовых групп позвоночных Северной Ферганы // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 82–90.
- Несов Л.А.* Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. СПб.: БИН РАН. 1997. 218 с.
- Несов Л.А., Казнышкіна Л.Ф., Черепанов Г.О.* Динозавры-цератопсии и крокодилы мезозоя Средней Азии // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии. Труды XXXIII сесс. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1989. С. 144–154.
- Очев В.Г.* Морские крокодилы в мезозое Поволжья // Природа. 1981. № 5. С. 103.
- Резвый А.С.* Комплексы крокодилов позднего мела Средней Азии и Казахстана // Вопросы герпетологии. Материалы первого съезда Герпетологического об-ва им. А.М. Никольского. Пушино, 2001. С. 243–245.
- Скучас П.П., Лецинский С.В., Резвый А.С. и др.* Остатки хвостатых амфибий из средней юры Красноярского края // Современная палеонтология: классические и новейшие методы / Ред. А.Ю. Розанов и др. М.: ПИН РАН, 2005. С. 121–124.
- Скучас П.П.* Биостратиграфия комплексов тетрапод позднего мезозоя Сибири // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2006 / Ред. А.Ю. Розанов и др. М.: ПИН РАН, 2006. С. 87–96.
- Татаринов Л.П.* Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М.: ГЕОС, 2009. 377 с. (Тр. Палеонтол. института РАН. Вып. 291).
- Andrade M.B., Edmonds R., Benton M.J., Schouten R.* A new Berriasian species of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) from England, and a review of the genus // Zool. J. Linnean Soc. 2011. Vol. 163. P. 66–108.
- Averianov A.O.* *Sunosuchus* sp. (Crocodylomorpha, Goniopholididae) from the middle Jurassic of Kirghisia // J. Vertebr. Paleontol. 2000. Vol. 20. № 4. P. 776–779.
- Averianov A.O., Lopatin A.V., Skutschas P.P. et al.* Discovery of middle Jurassic mammals from Siberia // Acta Palaeontol. Polon. 2005. Vol. 50. № 4. P. 789–797.
- Benton M.J., Clark J.M.* Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia // The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds / Ed. M.J. Benton. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 295–338.
- Blas X.P.I., Loyal R.S., Schleich H.H., Agrasar E.L.* Pristichampsine cranial remains from the basal redbed facies of the Subathu Formation (Himachal Pradesh, India) and some palaeobiographical remarks // PalArch. 2004. Vol. 3. № 1. P. 1–7.
- Bronzati M., Montefeltro F.C., Langer M.C.* A species-level supertree of Crocodyliformes // Histor. Biol. 2012. Vol. 24. № 6. P. 598–606.
- Brochu C.A.* Phylogeny, systematics, and historical biogeography of Alligatoroidea // J. Vertebr. Paleontol. 1999. Vol. 19. Mem. 6. P. 9–100.
- Brochu C.A.* Phylogenetic approaches toward crocodylian history // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 2003. Vol. 31. P. 357–397.
- Brochu C.A.* Osteology and phylogenetic significance of *Eosuchus minor* (Marsh, 1870) new combination, a longirostrine crocodylian from the Late Paleocene of North America // J. Paleontol. 2006. Vol. 80. P. 162–186.
- Brochu C.A.* Systematics and taxonomy of Eocene to-mistomine crocodylians from Britain and Northern Europe // Palaeontology. 2007. Vol. 50. № 4. P. 917–928.
- Buffetaut E., Ingavat R.* A new crocodylian from the Jurassic of Thailand, *Sunosuchus thailandicus* n. sp. (Mesosuchia, Goniopholididae), and the palaeogeographical history of South-East Asia in the Mesozoic // Geobios. 1980. Vol. 13. № 6. P. 879–889.
- Busbey A.B.* *Pristichampsus* cf. *P. vorax* (Eusuchia, Pristichampsinae) from the Uintan of West Texas // J. Vertebr. Paleontol. 1986. Vol. 6. № 1. P. 101–103.
- Clark J.M.* A new shartegosuchid crocodyliform from the Upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado // Zool. J. Linn. Soc. 2011. Vol. 163. Suppl. 1. P. S152–S172.
- Cope E.D.* Remarks on *Holops brevispinus*, *Ornithotarsus immanis* and *Macrosaurus proriger* // Proc. Nat. Acad. Sci. 1869. Vol. 21. P. 123.
- Cuvier G.* Sur les différentes espèces de crocodiles vivans et sur leurs caractères distinctifs // Ann. Mus. Hist. Natur. Paris. 1807. Vol. 10. P. 8–66.
- Efimov M.B.* 1993. The Eocene crocodiles of the GUS – a history of development // Kaupia. Hf. 3. P. 23–25.
- Efimov M.B.* The Jurassic Crocodylomorphs of Inner Asia // Bull. Mus. Northern Arizona. 1996. № 60. P. 305–310.
- Efimov M.B., Gubin Y.M., Kurzanov S.M.* New primitive crocodile (Crocodylomorpha: Shartegosuchidae) from the Jurassic of Mongolia // Paleontol. J. 2000. Vol. 34. Suppl. 2. P. 238–241.
- Fiorelli L.E., Calvo J.O.* The first ‘protosuchian’ (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana // Arquivos do Museu Nacional. 2007. Vol. 65. P. 417–459.
- Gervais P.* Observations relatives aux reptiles fossiles de France (première partie) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1853. Vol. 36. P. 374–377.
- Gray J.E.* Synopsis Reptilium; or Short Descriptions of the Species of Reptiles. Part I: Cataphracta. Tortoises Crocodiles, and Enaliosaurians. London: Treuttel, Wurtz & Co., 1831. 88 p.
- Halliday T.J.D., Andrade M.B., Benton M.J., Efimov M.B.* A re-evaluation of goniopholidid crocodylomorph material from Central Asia: Biogeographic and phylogenetic implications // Acta Palaeontol. Polon. 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.4202/app.2013.0018>
- Holliday C.M., Gardner N.M.* A new eusuchian crocodyliform with novel cranial integument and its significance for the origin and evolution of Crocodylia // PLoS ONE. 2012. Vol. 7. e30471.
- Hua S., Vignaud P., Efimov V.* First record of Metriorhynchidae (Crocodylomorph, Mesosuchia) in the Upper Jurassic of Russia // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Mh. 1998. № 8. P. 475–484.

- Karl H.-V., Gröning E., Brauckmann C., Knötschke N. First remains of the head of *Steneosaurus* (Crocodylomorpha: Teleosauridae) from the Late Jurassic of Oker (Lower Saxony, Germany) // Stud. geol. salmant. 2008. Vol. 44. № 2. P. 187–201.
- Kuhn O. Die vorzeitlichen Krokodile. München: Verlag Oeben, 1968. 124 p.
- Kuzmin I.T., Skutschas P.P., Grigorieva O.I., Krasnolutskii S.A. Goniopholidid crocodylomorph from the Middle Jurassic Berezovsk Quarry locality (Western Siberia, Russia) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2013. Vol. 317. № 4. P. 452–458.
- Langston W. Ziphodont crocodiles: *Pristichampsus vorax* (Troxell), new combination, from the Eocene of North America // Fieldiana: Geology. 1975. Vol. 33. № 16. P. 291–314.
- Larsson H.C.E., Sues H.-D. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco // Zool. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 149. № 4. P. 533–567.
- Leidy J. Descriptions of *Delphinus conradi* and *Thoracosaurus grandis* // Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 1852. Vol. 6. P. 35.
- Mook C.C. A new crocodylian from Mongolia // Amer. Mus. Novitates. 1924. № 117. P. 1–5.
- Mueller-Töwe I.J. Phylogenetic relationships of the Thalattosuchia // Zitteliana. 2005. Bd 45. P. 211–213.
- Osmólska H. Preliminary note on a crocodylian from the upper Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. Polon. 1972. № 27. P. 43–47.
- Osmólska H., Hua S., Buffetaut E. *Gobiosuchus kielanae* (Protosuchia) from the Late Cretaceous of Mongolia: anatomy and relationships // Acta Paleontol. Polon. 1997. Vol. 42. № 2. P. 257–289.
- Pol D., Norell M.A. A new crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia // Amer. Mus. Novitates. 2004a. № 3445. P. 1–36.
- Pol D., Norell M.A. A new gobiosuchid crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia // Amer. Mus. Novitates. 2004b. № 3458. P. 1–31.
- Pol D., Turner A.H., Norell M.A. Morphology of the Late Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2009. № 324. P. 1–103.
- Rezvyi A.S. Crocodyliforms from the Late Cretaceous (Turonian) Bissekty local fauna of Kyzylkum Desert, Uzbekistan // J. Vertebr. Paleontol. 2007. Vol. 27. Supp. № 3. P. 134A.
- Rogers J.V. *Pachycheilosuchus trinquei*, a new procoelous crocodyliform from the Lower Cretaceous (Albian) Glen Rose Formation of Texas // J. Vertebr. Paleontol. 2003. Vol. 23. № 1. P. 128–145.
- Rossmann T. Studien an kanozoischen Krokodilen: 2. Taxonomische Revision der Familie Pristichampsidae Efimov (Crocodylia: Eusuchia) // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh. 1998. Bd 210. Hf. 1. S. 85–128.
- Rossmann T. Skelettanatomische Beschreibung von *Pristichampsus rollinatii* (Gray) (Crocodylia, Eusuchia) aus dem Paläogen von Europa, Nordamerika und Ostasien // Cour. Forsch. Senckenberg. 2000. Bd 221. S. 1–107.
- Salisbury S.W., Molnar R.E., Frey E., Willis P.M.A. The origin of modern crocodyliformes: new evidence from the Cretaceous of Australia // Proc. Roy. Soc. Ser. B. 2006. Vol. 273. P. 2439–2448.
- Salisbury S.W., Willis P.M.A. A new crocodylian from the Early Eocene of southeastern Queensland and a preliminary investigation of the phylogenetic relationships of crocodyloids // Alcheringa. 1996. Vol. 20. № 3. P. 179–226.
- Schellhorn R., Schwarz-Wings D., Maisch M.W., Wings O. Late Jurassic *Sunosuchus* (Crocodylomorpha, Neosuchia) from the Qigu Formation in the Junggar Basin (Xinjiang, China) // Fossil Rec. 2009. Vol. 12. № 1. P. 59–69.
- Storrs G.W., Efimov M.B. Mesozoic crocodyliforms of north-central Eurasia // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 402–419.
- Sun A.-L. A new species of *Paralligator* from Sun-garian Plain // Vertebr. Palasiat. 1958. Vol. 2. № 4. P. 277–280.
- Wu X.-C., Sues H.-D. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaeresuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China // J. Vertebr. Paleontol. 1996. Vol. 16. № 4. P. 688–702.
- Wu X.-C., Sues H.-D., Dong Z.-M. *Sichuanosuchus shuhanensis*: a new Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia // J. Vertebr. Paleontol. 1997. Vol. 17. № 1. P. 89–103.
- Wu X.-C., Sues H.-D., Sun A. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China // Nature. 1995. Vol. 376. № 6542. P. 678–680.
- Wu X.-C., Brinkman D.B., Russell A.P. *Sunosuchus junggarensis* sp. nov. (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China // Can. J. Earth Sci. 1996. Vol. 33. P. 606–630.
- Wu X.-C., Russell A.P., Brinkman D.B. A review of *Leidyosuchus canadensis* Lambe, 1907 (Archosauria: Crocodylia) and an assessment of cranial variation based upon new material // Can. J. Earth Sci. 2001. Vol. 38. № 12. P. 1665–1687.
- Young C.C. Fossil crocodiles in China, with notes on dinosaurian remains associated with the Kansu crocodiles // Bull. Geol. Soc. China. 1948. Vol. 28. № 3–4. P. 225–288.

Происхождение птиц

Е.Н. Курочкин

На протяжении многих десятилетий единственным специальным трудом о происхождении птиц была книга Г. Хайльмана [Heilmann, 1926]; в ней была детально разработана псевдозушная гипотеза происхождения птиц, первоначально выдвинутая Р. Брумом [Broom, 1906], которую с некоторыми вариациями и сегодня продолжает отстаивать ряд специалистов [Feduccia, 1999a, 2012; Martin, 2004]. За последние 15–20 лет появилось около десятка монографий, не говоря уже о ряде крупных обзорно-аналитических статей, с разных сторон и подчас с совершенно противоположных позиций рассматривающих проблему происхождения птиц [Kurochkin, 1985, 1995; Feduccia, 1996, 1999a, 2012; Chatterjee, 1997; Dingus, Rowe, 1997; Hou, 1997; Shipman, 1998; Курочкин, 2001, 2006; Chiappe, Witmer, 2002; Paul, 2002; Currie et al., 2004; Chiappe, 2007; Wellnhofer, 2009]. Уже одно это свидетельствует о повышенном внимании к данной проблеме и вероятных крупных сдвигах в ее исследовании. Сегодня широкую популярность завоевала гипотеза происхождения птиц от тероподных динозавров, во многом связанная с принятием археоптерикса как древнейшей птицы. Эти два постулата стали почти аксиомами научно-популярных изданий, школьных и вузовских учебников, хотя многие факты свидетельствуют о противоречивости подобной трактовки происхождения и ранней эволюции птиц [Курочкин, 2001, 2004б].

По существу, гипотеза о сестринских отношениях между птицами и некоторыми продвинутыми тероподными динозаврами основывается на признании в качестве гомологий у теропод и птиц таких признаков, как оперение, вилочка, крючковидные отростки на ребрах, пигостиль, двухмышечковый черепной сустав квадратной кости, обращенная назад лобковая кость – все эти черты теперь установлены для различных групп целурозавров, хотя еще совсем недавно они считались аутапоморфиями птиц. Между тем нет ни одной группы теропод, в которой все они встречались бы одновременно, что скорее всего свидетельствует о параллелизме в эволюции теропод и птиц.

Первые базальные тероподные динозавры – *Herrerasaurus*, *Eoraptor* [Currie, 1997] и *Eodromaeus*

[Martinez et al., 2011] – найдены в верхнем триасе (карний) Аргентины. А первые оперенные создания – позднеюрские *Xiaotingia* [Xu et al., 2011] и *Anchiornis* [Hu et al., 2009; Xu et al., 2009] из формации Тяоцзишань в Китае, которая на 5–10 млн лет древнее титона в Германии, откуда происходит *Archaeopteryx*. Кроме того, из местонахождения Даухугоу в Китае, которое чаще всего относят к средней–верхней юре, описано оперенное существо *Epidexipteryx* [Zhang et al., 2008a]. Но следует учитывать, что время появления какой-то группы в палеонтологической летописи и время ее действительного возникновения часто далеко не совпадают и бывают раздвинуты миллионами лет [Cooper, Fortey, 1998; Раутиан, 2003], что особенно характерно для наземных животных. Однако имеется и другая трактовка палеонтологической летописи, утверждающая довольно полную представленность, в частности, позвоночных в отложениях мелового периода [Benton, 1999]. С таким заключением трудно согласиться, если, например, иметь в виду палеонтологическую летопись пернатых, неполнота которой (даже с учетом многочисленных новых находок последних десятилетий) совершенно очевидна, вследствие в основном тафономических причин и особенностей строения их скелета.

Дискуссия о происхождении и родственных связях птиц особенно сильно разгорелась в последние годы после открытия новых мезозойских птиц и оперенных динозавров в нижнемеловых отложениях Китая [Zhou et al., 2003, 2008; Zhou, Zhang, 2004; Zhang et al., 2008a, b; O'Connor et al., 2009]. В целом за минувшие 20 лет было описано более чем в три раза больше мезозойских форм пернатых, чем за предшествующие почти 150 лет их исследования после открытия археоптерикса [Elzanowski, 1983; Курочкин, 2001; Chiappe, 2002; Hope, 2002]. Этот же период характеризуется совершенствованием и широким внедрением в палеонтологические исследования методологии филогенетической систематики (кладистики). Две эти новации привели к широкому принятию гипотезы о прямых родственных связях птиц и тероподных динозавров и к отрицанию самостоятельности класса Aves [Padian, Chiappe, 1998; Gauthier, Queiroz, 2001; Norell et al., 2001].

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПТИЦ ОТ ТЕРОПОДНЫХ ДИНОЗАВРОВ

Гипотеза происхождения птиц от хищных динозавров не нова. Ее автором называют Т. Гексли [Huxley, 1868]. Но он считал динозавров только очень вероятными предками птиц и писал, что дивергенция между птицами и динозаврами произошла еще в палеозое, а в триасе должны быть найдены различные птицеподобные динозавры и динозавроподобные птицы. Незадолго до Гексли идеи о родстве птиц с динозаврами высказывали К. Гегенбауэр и Э. Коп (см. [Татаринов, 2009, с. 107]). Современные заключения о прямых родственных связях птиц и тероподных динозавров основаны на выводах, полученных на меловых тероподах с использованием кладистической методологии.

Кладистику как инструмент для исследования происхождения птиц серьезной критике подверг П. Додсон [Dodson, 2000]. По его заключению, основанный на принципе парсимонии (экономии) кладистический подход противоречит сущности эволюционного процесса в природе, поскольку эволюция, наоборот, расточительна в каждом своем проявлении. Кладистика обычно исключает из рассмотрения стратиграфию, эмбриологию, физиологию, экологию, биогеографию и рассматривает только формализованные морфологические признаки, безотносительно пространства и времени, в результате чего реальные биологические объекты исчезают. Однако П. Додсон принимает, что предком птиц на самом деле мог быть маленький целурозавровый динозавр, а все известные меловые тероподы, по его мнению, не имеют отношения к происхождению птиц. В лучшем случае они могут представлять только структурные стадии, через которые гипотетически проходил предок птиц. Если считать археоптерикса древнейшей птицей, то его предки должны быть по меньшей мере кимериджского века, предшествовавшего титону, откуда происходят археоптериксы [Dodson, 2000]. Необходимо отметить, что именно из этого века и происходят найденные недавно в Китае оперенные существа *Xiaotingia*, *Anchiornis* и *Epidexipteryx* [Zhang et al., 2008a; Hu et al., 2009; Xu et al., 2009, 2011].

Действительно, в последние годы найдено, что у тероподных динозавров имелись оперение, двухмыщелковый черепной сустав на квадратной кости, вилочка, крючковидные отростки на ребрах, латеральная экспозиция гленоидной впадины плечевого сустава, обращенная назад лобковая кость, слитые в пигостиль последние хвостовые позвонки, зубы без пильчатого режущего края и суженные в области зубной шейки. Все эти признаки прежде считались уникальными апоморфиями птиц, но теперь встречаются у дромеозавриды, овирапторозавриды, троодонтиды, альваресзавриды, орнитомимиды, теризинозавриды; и да-

же у тираннозавриды найдены вилочка и пухообразный покров. Примечательно, что все эти тероподы известны в основном из верхнемеловых отложений и ни в одной из этих групп весь набор «птичьих» признаков не встречается полностью. Поэтому в разных работах с использованием кладистического подхода птицы, включающие археоптерикса, энциорнисов и веерохвостых, выводятся сестринской группой дромеозавров [Gauthier, 1986] или дейнонихозавров [Senter et al., 2004], овирапторид [Lü et al., 2002; Maryanska et al., 2002] или троодонтид [Currie, Zhao, 1993; Forster et al., 1998], в зависимости от набора ископаемых форм, использованных исследователями. Сестринские отношения с какой-либо группой теропод устанавливаются в зависимости от выбранных синапоморфий или от принятого наиболее экономного и согласованного кладистического древа. Необходимо заметить, что по канонам филогенетической систематики дромеозавриды, троодонтиды или какие-то другие целурозавры не являются прямыми предками птиц, а только их ближайшей родственной группой, имеющей общего предка. Кладограммы разных исследователей полны противоречий и взаимоисключающих решений, даже по оценке такого кладиста, как Т. Хольц [Holtz, 2001], не говоря уже о той непоследовательности, которая сложилась с номенклатурой клад теропод и птиц.

Кладисты упрекают оппонентов тероподной гипотезы в: (1) отсутствии альтернативной гипотезы, которая может быть проверена; (2) неиспользовании методов филогенетического (кладистического) анализа, принятого в области систематической биологии; (3) отсутствии анализа большинства признаков, которые поддерживают предковость теропод к птицам; (4) отсутствии объяснения методологий, используемых для достижения собственных заключений [Padian, 2001]. Демагогичность этих упреков можно легко показать на большом числе примеров [Feduccia, 1999a; Курочкин, 2001].

Начиная с Дж. Острома [Ostrom, 1976] и Ж. Готье [Gauthier, 1986], ближайшей сестринской группой птиц выводятся дейнонихозавры, что обосновывается хорошо развитым остистым отростком второго шейного позвонка, модификацией 7–11-го хвостовых позвонков, субквадратным профилем коракоида, изогнутой локтевой костью, формированием полулунной карпалии из первой и второй дистальных карпальной, кроющих первую и вторую метакарпалии, и др. На этом основании Готье [Gauthier, 1986] создал группу Maniraptora, куда вошли птицы и тероподы, за исключением карнозавров и орнитомимид. Клада птиц получила название Avialae, включив археоптерикса и всех остальных птиц – веерохвостых (Ogni-

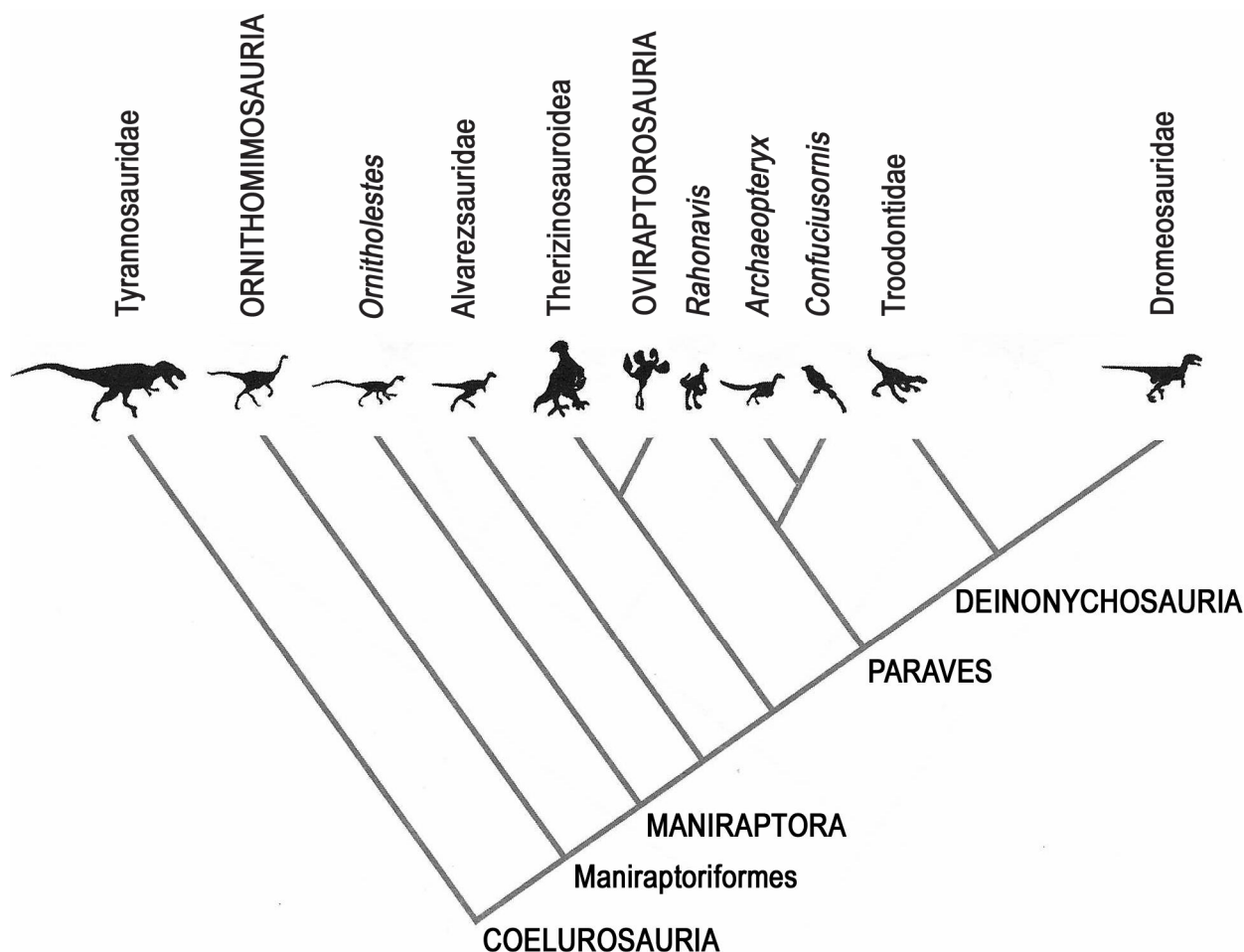


Рис. 17. Кладограмма родственных отношений хищных динозавров и птиц, по которой птицы состоят в сестринских отношениях с дейнонихозаврами, а их общим предком служат гипотетические Paraves. Модифицировано по [Clark et al., 2002]

thurae). При этом тероподы стали называться на английском non-avian theropods (нептичьими тероподами), что для птиц подразумевало (но никогда не прозвучало) название (в объеме Avialae) – птичьих тероподы (avian theropods) [Gauthier, Gall, 2001]. Таким в общих чертах было начало широкой и активной кампании по утверждению происхождения птиц от тероподных динозавров. В дальнейшем детали этих взглядов несколько менялись, хотя можно было

бы выделить несколько групп исследователей, разрабатывающих незначительно различающиеся кладистические гипотезы родственных связей птиц с тероподами. Но принципиальное их решение всегда было более или менее сходным – сестринской группой птиц (Avialae) оказывались те или иные продвинутые меловые тероподы, а общим предком для них выводился нод Maniraptora (рис. 17).

ОПЕРЕННЫЕ ТЕРОПОДЫ

Уникальность оперения птиц долгое время служила основной апоморфией для установления класса Aves, так же как и для отнесения к нему археоптерикса. Но вот появились безусловные тероподы с дифференцированными контурными перьями на передних конечностях и на конце хвоста (*Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Microraptor*, *Epidendrosaurus*), а также тероподы с покровом из пуховид-

ных образований (*Sinosauropteryx*, *Beipiaosaurus*, *Sinornithosaurus*, *Scansoriopteryx*) [Zhou et al., 2003]. Все эти тероподы относятся по меньшей мере к четырём различным семействам. У дромеозавриды микропатора (*Microraptor*) длинные перья на передних конечностях имеют асимметричные опахала: наружное – узкое, внутреннее – широкое, что отвечает адаптации крыла к машущему полету. Бо-

лее того, оказалось, что удлинённые маховые перья с асимметричными опахалами, т.е. также явно выполнявшие аэродинамическую функцию, развивались у микрораптора и на задних конечностях [Czerkas et al., 2002; Xu et al., 2003a; Курочкин, 2004]. Недавно выяснилось, что длинные перья на ногах имелись у некоторых ранних птиц – конфуциусорнисов и энанциорнисов [Zhang, Zhou, 2004, 2004a], а также, вероятно, у позднеюрского зуманираптора (*Pedopenna*) из Внутренней Монголии, КНР [Xu, Zhang, 2005]. Подтвердилось старое наблюдение В. Биба [Beebe, 1915] об удлинённых перьях на задних конечностях археоптерикса [Christiansen, Bonde, 2004]. Правда, у археоптерикса перья скорее напоминали так называемые «труссы», характерные, например, для современных хищных птиц [Feduccia, 2012]. И в конце концов в Китае был открыт позднеюрский троодонтид анхиорнис (*Anchiornis huxleyi*), более древний, чем археоптерикс, и имевший асимметричные маховые перья на обеих парах конечностей [Hu et al., 2009; Xu et al., 2009].

ДРУГИЕ ПТИЧЬИ ПРИЗНАКИ У ТЕРОПОДНЫХ ДИНОЗАВРОВ

В строении квадратной кости у Oviraptoridae наблюдаются такие птичьи особенности, как ее пневматичность, двухголовчатость ушного отростка, наличие птеригоидной ветви и сочленовная ямка для квадратно-скуловой кости [Maryańska, Osmólska, 1997]. Однако череп у них был монимостилическим – квадратная кость соединялась с черепной коробкой практически неподвижно, в противоположность стрептостилии у птиц (квадратная кость соединена подвижно). Двухголовчатая квадратная кость у овирапторов скорее всего сформировалась вследствие необходимости более прочного причленения его к мозговой коробке, а у веерохвостых птиц, наоборот, связана с необходимостью увеличения ее подвижности по отношению к мозговому черепу. Ушная головка квадратной кости контактировала у овирапторов с заднеушной костью, в отличие от птиц, у которых она контактирует с переднеушной. Следовательно, внешнее сходство квадратной кости с таковой птиц, очевидно, было приобретено независимо.

Характерные для веерохвостых птиц крючковидные отростки на ребрах предполагались у тероподных динозавров довольно давно [Paul, 1988], но определенно были установлены в последнее время у велоцираптора [Norell, Makovicky, 1999] и у дромеозаврида [Hwang et al., 2002]. Крючковидные отростки теропод отличаются от таковых веерохвостых птиц большей длиной и шириной, наличие их у

Считается, что даже раннеюрские тероподы и раннемеловые тираннозавры имели перообразный покров [Gierliński, 1996, 1997; Kundrát, 2004; Xu et al., 2004]. Ныне нитевидные структуры описаны у птицетазовых динозавров (пситтакозавр) [Mayr et al., 2002]. Однако по другим данным, как эти структуры у пситтакозавра, так и перообразные структуры у теропод представляют собой видоизменённые коллагеновые волокна кожных покровов, а не кератиновые остатки перовых покровов [Lingham-Soliar, 2003, 2008, 2010; Feduccia et al., 2005; Lingham-Soliar et al., 2007; Feduccia, 2012].

Все эти факты заставляют считать, что оперенность в различных группах рептилий не была первично связана с обретением полета, возникала неоднократно, а поэтому относится к категории параллелизмов или даже конвергенций. Для определения таких состояний, когда не полностью гомологические структуры неоднократно появляются и утрачиваются в близких филогенетических ветвях, Татаринцов [1999] предложил термин «прерывистая гомология».

теропод сочетается с сохранением брюшных ребер (гастралий)¹.

Опистопубия – обращение назад лобковой кости – считалась чистой апоморфией птиц, но теперь очень близкое к таковому ее положение найдено у дромеозавров, троодонтид и даже у теризинозаврида [Барсболд, Пэрлэ, 1979; Norell, Makovicky, 1999; Xu et al., 2001, 2002]. Примечательно, что ориентация лобковой кости на реконструкциях таза (от пропубического в опистопубический) археоптерикса менялась по мере освоения исследователями тероподной теории происхождения птиц [Feduccia, 2012]. Одним из самых впечатляющих открытий у теропод стало описание позднемелового овирапторозавра *Nomingia* с укороченным хвостом, увенчанным пигостилом [Barsbold et al., 2000]. У раннемелового теризинозавра (*Beipiaosaurus*) также обнаружено подобие пигостиля [Xu et al., 2003b]. Появление пигостиля у овирапторозавров и теризинозавров со всей определенностью подтверждает параллельность приобретения подобных структур тероподами и птицами.

¹ Нужно заметить, что крючковидные отростки ребер характерны для гаттерии, крокодилов [Шмальгаузен, 1947] и даже для некоторых примитивных тетрапод и, таким образом, представляют собой примитивную особенность, едва ли имеющую значение для решения вопроса о происхождении птиц (прим. ред.).

Пальцы кисти. Так называемая проблема I-II-III или II-III-IV – нумерации пальцев передней конечности у веерохвостых птиц долгое время служит камнем преткновения в дискуссии об их родственных связях с хищными динозаврами. Эта проблема имеет очень давнюю историю, возникнув задолго до открытия археоптерикса и даже еще до открытия теропод. Для взрослых птиц решение ее сравнительно-анатомическим методом затруднено вследствие неупорядоченной редукции отдельных фаланг кисти у разных семейств. При попытках решения вопроса классическими методами описательной эмбриологии разные исследователи приходили как к гомологизации пальцев кисти птиц с I–III пальцами рептилий [Gegenbaur, 1803, 1870; Parker, 1888, 1891; Neilmann, 1926; Shestakowa, 1927], так и к принятию сохраняющихся пальцев в крыле птиц соответствующими II–IV пальцам пятипалой конечности тетрапод [Owen, 1849; Leighton, 1894; Шмальгаузен, Степанова, 1927; Holmgren, 1933; Montagna, 1945; Romanoff, 1960; Seichert, Rychter, 1972; Hinchliffe, Hecht, 1984; Howgate, 1984; Hinchliffe, 1985, 1997; Müller, Alberch, 1990]. Последние результаты изучения раннего эмбриогенеза современных птиц с использованием совершенных методов фиксации и окраски подтверждают, что у них в трехпальцевой кисти крыла остаются только II–IV пальцы [Burke, Feduccia, 1997; Feduccia, 1999b; Feduccia, Novicki, 2002; Kunderát et al., 2002; Feduccia et al., 2005; Hinchliffe, 2008]. Это подтверждают и данные по регуляции формирования зачатков пальцев гомеозисными генами [Towers et al., 2008]. Следовательно, у веерохвостых птиц редуцируются два крайних пальца: I и V, что обычно и происходит в эволюции большинства наземных четвероногих при специализации конечности. В то же время другие исследования по экспрессии гомеозисных генов на формирование пальцев поддерживают идентификацию пальцев крыла у цыпленка как I, II и III [Vargas, Fallon, 2005a, b].

Почти все тероподные динозавры в передней лапе также имеют сокращенную пальцевую формулу из трех пальцев. У самых первых из известных теропод, например у поздне триасовых *Eoraptor* и *Herrerasaurus* и у некоторых других ранних теропод, при имеющихся пяти пальцах на передней конечности отчетливо видно, что редукция первоначально захватывает наружные V и IV пальцы. Таким образом, у позднейших тероподных динозавров остаются I, II и III пальцы, как, впрочем, и у археоптерикса [Elzanowski, 2002], у которого фаланговая формула (2-3-4-0-0) соответствует таковой дромеозавриды (*Microraptor*). Эта уникальная апоморфия теропод отличает их от всех остальных четвероногих. Сторонники динозаврового происхождения

птиц старались показать, что у современных птиц во взрослом состоянии остаются тоже I–III пальцы, но под напором новых исследований эмбриологов вынуждены были признать, что у птиц все-таки остаются II–IV пальцы [Larsson, Wagner, 2002]. Тогда Г. Вагнер и Ж. Готье [Wagner, Gauthier, 1999] выдвинули гипотезу «рамочного сдвига» гомеотической трансформации, по которой у поздних теропод мог происходить сдвиг прехондральных зачатков пальцев, перемещавший I, II и III пальцы в эмбриогенезе на место II, III и IV пальцев. Но, как отметил Р. Хинчлифф [Hinchliffe, 2008], одновременный сдвиг конденсаций для четырех пальцев должен был бы влиять на сдвиг не только пальцев, но и на вторую и третью карпалии; при этом почему-то такой сдвиг ограничен только воздействием на пальцы передней конечности, без влияния на таковые задней².

Неожиданная попытка укрепить тероподно-птичьих родственные связи возникла с другой стороны. В публикации о средне-позднеюрском растительном тероподе из Китая *Limusaurus inextricabilis* авторы доказывают приоритетное развитие у него II, III и IV пальцев, при вестигиальном первом пальце, приходя на этом основании к выводу, что у всех позднейших теропод в кисти сохранились именно эти II–IV пальцы [Xu et al., 2009]. Не вдаваясь в обсуждение их доказательств, можно оценить такой подход к проблеме как очевидно спекулятивный.

Заканчивая рассмотрение основных признаков сходства тероподных динозавров и птиц, следует заметить, что хотя кладистика при оценке родственных отношений не принимает в расчет признаки различий, нам представляется, что значение их при оценке родства может быть даже приоритетным. Подобные особенности негативного свойства однозначно указывают на отсутствие прямых родственных связей современных веерохвостых птиц и хищных динозавров. Это – попарно отложенные яйца в кладках теропод, означающие существование у них парных яйцеводов (у настоящих птиц яйцевод один),

² Несмотря на то что пальцы в кисти птиц, действительно, развиваются из II–IV зачатков, по своей молекулярной характеристике они сходны с I–III пальцами других позвоночных [Young et al., 2011]. Эксперименты с воздействием гомеозисных генов указывают на принципиальную возможность сдвига «рамки считывания» [Magnol et al., 2004; Young et al., 2011]. При этом метакарпалии и метатарзалии представляют собой отдельный модуль в онтогенезе и их эволюция может происходить независимо от эволюции фаланг пальцев [Kavanagh et al., 2013]. Различия в строении автоподия передней и задней конечности птиц несомненно связаны с функциональной специализацией кисти и как следствие ее онтогенетической и эволюционной индивидуальностью [Wagner, 2014] (прим. ред.).

развитие диафрагмы между грудной и брюшной полостями у теропод (у настоящих птиц диафрагмы нет, поэтому совершенно другая механика дыхания, по [Ruben et al., 1997]), арктометатарзальная стопа у нептичьих теропод (из нее не выводится птичий тарзометатарзус, по [Карху, Раутиан, 1996]), опистоцельность шейных позвонков у теропод (она несовместима с последующей гетероцельностью позвонков у настоящих птиц, по [Mookerjee, 1935]).

Мозаичное распределение птичьих признаков в разных линиях теропод можно считать основным свидетельством их параллельного происхождения, т.е. отдаленного родства птиц и тероподных динозавров, а не прямых родственных связей, по которым птиц можно считать современными потомками теропод. По аналогии с процессом маммализации среди терапсид [Татаринов, 1976] такой процесс может быть назван орнитизацией тероподных динозавров. Но в последнее время появляется все больше и больше свидетельств, что подобная диверсификация происходила не в виде ветвящегося древа, а скорее, по образному сравнению А.Г. Пономаренко [2005], напоминала газон, на котором одни «травы» росли быстрее, другие отставали в росте, но все вместе, особенно на первых этапах, росли одновременно. Если продолжить такое сравнение, то естественный отбор «выкашивал» большую часть газона и только на его краях оставалось несколько стеблей, которые вызревали, давая плодотворную адаптивную радиацию. В таком плане схема эволюционного развития пернатых несколько отличается от схемы происхождения млекопитающих, созданной Л.П. Татаринным в 1976 г. Да и млекопитающие теперь стали рассматриваться не как единая монофилетическая группа, а представляются несколькими линиями эволюции независимого происхождения.

Следовательно, опираясь на все сказанное выше, можно выводить археоптериксовых из каких-то

целурозавров или от их общего предка с археоптериксовыми в средней или поздней юре. Далее, в самом начале эволюции археоптериксовых от них выделились энантиорнисовые. Веерохвостые птицы выделились независимо, много раньше, еще на уровне каких-то архозавроморфов, которые были их общими предками с тероподами. Эволюция веерохвостых не была прямой линией, ведущей к неогнатам через палеогнат. Куст других птиц, неясных родственных связей, известных в большинстве своем по фрагментарным остаткам, таких как ихтиорнисовые, гесперорнисовые, патагоптериксовые, гаргантюависовые, мистиорнисовые и некоторые другие группы, демонстрирует тот газон, на котором протекала их эволюция (рис. 18).

Следовательно, все, о чем говорилось выше, приводит к заключению о невозможности считать современных птиц непосредственными потомками тероподных динозавров. Мозаичное проявление различных «птичьих признаков» в отдельных линиях тероподных динозавров объясняется их очень отдаленным родством с веерохвостыми птицами и происхождением этих двух эволюционных линий от различных групп архозавроморфов, т.е. параллельной или сопряженной эволюцией [Курочкин, 2006]. Даже сторонники динозавровой теории происхождения птиц [O'Connor et al., 2011] отмечают, что распространение множества птичьих черт среди разных групп манирапторных динозавров указывает на более древнее их происхождение. Сходные черты в морфологии птиц и теропод могут быть охарактеризованы как прерывистые гомологии, вследствие общего генетического наследия от архозавровых предков и конвергенций в связи с двуногим способом передвижения с освобождением передних конечностей от функции опоры, вертикальной постановкой краниального отдела шеи и вентральным смещением большого затылочного отверстия.

АРХЕОПТЕРИКС

Археоптерикс канонически считался членом класса птиц. В то же время еще Т. Гексли [Huxley, 1868] отмечал, что скелет археоптерикса скорее рептильный, чем птичий. П. Лоу [Lowe, 1944] писал, что археоптерикс – просто оперенный древесный динозавр, не родственник птицам. Но было несколько продвинутых признаков, использовавшихся для установления общего происхождения археоптерикса и птиц, таких как вилочка и оперение. Теперь, после открытия вилочки у многих хищных динозавров и перьев у мезозойских Китайских теропод набор синапоморфий, по которым мож-

но было бы выделить археоптерикса вместе с остальными птицами в один монофилетический таксон, фактически исчез. Но сторонники тероподного происхождения птиц стараются во что бы то ни стало поддержать близкую родственную связь археоптерикса с остальными птицами. И вот какие синапоморфии, среди прочих, использовались для этого: двухмышечковая квадратная кость (имеется в виду двойное сочленение с черепной коробкой; но она одномышечковая у *Archaeopteryx* и *Enantiornithes*, хотя у *Ornithurae* – двухмышечковая); редукция зубов на верхнечелюстной и зубной костях

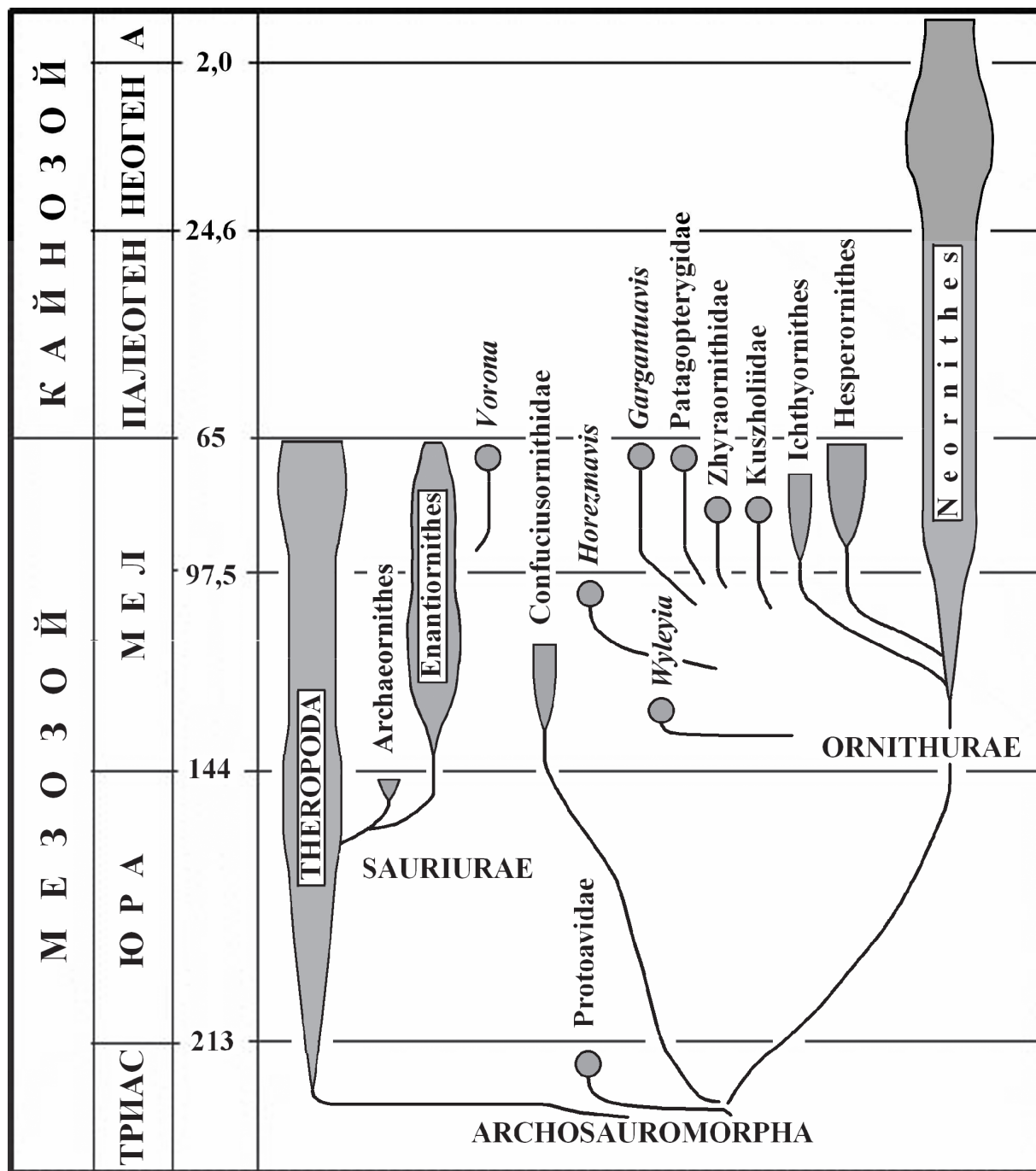


Рис. 18. Филогенетическая схема, демонстрирующая независимое происхождение Sauriurae и Ornithurae и разнообразие пернатых в меловом периоде

(они действительно редуцированы здесь у *Archaeopteryx* и *Enantiornithes*, но у *Ornithurae* (*Ichthyornithes* и *Hesperornithes*) как раз имеются на этих костях); голень, фибула и метатарзалии относительно более удлиненные, чем бедро (но имеется много современных птиц с короткими метатарзалиями); слияние проксимальных тарзалий с обеими берцовыми костями, по крайней мере во взрослом состоянии (они сливаются и у большинства теропод во

взрослом состоянии, но у веерохвостых птиц в этом не участвует фибула); слияние дистальных тарзалий и метатарзалий (действительно, свойственно для *Ornithurae*, но у археоптерикса и *Enantiornithes* дистальные тарзалии фактически редуцированы, и редкие рудименты их не сливаются с метатарзалиями) и др. [Gauthier, 1986].

Таким образом, подобная аргументация в пользу родства археоптерикса с веерохвостыми птицами

лишена всяческих оснований. Это, кажется, было воспринято и кладистами, теперь забывшими про такие «синапоморфии». Однако в действительности все эти признаки отмечаются у теропод в состоянии, характерном для археоптерикса. Тогда вывели другой ряд из трех синапоморфий: каудальный край наружной ноздри почти достигает ростральной границы преорбитального отверстия или перекрывает ее, акромион лопатки удлинённый, постацетабулярное крыло подвздошной кости узкое, сужается каудально и имеет меньше 50 % высоты преацетабулярного крыла на уровне acetabulum [Chiappe, 2001]. Или в другом случае: в хвосте не более 25 позвонков, плечо длиннее лопатки, уплощенность дорсального края лобковой кости занимает менее 1/3 ее длины [Norell et al., 2001]. Искусственность сближения *Archaeopteryx* с Ornithurae по таким признакам не требует разъяснений.

Вместе с тем иногда некоторые приверженцы монофилии *Archaeopteryx* и птиц отмечают, что имеются недвусмысленные доказательства их полифилии, такие как, например, образование сустава квадратной кости с переднеушной костью у веерохвостых птиц, а у археоптерикса – с чешуйчатой костью [Gauthier, 1986; Elzanowski, 2002], и таким образом, он представляет боковую ветвь ранней эволюции птиц, а не сестринскую группу или предка птиц³. Подобная версия находит отражение и в кладограммах [Forster et al., 1998; Paul, 2002; Zhou, Zhang, 2003; Senter et al., 2004].

Как было показано многими исследователями, *Archaeopteryx* имеет много продвинутых признаков, общих с целурозаврами: 1) широкий дорсальный конец слезной кости; 2) направленный вперед

медиальный мыщелок нижнечелюстного отдела квадратной кости; 3) наличие эктоптеригоида; 4) равная ширина тела лопатки по всей ее длине; 5) плоский субквадратный коракоид; 6) специфический бугорок на коракоиде краниоventральное гленоида; 7) перпендикулярная проекция плоскости проксимальной головки плеча по отношению к дистальной; 8) предплечье короче кисти и плеча; 9) редукция IV и V пальцев кисти; 10) сочленение полулунной карпалии с 1 и 2 метакарпалиями; 11) одинаковая фланговая формула 2-3-4 соответственно на I, II и III пальцах кисти; 12) крупные когтевые фаланги пальцев крыла с большими буграми для крепления сухожилий сгибателей; 13) развитие малого трохантера в проксимальной части бедра; 14) длинная преацетабулярная часть подвздошной кости, по сравнению с короткой постацетабулярной; 15) развитие ножки на подвздошной кости для сочленения с лобковой костью; 16) расщепление каудального конца седалищной кости; 17) крупный симфиз лобковой кости.

Все эти признаки, общие с тероподами, не встречаются у Ornithurae и относятся только к *Archaeopteryx* и частью к Enantiornithes, что свидетельствует об их родстве с хищными динозаврами и происхождении этой линии от Coelurosauria в процессе орнитизации теропод. Кладистами сходство *Archaeopteryx* и Enantiornithes с тероподами распространяется на всех птиц, хотя уже Ж. Готье [Gauthier, 1986] отмечал, что часть этих синапоморфий определенно характеризуют только теропод и археоптерикса (*Archaeopteryx*), но не характерны для веерохвостых птиц или проблематичны для них.

ЭНАНЦИОРНИСЫ И КОНФУЦИУСОРНИСЫ

Кроме веерохвостых птиц, из мезозойских отложений теперь известно еще несколько групп ископаемых пернатых, которых в традиционном классическом смысле нельзя называть настоящими птицами, так как птичьи признаки у них проявляются в разном объеме и в ином качестве. Можно выделить по крайней мере две эволюционные линии, в которых в разной степени проявляются птичьи характеристики и которые указывают на их близкие родственные (сестринские) отношения с тероподами.

³ Удивительным образом защищает принадлежность археоптерикса к птицам Э. Федучья [Feduccia, 2012], являясь при этом сторонником текодонтной гипотезы происхождения птиц. Он относит археоптерикса к птицам, основываясь на его древесном образе жизни (прим. ред.).

Это энанциорнисы (Enantiornithes) и конфуциусорнисы (Confuciusornithidae).

Энанциорнисы известны с 1981 г. Сегодня это наиболее разнообразная группа среди меловых оперенных существ, найденная всюду, кроме Антарктиды, от самого начала до самого конца мелового периода [Kurochkin, 1995, 1996]. На первый взгляд, Enantiornithes имеют ту же морфологию скелета, что и настоящие птицы. Однако внимательное исследование их анатомии проявляет детали строения, характеризующие именно Enantiornithes [Курочкин, 2001]. Например, сочленение между коракоидом и лопаткой происходит у них через выступающий отросток на коракоиде и вогнутую фасетку на лопатке (противоположная ситуация у большинства Ornithurae – ямка на коракоиде и выступ на лопатке);

сочленовная головка плечевой кости расположена у энантиорнисов посередине – на продольной оси кости (у веерохвостых птиц сочленовная головка плеча сдвинута вентрально); в дистальной головке плечевой кости у энантиорнисов тоже имеются два округлых мыщелка, но дорсальный из них ориентирован поперек продольной оси кости (у веерохвостых птиц он расположен вдоль продольной оси кости или несколько наискось к ней); формирование грудины начинается у Enantiornithes от одной поперечной балки между коракоидами (у Ornithurae сплошная грудина формируется из двух параллельных зачатков, тянущихся от коракоидов, по [Hou et al., 1999]); длинный пигостиль энантиорнисов – одна из основных особенностей, по которой они сближались с Ornithurae, но пигостиль энантиорнисов не имеет поперечно расширенного основания, что указывает на вероятное прикрепление перьев хвоста вдоль него, как у археоптерикса, а не веерообразно, как у Ornithurae. Подобные тонкие различия также прослеживаются в строении проксимального конца локтевой кости, стержня лучевой кости, дистального конца бедренной кости, проксимального конца тибиятарзуса, интертарзального сустава, тарзометатарзуса, а также пальцев крыла и лапы. Таким образом, сходство Enantiornithes и Ornithurae по этим структурам сформировалось под влиянием одинаковых функциональных требований при выработке приспособлений к активному полету и поэтому не может считаться гомологичным [Kurochkin, 1996; Курочкин, 2001].

Вместе с тем, имеется много признаков, которые указывают на близкое родство Enantiornithes и Archaeornithes: дистальная головка бедренной кости несет латеральный гребень, проксимальные концы метатарзалий консолидируются в поперечный ряд. Особенно заметен в этом отношении череп: квадратная кость имеет латерокаудальный мыщелок, широкий орбитальный отросток и одноголовчатый сустав сочленения с черепом, квадратноскуловая кость сочленяется с квадратной посредством прилежащего сустава, сохраняется заглазничная кость, имеется костная балка, отделяющая орбиту от преорбитального окна, уменьшена предчелюстная кость, чешуйчатая кость не входит в состав мозговой коробки, длинный рг. paraoccipitalis, каудальная ориентация затылочного отверстия [Martin, Zhou, 1997; O'Connor, Chiappe, 2011]. Их также сближают свидетельства отсутствия черепного кинетизма и долговременного роста скелета, выраженного в отсутствии швов срастания эпифизов с диафизами на длинных костях конечностей и соответствующей эродированной поверхности эпифизов длинных костей, наблюдающиеся у многих экземпляров. Об этом же говорят линии задержек роста на поперечных

срезах костей, свидетельствующие о циклическом и длительном, вероятно, в течение нескольких лет, росте скелета, так же как и о вероятной пойкилотермности [Chinsamy et al., 1995]. Подобные данные указывают на рептильный, а не птичий, характер физиологии у энантиорнисов, который предполагается и для археоптерикса [Ruben, 1991; Wellhofer, 1992, 1994]. В целом отмечается, что по морфологии черепа Enantiornithes демонстрируют преобладающее сходство с *Archaeopteryx* [O'Connor, Chiappe, 2011]. Несмотря на это, у сторонников кладистической методологии Enantiornithes занимают промежуточное положение между так называемыми базальными пигостилиевыми (Confuciusornithiformes, *Sapeornis*) и Neornithes [Chiappe, 2002; Clarke, Norell, 2002; O'Connor et al., 2009, 2011].

В самом начале исследований археоптерикс был выделен в отдельный подкласс ящерохвостых – Sauriurae Naeckel, 1879. Мартин [Martin, 1983] включил в него энантиорнисов. Мы развили дальше доказательства сестринских отношений между Archaeornithes и Enantiornithes [Kurochkin, 1996; Курочкин, 2001]. Но кладисты не признают ни таксона Sauriurae с *Archaeopteryx*, ни Sauriurae с *Archaeopteryx* + Enantiornithes, игнорируя как очевидные синапоморфии Enantiornithes и *Archaeopteryx*, так и свидетельства параллельности сходств по ведущим остеологическим структурам между Enantiornithes и Neornithes [Chiappe, 2002]. Декларируется, что Sauriurae – полифилетический таксон, а Enantiornithes отдалены от *Archaeopteryx* и состоят в сестринских отношениях с Ornithurae в созданном для них ноде Ornithothoraces Chiappe, 1996.

В 1995 г. из нижнего мела Китая был описан первый конфуциусорнис и создано семейство Confuciusornithidae Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995. Сейчас оно включает по крайней мере три рода и семь видов: *Confuciusornis sanctus* Hou, Zhou, Gu et Zhang et al., 1995, *C. suniae* Hou, 1997, *C. dui* Hou, Martin, Zhou, Feduccia et Zhang, 1999, *C. zhengi* Zhang, Zhou et Benton, 2008, *C. feducciai* Zhang, Gao, Meng, Liu, Hou et Zheng, 2009, *Changchengornis hengdaoziensis* Ji Q., Chiappe et Ji S., 1999 и *Zhongornis haoae* Gao, Chiappe, Meng, O'Conner, Wang, Cheng et Liu, 2008, хотя их, возможно, было больше. Теперь собрано несколько тысяч экземпляров конфуциусорнисов, преимущественно вида *C. sanctus*, многие из которых сохранили отпечатки оперения. У некоторых из них, вероятных самцов, удлинённые перья на голове образуют завернутый хохол, в хвосте имеется одна пара очень длинных перьев, более чем в два раза превышающих длину остальных рулевых. Эти птицы размером с голубя не имели зубов, у них был роговой клюв, где челюстные кости покрывала рамфотека. В височной области черепа имелось ниж-

нее височное окно, следовательно, у конфуциусорнисов сохранялась архаичная диапсидная конструкция черепа [Peters, Ji, 1998; Hou et al., 1999]. Конфуциусорнисы обладали очень длинными свободными пальцами крыла с большими изогнутыми когтями на аллюлярном и малом (III) пальцах, при длинной и мощной базальной фаланге на аллюлярном пальце. При этом когтевая фаланга на большом пальце крыла была очень маленькой. Коракоид образовывал с лопаткой слитую систему. Вилочка толстая, бумеранговидная, без гипоклейдиума, очень сходная с таковой археоптерикса и тероподных динозавров. Короткая грудина не имела кия. Наличие гастралии и сохранялась пятая метатарзалия [Zhou, Hou, 1998].

Характерная особенность некоторых видов конфуциусорнисов – сквозное отверстие на дельтопекторальном гребне плечевой кости. Очень вероятно, что подобное отверстие имелось и у археоптерикса, следы его мы обнаружили у берлинского экземпляра. В тарзометатарзусе конфуциусорнисов происходит более протяженное, чем у археоптерикса, слияние метатарзалий в проксимальной части, хотя при этом сохраняется пятая метатарзалия. В хвостовом отделе позвоночника, при сильном сокраще-

нии общего числа свободных хвостовых позвонков, наблюдается зачаточное формирование пигостиля из последних восьми удлиненных позвонков цилиндрического профиля. Особи разного индивидуального возраста демонстрируют длительный рост скелета [Hou et al., 1996], но при этом микроструктура костей на поперечных срезах не показывает зон прерывистого роста [Zhang et al., 1998], установленных, например, для энанциорнисов. Отсутствие зон прерывистого роста свидетельствует об эндотермности конфуциусорнисов.

Все эти факты показывают, что у конфуциусорнисов сложилась оригинальная мозаика примитивных, продвинутых и аутапоморфных (уникальных) признаков, которая открывает широкое поле для дискуссий об их родственных отношениях с остальными известными пернатыми, особенно при использовании методологии филогенетической систематики [Chiappe, 2001]. По нашему мнению, они представляют еще одну, совершенно отдельную линию в эволюции пернатых, показывая много продвинутого сходства с Ornithurae и подтверждая сложную картину параллельной радиации, которую прошли пернатые на ранних этапах исторического развития (рис. 18).

ДРЕВНЕЙШИЕ ВЕЕРОХВОСТЫЕ ПТИЦЫ (ORNITHURAE)

После первых находок веерохвостых в нижнем мелу Монголии и Китая [Курочкин, 1982; Hou, Liu, 1984] – амбиортуса (*Ambiortus dementjevi* Курочкин, 1982) и ганьсуса (*Gansus* Hou et Liu, 1984), добавок к давним фрагментарным находкам таких птиц в Европе и Азии (*Gallornis*, *Wyleyia*, *Palaeocursornis*, *Horezmavis*), разнообразные примитивные Ornithurae в 1990-х гг. стали известны из нижнего мела Китая: *Archaeorhynchus* Zhou et Zhang, 2006, *Chaoyangia* Hou et Zhang, 1993, *Hongshanornis* Zhou et Zhang, 2005, *Jianchangornis* Zhou, Zhang et Li, 2009, *Liaoningornis* Hou, 1996, *Longicrusavis* O'Connor, Gao et Chiappe, 2010, *Otogornis* Hou, 1994, *Songlingornis* Hou, 1997, *Yanornis* Zhou et Zhang, 2001 и *Yixianornis* Zhou et Zhang, 2001. Эти данные окончательно подтвердили существование веерохвостых птиц в раннем мелу, их определенное разнообразие и распространение уже в то время почти по всей Евразии, что высказывалось нами задолго до открытий последнего времени [Курочкин, 1988].

Большинство известных раннемеловых Китайских веерохвостых птиц были зубатыми, но они имеют основные признаки продвинутого сходства с современными представителями этой группы. Если оперение, вилочка, крючковидные отростки на ребрах и т.д. прослеживаются теперь у тероподных ди-

нозавров, то чем же диагностируются веерохвостые птицы и их монофилетический состав? Монофилия Ornithurae устанавливается по следующим апоморфиям: 1) у зубатых птиц корни покрыты цементом; 2) квадратная кость имеет подвижный сустав с мозговым черепом (череп стрептостильный); 3) височные ямы закрыты; 4) заглазничная кость отсутствует; 5) в шейном отделе более 9 позвонков; 6) шейные позвонки гетероцельные; 7) синсакрум (сложный крестец) составлен по крайней мере 10 позвонками; 8) гастралии (брюшные ребра) отсутствуют; 9) грудина смещена каудально, а киль грудины выдвинут краниально (за исключением курообразных); 10) лопаточно-коракоидный сустав сочленяется через бугорок на лопатке и ямку на коракоиде; 11) имеется глубокая борозда между головкой плеча и внутренней бугристостью; 12) проксимальная фаланга большого (III) пальца крыла широкая и плоская; 13) сохранение II, III и IV пальцев в кисти; 14) плоская лобковая кость идет параллельно подвздошно-седалищному крылу; 15) дистальные тарзалии хорошо развиты, образуют кроющую чашечку для метатарзуса и срастаются с ним; 16) развит межмышечковый выступ на тарзальной чашечке тарзометатарзуса; 17) проксимальный конец 3-й метатарзалии лежит плантарнее проксимальных кон-

цов 2-й и 4-й метатарзалий, часто участвуя в формировании гипотарзуса; 18) метатарзалии полностью срastaются, срastание идет от их середины к концам.

От кого произошли Ornithurae? Решить этот вопрос на уровне современного знания пока не представляется возможным. Сторонники динозавровой гипотезы происхождения птиц считают орнитозухий предками теропод и птиц. По другим оценкам, предками веерохвостых птиц были псевдозухий.

Так или иначе, это были архозавроморфы, которые дали птерозавров, динозавров, птиц и крокодилов.

Однако известна одна форма, которая по всем сравнительно-морфологическим данным стоит очень близко к основанию птичьего ствола. Это – позднетриасовый *Protoavis texensis* Chatterjee, 1991, описанный Ш. Чаттерджи с территории штата Техас, США, из ранненорийской формации Докум, возрастом около 225 млн лет [Chatterjee, 1991, 1997, 1999].

ПРОТОАВИС (*PROTOAVIS*)

С самого начала *Protoavis* был выделен в семейство Protoavidae Chatterjee 1991, позднее самим Чаттерджи помещенное в подотряд Ornithothoraces Chiappe 1996, которых по Л. Киаппи составляют Enantiornithes и Ornithuromorpha.

Protoavis имеет ряд важных продвинутых признаков, сближающих его с Ornithurae: гетероцельные шейные позвонки, большая тропибазальная мозговая коробка, редуцированная заглазничная кость, закрытые височные окна, удлинённый тонкий коракоид, подвижное сочленение лопатки с коракоидом через ямку на коракоиде и выступ на лопатке, глубокая почечная ямка с внутренней стороны подвздошной кости, слияние обоих концов третьей и четвертой метакарпалий, плантарный сдвиг третьей метатарзалии в проксимальной части стопы и др. На основании таких особенностей его анатомии и на уровне известных в настоящее время фактов по мезозойской истории птиц *Protoavis* видится единственным известным кандидатом, которого можно поместить вблизи основания птичьего орнитурного ствола (рис. 18). Предковые или сестринские группы для *Protoavis* на сегодняшний день остаются неизвестными, но, скорее всего, их следует ожидать среди каких-то раннетриасовых или даже позднепермских архозавроморфов.

Позднетриасовый протоавис – головная боль проponentов динозавровой гипотезы происхождения птиц. Он разрушит все кладограммы сестринских отношений теропод и птиц, если его признаки

ввести в кладистическую матрицу, и ломает все временные рамки динозаврового происхождения птиц в поздней юре, так же как и время диверсификации на основные семейства теропод, сдвигающееся до позднего триаса [Witmer, 2001]. Можно полагать, что это основная причина тотального игнорирования протоависа в выкладках большинства сторонников сестринских отношений всех птиц и теропод. Принятие интерпретации данного ископаемого по Чаттерджи могло бы потребовать большого числа изменений полярности признаков и принятия гомоплазий, как это было замечено не кем-нибудь, но самыми ортодоксальными проponentами происхождения птиц от теропод – К. Пэдианом и Л. Киаппи [Padian, Chiappe, 1998]. Подобное высказывание приоткрывает завесу над основной причиной полного неприятия протоависа кладистами. Однако даже среди кладистов раздаются голоса со взвешенной и сдержанной критикой протоависа. Наиболее объективными выглядят публикации Л. Уитмера [Witmer, 2001, 2002]. Он соглашается, что нельзя отвергать гетероцельное строение позвонков у протоависа, орнитурную конфигурацию у него височной области и коракоида и в то же время отвергает интерпретацию Чаттерджи вилочки, грудины, «перьевых» бугорков на метакарпалиях, дистальных сегментов конечностей, а также летных способностей протоависа, о чем мы также высказывались отрицательно ранее [Kurochkin, 1995].

Литература

Барсболд Р., Перлэ А. Модификации таза заурисхий и параллельная эволюция хищных динозавров // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции 1979. Вып. 8. С. 39–44.

Карху А.А., Раутман А.С. Новое семейство манираптор (Dinosauria: Saurischia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 85–94.

Курочкин Е.Н. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. № 2. С. 452–455.

Курочкин Е.Н. Меловые птицы из Монголии и их значение для разработки филогении класса птиц // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции 1988. Вып. 34. С. 33–42.

Курочкин Е.Н. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Достижения и проблемы ор-

- нитологии Северной Евразии на рубеже веков / Ред. Е.Н. Курочкин, И.И. Рахимов. Казань: Магариф, 2001. С. 68–96.
- Курочкин Е.Н. Четырехкрылый динозавр и происхождение птиц // *Природа*. 2004. № 5. С. 3–12.
- Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // *Зоол. журн.* 2006. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Пономаренко А.Г. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // *Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира* / Ред. Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 146–155.
- Раутиан А.С. Предисловие. О началах теории эволюции многовидовых сообществ (филоценогенеза) и ее авторе // Жерихин В.В. *Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике*. М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. С. 1–42.
- Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.
- Татаринов Л.П. *Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные*. М.: ГЕОС, 2009. 377 с.
- Шмальгаузен И.И. *Основы сравнительной анатомии позвоночных животных*. М.: Советская наука, 1947. 540 с.
- Шмальгаузен И.И., Степанова Ю.А. Развитие передней конечности птиц в связи с вопросом ее происхождения // Тр. второго съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР. М.: Главнаука, 1927. С. 135–136.
- Barsbold R., Osmólska H., Watabe M., Currie P.J., Tsogibaatar K. A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: the first dinosaur with pygostyle // *Acta Palaeontol. Polonica*. 2000. Vol. 45. № 2. P. 97–106.
- Beebe W.H. A Tetrapteryx stage in the ancestry of birds // *Zoologica*. 1915. Vol. 2. № 1. P. 38–52.
- Benton M.J. Early origin of modern birds and mammals: molecules vs. morphology // *BioEssays*. 1999. Vol. 21. № 12. P. 1043–1051.
- Broom R. On the early development of the appendicular skeleton of the ostrich, with remarks on the origin of birds // *Transact. South African Philosoph. Soc.* 1906. Vol. 16. P. 355–368.
- Burke A.C., Feduccia A. Development patterns and the identification of homologies in the avian hand // *Science*. 1997. Vol. 278. № 5338. P. 666–668.
- Chatterjee S. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // *Philosoph. Transact. Royal Soc. London. Ser. B*. 1991. Vol. 332. № 1265. P. 277–346.
- Chatterjee S. *The rise of birds*. Baltimore; London: Johns Hopkins Univ. Press, 1997. 312 p.
- Chatterjee S. *Protoavis* and the early evolution of birds // *Palaeontographica. Abt. A*. 1999. Bd 254. Lfg. 1–3. P. 1–100.
- Chiappe L.M. Phylogenetic relationships among basal birds // *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom* / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall. Special Publ. Peabody Museum Natur. Hist. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 125–139.
- Chiappe L.M. Basal bird phylogeny: Problems and solutions // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 448–472.
- Chiappe L.M. Glorified dinosaurs: origin and evolution of birds. Hoboken: Wiley and Sons, 2007. 192 p.
- Chiappe L.M., Witmer L.M. (Eds.) *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley: Univ. California Press, 2002. 520 p.
- Chinsamy A., Chiappe L.M., Dodson P. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications // *Paleobiol.* 1995. Vol. 21. № 4. P. 561–574.
- Christiansen P., Bonde N. Body plumage in Archaeopteryx: review, and new evidence from the Berlin specimen // *Compt. Rend. Paleovol.* 2004. Vol. 3. № 1. P. 99–118.
- Clarke J.A., Norell M.A. The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the late Cretaceous of Mongolia // *Amer. Museum Novitates*. 2002. № 3387. P. 1–46.
- Cooper A., Fortey R. Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse // *Trends Ecol. Evol.* 1998. Vol. 13. № 1. P. 151–156.
- Currie P.J. Theropods // *The complete dinosaur* / Eds. J.O. Farlow, M.K. Brett-Surman. Bloomington; Indianapolis: Indiana Univ. Press, 1997. P. 217–233.
- Currie P.J., Koppelhus E.B., Shugar M.A., Wright J.L. (Eds.) *Feathered dragons*. Bloomington; Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2004. 361 p.
- Currie P.J., Zhao X. A new troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur park formation (Campanian) of Alberta // *Canadian J. Earth Sci.* 1993. Vol. 30. № 10–11. P. 2231–2247.
- Czerkas S.A., Zhang D., Li J., Li Y. Flying dromosaurs // *Feathered dinosaurs and the origin of flight* / Ed. S.J. Czerkas. The dinosaur museum journal. 2002. Vol. 1. P. 97–126.
- Dodson P. Origin of birds: the final solution? // *Amer. Zool.* 2000. Vol. 40. № 4. P. 504–512.
- Elżanowski A. Birds in Cretaceous ecosystems // *Acta Palaeontol. Polonica*. 1983. Vol. 28. № 1–2. P. 75–92.
- Elżanowski A. Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany) // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 129–159.
- Feduccia A. *The origin and evolution of birds*. New Haven; London: Yale Univ. Press, 1996. 420 p.
- Feduccia A. *The origin and evolution of birds*. Second edition. New Haven; London: Yale Univ. Press, 1999a. 466 p.
- Feduccia A. 1,2,3 = 2,3,4: Accommodating the cladogram // *Proc. National Acad. Sci. USA*. 1999b. Vol. 96. № 9. P. 4740–4742.
- Feduccia A. Riddle of the feathered dragons: hidden birds of China. New Heaven; London: Yale Univ. Press, 2012. 358 p.

- Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchliffe J.R.* Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence // *J. Morphol.* 2005. Vol. 266. № 2. P. 125–166.
- Feduccia A., Nowicki J.* The hand of birds revealed by early ostrich embryos // *Naturwissenschaften.* 2002. Vol. 89. № 9. P. 391–393.
- Forster C.A., Sampson S.D., Chiappe L.M., Krause D.W.* The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar // *Science.* 1998. Vol. 279. № 5358. P. 1915–1919.
- Gauthier J.* Saurischian monophyly and the origin of birds // *The origin of birds and the evolution of flight / Ed. K. Padian.* San Francisco: California Academy of Science, 1986. P. 1–55.
- Gauthier J., Gall L.M.* (Eds.) New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. Special Publ. Peabody Museum Natur. Hist. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. 613 p.
- Gauthier J., de Queiroz K.* Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name «Aves» // *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall.* Special Publ. Peabody Museum Natur. Hist. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 7–41.
- Gegenbaur K.* Vergleichend-anatomische Bemerkungen über das Fusskelet der Vögel // *Müllers Arch. Anat.* 1803. P. 450–472.
- Gegenbaur K.* Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel // *Jen. Zeitschr. Natur.* 1870. P. 157–220.
- Gierliński G.* Feather-like impressions in a theropod resting trace from the Lower Jurassic of Massachusetts // *The continental Jurassic / Ed. M. Morales.* Bull. Museum Northern Arizona. 1996. № 60. P. 179–184.
- Gierliński G.* What type of feathers could nonavian dinosaurs have, according to an Early Jurassic ichnological evidence from Massachusetts? // *Przegląd Geologiczny.* 1997. Vol. 45. № 4. P. 419–422.
- Heilmann G.* The origin of birds. London: H.F. & G. Witherby, 1926. 208 p.
- Hinchliffe J.R.* One, two, three or Two, three, four. An embryologist's view of the homologies of the digits and carpus of modern birds // *The beginnings of birds / Eds. M.K. Hecht, J.H. Ostrom, G. Viohl, P. Wellnhofer.* Eichstätt: Brönnner & Daentler KG, 1985. P. 141–147.
- Hinchliffe J.R.* The forward march of the bird-dinosaur halted? // *Science.* 1997. Vol. 278. № 5338. P. 596–597.
- Hinchliffe R.* Bird wing digits & their homologies: re-assessment of developmental evidence for a 2,3,4 identity // *Oryctos.* 2008. Vol. 7. P. 7–12.
- Hinchliffe J.R., Hecht M.K.* Homology of the bird wing skeleton: embryological versus paleontological evidence // *Evol. Biol.* 1984. Vol. 18. P. 21–39.
- Holmgren N.* On the origin of the tetrapod limb // *Acta Zoologica.* 1933. Vol. 14. № 2-3. P. 185–295.
- Holtz T.R.* The problem of homoplasy in reconstructing theropod phylogeny // *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall.* Special Publ. Peabody Museum Natur. Hist. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 99–122.
- Hope S.* The Mesozoic radiation of Neornithes // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs / Eds. L.M. Chiappe, L.M. Witmer.* Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 339–388.
- Hou L.* Mesozoic birds of China. Lugu: Taiwan Fenghuang Bird Garden, 1997. 228 p.
- Hou L., Liu Z.* A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds // *Sci. Sin. Ser. B.* 1984. Vol. 27. P. 1296–1302.
- Hou L., Martin L.D., Zhou Z., Feduccia A.* Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from North-eastern China // *Science.* 1996. Vol. 274. № 5290. P. 1164–1167.
- Hou L., Martin L.D., Zhou Z., Feduccia A., Zhang F.* A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis* // *Nature.* 1999. Vol. 399. № 6737. P. 679–682.
- Howgate M.E.* The teeth of *Archaeopteryx* and a reinterpretation of the Eichstätt specimen // *Zool. J. Linnean Soc.* 1984. Vol. 82. № 1-2. P. 159–175.
- Hu D., Hou L., Zhang L., Xu X.* A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus // *Nature.* 2009. Vol. 461. № 7264. P. 640–643.
- Hwang S.H., Norell M.A., Ji Q., Gao K.* New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromeosauridae) from Northeastern China // *Amer. Mus. Novit.* 2002. № 3381. P. 44.
- Kavanagh K.D., Shoval O., Winslow B.B. et al.* Developmental bias in the evolution of phalanges // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2013. Vol. 110. P. 18190–18195.
- Kundrát M.* When did theropods become feathered? – Evidence for pre-*Archaeopteryx* feathery appendages // *J. Exper. Zool. (Mol. Dev. Evol.).* 2004. Vol. 302. № 4. P. 355–364.
- Kundrát M., Seichert V., Russell A.P., Smetana K.* Pendactyl pattern of the avian wing autopodium and pyramid reduction hypothesis // *J. Exper. Zool. (Mol. Dev. Evol.).* 2002. Vol. 294. № 1. P. 152–159.
- Kurochkin E.N.* Lower Cretaceous birds from Mongolia and their evolutionary significance // *Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologicus. Vol. I / Eds. V.D. Ilychev, V.M. Gavrillov.* M.: Nauka, 1985. P. 191–199.
- Kurochkin E.N.* Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of Class Aves // *Archaeopteryx.* 1995. Vol. 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N.* A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infra-class Enantiornithes (Aves). M.: Palaeontological Institute, 1996. 55 p.
- Larsson H.C.E., Wagner G.P.* Pentadactyl ground state of the avian wing // *J. Exper. Zool. (Mol. Dev. Evol.).* 2002. Vol. 294. № 1. P. 146–151.

- Leighton V.L.* The development of the wing of *Sterna wilsonii* // Amer. Natur. 1894. Vol. 28. № 333. P. 761–774.
- Lingham-Soliar T.* Evolution of birds: ichthyosaur integumental fibers conform to dromaeosaur protofeathers // Naturwissenschaften. 2003. Vol. 90. № 9. P. 428–432.
- Lingham-Soliar T.* A unique cross section through the skin of the dinosaur Psittacosaurus from China showing a complex fibre architecture // Proc. Royal Soc. Biol. Sci. 2008. Vol. 275. № 1636. P. 775–780.
- Lingham-Soliar T.* Dinosaur protofeathers: pushing back the origin of feathers into the Middle Triassic? // J. Ornithol. 2010. Vol. 151. № 1. P. 193–200.
- Lingham-Soliar T., Feduccia A., Wang X.* A new Chinese specimen indicates that ‘protofeathers’ in the Early Cretaceous theropod dinosaur *Sinosauropteryx* are degraded collagen fibres // Proc. Royal Soc. Lond. Biol. Sci. 2007. Vol. 274. № 1620. P. 1823–1829.
- Lowe P.R.* An analysis of the characters of *Archaeopteryx* and *Archaeornis*. Were they reptiles or birds? // Ibis. 1944. Vol. 86. № 4. P. 517–543.
- Lü J., Dong Z., Azuma Y., Barsbold R., Tomida Y.* Oviraptorosaurs compared to birds // Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, 1-4 June 2000 / Eds. Z. Zhou, F. Zhang. Beijing: Science Press, 2002. P. 175–190.
- Magnol J.P., Mourer-Chauviré C., Bernex F.* L’origine des Oiseaux et la question de l’homologie des doigts de leur main: données contradictoires de la Systématique phylogénétique et de la Biologie du développement // Revue Med. Vet. 2004. Vol. 155. № 3. P. 187–196.
- Martin L.D.* The origin and early radiation of birds // Perspectives in ornithology / Eds. A.H. Brush, G.A. Clark. Cambridge: Univ. Press, 1983. P. 291–338.
- Martin L.D.* A basal archosaurian origin of birds // Acta Zool. Sinica. 2004. Vol. 50. № 6. P. 978–990.
- Martin L.D., Zhou Z.* *Archaeopteryx*-like skull in Enantiornithine bird // Nature. 1997. Vol. 389. № 6551. P. 556.
- Martinez R.N., Sereno P.C., Alcober O.A. et al.* A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea // Science. 2011. Vol. 331. № 6014. P. 206–210.
- Maryańska T., Osmólska H.* The quadrate of oviraptorid dinosaurs // Acta Palaeontol. Polonica. 1997. Vol. 42. № 3. P. 361–371.
- Maryańska T., Osmólska H., Wolsan M.* Avialan status for Oviraptorosauria // Acta Paleontol. Polonica. 2002. Vol. 47. № 1. P. 97–116.
- Mayr G., Peters S., Plodowski G., Vogel O.* Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur Psittacosaurus // Naturwissenschaften. 2002. Bd 89. H. 8. S. 361–365.
- Montagna W.* A re-investigation of the development of the wing of the fowl // J. Morphol. 1945. Vol. 7. № 1. P. 87–113.
- Mookerjee H.K.* Cause of formation of heterocoelous vertebra in bird // Current Science. 1935. № 8. P. 435–438.
- Müller G.B., Alberch P.* Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis* development invariance and change in the evolution of archosaur limb // J. Morphol. 1990. Vol. 203. № 2. P. 151–164.
- Norell M.A., Makovicky P.J.* Important features of the dromaeosaurid skeleton. II. Information from the newly collected specimen of *Velociraptor mongoliensis* // Amer. Mus. Novit. 1999. № 3282. P. 1–45.
- Norell M.A., Clark J.M., Makovicky P.J.* Phylogenetic relationships among coelurosaurian // New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall. Special Publ. Peabody Museum Natur. Hist. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 49–67.
- O’Connor J.K., Chiappe L.M.* A revision of enantiornithine (Aves: Ornithothoraces) skull morphology // J. Syst. Palaeontol. 2011. Vol. 9. № 1. P. 135–157.
- O’Connor J.K., Chiappe L.M., Bell A.* Pre-modern birds: avian divergences in the Mesozoic // Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds / Eds. G.J. Dyke, G. Kaiser. L.: John Wiley & Sons, Ltd, 2011. P. 39–114.
- O’Connor J.K., Wang X., Chiappe L.M. et al.* Phylogenetic support for a specialized clade of Cretaceous enantiornithine birds with information from a new species // J. Vertebr. Paleontol. 2009. Vol. 29. № 1. P. 188–204.
- Ostrom J.H.* *Archaeopteryx* and the origin of birds // Biol. J. Linnean Soc. 1976. Vol. 8. № 1. P. 91–182.
- Owen R.* On the nature of limbs. London: J. Van Voor, 1849. 210 p.
- Padian K.* The false issues of bird origins: a historiographic perspective // New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall. Special Publ. Peabody Museum Natur. Hist. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 485–499.
- Padian K., Chiappe L.M.* The origin and early evolution of birds // Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc. 1998. Vol. 73. № 1. P. 1–42.
- Parker W.K.* On the structure and development of the wing of the Common fowl // Philosoph. Transact. Royal Soc. London. Ser. B. 1888. Vol. 179. № 33. P. 385–398.
- Parker W.K.* On the morphology of a reptilian bird, *Opisthocomus cristatus* // Transact. Zool. Soc. London. 1891. Vol. 13. Pt. 2. № 1. P. 43–85.
- Paul G.S.* *Predatory dinosaurs of the World*. N.Y.: New York Acad. Sci., 1988. 464 p.
- Paul G.S.* *Dinosaurs of the air: the evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. Baltimore; London: Johns Hopkins Univ. Press, 2002. 460 p.
- Peters D.S., Ji Q.* The diapsid temporal construction of the Chinese fossil bird *Confuciusornis* // Senckenberg. lethaea. 1998. Bd 78. № 1/2. S. 153–155.
- Romanoff A.L.* *The avian embryo: structural and functional development*. N.Y.: Macmillan, 1960. 1305 p.
- Ruben J.A.* Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx* // Evolution. 1991. Vol. 45. № 1. P. 1–17.
- Ruben J.A., Jones T.D., Geist N.R., Hillenius W.J.* Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and

- early birds // *Science*. 1997. Vol. 278. № 5341. P. 1267–1270.
- Shestakowa G.S.* Die Entwicklung des Vögelflügels // *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Нов. сер.* 1927. Т. 36. Вып. 1–2. С. 164–210.
- Seichert V., Rychter Z.* Vascularization of developing anterior limb of the chick embryo. II. Differentiation of vascular bed and its significance for the location of morphogenetic processes inside the limb bud // *Folia Morphol.* 1972. Vol. 19. P. 352–361.
- Senter P., Barsbold R., Britt B.B., Burnham D.A.* Systematics and evolution of Dromeosauridae (Dinosauria, Theropoda) // *Bull. Gunma Mus. Natur. Hist.* 2004. Vol. 8. № 1. P. 1–20.
- Shipman P.* Taking wing: Archaeopteryx and the evolution of bird flight. N.Y.: Simon and Schuster, 1998. 336 p.
- Towers M., Mahood R., Yin Y., Tickle C.* Integration of growth and specification in chick wing digit-patterning // *Nature*. 2008. Vol. 452. № 7189. P. 882–886.
- Vargas A.O., Fallon J.F.* Birds have dinosaur wings: the molecular evidence // *J. Exper. Zool. (Mol Dev Evol)*. 2005a. Vol. 304. № 1. P. 86–90.
- Vargas A.O., Fallon J.F.* The digits of the wing of birds are 1, 2, and 3. A review // *J. Exper. Zool. (Mol Dev Evol)*. 2005b. Vol. 304. № 3. P. 206–219.
- Wagner G.P.* Homology, genes, and evolutionary innovation. Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press, 2014. 478 p.
- Wagner G.P., Gauthier J.A.* 1,2,3=2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand // *Proc. National Acad. Sci.* 1999. Vol. 96. № 9. P. 5111–5116.
- Wellnhofer P.* A new specimen of Archaeopteryx from the Solnhofen limestone // *Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Ser.* 1992. № 36. P. 3–23.
- Wellnhofer P.* New data on the origin and early evolution of birds // *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris.* 1994. Vol. 319. Série II. P. 299–308.
- Wellnhofer P.* Archaeopteryx. The icon of evolution. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2009. 208 p.
- Witmer L.M.* The role of *Protoavis* in the debate on avian origins // *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom* / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall. Special Publ. Peabody Museum Natur. Hist. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 537–548.
- Witmer L.M.* The Debate on Avian Ancestry // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 3–30.
- Xu X., Zhang F.* A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus // *Naturwissenschaften*. 2005. Bd 92. Hf. 4. S. 173–177.
- Xu X., Zhao Z., Clark J.M.* A new therizinosaur from the Lower Jurassic Lower Lufeng Formation of Yunnan, China // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. Vol. 21. № 3. P. 477–483.
- Xu X., Norell M.A., Wang X.-L., Makovicky P.J., Wu X.-C.* A basal troodontid from the early Cretaceous of China // *Nature*. 2002. Vol. 415. № 6873. P. 780–784.
- Xu X., Zhou Z., Wang X. et al.* Fourwinged dinosaurs from China // *Nature*. 2003a. Vol. 421. № 6921. P. 335–340.
- Xu X., Cheng Y., Wang X., Chang C.* Pygostyle-like structure from *Beipiaosaurus* (Theropoda, Therizinosauridae) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning, China // *Acta Geol. Sinica*. 2003b. Vol. 77. № 3. P. 294–298.
- Xu X., Norell M.A., Kuang X. et al.* Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids // *Nature*. 2004. Vol. 431. № 7009. P. 680–684.
- Xu X., Zhao Q., Norell M.A. et al.* A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin // *Chin. Sci. Bull.* 2009. Vol. 54. № 3. P. 430–435.
- Xu X., You H., Du K. et al.* An Archaeopteryx-like theropod from China and the origin of Avialae // *Nature*. 2011. Vol. 475. № 7357. P. 465–470.
- Young R.L., Bever G.S., Wang Z. et al.* Identity of the avian wing digits: problems resolved and unsolved // *Develop. Dynam.* 2011. Vol. 240. № 5. P. 1042–1053.
- Zhang F., Zhou Z.* Leg feathers in an Early Cretaceous bird // *Nature*. 2004. Vol. 431. № 7011. P. 925.
- Zhang F., Zhou Z.* Leg feathers in early birds and their implications // *Sixth International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. Quillan, France. Abstracts. Musée des Dinosauriens, Espéraza, France, 2004a. P. 63.
- Zhang F., Hou L., Quyang L.* Osteological microstructure of *Confuciusornis*: preliminary report // *Vertebr. Palasiat.* 1998. Vol. 36. № 2. P. 126–135.
- Zhang F., Zhou Z., Xu X. et al.* A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers // *Nature*. 2008a. Vol. 455. № 7216. P. 1105–1108.
- Zhang F., Zhou Z., Benton M.J.* A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avian flight // *Sci. China Ser. D – Earth Sci.* 2008b. Vol. 51. № 5. P. 625–639.
- Zhou Z., Hou L.* *Confuciusornis* and the early evolution of birds // *Vertebr. Palasiat.* 1998. Vol. 36. № 2. P. 136–146.
- Zhou Z., Zhang F.* *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution // *Naturwissenschaften*. 2003. Bd 90. Hf. 5. P. 220–225.
- Zhou Z., Zhang F.* Mesozoic birds of China: an introduction and review // *Acta Zool. Sin.* 2004. Vol. 50. № 4. P. 913–920.
- Zhou Z., Barrett P.M., Hitton J.* An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem // *Nature*. 2003. Vol. 421. № 6925. P. 807–814.
- Zhou Z., Clarke J.A., Zhang F.* Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine bird // *J. Anat.* 2008. Vol. 212. № 5. P. 565–577.

Номенклатура скелета птиц

Н.В. Зеленков

Общий план строения тела, характерный для птиц, не находит аналогов среди других групп позвоночных. Существенным преобразованиям подвергся череп, шея удлинена и благодаря гетероцельным позвонкам необычайно подвижна, туловище заметно консолидировано (спинные позвонки зачастую срастаются, образуя спинную кость), а передняя конечность преобразована в крыло, сильно отличающееся морфологически не только от передней конечности наземных рептилий, но и от крыльев других летающих позвоночных – птерозавров и рукокрылых [см. Шмальгаузен, 1947; Bellairs, Jenkins, 1960; Ромер, Парсонс, 1992; Держинский, 2005; Kardong, 2012]. Менее наглядны, но не менее существенны те преобразования, которым подверглась задняя конечность птиц. Редукция сначала мясистого, а затем костного хвоста, а также удлинение передних конечностей и вызванный этими факторами перенос центра тяжести вперед заметно повлияли на морфологию тазового пояса и бедренной кости [Gatesy, 1990; Gatesy, Dial, 1996; Hutchinson, 2001a, b; Hertel, Campbell, 2007; Зиновьев, 2010; Allen et al., 2013], а для веерохвостых птиц (к которым относятся все из ныне живущих пернатых) также характерно особенное строение дистального элемента свободной конечности – тарзометатарзуса [Карху, Раутиан, 1996]. К этому необходимо добавить, что радиация птиц, происшедшая в условиях жестких адаптаций к полету, накладывающих серьезные ограничения на преобразование формы тела, затронула главным образом челюстной аппарат и заднюю конечность. Именно поэтому каждая из вымерших и ныне существующих групп пернатых характеризуется особенной морфологией задней конечности, позволяющей идентифицировать птиц на основании тонких деталей строения бедренной кости, тибиотарзуса или цевки. Важное диагностическое значение имеют также некоторые другие элементы скелета, такие как коракоид и плечевая кость. К сожалению, череп, зачастую позволяющий отличать даже близкие виды птиц, не различимые по другим элементам скелета, крайне редко сохраняется в палеонтологической летописи.

Относительная сложность устройства большинства элементов скелета птиц обуславливает необходимость использования четкой и однозначной остеологической номенклатуры: не случайно ряд работ по палеорнитологии предваряют специальные разделы, посвященные номенклатуре костных структур [Milne-Edwards, 1869-1871; Howard, 1929; Lambrecht, 1933; Ballmann, 1969a, b]. К данной

проблеме также обращались ряд авторов безотносительно палеорнитологии [Butendieck, 1979; Elzanowski, 2008], однако наиболее важным шагом стала разработка специальной латинизированной номенклатуры для скелета птиц [Baumel, Witmer, 1993]. Вся важность унификации остеологической номенклатуры птиц в очередной раз стала ясной при подготовке систематического раздела по птицам для настоящего издания: автор неоднократно сталкивался с трудностями при попытке интерпретировать и привести к единой форме первоописания и оригинальные диагнозы.

Необходимость использования русскоязычной анатомической номенклатуры для описания скелета птиц в настоящем издании ставит задачу разработки такой номенклатуры. В настоящее время практически единственное справочное издание, содержащее названия костных структур птиц, а также связанных с ними элементов связочного аппарата и мускулов на русском языке, – это раздел по остеологии птиц в руководстве «Практическая зоотомия позвоночных» [Держинский, 1992], в котором приведены большей частью лишь названия для элементов скелета и наиболее важных костных структур. Однако названия для подавляющего большинства структурных деталей, используемых в описаниях ископаемых таксонов, в руководстве Ф.Я. Держинского отсутствуют. Русские названия для некоторых костных структур упоминаются в отдельных работах (например, [Сушкин, 1902; Богданович, 1997]), которые не могут носить характер справочных. Только А.В. Зиновьевым [2010] очень подробно описана остеология пояса и свободной задней конечности птиц, а также связочный аппарат и мускулатура, но и в этой работе не приведены точные русские названия для ряда важных структур.

Поскольку никакая работа с ископаемым материалом по птицам невозможна без стандартизованной анатомической номенклатуры, далее приводится список русских названий основных структур в скелете птиц по элементам. Эти названия используются ниже в систематическом разделе, посвященном ископаемым птицам. Русские названия, принятые в сводке Держинского [1992], оставлены без изменения, за исключением некоторых случаев (например, вместо названий «малый» и «большой» для бугорков в проксимальном эпифизе плечевой кости, заимствованных из анатомии человека, приводятся «дорсальный» и «вентральный»). Для остальных структур предлагаются русские названия. При этом для каждой структуры приводится соответствующее название из латинской анатомической

номенклатуры [Baumel, Witmer, 1993; Livezey, Zusi, 2006], а в некоторых случаях (когда соответствие между латинским и английским названием не очевидно) также эквивалент из англоязычной латыни [Howard, 1929], которая в настоящее время используется в специальной литературе практически так же часто, как и латынь. Для ряда структур (например, для квадратной и бедренной костей) приводятся соответствующие названия из специальной литературы (например, [Elzanowski, 2008; Elzanowski, Stidham, 2010]). Синонимика для остеологических названий необходима для установления однозначного соответствия между приводимыми русскими названиями, ряд из которых употребляются впервые. Остеологическая анатомическая номенклатура для энантиорнисовых птиц не полностью разработана, поэтому в ряде других случаев для энантиорнисов пришлось создавать не только новые русские, но и новые латинские термины.

Поскольку задача данного раздела – обеспечить однозначность соответствия русских названий латинской (а также, отчасти, английской) номенклатуре, приводимые изображения носят в целом вспомогательный характер и не отражают всех анатомических терминов, упоминаемых в тексте. На иллюстрациях преимущественно обозначены структуры, используемые при описании ископаемого материала. Тем не менее общее число анато-

мических деталей посткраниального скелета, отмеченных на иллюстрациях в нашей работе, несколько превышает таковое в *Nomina Anatomica Avium* [Baumel, Witmer, 1993], что связано с необходимостью подробного описания посткраниального материала, в основном составляющего палеонтологическую летопись птиц. Детали строения черепа птиц проиллюстрированы несколько менее подробно, чем в *Nomina Anatomica Avium*. Мы приводим только основные названия, многие из которых обычно используются для палеонтологического описания; в частности, не приводится номенклатура внутренней поверхности черепной коробки птиц. Структуры, состоящие из нескольких костей или их частей, упоминаются только один раз (в первом случае). Так, затылочный мыщелок черепа птиц сформирован основной и боковой затылочными костями, но он упоминается в списке только единожды, в связи со структурами, характерными для основной затылочной кости. Костные структуры, принадлежащие той или иной кости, помещаются в списке после названия собственно кости, и сдвинуты табуляцией вправо. В ряде случаев относительным сдвигом вправо обозначена и более частная принадлежность структур (например, для отростков квадратной кости). Нумерация структур приведена отдельно для каждого элемента скелета и соответствует обозначениям на иллюстрациях.

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Череп – *Cranium* (рис. 19).

1. Лобная впадина – *Depressio frontalis* [Baumel, Witmer, 1993].
2. Мозжечковый выступ – *Prominentia cerebellaris* [Baumel, Witmer, 1993].
3. Сагиттальный выйный гребень – *Crista (Linea) nuchalis sagittalis* [Baumel, Witmer, 1993].
4. Поперечный выйный гребень – *Crista (Linea) nuchalis transversa* [Baumel, Witmer, 1993].
5. Большое затылочное отверстие [Держинский, 1992] – *Foramen magnum* [Baumel, Witmer, 1993].
6. Основная затылочная кость – *Os basioccipitale* [Baumel, Witmer, 1993].
 7. Затылочный мыщелок [Держинский, 1992] – *Condylus occipitalis* [Baumel, Witmer, 1993].
 8. Срединная вырезка мыщелка – *Incisura mediana condyli* [Baumel, Witmer, 1993].
9. Боковая затылочная кость – *Os exoccipitale* [Baumel, Witmer, 1993].
 10. Отверстие языкоглоточного нерва – *Foramen n. glossopharyngealis* [Baumel, Witmer, 1993].
 11. Отверстие блуждающего нерва – *Foramen n. vagi* [Baumel, Witmer, 1993].
 12. Каналы подъязычного нерва – *Canales n. hypoglossi* [Baumel, Witmer, 1993].
 13. Околоушной отросток – *Processus paroccipitalis (Processus paroticus)* [Baumel, Witmer, 1993].
 14. Отверстие сонного канала – *Ostium canalis carotici* [Baumel, Witmer, 1993].
 15. Отверстие наружного глазничного канала – *Ostium canalis ophthalmici externi* [Baumel, Witmer, 1993].
16. Верхняя затылочная кость – *Os supraoccipitale* [Baumel, Witmer, 1993].
 17. Затылочное незарощение – *Fonticulus occipitalis* [Baumel, Witmer, 1993].
 18. Отверстие затылочной вены – *Foramen v. occipitalis externae* [Baumel, Witmer, 1993].
19. Боковая клиновидная кость – *Os laterosphenoidale* [Baumel, Witmer, 1993].
 20. Заглазничный отросток [Держинский, 1992] – *Processus postorbitalis* [Baumel, Witmer, 1993].
 21. Отверстие тройничного нерва – *Foramen n. maxillomandibularis* [Baumel, Witmer, 1993].

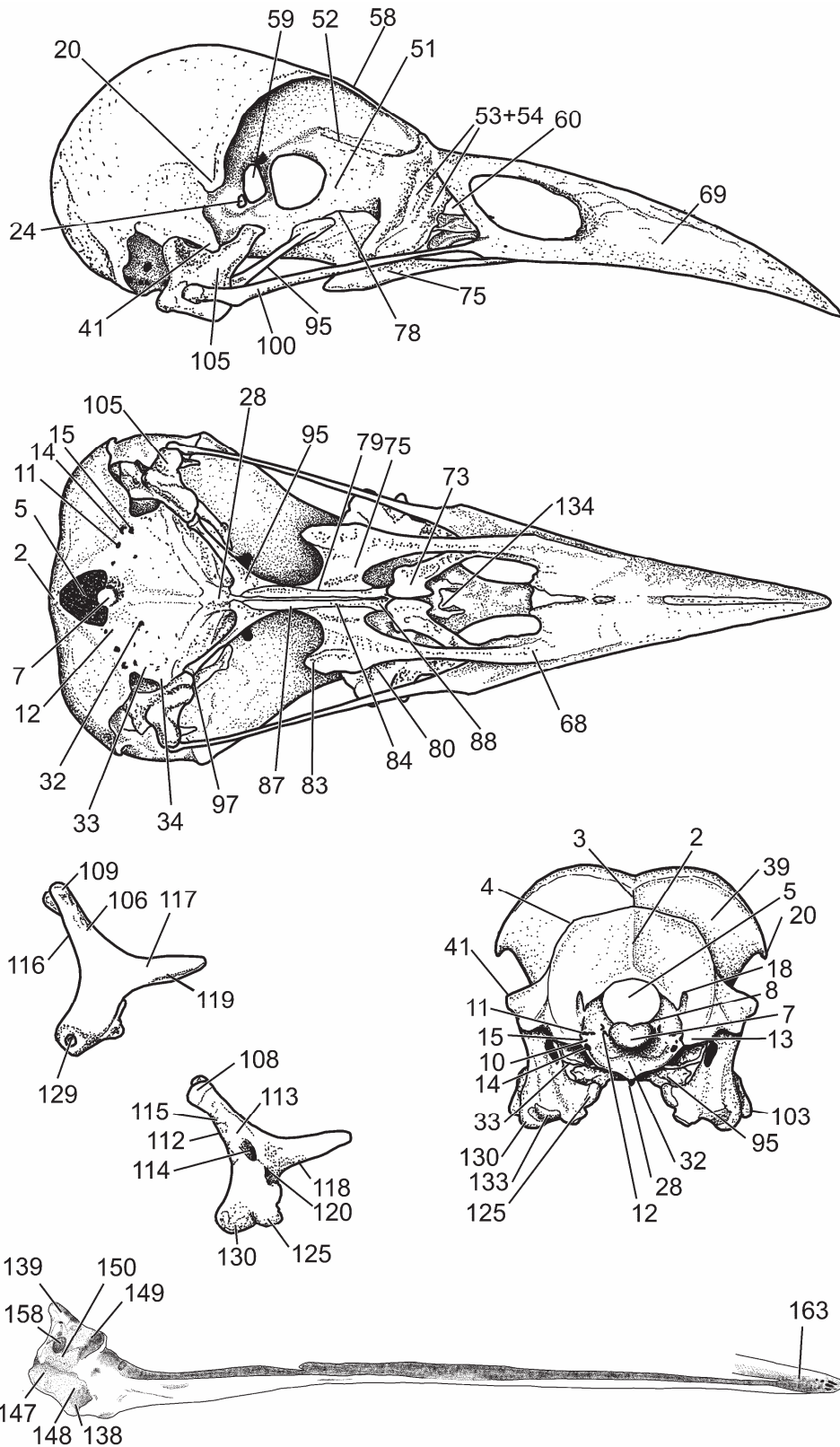


Рис. 19. Номенклатура скелета головы птиц: а – череп *Corvus corax* (Linnaeus, 1758) сбоку, б – череп *C. corax* снизу, в – квадратная кость *Megapodius freycinet* Gaimard, 1823 с латеральной стороны, г – квадратная кость *Megapodius freycinet* с медиальной стороны, д – череп *Ardea herodias* Linnaeus, 1758 сзади (перерисовано по [Baumel, Witmer, 1993], с изменениями), е – нижняя челюсть *Larus ichthyaetus* Pallas, 1773 сверху. Обозначения см. в тексте

22. Отверстие отводящего нерва – Foramen n. abducentis [Baumel, Witmer, 1993].
23. Отверстие глазничного нерва – Foramen n. ophthalmici [Baumel, Witmer, 1993].
24. Зрительное отверстие [Дзержинский, 1992] – Foramen n. optici [Baumel, Witmer, 1993].
25. Основная клиновидная кость – Os basisphenoidale [Baumel, Witmer, 1993].
26. Базиптеригойдный отросток [Дзержинский, 1992] – Processus basipterygoideus [Baumel, Witmer, 1993]. *В Nomina Anatomica Avium базиптеригойдные отростки относятся к парасфеноиду, однако в действительности они представляют собой производное базисфеноида [Jollie, 1957; Zusi, 1993].*
27. Парасфеноид – Os parasphenoidale [Baumel, Witmer, 1993].
28. Рострум парасфеноида – Rostrum parasphenoidale [Baumel, Witmer, 1993]; sphenoidal rostrum [Howard, 1929].
29. Небная суставная поверхность – Facies articularis palatina [Baumel, Witmer, 1993].
30. Крыловидная суставная поверхность – Facies articularis pterygoidea [Baumel, Witmer, 1993].
31. Сошниковая суставная поверхность – Facies articularis vomeralis [Baumel, Witmer, 1993].
32. Пластинка базипарасфеноида – Lamina parasphenoidalis [Baumel, Witmer, 1993].
33. Крыло парасфеноида – Ala parasphenoidalis [Baumel, Witmer, 1993].
34. Латеральный отросток парасфеноида – Processus lateralis parasphenoidalis [Baumel, Witmer, 1993].
35. Медиальный отросток парасфеноида – Processus medialis parasphenoidalis [Baumel, Witmer, 1993].
36. Евстахиева труба – Tuba auditiva (pharyngotympanica) [Baumel, Witmer, 1993].
37. Чешуйчатая кость – Os squamosum [Baumel, Witmer, 1993].
38. Суставная ямка для квадратной кости – Cotyla quadratica otici [Baumel, Witmer, 1993].
39. Височная яма – Fossa temporalis [Baumel, Witmer, 1993].
40. Нижняя височная яма – Fossa subtemporalis [Baumel, Witmer, 1993]. *Эта яма присутствует у некоторых птиц (например, у Morus) в виде площадки, ограниченной латерокаудальным краем височной ямы и наружным краем поперечного выйного гребня (см. [Baumel, Witmer, 1993]). У Morus нижняя височная яма заметно выступает относительно собственно височной ямы.*
41. Скуловой отросток [Дзержинский, 1992] – Processus zygomaticus [Baumel, Witmer, 1993].
42. Верхнеушная кость – Os epitoticum [Baumel, Witmer, 1993]. *Статус верхнеушной кости у птиц долгое время считался спорным. Авторы второй половины XX в. [Jollie, 1957; Webb, 1957; Romanoff, 1960; Hogg, 1978; Zusi, 1993] принимают факт наличия этого окостенения в раннем онтогенезе по крайней мере некоторых групп птиц. Предполагаемый гомолог верхнеушной кости рано включается в состав верхней затылочной кости.*
43. Заднеушная кость – Os opisthoticum [Baumel, Witmer, 1993]. *Центр окостенения, интерпретируемый как гомолог заднеушной кости, обычно присутствует в раннем онтогенезе птиц, но рано сливается с боковой затылочной костью [Jollie, 1957; Webb, 1957; Romanoff, 1960; Hogg, 1978; Zusi, 1993].*
44. Переднеушная кость – Os prooticum [Baumel, Witmer, 1993].
45. Теменная кость – Os parietale [Baumel, Witmer, 1993].
46. Лобная кость – Os frontale [Baumel, Witmer, 1993].
47. Надглазничная впадина – Fossa glandulae nasalis [Baumel, Witmer, 1993].
48. Слезный отросток – Processus lacrimalis [Baumel, Witmer, 1993].
49. Срединная обонятельная кость – Os mesethmoidale [Baumel, Witmer, 1993]. *Это окостенение располагается в ростральной части межглазничной перегородки. У взрослых птиц срединная обонятельная кость в большей или меньшей мере сливается с межглазничной – у некоторых также и с носовой – перегородкой. Небольшая передняя часть срединной обонятельной кости может быть обособлена от основной части [Zusi, 1993].*
50. Дорсальная пластинка срединной обонятельной кости – Lamina dorsalis [Baumel, Witmer, 1993]. *Эта пластинка, ориентированная перпендикулярно межглазничной перегородке, сливается у взрослых птиц с лобными костями [Baumel, Witmer, 1993].*
51. Межглазничная перегородка – Septum interorbitale [Baumel, Witmer, 1993]. *Окостеневшая межглазничная перегородка присутствует не у всех птиц. Когда она имеется, то сливается со срединной обонятельной костью, а в некоторых случаях вклад в межглазничную перегородку вносит также и рострум парасфеноида [Jollie, 1957].*
52. Борозда обонятельного нерва – Sulcus n. olfactorii [Baumel, Witmer, 1993].
53. Крыло мезэтмоида [Дзержинский, 1992] – Os ectethmoidale [Os lateroethmoidele] [Baumel, Witmer, 1993]. *Окостеневающее у ряда групп птиц латеральное крыло срединной обонятельной кости в современной анатомической литературе [Baumel, Witmer, 1993; Zusi, 1993] принято называть «эк-*

тэтмоидом». По-видимому, эта традиция восходит к Г. Де Биру [De Beer, 1937], однако не ясно, является ли это окостенение независимым. Здесь используется устоявшееся в отечественной литературе название «крыло мезэтмоида», подразумевающее, что эта область окостенеет за счет распространения срединной обонятельной кости [Дзержинский, 1992]. Крыло мезэтмоида у ряда групп птиц сростается со слезной костью, формируя так называемый «слезно-эктэтмоидный» комплекс (см. [Cracraft, 1968]).

54. Слезная кость – Os lacrimale [Baumel, Witmer, 1993]. Расположенную перед глазницей кость некоторое время считали предлобной (например, [Дзержинский, 1992]); в *Nomina Anatomica Avium os prefrontale* также приводится в качестве альтернативного названия. Однако имеется ряд свидетельств в пользу того, что сохранившаяся в этой области у птиц кость все же представляет гомолог слезной кости архозавров [Baumel, Witmer, 1993; Zusi, 1993].
55. Глазничный отросток – Processus orbitalis [Baumel, Witmer, 1993].
56. Надглазничный отросток – Processus supraorbitalis [Baumel, Witmer, 1993].
57. Глазница – Orbita.
58. Дорсальный край глазницы – Margo supraorbitalis [Baumel, Witmer, 1993].
59. Глазнично-мозговые незаращения – Fonticuli orbitocraniales [Baumel, Witmer, 1993].
60. Предглазничное окно – Fenestra antorbitalis [Baumel, Witmer, 1993].
61. Носовая кость – Os nasale [Baumel, Witmer, 1993].
 62. Лобный отросток – Processus frontalis [Baumel, Witmer, 1993].
 63. Верхнечелюстной отросток – Processus maxillaris [Baumel, Witmer, 1993].
 64. Предчелюстной отросток – Processus premaxillaris [Baumel, Witmer, 1993].
65. Предчелюстная кость – Os premaxillare [Baumel, Witmer, 1993].
 66. Лобный отросток – Processus frontalis [Baumel, Witmer, 1993].
 67. Верхнечелюстной отросток – Processus maxillaris [Baumel, Witmer, 1993].
 68. Небный отросток – Processus palatinus [Baumel, Witmer, 1993].
 69. Предчелюстной симфиз (рострум верхней челюсти) – Symphysis premaxillare [nom. nov.]; Rostrum maxillae [Baumel, Witmer, 1993]. Значительная часть верхней челюсти современных птиц сформирована предчелюстной костью. Латинское название «rostrum maxillae» [Baumel, Witmer, 1993] представляется не вполне удачным, поскольку оно относится к общей топографии черепа и не учитывает разделение предчелюстной кости на симфизную часть и отростки.
70. Верхнечелюстная кость – Os maxillare [Baumel, Witmer, 1993].
 71. Скуловой отросток – Processus jugalis [Baumel, Witmer, 1993].
 72. Носовой отросток – Processus nasalis [Baumel, Witmer, 1993].
 73. Небный отросток [Дзержинский, 1992] – Processus maxillopalatinus (palatinus) [Baumel, Witmer, 1993].
 74. Предчелюстной отросток – Processus premaxillaris [Baumel, Witmer, 1993].
75. Небная кость – Os palatinum [Baumel, Witmer, 1993].
 76. Каудомедиальный угол – Angulus caudomedialis [Baumel, Witmer, 1993].
 77. Дорсолатеральный гребень – Crista dorsolateralis [Baumel, Witmer, 1993].
 78. Медиальный гребень – Crista medialis [Baumel, Witmer, 1993].
 79. Вентральный гребень – Crista ventralis [Baumel, Witmer, 1993].
 80. Латеральный гребень – Crista lateralis [Baumel, Witmer, 1993].
 81. Суставная поверхность для парасфеноида – Facies articularis parasphenoidalis [Baumel, Witmer, 1993].
 82. Суставная поверхность для сошника – Facies articularis vomeralis [Baumel, Witmer, 1993].
 83. Каудолатеральный угол – Angulus caudolateralis [Baumel, Witmer, 1993].
 84. Впадина хоаны – Fossa choanalis [Baumel, Witmer, 1993].
 85. Пластинка хоаны – Lamella choanalis [Baumel, Witmer, 1993].
 86. Дорсальная пластинка – Lamella dorsalis [Baumel, Witmer, 1993].
 87. Каудомедиальный отросток – Processus caudomedialis [Baumel, Witmer, 1993].
 88. Ростральный отросток – Processus rostralis [Baumel, Witmer, 1993].
 89. Каудолатеральная пластинка – Pars lateralis (lamella caudolateralis) [Baumel, Witmer, 1993].
 90. Суставная поверхность для крыловидной кости – Facies articularis pterygoidea [Baumel, Witmer, 1993].
 91. Вентральная ямка – Fossa ventralis [Baumel, Witmer, 1993].

92. Верхнечелюстной отросток – Processus maxillaris [Baumel, Witmer, 1993].
93. Крыловидный отросток – Processus pterygoideus [Baumel, Witmer, 1993].
94. Поперечная кость (эктоптеригоид) – Os ectopretygideum (Ectopterygoid) [Chiappe et al., 2001].
95. Крыловидная кость – Os pterygoideum [Baumel, Witmer, 1993].
96. Базиптеригоидная суставная поверхность – Facies articularis basipterygoidea [Baumel, Witmer, 1993].
97. Суставная поверхность для квадратной кости – Facies articularis quadratica [Baumel, Witmer, 1993].
98. Небная суставная поверхность – Facies articularis palatina [Baumel, Witmer, 1993].
99. Суставная поверхность для парасфеноида – Facies articularis parasphenoidalis [Baumel, Witmer, 1993].
100. Скуловая дуга – Arcus jugalis [Baumel, Witmer, 1993].
101. Скуловая кость – Os jugale [Baumel, Witmer, 1993].
102. Слезный бугорок – Tuberculum lacrimale [Baumel, Witmer, 1993]. *Этот бугорок на скуловой дуге служит местом крепления lig. jugolacrimale.*
103. Квадратно-скуловая кость – Os quadratojugale [Baumel, Witmer, 1993].
104. Мыщелок для квадратной кости – Condylus quadraticus [Baumel, Witmer, 1993].
105. Квадратная кость – Os quadratum (quadratum) [Baumel, Witmer, 1993].
106. Ушной отросток – Processus oticus [Baumel, Witmer, 1993]; pars otica [Elzanowski, Stidham, 2010].
107. Головка квадратной кости – Caput quadrati [Elzanowski, Stidham, 2010].
108. Медиальная суставная головка [Держинский, 1992] – Capitulum oticum [Baumel, Witmer, 1993; Elzanowski, Stidham, 2010].
109. Латеральная суставная головка [Держинский, 1992] – Capitulum squamosum [Baumel, Witmer, 1993; Elzanowski, Stidham, 2010]; squamosal articulation [Howard, 1929].
110. Межсуставная вырезка – Incisura intercapitularis [Baumel, Witmer, 1993]; vallecula intercapitularis [Elzanowski, Stidham, 2010].
111. Медиокаудальное пневматическое отверстие – Foramen pneumaticum caudomediale [Elzanowski, Stidham, 2010].
112. Ушной гребень – Crista tympanica [Baumel, Witmer, 1993; Elzanowski, Stidham, 2010].
113. Пневматическая борозда – Sulcus pneumaticus [Baumel, Witmer, 1993; Elzanowski, Stidham, 2010].
114. Ростромедиальное пневматическое отверстие – Foramen pneumaticum rostromediale [Elzanowski, Stidham, 2010].
115. Медиальный гребень – Crista medialis [Elzanowski, Stidham, 2010].
116. Латеральный гребень – Crista lateralis [Elzanowski, Stidham, 2010].
117. Глазничный отросток [Держинский, 1992] – Processus orbitalis [Baumel, Witmer, 1993].
118. Крыловидная суставная поверхность – Facies articularis pterygoidea [Elzanowski, Stidham, 2010].
119. Глазничный гребень – Crista orbitalis [Elzanowski, Stidham, 2010].
120. Базiorбитальное пневматическое отверстие – Foramen pneumaticum ventromediale [Livezey, Zusi, 2006]; foramen pneumaticum basiorbitale [Elzanowski, Stidham, 2010].
121. Глазнично-котилярный гребень – Crista orbitocotylaris [Elzanowski, Stidham, 2010].
122. Нижнечелюстная часть – Processus mandibularis [Baumel, Witmer, 1993]; pars mandibularis [Elzanowski, Stidham, 2010].
123. Медиальный отросток – Processus medialis [Elzanowski, Stidham, 2010].
124. Мыщелок крыловидной кости – Condylus pterygoideus [Baumel, Witmer, 1993; Elzanowski, Stidham, 2010].
125. Медиальный мыщелок – Condylus medialis [Baumel, Witmer, 1993]; condylus mandibularis medialis [Elzanowski, Stidham, 2010].
126. Межмышцелковая вырезка – Incisura intercondylaris [Livezey, Zusi, 2006; Elzanowski, Stidham, 2010].
127. Латеральный отросток – Processus lateralis [Elzanowski, Stidham, 2010].
128. Субмеатальный бугорок – Prominentia submeatica [Elzanowski, Stidham, 2010].
129. Скуловая суставная ямка – Cotyla quadratojugalis [Baumel, Witmer, 1993; Elzanowski, Stidham, 2010].

130. Латеральный мыщелок – Condylus lateralis [Baumel, Witmer, 1993]; condylus mandibularis lateralis [Elzanowski, Stidham, 2010].
131. Надмышцелковая ямка – Depressio supracondylaris [Elzanowski, Stidham, 2010].
132. Межмышцелковая борозда – Valleculla intercondylaris [Elzanowski, Stidham, 2010].
133. Каудальный мыщелок – Condylus caudalis [Baumel, Witmer, 1993].
134. Сошник – Vomer [Baumel, Witmer, 1993].
135. Нижняя челюсть – Mandibula [Baumel, Witmer, 1993].
136. Перегиб нижней челюсти – Angulus mandibulae [Baumel, Witmer, 1993].
137. Венечный отросток – Processus coronoideus [Baumel, Witmer, 1993].
138. Латеральный отросток – Processus lateralis mandibulae [Baumel, Witmer, 1993].
139. Внутренний отросток [Дзержинский, 1992] – Processus medialis mandibulae [Baumel, Witmer, 1993].
140. Роstralное нижнечелюстное окно – Fenestra rostralis mandibulae [Baumel, Witmer, 1993].
141. Каудальное нижнечелюстное окно – Fenestra caudalis mendibulae [Baumel, Witmer, 1993].
142. Медиальная ямка – Fossa auditus canalis neurovascularis [Baumel, Witmer, 1993].
143. Латеральная ямка – Fossa lateralis mandibulae [Baumel, Witmer, 1993].
144. Примордиальный канал – Canalis neurovascularis mandibulae [Baumel, Witmer, 1993].
145. Ложновисочный отросток (бугорок) – Processus pseudotemporalis (Tuberculum pseudotemporale) [Baumel, Witmer, 1993].
146. Суставная ямка челюстного сустава – Fossa articularis quadratica [Baumel, Witmer, 1993].
147. Каудальная суставная ямка – Cotyla caudalis [Baumel, Witmer, 1993].
148. Латеральная суставная ямка – Cotyla lateralis [Baumel, Witmer, 1993].
149. Медиальная суставная ямка – Cotyla medialis [Baumel, Witmer, 1993].
150. Межсуставная борозда – Sulcus intercotylaris [Baumel, Witmer, 1993].
151. Межсуставной бугорок (гребень) – Tuberculum intercotylare (Crista intercotylaris) [Baumel, Witmer, 1993].
152. Задний отросток [Дзержинский, 1992] – Processus retroarticularis [Baumel, Witmer, 1993]. *Русское название «задний отросток» представляется удобным, поскольку не у всех птиц этот отросток образован сочленовой костью – в некоторых случаях он формируется на основании угловой кости (например, [Posso, Donatelli, 2005]).*
153. Каудальная ямка – Fossa caudalis [Baumel, Witmer, 1993].
154. Предзубная кость – Os predentale [Livezey, Zusi, 2006].
155. Зубная кость – Os dentale [Baumel, Witmer, 1993].
156. Угловая кость – Os angulare [Baumel, Witmer, 1993].
157. Сочленовная кость – Os articulare [Baumel, Witmer, 1993].
158. Пневматическое отверстие сочленовной кости – Foramen pneumaticum articulare [Baumel, Witmer, 1993].
159. Венечная кость – Os coronoideum [Baumel, Witmer, 1993].
160. Предсочленовная кость – Os prearticulare [Baumel, Witmer, 1993].
161. Пластинчатая кость – Os spleniale [Baumel, Witmer, 1993].
162. Надугловая кость – Os supraangulare [Baumel, Witmer, 1993].
163. Мандибулярный симфиз – Rostrum [Symphysis] mandibulae [Baumel, Witmer, 1993].
164. Слуховой столбик (стремечко) [Дзержинский, 1992] – Columella [Baumel, Witmer, 1993].
- Подъязычный аппарат – Apparatus hyobranchialis**
1. Энтогlossум [Корзун, 1978] – Entoglossum [Baumel, Witmer, 1993]. *В Nomina Anatomica Avium название entoglossum приводится лишь в качестве синонима paraglossum. В отечественной литературе [Корзун, 1978; Дзержинский, 1992] термин paraglossum употребляется для парных окостенений задней части скелета языка.*
2. Базигиале [Корзун, 1978] – Basihyale [Baumel, Witmer, 1993].
6. Урогиале [Корзун, 1978] – Urohyale [Baumel, Witmer, 1993].
7. Рожок подъязычного аппарата [Корзун, 1978] – Cornu branchiale [Baumel, Witmer, 1993].
8. Церабранхиале (проксимальный членик рожка) – Ceratobranchiale [Baumel, Witmer, 1993].
9. Эпибранхиале (средний членик рожка) – Epibranchiale [Baumel, Witmer, 1993].
10. Фарингобранхиале (дистальный членик рожка) – Pharyngobranchiale [Baumel, Witmer, 1993].

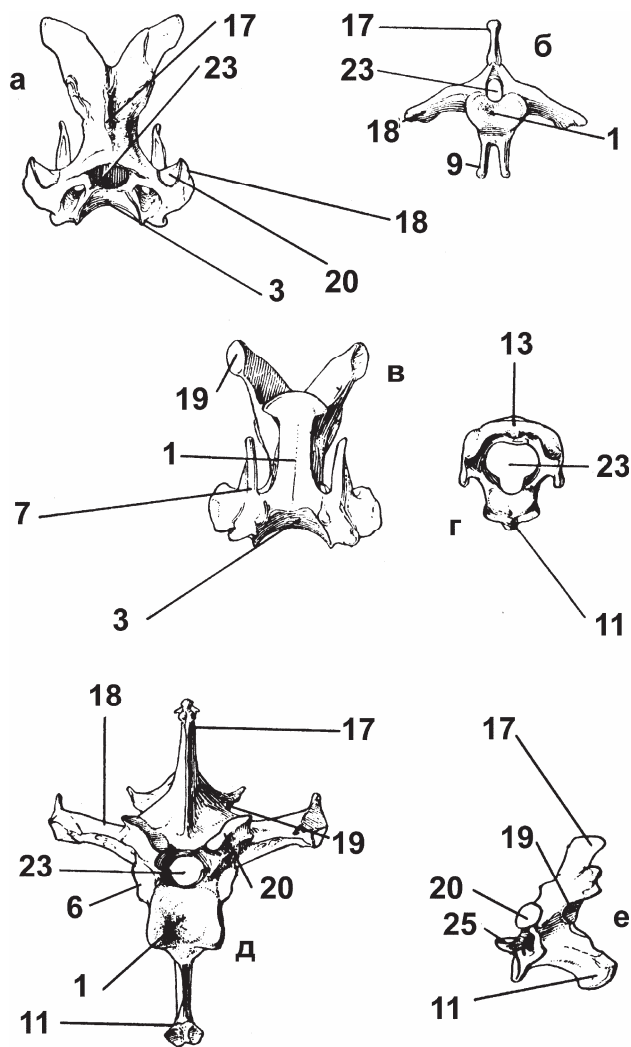


Рис. 20. Номенклатура позвоночного столба птиц (на примере *Aquila chrysaetos* Linnaeus, 1758): а – шейный позвонок сверху, б – хвостовой позвонок спереди, в – шейный позвонок снизу, г – атлант спереди, д – грудной позвонок спереди, е – эпистрофей сбоку. Обозначения см. в тексте (по [Howard, 1929] с изменениями)

Позвоночный столб – Columna vertebralis (рис. 20)

Общая номенклатура

1. Тело позвонка [Держинский, 1992] – Corpus vertebrae [Baumel, Witmer, 1993]; Centrum [Howard, 1929].
2. Каудальная суставная поверхность – Facies articularis caudalis [Baumel, Witmer, 1993].
3. Краниальная суставная поверхность – Facies articularis cranialis [Baumel, Witmer, 1993].
4. Латеральное углубление – Concavitas lateralis [Baumel, Witmer, 1993].
5. Латеральная борозда – Sulcus lateralis [Baumel, Witmer, 1993].
6. Реберная ямка – Fovea costalis [Baumel, Witmer, 1993].
7. Реберный отросток [Держинский, 1992] – Processus costalis [Baumel, Witmer, 1993]; pleurapophysis [Howard, 1929]. *Эволюционная история реберных отростков у позвоночных рассмотрена А. Кэйвом [Cave, 1975]. Отличие плевропофизов от парапофизов см. там же.*
8. Бугристость коллатеральной связки – Tuberositas lig. collateralis [Baumel, Witmer, 1993].
9. Сонный отросток [Держинский, 1992] – Processus caroticus [Baumel, Witmer, 1993]; haemapophysis

[Howard, 1929].

10. Сонный желобок [Держинский, 1992] – Sulcus caroticus [Baumel, Witmer, 1993].
11. Вентральный гребень (отросток) – Crista (processus) ventralis corporis [Baumel, Witmer, 1993].
12. Краниолатеральная ямка – Fovea craniolateralis [Baumel, Witmer, 1993].
13. Невральная дуга [Держинский, 1992] – Arcus vertebrae [Baumel, Witmer, 1993].
14. Латеральная пластинка – Lamina lateralis arcus [Baumel, Witmer, 1993].
15. Дорсальная пластинка – Lamina dorsalis arcus [Baumel, Witmer, 1993].
16. Отпечаток эластичной связки – Area lig. elastici [Baumel, Witmer, 1993].
17. Остистый отросток – Processus spinosus [Baumel, Witmer, 1993]; neural spine [Howard, 1929].
18. Поперечный отросток [Держинский, 1992] – Processus transversus [Baumel, Witmer, 1993]; diapophysis [Howard, 1929].
19. Задний сочленовный отросток [Держинский, 1992] – Zygapophysis (Processus articularis) caudalis [Baumel, Witmer, 1993]; postzygapophysis [Howard, 1929].
20. Передний сочленовный отросток [Держинский, 1992] – Processus articularis cranialis [Baumel, Witmer, 1993]; prezygapophysis [Howard, 1929].
21. Поперечнореберная петля – Ansa costotransversaria [Baumel, Witmer, 1993].
22. Поперечное отверстие [Держинский, 1992] – Foramen transversarium [Baumel, Witmer, 1993].
23. Позвоночное отверстие – Foramen vertebrale [Baumel, Witmer, 1993]; neural canal [Howard, 1929].
24. Межпозвоночное отверстие [Держинский, 1992] – Foramen intervertebrale [Baumel, Witmer, 1993].

Эпистрофей – Axis

25. Зубовидный отросток – Dens [Baumel, Witmer, 1993]; odonoid process [Howard, 1929].

Спинальная кость – Notarium

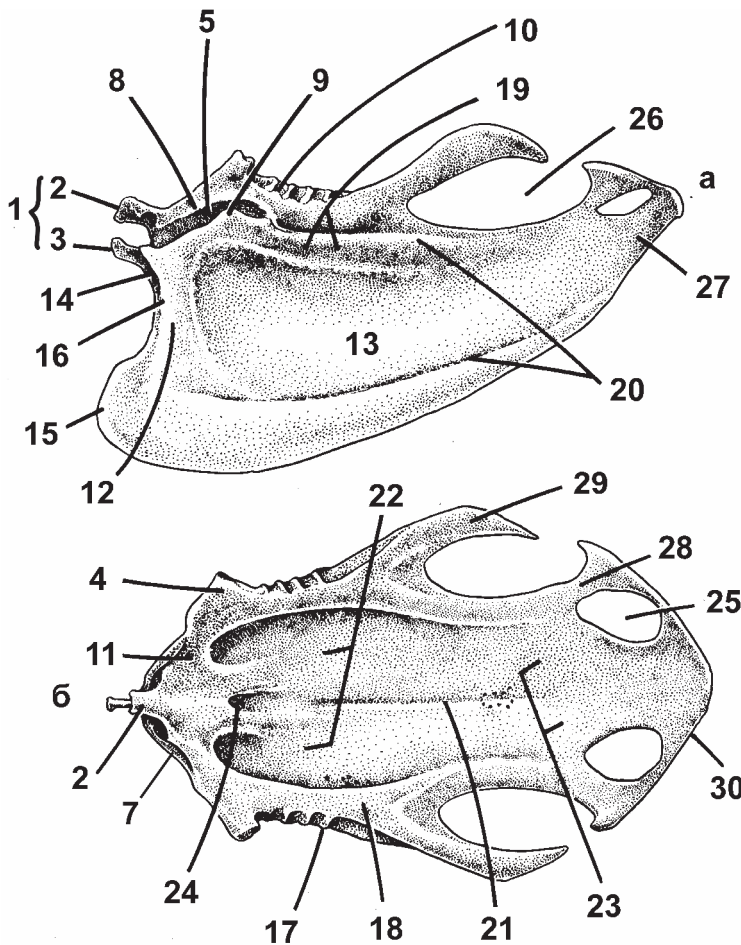


Рис. 21. Грудина *Columba livia* (Gmelin, 1789) сбоку (а) и сверху (б). По: [Baumel, Witmer, 1993]. Обозначения см. в тексте

- 26. Канал спинной кости – Canalis notarii [Baumel, Witmer, 1993].
- 27. Дорсальный гребень – Crista spinosa (dorsalis) notarii [Baumel, Witmer, 1993].
- 28. Вентральный гребень – Crista ventralis notarii [Baumel, Witmer, 1993].
- 29. Латеральный реберный выступ – Eminentia costolateralis [Baumel, Witmer, 1993].
- Синсакрум – Symsacrum*
- 30. Межпоперечные отверстия [Зиновьев, 2010] – Fenestrae intertransversariae [Baumel, Witmer, 1993].
- 31. Дорсальный гребень [Зиновьев, 2010] – Crista dorsalis symsacri [Baumel, Witmer, 1993].
- 32. Вентральная борозда – Sulcus ventralis symsacri [Baumel, Witmer, 1993].
- Пигостиль – Pygostylus*
- 33. Тело – Corpus pygostyli [Baumel, Witmer, 1993].
- 34. Пластика – Lamina pygostyli [Baumel, Witmer, 1993].
- 35. Диск – Discus pygostyli [Baumel, Witmer, 1993].

Грудина – Sternum (рис. 21)

- 1. Рострум грудины – Rostrum sterni [Baumel, Witmer, 1993]; manubrium [Howard, 1929].
- 2. Дорсальная ость – Spina interna [Baumel, Witmer, 1993]; dorsal manubrial spine [Howard, 1929].
- 3. Вентральная ость – Spina externa [Baumel, Witmer, 1993]; ventral manubrial spine [Howard, 1929].
- 4. Переднебоковой отросток [Дзержинский, 1992] – Processus craniolateralis [Baumel, Witmer, 1993]; sternocoracoidal process [Howard, 1929].
- 5. Коракоидная борозда – Sulcus articularis coracoideus [Baumel, Witmer, 1993].
- 6. Коракоидная суставная поверхность – Facies articularis coracoidei. У некоторых птиц (например, у *Uripidae*) сочленение грудины с коракоидом осуществляется, помимо классической борозды, еще и отдельной суставной поверхностью (у удофов она расположена дорсальнее коракоидной борозды).
- 7. Наружная губа – Labrum externum [Baumel, Witmer, 1993]; ventral lip of coracoidal sulcus [Howard, 1929].
- 8. Внутренняя губа – Labrum internum [Baumel, Witmer, 1993]; dorsal lip of coracoidal sulcus [Howard, 1929].
- 9. Наружный коракоидный выступ – Tuberculum labri externi sternae [Livezey, Zusi, 2006]; ventral labial prominence [Howard, 1929].
- 10. Межреберные вырезки – Incisurae costales [Baumel, Witmer, 1993].
- 11. Коракоидное утолщение – Pila coracoidea [Baumel, Witmer, 1993].
- 12. Килевое утолщение – Pila carinae [Baumel, Witmer, 1993].
- 13. Киль грудины [Дзержинский, 1992] – Carina sterni [Baumel, Witmer, 1993].
- 14. Краниальная борозда кия – Sulcus carinae [Baumel, Witmer, 1993].
- 15. Краниальный выступ кия – Apex carinae [Baumel, Witmer, 1993].
- 16. Латеральный гребень кия – Crista lateralis carinae [Baumel, Witmer, 1993].
- 17. Реберный отросток – Processus costalis [Baumel, Witmer, 1993].
- 18. Реберное утолщение – Pila costalis [Baumel, Witmer, 1993].
- 19. Мускульная поверхность – Facies muscularis sterni [Baumel, Witmer, 1993].
- 20. Межмышечная линия – Linea intermuscularis [Baumel, Witmer, 1993].

21. Срединная борозда – Sulcus medianus sterni [Baumel, Witmer, 1993].
22. Сердечная часть – Pars cardiaca [Baumel, Witmer, 1993].
23. Печеночная часть – Pars hepatica [Baumel, Witmer, 1993].
24. Пневматическое отверстие – Foramen pneumaticum [Baumel, Witmer, 1993].
25. Медиальная вырезка (окно) – Incisura (fenestra) medialis [Baumel, Witmer, 1993].
26. Латеральная вырезка (окно) – Incisura (fenestra) lateralis [Baumel, Witmer, 1993].
27. Срединная трабекула – Trabecula mediana [Baumel, Witmer, 1993]. *Эту трабекулу в современной орнитологической литературе часто называют «Xiphoid process».*
28. Промежуточная трабекула – Trabecula intermedia [Baumel, Witmer, 1993].
29. Латеральная трабекула – Trabecula lateralis [Baumel, Witmer, 1993]; posterior lateral process [Howard, 1929].
30. Каудальный край – Margo caudalis [Baumel, Witmer, 1993].
31. Заднебоковой отросток – Zyphoid process [Clarke et al., 2006]. *Этот ориентированный наружу отросток отмечен у некоторых раннемеловых орнитурных птиц [Clarke et al., 2006; O'Connor, Zelenkov, 2013]. Он расположен на латеральном краю кости краниальнее латеральной трабекулы.*

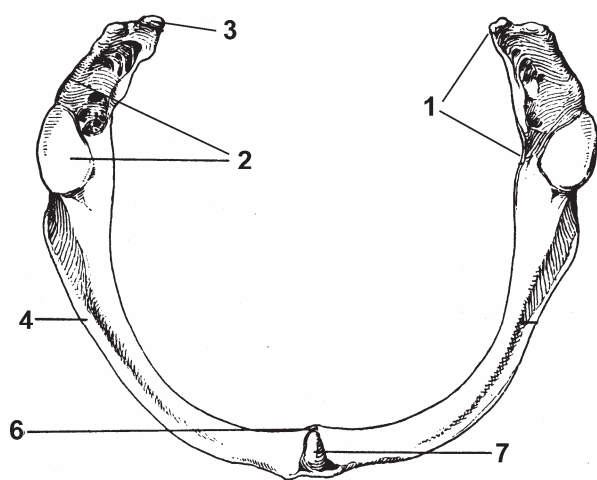


Рис. 22. Вилочка *Aquila chrysaetus* с каудальной стороны (по [Howard, 1929] с изменениями). Обозначения см. в тексте

Вилочка – Furcula (рис. 22)

1. Плечевая часть – Extremitas omalis claviculae [Baumel, Witmer, 1993].
2. Акрокораконидная суставная поверхность – Facies articularis acrocoracoidea [Baumel, Witmer, 1993]; coracoidal facet [Howard, 1929].
3. Акромиальный отросток – Processus acromialis claviculae [Baumel, Witmer, 1993]; scapular tuberosity [Howard, 1929].
4. Тело ключицы – Corpus claviculae [Baumel, Witmer, 1993].
5. Грудинная часть – Extremitas sternalis claviculae [Baumel, Witmer, 1993].
6. Гипоклейдиум [Дзержинский, 1992] – Apophysis furculae (Hypocleideum) [Baumel, Witmer, 1993]; furcular process [Howard, 1929].
7. Межключичный симфиз (синостоз) – Synostosis interclavicularis [Baumel, Witmer, 1993]; symphysis clavicularis [Livezey, Zusi, 2006].

Лопатка – Scapula (рис. 23)

1. Головка лопатки [Дзержинский, 1992] – Extremitas cranialis [Caput] scapulae [Baumel, Witmer, 1993].
2. Акромион (акромиальный отросток) [Дзержинский, 1992] – Acromion [Baumel, Witmer, 1993].
3. Гребень lig. acrocoraco-acromiale – Crista lig. acrocoracoacromiale [Baumel, Witmer, 1993].
4. Суставная поверхность для сочленения с вилочкой – Facies articularis clavicularis [Baumel, Witmer, 1993].
5. Гленоидный отросток – Processus glenoidalis scapulae [Baumel, Witmer, 1993].
6. Гленоидная суставная поверхность (суставная поверхность для сочленения с плечевой костью) – Facies articularis humeralis [Baumel, Witmer, 1993]; glenoid facet [Howard, 1929].
7. Поверхность прокораконидного синартроза – Facies articularis coracoidea [Baumel, Witmer, 1993]. *Акромиальная часть поверхности для соединения с кораконидом.*

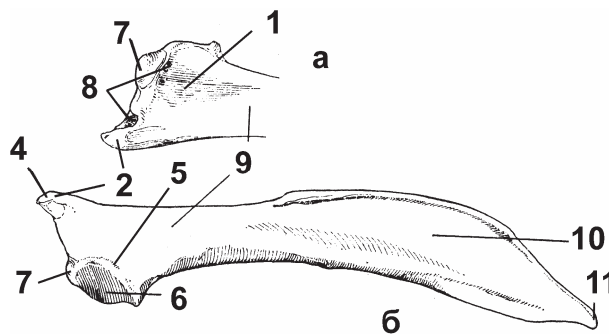


Рис. 23. Левая лопатка *Aquila chrysaetus*: а – с медиальной стороны; б – с латеральной стороны (по [Howard, 1929] с изменениями). Обозначения см. в тексте

На вентрокраниальной поверхности акромиона лопатки птиц располагается обычно узкая поверхность для соединения с кораконидом посредством си-

нартроза (синдесмоза или синхондроза). Каудальнее эта поверхность переходит на краниальное ребро гленоидного отростка. Во многих случаях (например, у *Phasianidae*, *Misophagidae*) акромиальная и гленоидная части поверхности для соединения с коракоидом четко разделены. Акромиальная часть соединяется с прокоракоидным отростком коракоида (или с его рудиментом, как у *Phasianidae*), что и объясняет предложенное здесь русское название.

8. Коракоидная (суставная) поверхность (бугорок) – *Tuberculum coracoideum* [Baumel, Witmer, 1993]. Гленоидная часть поверхности для соединения с коракоидом. Эта часть контактирует со стержнем коракоида и обычно отделена от акромиальной части. У ряда групп в гленоидной части коракоидно-лопаточного сочленения формируется сустав – в таких случаях гленоидная часть коракоидной суставной поверхности лопатки формирует бугорок (по сути, мыщелок), который носит название *tuberculum coracoideum* [Baumel, Witmer, 1993]. Нужно заметить, что *Nomina Anatomica Avium* не предлагает названия для гленоидной части суставной поверхности в тех случаях, когда мыщелок (бугорок) не сформирован.

9. Пневматическое отверстие – *Foramen pneumaticum*.

10. Шейка лопатки – *Collum scapulae* [Baumel, Witmer, 1993].

11. Тело лопатки [Держинский, 1992] – *Corpus scapulae* [Baumel, Witmer, 1993].

12. Каудальная вершина – *Extremitas caudalis* [Baumel, Witmer, 1993].

Структуры, характерные для лопатки *Enantiornithes*:

13. Краниальная ямка – *Fossa cranialis* [Курочкин, 1999].

14. Каудальная впадина – *Depressio caudalis* [Курочкин, 1999].

Коракоид – Coracoideum (рис. 24). Для поверхностей коракоида нет устоявшихся названий в связи с наклонной ориентацией кости в скелете птиц. Мы используем термины «дорсальный» и «вентральный» в соответствии с *Nomina Anatomica Avium* [Baumel, Witmer, 1993]. Ссылки на недавно пересмотренную терминологию коракоида птиц [Elzanowski et al., 2012] даны лишь в тех случаях, когда новые предложенные названия отличаются от приведенных в *Nomina Anatomica Avium*.

1. Лопаточная часть – *Extremitas omalis coracoidei* [Baumel, Witmer, 1993].

2. Акрокоракоидный отросток [Держинский, 1992] – *Processus acrocoracoideus* [Baumel, Witmer, 1993].

3. Головка акрокоракоида – *Caput acrocoracoidei* [Elzanowski et al., 2012].

4. Апикальная поверхность – *Facies apicalis* [Elzanowski et al., 2012].

5. Отпечаток двуглавой мышцы плеча – *Facies m. bicipitis* [Butendiek, 1980]; *Impressio bicipitalis* [Elzanowski et al., 2012]; *bicipital attachment* [Howard, 1929].

6. Отпечаток передней коракоидно-плечевой мышцы – *Impressio coracobrachialis* [Elzanowski et al., 2012]. Этот отпечаток располагается на вентральной или вентролатеральной поверхности головки акрокоракоида латеральнее отпечатка двуглавой мышцы плеча, но выражен он лишь у небольшого числа птиц (например, *Procellariiformes*, *Ardeiformes*). У многих групп передняя коракоидно-плечевая мышца не оставляет отпечатка на коракоиде: ее волокна могут начинаться от начального сухожилия коракоидной головки двуглавой мышцы плеча или на *lig. acrocoracohumeralis*. В ряде случаев мышца полностью редуцирована.

7. Ключичная суставная поверхность – *Facies articularis clavicularis* [Baumel, Witmer, 1993]. Традиционно в литературе по палеорнитологии птиц ключичной суставной поверхностью называют медиальную поверхность головки акрокоракоида. В действительности же только у немногих групп птиц (например, у *Strigiformes*, *Accipitriformes*, *Suliformes*) между вилочкой и коракоидом формируется сустав. Но даже в этих случаях ключичная суставная поверхность (обычно хорошо выраженная) располагается не на медиальной, а на вентральной (*Strigiformes*, *Accipitriformes*) или вентромедиальной поверхности акрокорако-

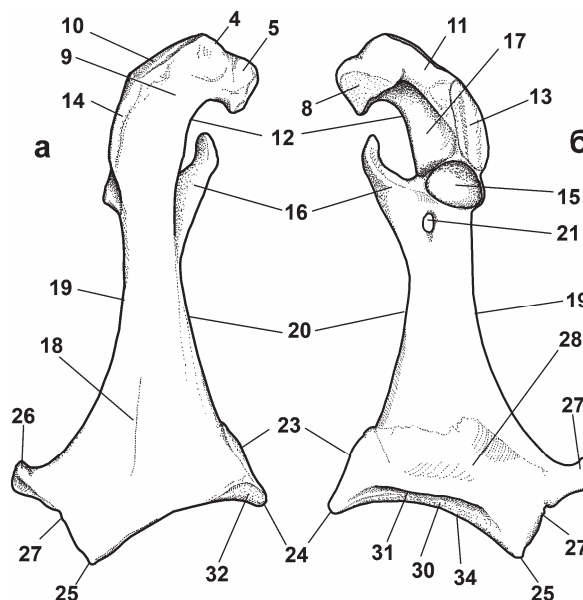


Рис. 24. Правый коракоид *Haematopus ostralegus* Linnaeus, 1758: а – с вентральной стороны; б – с дорсальной стороны. Обозначения см. в тексте

идного отростка. Медиальная поверхность акрокоракоида в коракويدно-ключичном суставе не участвует и здесь называется «трехкостным бугорком» (см. ниже).

8. Трехкостный бугорок – Tuberculum brachiale [Baumel, Witmer, 1993]; brachial tuberosity [Howard, 1929]. Медиальная стенка акрокоракويدного отростка у птиц служит для крепления связки или связок, соединяющих коракويد и вилочку (*ligg. acrocoracoclavicularii*), но не является суставной поверхностью и поэтому не может называться *facies articularis clavicularis* (см. выше). Эта поверхность, представляющая собой выступ, часто нависающий над бороздой надкоракويدного мускула, часто называется *tuberculum brachiale*, однако это латинское название явно неудачное, поскольку данная структура не имеет связи с плечевой костью [Baumel, Witmer, 1993]. Предложенное здесь название «трехкостный бугорок» связано с участием этой структуры в формировании обрамления трехкостного канала. У некоторых птиц (например, *Gaviiformes*, *Ardeiformes*, *Galliformes*) трехкостный бугорок представляет собой дорсовентрально вытянутую медиально ориентированную поверхность. У *Anseriformes* он может быть разделен вырезкой, в таком случае для дорсальной и вентральной части иногда используются названия «*dorsal and ventral lobes of clavicular facet*» [Worthy, 2009].

9. Шейка акрокоракоида – Collum acrocoracoidei [Ballmann, 1969a, b; Elzanowski et al., 2012].

10. Отпечаток акрокоракويدно-плечевой связки – Impressio *lig. acrocoracohumeralis* [Baumel, Witmer, 1993]; coraco-humeral surface [Howard, 1929].

11. Акрокоракويدный гребень – Crista acrocoracoidea [Elzanowski et al., 2012].

12. Вентрокраниальный гребень – Crista subcapalis [Elzanowski et al., 2012].

13. Плечевая суставная поверхность – *Facies articularis humeralis* [Baumel, Witmer, 1993], *Facies glenoidalis* [Elzanowski et al., 2012]; glenoid facet [Howard, 1929].

14. Гленоидная губа – Labrum glenoidale [Baumel, Witmer, 1993].

15. Лопаточная (суставная) поверхность – *Cotyla scapularis*; *facies articularis scapularis* [Baumel, Witmer, 1993]. В большинстве случаев соединение лопатки с коракويدом у птиц происходит вдоль краниального края прокоракويدного отростка. Латеральная часть сочленовной поверхности для лопатки располагается на стержне коракоида и может быть представлена как ямкой, так и плоской фасеткой – мы используем единое название для данной структуры, независимо от ее морфологии, в отличие от номенклатуры, принятой в *Nomina Anatomica Avium* [Baumel, Witmer, 1993].

16. Прокоракويدный отросток – Processus procoracoideus [Baumel, Witmer, 1993].

17. Борозда надкоракويدного мускула – Sulcus *m. supracoracoidei*, sulcus *supracoracoideus* [Baumel, Witmer, 1993]; triosseal canal [Howard, 1929].

18. Вентральная межмышечная линия – *Linea intermuscularis ventralis* [Baumel, Witmer, 1993].

19. Латеральный край – Margo lateralis [Baumel, Witmer, 1993].

20. Медиальный край – Margo medialis [Baumel, Witmer, 1993].

21. Вырезка (отверстие) надкоракويدного нерва – *Incisura (foramen) n. supracoracoidei* [Baumel, Witmer, 1993].

22. Межкоракويدная суставная поверхность – *Facies articularis intercoracoidea* [Baumel, Witmer, 1993].

23. Надкраевой гребень – *Crista epimarginalis* [Elzanowski et al., 2012].

24. Медиальный угол – *Angulus medialis* [Baumel, Witmer, 1993]; internal distal angle [Howard, 1929].

25. Латеральный угол – *Angulus lateralis* [Baumel, Witmer, 1993].

26. Латеральный отросток – Processus lateralis [Baumel, Witmer, 1993]; sterno-coracoidal process [Howard, 1929].

27. Каудолатеральный край – Margo caudolateralis [Elzanowski et al., 2012].

28. Отпечаток грудинно-коракويدной мышцы – Impressio *m. sternocoracoidei* [Baumel, Witmer, 1993].

29. Грудинная суставная поверхность – *Facies articularis sternalis* [Baumel, Witmer, 1993]. Грудинная суставная поверхность обычно имеет сложную структуру и неодинаково устроена у разных групп птиц. Входящие в ее состав три гребня и две суставные поверхности могут в разных сочетаниях присутствовать или отсутствовать.

30. Дорсальная суставная поверхность – *Facies interna* [Baumel, Witmer, 1993]; labrum *internum coracoidei* [Livezey, Zusi, 2006].

31. Дорсальный грудинный гребень – *Crista dorsalis* [Butendiek, 1980]; labrum *internum* [Elzanowski et al., 2012].

32. Вентральная суставная поверхность – *Facies externa* [Baumel, Witmer, 1993]; labrum *externum coracoidei* [Livezey, Zusi, 2006].

33. Вентральный грудинный гребень – *Crista ventralis* [Butendiek, 1980]; *labrum externum* [Elzanowski et al., 2012].
 34. Средний гребень – *Crista intermedia* [Baumel, Witmer, 1993].
Структуры, характерные для коракоида Enantiornithes:
 35. Лопаточный бугорок – *Tuberculum scapulare*.
 36. Дорсомедиальный гребень диафиза – *Crista dorsomedialis*.
 37. Дорсальная яма – *Fossa dorsalis* [Chiappe et al., 2007].

Плечевая кость – Humerus (рис. 25). Названия сторон плечевой кости в этой работе приняты по *Nomina Anatomica Avium*. Ориентация плечевой кости у энантиорнисовых птиц принимается за идентичную таковой у современных. Однако не исключена вероятность, что поверхность плечевой кости, традиционно называемая краниальной, у энантиорнисов могла при жизни быть ориентирована вентрально [Зеленков, 2011].

1. Головка плечевой кости [Держинский, 1992] – *Caput humeri* [Baumel, Witmer, 1993].
 2. Вырезка плечевой головки [Держинский, 1992] – *Incisura capitae* [Baumel, Witmer, 1993]; *capital groove* [Howard, 1929].
 3. Гребень вырезки плечевой головки – *Crista incisurae capitae* [Baumel, Witmer, 1993].
 4. Дорсальный бугорок – *Tuberculum dorsale* [Baumel, Witmer, 1993]; *external tuberosity* [Howard, 1929].
 5. Пекторальный гребень [Держинский, 1992] – *Crista deltopectoralis* [Baumel, Witmer, 1993]; *del-toid crest* [Howard, 1929].
 6. Отпечаток грудной мышцы – *Impressio m. pectoralis* [Baumel, Witmer, 1993].
 7. Вентральный бугорок – *Tuberculum ventrale* [Baumel, Witmer, 1993]; *internal tuberosity* [Howard, 1929].
 8. Биципитальный гребень – *Crista bicipitalis* [Baumel, Witmer, 1993].
 9. Пневматическая впадина [Держинский, 1992] – *Fossa pneuomotricipitalis* [Baumel, Witmer, 1993].
 10. Дорсальный гребень пневматической впадины – *Crus dorsale fossae* [Baumel, Witmer, 1993]; *median crest* [Howard, 1929].

11. Вентральный гребень пневматической впадины – *Crus ventrale fossae* [Baumel, Witmer, 1993].
 12. Борозда (канал) коракويدно-плечевого нерва – *Sulcus (Canalis) n. coracobrachialis* [Baumel, Witmer, 1993].
 13. Плечевое утолщение – *Intumescencia humeri* [Baumel, Witmer, 1993]; *bicipital surface* [Howard, 1929].
 14. Поперечная борозда – *Sulcus transversus* [Baumel, Witmer, 1993]; *ligamental furrow* [Howard, 1929].
 15. Отпечаток коракويدно-плечевой мышцы – *Impressio coracobrachialis* [Baumel, Witmer, 1993]; *bicipital furrow* [Howard, 1929].
 16. Отпечаток конечного сухожилия надкоракويدной мышцы – *Impressio m. supracoracoidei* [Butendiek, 1980].
 17. Отпечаток *m. scapulohumeralis cranialis* – *Impressio m. scapulohumeralis cranialis*.
 18. Отпечаток *m. scapulohumeralis caudalis* – *Impressio m. scapulohumeralis caudalis*.
 19. Бугристость *m. latissimus dorsi* – *Linea m. latissimi dorsi* [Baumel, Witmer, 1993].
 20. Каудальный гребень стержня – *Crista caudalis*. У некоторых птиц (например, *Burhinidae*) на каудальной поверхности плечевой кости бывает выражен гребень, ориентированный проксимо-дистально и начинающийся либо от головки, либо дистальнее ее. В тех случаях, когда гребень присутствует, поперечное сечение плечевой кости выглядит субтреугольным на его уровне.

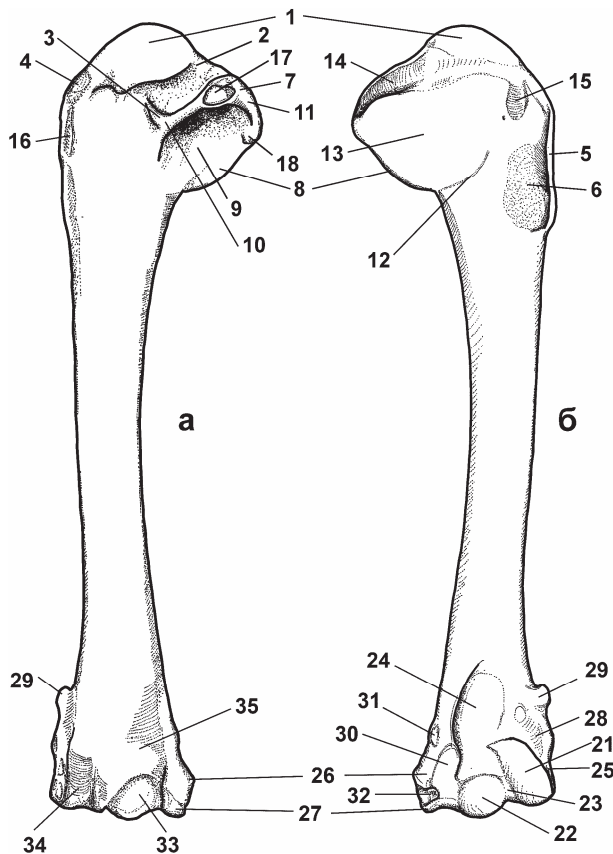


Рис. 25. Левая плечевая кость *Scolopax rusticola* Linnaeus, 1758: а – с каудальной стороны; б – с краниальной стороны. Обозначения см. в тексте

21. Дорсальный мышцелок – Латеральный мышцелок [Дзержинский, 1992]; Condylus dorsalis [Baumel, Witmer, 1993]; external condyle [Howard, 1929].
22. Вентральный мышцелок – Медиальный мышцелок [Дзержинский, 1992]; Condylus ventralis (entepicondylus) [Baumel, Witmer, 1993]; internal condyle [Howard, 1929].
23. Межмышцелковая вырезка – Incisura intercondylaris [Baumel, Witmer, 1993].
24. Отпечаток плечевой мышцы – Fossa m. brachialis [Baumel, Witmer, 1993].
25. Дорсальный надмышцелок – Латеральный надмышцелок [Дзержинский, 1992]; epicondylus dorsalis (ectepicondylus) [Baumel, Witmer, 1993]; ectepicondyle [Howard, 1929].
26. Вентральный надмышцелок – Медиальный надмышцелок [Дзержинский, 1992]; Epicondylus ventralis [Baumel, Witmer, 1993]; entepicondyle [Howard, 1929].
27. Сгибательный отросток – Processus flexorius [Baumel, Witmer, 1993].
28. Дорсальный надмышцелковый бугорок – Tuberculum supracondylare dorsale [Baumel, Witmer, 1993]; ectepicondylar prominence [Howard, 1929].
29. Дорсальный надмышцелковый отросток – Processus supracondylaris dorsalis [Baumel, Witmer, 1993]. *Этот бугорок служит местом отхождения т. extensor carpi radialis.*
30. Вентральный надмышцелковый бугорок – Tuberculum supracondylare ventrale [Baumel, Witmer, 1993]; attachment of anterior articular ligament [Howard, 1929].
31. Отпечаток m. pronator superficialis – Fossa m. pronator superficialis [Сыч, 1999]; attachment of pronator brevis [Howard, 1929]; tuberculum m. pronator superficialis [Livezey, Zusi, 2006]. *На венотрокраниальной поверхности плечевой кости у птиц располагаются несколько хорошо выраженных отпечатков крепления сухожилий мускулов крыла, однако терминология для данной области остается практически не разработанной. Так, в Nomina Anatomica Avium [Baumel et al., 1993] указано, что m. pronator superficialis начинается на вентральном надмышцелковом бугорке (tuberculum supracondylare ventrale), в то время как этот бугорок служит местом крепления вентральной коллатеральной связки (lig. collaterale ventrale). М. pronator superficialis, в действительности, отходит вентральнее этого бугорка на венотрокраниальной поверхности кости (см. [Зеленков, Курочкин, 2010, рис. 1]). Более неопределенна номенклатура отпечатков, расположенных дистальнее на вентральном надмышцелке. В недавней работе [Hiroshige, Yoshikazu, 2007] наиболее дорсальный и краниальный из дистальных отпечатков отмечен как место отхождения дистальной головки т. pronator superficialis, что явно ошибочно, поскольку дистальная головка короткого пронатора не отмечена для птиц [Baumel et al., 1993; Сыч, 1999]. На самом деле от данной ямки отходит начальное сухожилие т. pronator profundus [Зеленков, Курочкин, 2010, рис. 1]. В упомянутой работе [Hiroshige, Yoshikazu, 2007] также ошибочно определяются места отхождения ряда других мускулов крыла.*
32. Отпечаток глубокого пронатора – Fossa m. pronator profundus.
33. Локтевая ямка – Fossa olecrani [Baumel, Witmer, 1993].
34. Дорсальная триципитальная борозда – Sulcus scapulo-tricipitalis [Baumel, Witmer, 1993]; external tricipital groove [Howard, 1929].
35. Вентральная триципитальная борозда – Sulcus humerotricipitalis [Baumel, Witmer, 1993]; internal tricipital groove [Howard, 1929].

Локтевая кость – Уlna (рис. 26).

1. Дорсальный суставной отросток – Processus cotylaris dorsalis [Baumel, Witmer, 1993].
2. Дорсальная суставная ямка – Cotyla dorsalis [Baumel, Witmer, 1993]; external cotyla [Howard, 1929].
3. Вентральная суставная ямка – Cotyla ventralis [Baumel, Witmer, 1993]; internal cotyla [Howard, 1929].
4. Межсуставной гребень – Crista intercotylaris [Baumel, Witmer, 1993].
5. Отпечаток лопаточной головки трехглавой мышцы плеча – Impressio m. scapulo-tricipitis [Baumel, Witmer, 1993]; tricipital attachment [Howard, 1929].
6. Отпечаток плечевой мышцы – Impressio brachialis [Baumel, Witmer, 1993].
7. Лучевая вырезка – Incisura radialis [Baumel, Witmer, 1993]; depressio radialis proximalis [Howard, 1929; Ballman, 1969a, b].
8. Локтевой отросток [Дзержинский, 1992] – Olecranon [Baumel, Witmer, 1993].
9. Сухожильная борозда – Sulcus tendinosus [Baumel, Witmer, 1993]; humero-ulnar depression [Howard, 1929]. *В Nomina Anatomica Avium эта борозда присутствует в списке названий и в описании, но ошибочно обозначена на рисунке как trochlea humero-ulnaris [Baumel, Witmer, 1993, fig. 4.13], которая на самом деле является сухожильной структурой. В действительности борозда вмещает сухожилие т. flexor carpi ul-*

paris совместно с частью *trochlea humeroulnaris* или без нее, а также служит местом крепления вышеупомянутой *trochlea*.

10. Бугорок двуглавой мышцы – *Tuberculum bicipitale ulnae* [Baumel, Witmer, 1993].

11. Бугорок (отпечаток) вентральной коллатеральной связки – *Tuberculum lig. collateralis ventralis* [Baumel, Witmer, 1993]; *facies ligament interni* [Ballmann, 1969a, b]; *prominence for anterior articular ligament* [Howard, 1929].

12. Трехглавая впадина – *Depressio humerotricipitalis* *nom. nov.* Дорсальная поверхность локтевого отростка служит местом крепления плечевой головки трехглавой мышцы плеча. У некоторых птиц (например, у дневных хищников, дятлов и куликов) эта поверхность формирует отчетливую впадину.

13. Межмышечная линия – *Linea intermuscularis* [Baumel, Witmer, 1993].

14. Кaudальные бугорки второстепенных маховых перьев – *Papillae remigales caudales* [Baumel, Witmer, 1993].

15. Вентральные бугорки второстепенных маховых перьев – *Papillae remigales ventrales* [Baumel, Witmer, 1993].

16. Дорсальный мыщелок – *Condylus dorsalis ulnae* [Baumel, Witmer, 1993]; *external condyle* [Howard, 1929].

17. Вентральный мыщелок – *Condylus ventralis ulnae* [Baumel, Witmer, 1993]; *internal condyle* [Howard, 1929].

18. Межмыщелковая борозда – *Sulcus intercondylaris* [Baumel, Witmer, 1993].

19. Пястный бугорок – *Tuberculum carpale* [Baumel, Witmer, 1993]; *carpal tuberosity* [Howard, 1929].

20. Пястная вырезка – *Incisura tuberculi carpalis* [Baumel, Witmer, 1993].

21. Лучевая ямка – *Depressio radialis* [Baumel, Witmer, 1993]. Эта ямка, служащая местом крепления *lig. interosseum radioulnare*, правильно описана в *Nomina Anatomica Avium*, но на рис. 4.13 в этом издании [Baumel, Witmer, 1993] некорректно обозначена на вентральной стороне кости.

22. Сухожильная вырезка – *Incisura tendinosa* [Baumel, Witmer, 1993].

Лучевая кость – *Radius* (рис. 27).

1. Суставная ямка – *Cotyla humeralis* [Baumel, Witmer, 1993].

2. Проксимальная локтевая суставная поверхность – *Facies articularis ulnaris* [Baumel, Witmer, 1993]; *ulnar facet* [Howard, 1929].

3. Бугорок двуглавой мышцы плеча – *Tuberculum bicipitale radii* [Baumel, Witmer, 1993]; *bicipital tubercle* [Howard, 1929].

4. Межмышечные линии – *Lineae intermusculares* [Baumel, Witmer, 1993].

5. Суставная поверхность для лучевой кости запястья – *Facies articularis radiocarpalis* [Baumel, Witmer, 1993]; *scapholunar facet* [Howard, 1929].

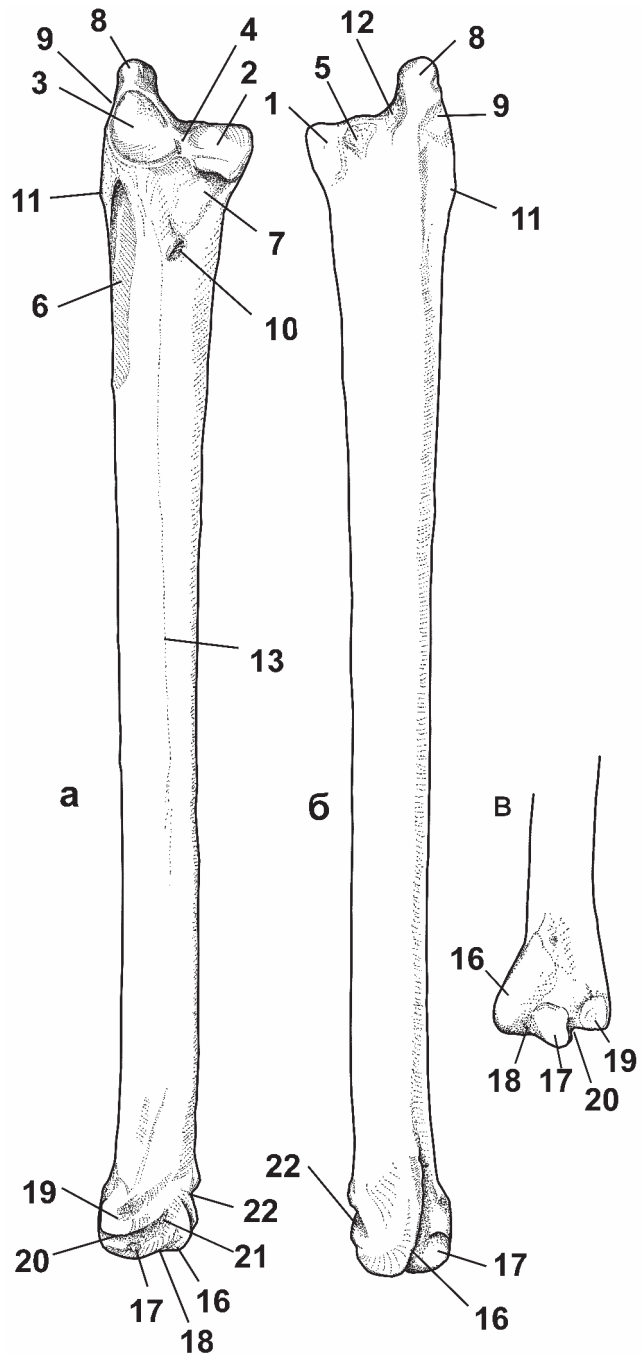


Рис. 26. Левая локтевая кость *Falco subbuteo* Linnaeus, 1758: а – с краниальной стороны; б – с каудальной стороны; в – с вентрокаудальной стороны. Обозначения см. в тексте

6. Дистальная ямка – *Depressio ligamentosa* [Baumel, Witmer, 1993]; *ulnar depression* [Howard, 1929].

7. Сухожильная борозда – *Sulcus tendinosus* [Baumel, Witmer, 1993]. В дистальной части дорсальной поверхности лучевой кости у птиц обычно хорошо выражена борозда, вмещающая конечные сухожилия мышц-разгибателей кисти. У некоторых групп (например, *Anatidae*, *Gaviidae*, *Otididae*) эта борозда подразделена на две: широкая краниальная вмещает сухожилие *m. extensor carpi radialis*, а узкая каудальная – сухожилие *m. extensor longus alulae*.

8. Бугорок вентрального апоневроза – *Tuberculum aponeurosis ventralis* [Baumel, Witmer, 1993]. Этот бугорок располагается на краниовентральной поверхности дистальной части лучевой кости и в различной степени выражен у разных птиц. В *Nomina Anatomica Avium* этот бугорок обозначен совершенно не корректно: во-первых, он показан на каудальной стороне кости, во-вторых – указан при виде с дорсальной стороны. Корректное изображение этого бугорка имеется в ряде других работ [Howard, 1929; Butendieck, 1980; Bocheński, Tomek, 2009].

Кости запястья – *Ossa carpi* (рис. 28).

Ладьевидно-полулунная кость [“лучевая кость запястья”] – *Os carpi radiale* [Baumel, Witmer, 1993]; *os scapholunare* [Lambrecht, 1933]. Эмбриологические данные [Шмальгаузен, 1947; Kundrat, 2009; Botelho et al., 2014] свидетельствуют о том, что данная кость у птиц и крокодилов формируется в результате слияния зачатков *radiale* и *intermedium*. В связи с этим в современной литературе часто используется термин «*scapholunare*».

1. Пястная суставная поверхность – *Facies articularis metacarpalis* [Baumel, Witmer, 1993].

2. Лучевая суставная поверхность – *Facies articularis radialis* [Baumel, Witmer, 1993].

3. Локтевая суставная поверхность – *Facies articularis ulnaris* [Baumel, Witmer, 1993].

Гороховидная кость [“локтевая кость запястья”] – *Os carpi ulnare* [Baumel, Witmer, 1993]; *os cuneiform* [Lambrecht, 1933]. Эмбриональный зачаток *ulnare* исчезает в раннем онтогенезе птиц [Hinchliffe, Hecht, 1984], а дефинитивная *os carpi ulnare*, вероятнее всего, представляет гомолог рептилийной *pisiformes* [Botelho et al., 2014]. Установлено, что *os carpi ulnare* птиц, как и *pisiformes* рептилий, по сути является сезамойдом и формируется в связи с конечным сухожилием *m. flexor carpi ulnaris* [Botelho et al., 2014]. Однако точная гомология данной кости все же остается не до конца ясной: имеются данные, что в состав этого окостенения также может входить эмбриональный материал *ulnare* [Шмальгаузен, 1947; Kundrat, 2009]. В *Nomina Anatomica Avium* [Baumel, Witmer, 1993, fig. 4.14] ориентация этой кости приведена не вполне корректно. Поверхность, названная в этом руководстве дорсальной, в действительности ориентирована в значительной мере дистально. Соответственно, противоположную поверхность этой кости, в сторону которой ориентирована *facies articularis ulnaris*, более корректно называть проксимальной [Butendieck, 1980; Livezey, Zusi, 2006].

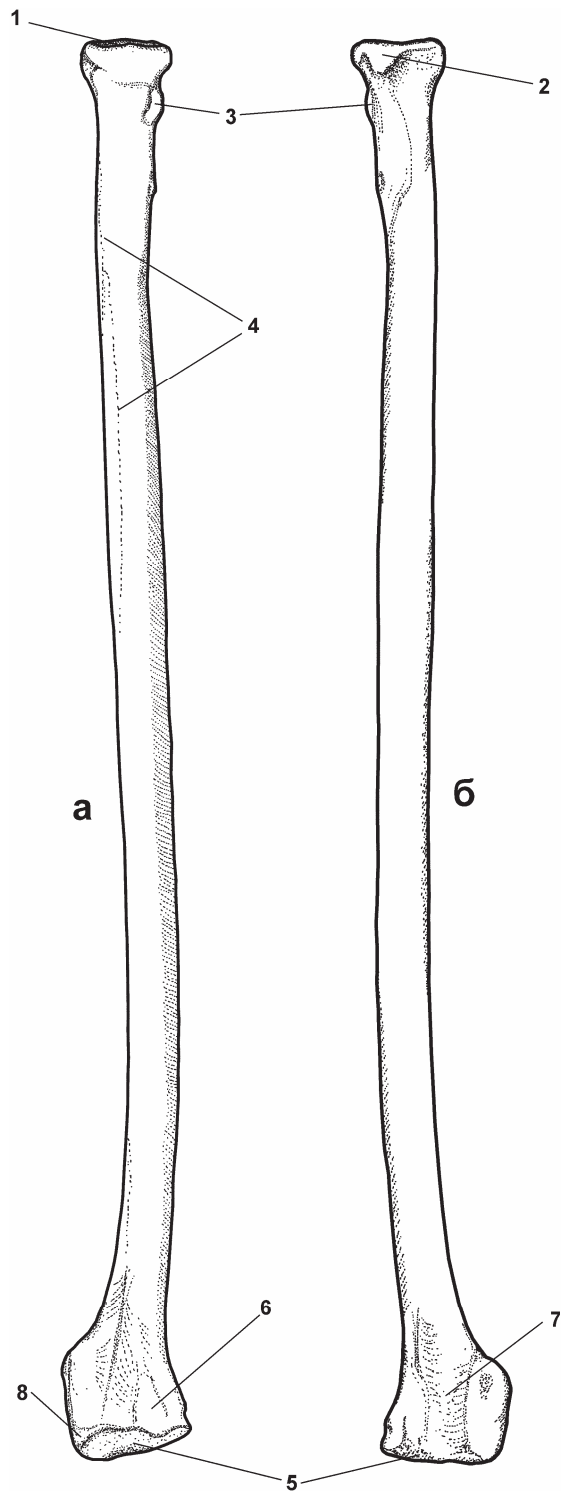
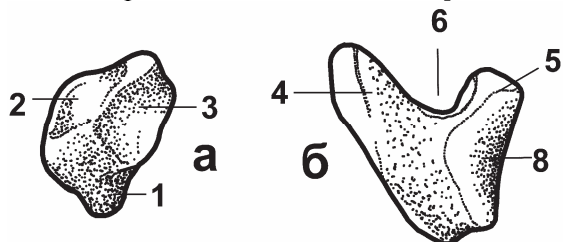


Рис. 27. Правая лучевая кость *Falco subbuteo*: а – с вентральной стороны, б – с дорсальной стороны. Обозначения см. в тексте

4. Длинная ножка – Crus longum [Baumel, Witmer, 1993]; ramus ventralis [Livezey, Zusi, 2006].

5. Короткая ножка – Crus breve [Baumel, Witmer, 1993]; ramus dorsalis [Livezey, Zusi, 2006].



6. Пястная вырезка – Incisura metacarpale [Baumel, Witmer, 1993].

7. Мускульный отросток – Processus muscularis [Baumel, Witmer, 1993].

Рис. 28. Номенклатура костей запястья птиц: а – ладьевидно-полулунная кость *Podargus strigoides* (Latham, 1801) с проксимальной стороны, б – гороховидная кость *P. strigoides* с проксимальной стороны. Обозначения см. в тексте (по [Livezey, Zusi, 2006] с изменениями)

8. Локтевая суставная поверхность – Facies articularis ulnaris [Baumel, Witmer, 1993].

9. Пястная суставная поверхность – Facies articularis metacarpalis [Baumel, Witmer, 1993].

Карпометакарпус (пряжка) – Carpometacarpus (рис. 29). Карпометакарпус птиц сформирован слившимися дистальными костями запястья и пястными костями (метакарпальями). Новейшие эмбриологические данные показывают, что в формировании проксимальной части карпометакарпуса принимают участие гомологи трех дистальных карпалей рептилий [Botelho et al., 2014]. Сейчас уже не возникает сомнений в том, что дефинитивные пальцы птиц развиваются из мезенхимальных зачатков лучей, соответствующих II-IV пальцам. Однако по молекулярной характеристике (экспрессия определенных генов на ранних стадиях развития конечности) пальцы птиц все же показывают сходство с I-III пальцами задней конечности и I-III пальцами в конечности других тетрапод. Таким образом, по-видимому, в эмбриогенезе кисти птиц реализуется программа развития I-III пальцев на основе II-IV мезенхимальных зачатков [Young et al., 2011]. Ввиду этого несоответствия здесь, вслед за *Nomina Anatomica Avium*, оставлены названия «большая метакарпalia», «малая метакарпalia» и «метакарпalia крылышка».

1. Метакарпalia крылышка – Os metacarpale alulare [Baumel, Witmer, 1993]; metacarpal I [Howard, 1929].

2. Отросток крылышка – Processus alularis [Baumel, Witmer, 1993].

3. Суставная поверхность крылышка – Facies articularis alularis [Baumel, Witmer, 1993]; pollical facet [Howard, 1929].

4. Передний пястный отросток [Держинский, 1992] – Processus extensorius [Baumel, Witmer, 1993].

5. Пястный блок – Trochlea carpalis [Baumel, Witmer, 1993].

6. Суставная поверхность для локтевой кости запястья – Facies articularis ulnocarpalis [Baumel, Witmer, 1993].

7. Суставная поверхность для лучевой кости запястья – Facies articularis radiocarpalis [Baumel, Witmer, 1993].

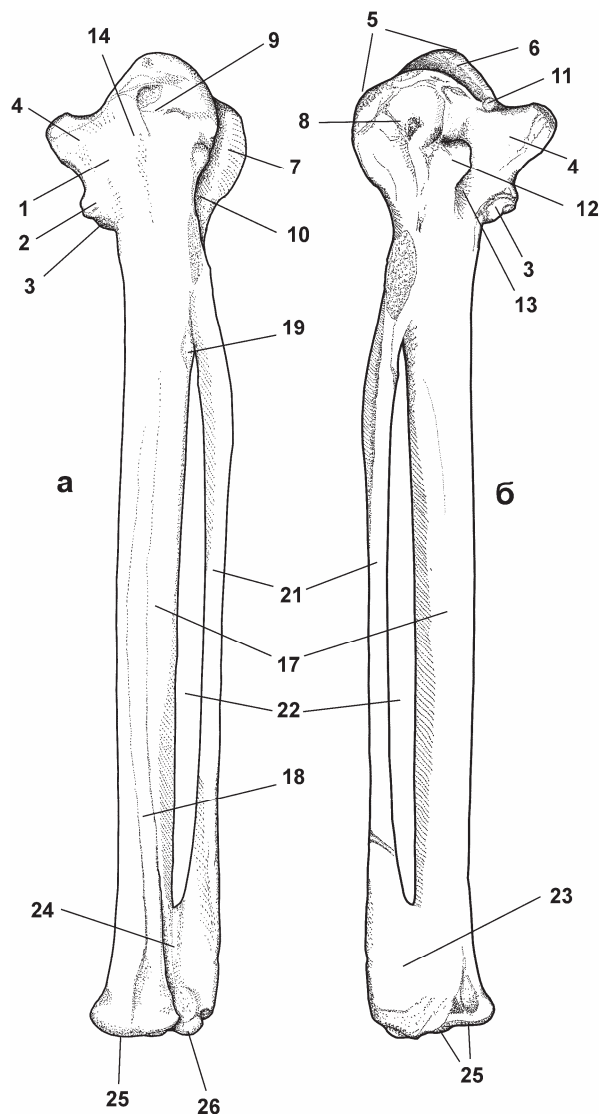


Рис. 29. Правый карпометакарпус *Anthropoides virgo* (Linnaeus, 1758): а – с дорсальной стороны, б – с вентральной стороны. Обозначения см. в тексте

8. Вентральная пястная ямка – Fossa infratrochlearis [Baumel, Witmer, 1993]; Fossa carpalis interna [Ballmann, 1969a, b].
9. Дорсальная пястная ямка – Fossa supratrochlearis [Baumel, Witmer, 1993]; Facies ligamentalis externa [Ballmann, 1969a, b].
10. Каудальная пястная яма – Fovea carpalis caudalis [Baumel, Witmer, 1993]; Fossa carpalis posterior [Ballmann, 1969a, b].
11. Краниальная пястная яма – Fovea carpalis cranialis [Baumel, Witmer, 1993]; Fossa carpalis anterior [Ballmann, 1969a, b]; anterior carpal fossa [Howard, 1929]. *Несмотря на правильное описание и синонимизацию, в Notula Anatomica Avium на рис. 4.14 эта яма отмечена некорректно. Краниальной ямкой, несомненно, нужно считать углубление, имеющееся у ряда птиц проксимальнее пястного отростка, т.е. именно на краниальной поверхности кости. То, что в Notula Anatomica Avium отмечено как краниальная пястная яма, на самом деле представляет собой вентральное мускульное углубление (см. ниже).*
12. Гороховидный отросток [Дзержинский, 1992] – Processus pisiformis [Baumel, Witmer, 1993].
13. Вентральное мускульное углубление – Depressio muscularis interna [Ballmann, 1969a, b].
14. Дорсальное мускульное углубление – Depressio muscularis externa [Ballmann, 1969a, b].
15. Дорсальная вырезка – Incisura externa [Ballmann, 1969a, b]. *Термины incisura externa и incisura interna были введены Бальманом, однако четкого понимания, что именно они обозначают, нет. Вероятнее всего, подразумеваются вырезки между суставными поверхностями пястного блока и метакарпалиями.*
16. Вентральная вырезка – Incisura interna [Ballmann, 1969a, b].
17. Большая метакарпalia (пястная кость) – Os metacarpale majus [Baumel, Witmer, 1993]; metacarpal II [Howard, 1929].
18. Сухожильная борозда – Sulcus tendineus [Baumel, Witmer, 1993].
19. Межпястный отросток [Дзержинский, 1992] – Processus intermetacarpalis [Baumel, Witmer, 1993]; intermetacarpal tuberosity [Howard, 1929].
20. Пястный выступ – Protuberantia metacarpalis [Baumel, Witmer, 1993]. *У некоторых групп птиц (например, Passeriformes) на краниальной поверхности большой метакарпалии имеется один или несколько рельефных выступов, ограничивающих сухожильную борозду.*
21. Малая метакарпalia (пястная кость) – Os metacarpale minus [Baumel, Witmer, 1993]; metacarpal III [Howard, 1929].
22. Межпястный промежуток – Spatium intermetacarpale [Baumel, Witmer, 1993].
23. Дистальный симфиз – Symphysis metacarpalis distalis [Baumel, Witmer, 1993].
24. Межкостная борозда – Sulcus interosseus [Baumel, Witmer, 1993].
25. Суставная поверхность большого пальца крыла – Facies articularis digitalis major [Baumel, Witmer, 1993]; facet for digit II [Howard, 1929]. *Корректное латинское название для данной структуры – Facies articularis digiti majoris.*
26. Суставная поверхность малого пальца крыла – Facies articularis digitalis minor [Baumel, Witmer, 1993]; facet for digit III [Howard, 1929]. *Корректное латинское название – Facies articularis digiti minoris.*

Кости пальцев кисти – Ossa digitorum manus. *О гомологии пальцев кисти птиц см. замечания при описании карпометакарпуса.*

- Фаланга пальца крылышка – Phalanx digiti alulae [Baumel, Witmer, 1993].
- Проксимальная фаланга большого пальца крыла – Phalanx proximalis digiti majoris [Baumel, Witmer, 1993].
- Суставная поверхность карпометакарпуса – Facies articularis metacarpalis [Baumel, Witmer, 1993].
- Дистальная суставная поверхность – Facies articularis phalangealis [Baumel, Witmer, 1993].
- Дорсальная ямка – Fossa dorsalis [Baumel, Witmer, 1993].
- Вентральная ямка – Fossa ventralis [Baumel, Witmer, 1993].
- Дистальная фаланга большого пальца крыла – Phalanx distalis digiti majoris [Baumel, Witmer, 1993].

Таз – Pelvis, os coxae (рис. 30).

1. Вертлужная впадина [Дзержинский, 1992] – Acetabulum [Baumel, Witmer, 1993]; ацетабулярная ямка, fossa acetabuli [Зиновьев, 2010].
2. Вертлужное отверстие [Дзержинский, 1992] – Foramen acetabuli [Baumel, Witmer, 1993]; ацетабулярное отверстие [Зиновьев, 2010].
3. Противовертел [Дзержинский, 1992] – Antitrochanter [Baumel, Witmer, 1993]; противовертлуг [Зиновьев, 2010].

4. Подвздошно-крестцовый канал [Дзержинский, 1992] – canalis iliosynsacralis [Зиновьев, 2010].

5. Подвздошно-крестцовый гребень – crista iliosynsacralis [Зиновьев, 2010].

6. Седалищно-лобковое окно [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Fenestra ischiopubica [Baumel, Witmer, 1993].

7. Подвздошно-седалищное отверстие [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Foramen ilioischiadicum [Baumel, Witmer, 1993].

8. Запирательное отверстие [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Foramen obturatum [Baumel, Witmer, 1993].

9. Почечная ямка [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Fossa renalis [Baumel, Witmer, 1993].

10. Подвздошно-крестцовый синостоз – Sutura iliosynsacralis [Baumel, Witmer, 1993].

11. Подвздошная кость – Ilium [Baumel, Witmer, 1993].

12. Преацетабулярное крыло подвздошной кости [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2011] – Ala preacetabularis ilii [Baumel, Witmer, 1993].

13. Дорсальный подвздошный гребень [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Crista iliaca dorsalis [Baumel, Witmer, 1993].

14. Постацетабулярное крыло подвздошной кости [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Ala postacetabularis ilii [Baumel, Witmer, 1993].

15. Подвздошно-хвостовая ямка [Зиновьев, 2010] – Fossa iliocaudalis [Baumel, Witmer, 1993].

16. Краниолатеральный выступ – Vertex cranio-lateralis ilii [Livezey, Zusi, 2006].

17. Дорсолатеральный подвздошный гребень [Дзержинский, 1992] – Crista dorsolateralis ilii [Baumel, Witmer, 1993].

18. Дорсолатеральный выступ – Spina dorsolateralis ilii [Baumel, Witmer, 1993]; Vertex caudolateralis ilii [Livezey, Zusi, 2006].

19. Седалищная пластинка подвздошной кости [Зиновьев, 2010] – Lamina infracristalis ilii [Baumel, Witmer, 1993].

20. Седалищная ямка подвздошной кости – Concavitas infracristalis [Baumel, Witmer, 1993].

21. Концевой подвздошный отросток [Зиновьев, 2010] – processus marginis caudalis [Livezey, Zusi, 2006].

22. Предвертлужный бугорок [Дзержинский, 1992] – Tuberculum preacetabulare [Baumel, Witmer, 1993].

23. Седалищная кость – Ischium [Baumel, Witmer, 1993].

24. Тело седалищной кости [Зиновьев, 2010] – Corpus ischii [Baumel, Witmer, 1993].

25. Крыло седалищной кости [Зиновьев, 2010] – Ala ischii [Baumel, Witmer, 1993].

26. Концевой отросток седалищной кости – Processus terminalis ischia [Baumel, Witmer, 1993].

27. Лобковая кость – Pubis [Baumel, Witmer, 1993].

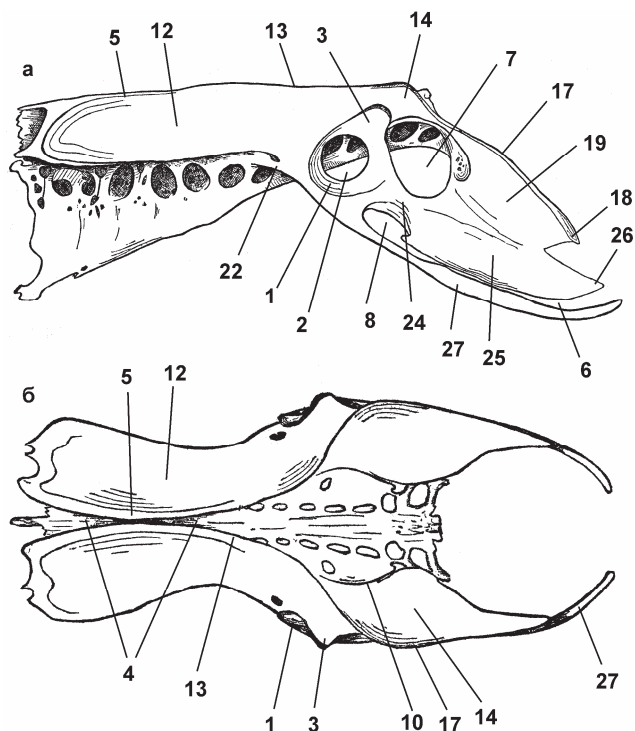


Рис. 30. Номенклатура тазовых костей птиц: а – таз и сложный крестец *Gymnogyps californianus* Shaw, 1797 сбоку, б – таз и сложный крестец *Coragyps atratus* Bechstein, 1793 сверху. Обозначения см. в тексте (по [Shufeldt, 1883] с изменениями)

Бедренная кость – Femur (рис. 31).

1. Головка бедренной кости [Дзержинский, 1992] – Caput femoris [Baumel, Witmer, 1993].

2. Круглая ямка – Fovea ligament capitis [Baumel, Witmer, 1993].

3. Шейка бедренной кости [Дзержинский, 1992] – Collum femoris [Baumel, Witmer, 1993].

4. Суставная поверхность для противoverтела – Facies articularis antitrochanterica [Baumel, Witmer, 1993]; iliac facet [Howard, 1929].

5. Вертел [Дзержинский, 1992] – Trochanter femoris [Baumel, Witmer, 1993].

6. Гребень вертела – *Crista trochanteris* [Baumel, Witmer, 1993].
7. Краниальная межмышечная линия [Зиновьев, 2010] – *Linea intermuscularis cranialis* [Baumel, Witmer, 1993].
8. Каудальная межмышечная линия – *Linea intermuscularis caudalis* [Baumel, Witmer, 1993].
9. Латеральный мыщелок [Дзержинский, 1992] – *Condylus lateralis* [Baumel, Witmer, 1993]; external condyle [Howard, 1929].
10. Отпечаток крепления сухожилия *m. tibialis cranialis* – *Fovea tendinis m. tibialis cranialis* [Baumel, Witmer, 1993].
11. Малоберцовый блок [Дзержинский, 1992] – Фибулярный блок [Зиновьев, 2011]; *trochlea fibularis* [Baumel, Witmer, 1993]; fibular condyle [Howard, 1929]; *semicondylus fibularis* [Elzanowski, 2008]. В *Nomina Anatomica Avium* указано, что синонимом *trochlea fibularis* (представляющего собой суставную поверхность для сочленения с малоберцовой костью) должен считаться *sulcus fibularis* [Ballmann, 1969a, b]. А. Эльжановски [Elzanowski, 2008] оставил *trochlea fibularis* и *sulcus fibularis* в качестве синонимов, а для сочленовной поверхности с малоберцовой костью предложил новое название *semicondylus fibularis*. В то же время в *Nomina Anatomica Avium* указано, что под термином *trochlea fibularis* понимается блоковидная суставная поверхность, а не вырезка, что позволяет использовать это латинское название и в дальнейшем.
12. Малоберцовая вырезка – *Sulcus fibularis* [Ballmann, 1969a, b; Elzanowski, 2008]; fibular groove [Howard, 1929].
13. Берцовый гребень – Тибιοфибулярный гребень [Зиновьев, 2010]; *Crista tibiofibularis* [Baumel, Witmer, 1993].
14. Латеральный надмыщелковый гребень [Зиновьев, 2010] – *Crista supracondylaris lateralis* [Baumel, Witmer, 1993].
15. Медиальный мыщелок [Дзержинский, 1992] – *Condylus medialis* [Baumel, Witmer, 1993]; internal condyle [Howard, 1929]; *condylus internus* [Ballmann, 1969a, b].
16. Медиальный надмыщелковый гребень [Зиновьев, 2010] – *Crista supracondylaris medialis* [Baumel, Witmer, 1993].
17. Латеральный надмыщелок [Зиновьев, 2010] – *Epicondylus lateralis* [Baumel, Witmer, 1993].
18. Отпечаток латеральной коллатеральной связки – *Impressio lig. collateralis lateralis* [Baumel, Witmer, 1993].
19. Медиальный надмыщелок [Зиновьев, 2010] – *Epicondylus medialis* [Baumel, Witmer, 1993].
20. Подколенная ямка [Дзержинский, 1992] – *Fossa poplitea* [Baumel, Witmer, 1993].
21. Отпечатки крепления сухожильной петли *m. iliofibularis* – *Impressiones ansae m. iliofibularis* [Baumel, Witmer, 1993].
22. Межмышечная борозда [Зиновьев, 2010] – *Sulcus intercondylaris* [Baumel, Witmer, 1993].
23. Вырезка коленной чашечки – Пателлярная канавка [Дзержинский, 1992]; пателлярная борозда [Зиновьев, 2010]; *sulcus patellaris* [Baumel, Witmer, 1993]; rotular groove [Howard, 1929].
24. Отпечаток крепления крестообразных связок – *Impressio lig. cruciati cranialis* [Baumel, Witmer, 1993].

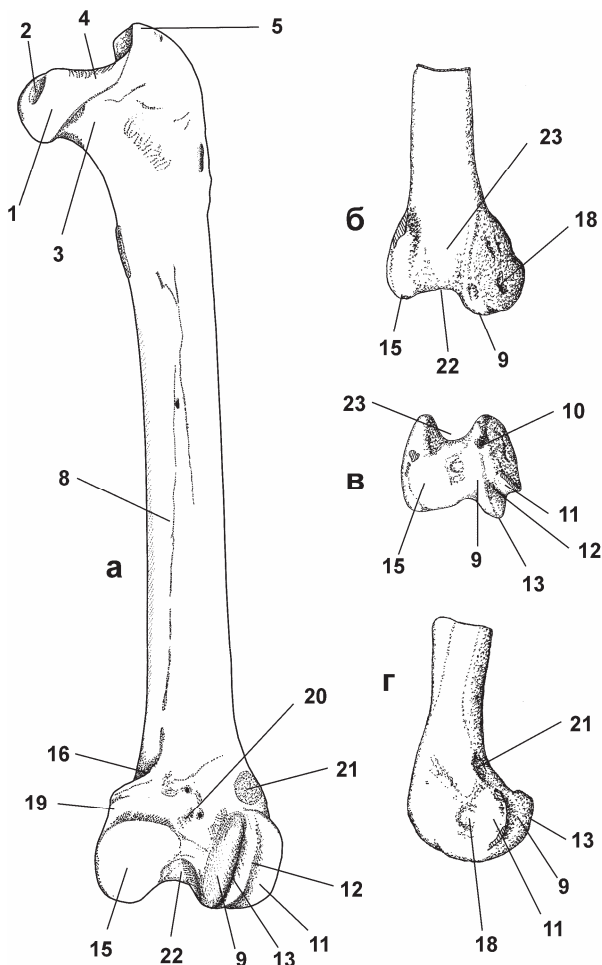


Рис. 31. Номенклатура бедренной кости птиц: а – правая бедренная кость *Anthropoides virgo* с каудальной стороны, б–г – дистальный фрагмент левой бедренной кости *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010 с краниальной (б), с дистальной (в) и с латеральной (г) сторон (по [Зеленков, Курочкин, 2010] с изменениями). Обозначения см. в тексте

Коленная чашечка [Дзержинский, 1992] – Patella [Baumel, Witmer, 1993].

Кости голени (Ossa cruris): тибиярзус (Tibiotarsus) и малая берцовая кость (Fibula) (рис. 32).

1. Тибиярзус – Tibiotarsus.
2. Малая берцовая кость – Fibula.
3. Проксимальное межкостное отверстие [Зиновьев, 2010] – Foramen interosseum proximale [Baumel, Witmer, 1993].
4. Дистальное межкостное отверстие [Зиновьев, 2010] – Foramen interosseum distale [Baumel, Witmer, 1993].
5. Межсуставная площадка [Зиновьев, 2010] – Area interarticularis [Baumel, Witmer, 1993].
6. Латеральная суставная поверхность – Facies articularis lateralis [Baumel, Witmer, 1993].
7. Медиальная суставная поверхность – Facies articularis medialis [Baumel, Witmer, 1993].
8. Синовиальная ямка – Fossa retropatellaris [Baumel, Witmer, 1993].
9. Краниальный кнемиальный гребень [Зиновьев, 2010] – Передний кнемиальный гребень [Дзержинский, 1992]; Crista cnemialis cranialis [Baumel, Witmer, 1993]; inner cnemial crest [Howard, 1929].
10. Латеральный кнемиальный гребень [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Crista cnemialis lateralis [Baumel, Witmer, 1993]; outer cnemial crest [Howard, 1929].
11. Пателлярный гребень [Дзержинский, 1992; Зиновьев, 2010] – Crista patellaris [Baumel, Witmer, 1993]; rotular crest [Howard, 1929].
12. Межгребневая борозда – Межгребенная борозда [Зиновьев, 2010]; Sulcus intercnemialis [Baumel, Witmer, 1993].
13. Большеберцовая вырезка – Incisura tibialis [Baumel, Witmer, 1993].
14. Икроножная поверхность – Facies gastrocnemialis [Baumel, Witmer, 1993].
15. Отпечаток крепления конечного сухожилия сгибателей голени – Impressio tend. m. flexorium cruris [Зиновьев, 2010].
16. Сгибательная ямка – Fossa flexoria [Baumel, Witmer, 1993].
17. Малоберцовый гребень – Crista fibularis [Baumel, Witmer, 1993].
18. Экстензорная линия [Зиновьев, 2010] – Linea extensoria [Baumel, Witmer, 1993].
19. Наружная и внутренняя линии малоберцового мускула – Lineae m. fibularis [Baumel, Witmer, 1993].
20. Латеральный мыщелок [Дзержинский, 1992] – Condylus lateralis [Baumel, Witmer, 1993]; external condyle [Howard, 1929].
21. Медиальный мыщелок [Дзержинский, 1992] – Condylus medialis [Baumel, Witmer, 1993]; internal condyle [Howard, 1929].
22. Латеральный надмыщелок – Epicondylus lateralis [Baumel, Witmer, 1993]. *Использование термина «надмыщелок» по отношению к тибиярзусу птиц не-*

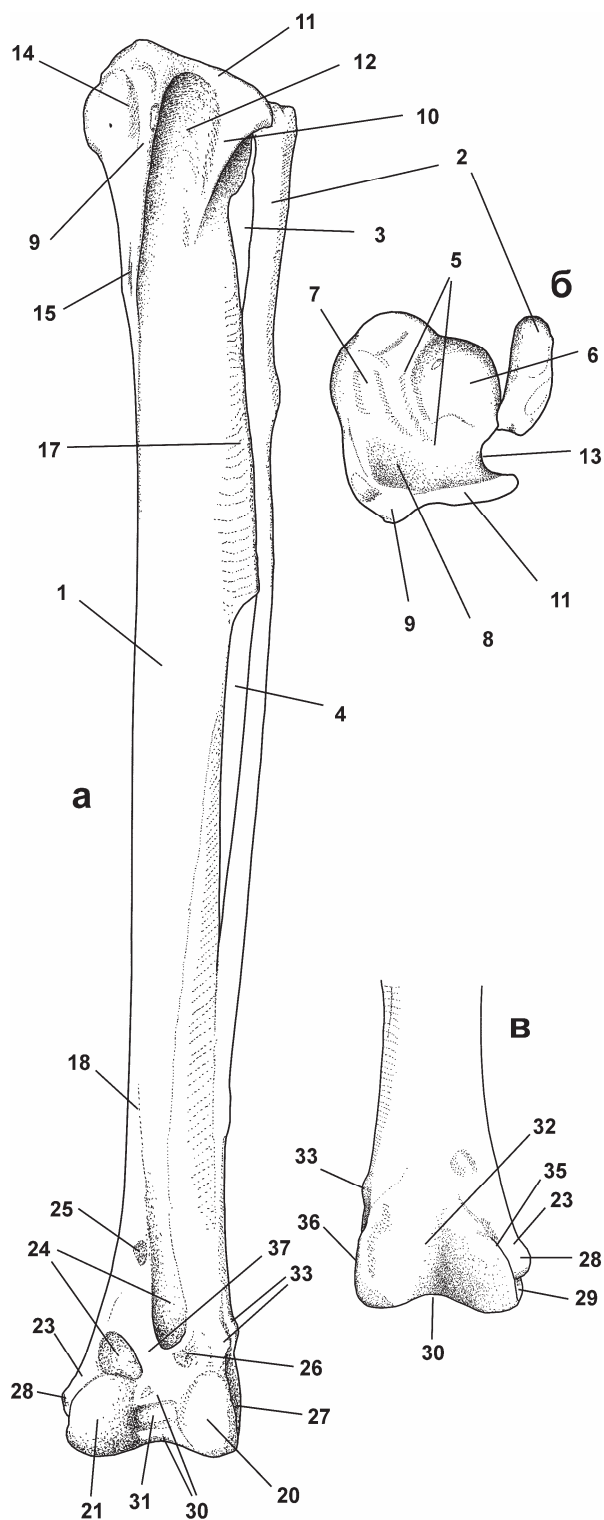


Рис. 32. Номенклатура костей голени птиц: левые тибиярзус и малая берцовая кость *Buteo buteo* Buteo, 1758 с краниальной (а) и проксимальной (б) сторон, в – дистальный фрагмент тибиярзуса *Buteo buteo* с каудальной стороны. Обозначения см. в тексте

сколько неопределенно. Традиционное анатомическое понимание термина связано с не участвующей в сочленении выступающей структурой на мышелке. У птиц обычно надмышцелками называют боковые поверхности мышцелков, не участвующие в сочленении. Эти боковые поверхности у подавляющего большинства птиц не только не выступают, но и зачастую вознуты. Типичный выступающий латеральный надмышцелок имеется у *Psittaciformes* и *Apodiformes*, в меньшей степени развит у *Falconidae*. Неясно выраженный медиальный надмышцелок имеется у *Accipitridae* и *Gruiformes*.

23. Медиальный надмышцелок – *Epicondylus medialis* [Baumel, Witmer, 1993].

24. Разгибательная борозда (канал) – Канал для сухожилия длинного разгибателя пальцев [Дзержинский, 1992]; борозда разгибателя [Зиновьев, 2010]; *Sulcus (canalis) extensorius* [Baumel, Witmer, 1993].

25. Медиальный апофиз – *Arophysis interna ligamenti obliqui* [Ballmann, 1969a]. Бугорки для крепления *retinaculum extensorium tibiotarsi* в *Nomina Anatomica Avium* называются совместно *tuberositas retinaculi extensori* [Baumel, Witmer, 1993]. Корректное название для этой структуры – *Arophysis internum ligamenti obliqui*.

26. Латеральный апофиз – *Arophysis externa ligamenti obliqui* [Ballmann, 1969a]. Корректное название для этой структуры – *Arophysis externum ligamenti obliqui*.

27. Латеральная надмышцелковая ямка – *Depressio epicondylaris lateralis* [Baumel, Witmer, 1993].

28. Бугорок медиальной коллатеральной связки – *Tuberositas lig. collateralis medialis*; «*Epicondylus medialis*» [Baumel, Witmer, 1993] (мы предлагаем использовать этот термин, когда на медиальной поверхности тибиятарзуса развит умеренно или слабо выраженный бугорок).

29. Медиальная надмышцелковая ямка – *Depressio epicondylaris medialis* [Baumel, Witmer, 1993].

30. Вырезка между мышцелками тибиятарзуса (межмышцелковая вырезка [Зиновьев, 2011]) – *Incisura intercondylaris* [Baumel, Witmer, 1993].

31. Отпечаток *lig. intercondylaris* – *Impressio lig. intercondylaris* [Baumel, Witmer, 1993].

32. Блок тибияльного хряща – *Trochlea cartilaginis tibialis* [Baumel, Witmer, 1993].

33. Бугорок (бугорки) малоберцовой мышцы – *Tuberculum retinaculi m. fibularis* [Baumel, Witmer, 1993].

34. Бугорок латеральной коллатеральной связки – *Tuberositas lig. collateralis ventralis*; *Epicondylus lateralis* [Baumel, Witmer, 1993].

35. Медиальный блоковый гребень – *Crista trochlearis medialis*.

36. Латеральный блоковый гребень – *Crista trochlearis lateralis*.

37. Надсухожильный мостик [Зиновьев, 2010] – *Pons supratendineus* [Baumel, Witmer, 1993].

38. Таранная кость – *Tibiale (astragalus)* [Baumel, Witmer, 1993]. Очертания таранной кости и ее восходящего отростка (см. ниже), а также пяточной кости (см. ниже) прослеживаются у примитивных ископаемых птиц. Эти кости неполностью срастаются с большой берцовой костью у молодых энанциорнисов.

39. Восходящий отросток таранной кости – *Processus ascendens (astragalus)*.

40. Пяточная кость – *Fibulare (calcaneum)* [Baumel, Witmer, 1993].

Тарзометатарзус – *Tarsometatarsus* (рис. 33).

1. Метатарзалии I-IV – *Ossa metatarsalia I-IV* [Baumel, Witmer, 1993].

2. Межсуставная площадка – Межвпадинная площадка [Зиновьев, 2010]; *area intercotylaris* [Baumel, Witmer, 1993].

3. Латеральная суставная ямка – Латеральная суставная впадина [Зиновьев, 2010]; *Cotyla lateralis* [Baumel, Witmer, 1993]; *external cotyla* [Howard, 1929].

4. Медиальная суставная ямка – Медиальная суставная впадина [Зиновьев, 2010]; *Cotyla medialis* [Baumel, Witmer, 1993]; *internal cotyla* [Howard, 1929].

5. Межсуставной выступ – Межвпадинное возвышение [Зиновьев, 2010]; *eminentia intercotylaris* [Baumel, Witmer, 1993].

6. Отпечатки сухожильной петли – *Impressiones retinaculi extensorii* [Baumel, Witmer, 1993].

7. Гипотарзус [Дзержинский, 1992] – *Hypotarsus* [Baumel, Witmer, 1993].

8. Медиальный гребень – *Crista medialis hypotarsi* [Baumel, Witmer, 1993].

9. Латеральный гребень – *Crista lateralis hypotarsi* [Baumel, Witmer, 1993].

10. Борозда (борозды), или каналы – *Sulcus (sulci) hypotarsi* [Baumel, Witmer, 1993]. Гипотарзус – структура, характеризующая веерохвостых птиц. У раннемеловых представителей (например, *Gansus*) гипотарзус представлял гладкую структуру и был лишен гребней, борозд и каналов. У современных птиц обычно происходит в той или иной мере погружение сухожилий мускулов-сгибателей пальцев в гипотарзус с формированием борозд (как у *Anatidae*, *Phoenicopteridae*, *Threskiornithidae* и многих других) и разде-

ляющих их гребней. У некоторых групп (Accipitriformes, Falconiformes, Strigiformes и ряд других) гребни, разделяющие между собой сухожильные борозды, полностью отсутствуют. У многих групп птиц происходит замыкание борозд с формированием костных каналов. Первым замыкается канал сухожилия *m. flexor digitorum longus* – у многих птиц это единственный замкнутый костный канал в гипотарзусе (например, Phasianidae, Otidae, Columbidae). У ряда групп происходит дальнейшее погружение этого канала и формирование дополнительных каналов (до 6 у некоторых Passeriformes; Manegold et al., 2004). Впоследствии каналы могут сливаться в различных сочетаниях (например, у Psittaciformes; Maуr, 2008). Современные Coliidae представляют единственную группу птиц, у которых костный канал гипотарзуса включает конечное сухожилие *m. flexor hallucis longus* (а также сухожилие *m. flexor digitorum longus* располагается в незамкнутой борозде [Berman, Raikow, 1982].

11. Латеральная парагипотарзальная ямка – Fossa parhypotarsalis lateralis [Baumel, Witmer, 1993].

12. Медиальная парагипотарзальная ямка – Fossa parhypotarsalis medialis [Baumel, Witmer, 1993].

13. Дорсальная ямка – Дорсальная внутривпадинная ямка [Зиновьев, 2010]; fossa infracotyleris dorsalis [Baumel, Witmer, 1993].

14. Медиальное проксимальное сосудистое отверстие – Foramen vasculare proximale mediale.

15. Латеральное проксимальное сосудистое отверстие – Foramen vasculare proximale laterale.

16. Бугристость *m. tibialis cranialis* – Tuberositas *m. tibialis cranialis* [Baumel, Witmer, 1993].

17. Разгибательная борозда – Sulcus extensorius [Baumel, Witmer, 1993].

18. Сгибательная борозда – Sulcus flexorius [Baumel, Witmer, 1993].

19. Медиальный плантарный гребень – Crista plantaris medialis [Baumel, Witmer, 1993].

20. Латеральный плантарный гребень – Crista plantaris lateralis [Baumel, Witmer, 1993].

21. Дистальный межкостный канал – Canalis interosseus distalis [Baumel, Witmer, 1993].

22. Дистальное сосудистое отверстие – Foramen vasculare distale [Baumel, Witmer, 1993].

23. Отпечаток (ямка) метатарзалии I – Fossa metatarsi I [Baumel, Witmer, 1993]; metatarsal facet [Howard, 1929].

24. Плантарная надблоковая ямка [Зиновьев, 2010] – Fossa supratrochlearis plantaris [Baumel, Witmer, 1993].

25. Медиальная межблоковая вырезка [Зиновьев, 2010] – Incisura intertrochlearis medialis [Baumel, Witmer, 1993].

26. Латеральная межблоковая вырезка [Зиновьев, 2010] – Incisura intertrochlearis lateralis [Baumel, Witmer, 1993].

27. Блок метатарзалии II – Trochlea metatarsi II [Baumel, Witmer, 1993].

28. Блок метатарзалии III – Trochlea metatarsi III [Baumel, Witmer, 1993].

29. Блок метатарзалии IV – Trochlea metatarsi IV [Baumel, Witmer, 1993].

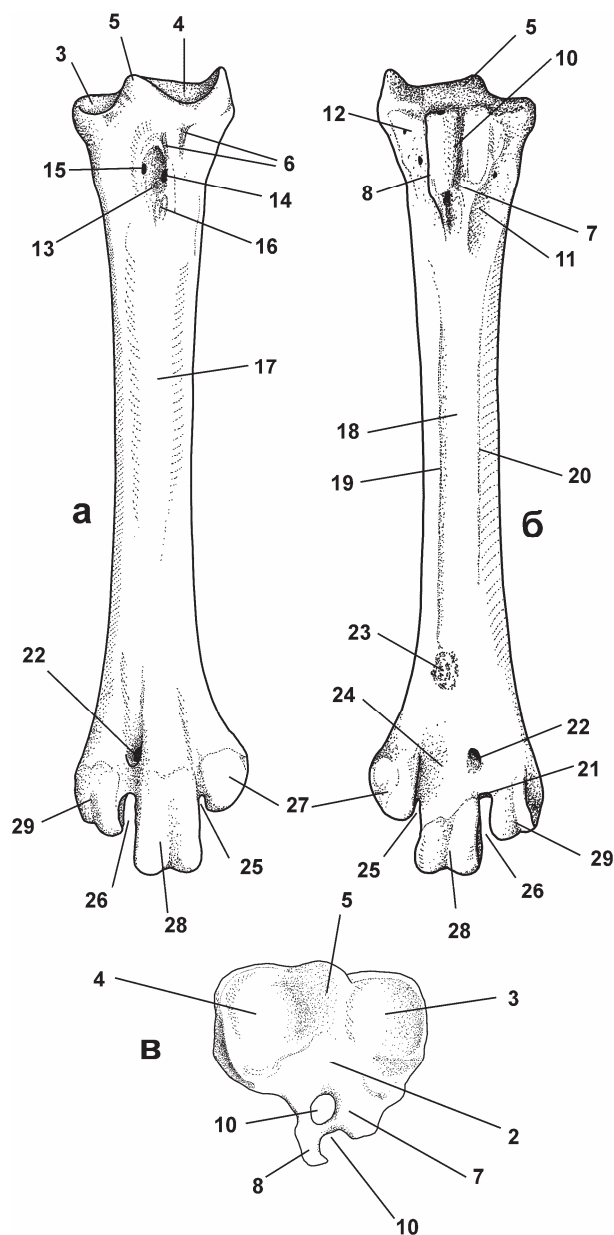


Рис. 33. Правый тарзометатарзус *Alectoris graeca* (Meisner, 1804) с дорсальной (а), вентральной (б) и проксимальной (в) сторон. Обозначения см. в тексте

Литература

- Богданович И.А. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика // Вестн. зоол. 1997. Отд. вып. № 3. С. 1–152.
- Дзержинский Ф.Я. Скелет птиц / Н.Н. Гуртовой, Ф.Я. Дзержинский // Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие. М.: Высшая школа, 1992. С. 62–99.
- Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект Пресс, 2005. 304 с.
- Зеленков Н.В. Плечевая кость энантиорнисовых птиц (Aves: Enantiornithes): морфология и ориентация // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. 8-ой всерос. науч. шк. молодых ученых-палеонтологов (3-5 октября 2011 г., Москва). С. 22.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrmatiscus* // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 79–87.
- Зиновьев А.В. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2010. 285 с.
- Карху А.А., Раутиан А.С. Новое семейство манираптор (Dinosauria: Saurischia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 85–94.
- Корзун Л.П. Некоторые аспекты биомеханики подъязычного аппарата и его роли в пищевой специализации птиц // Зоол. журн. 1978. Т. 62. Вып. 10. С. 1545–1554.
- Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: в 2-х томах. М.: Мир, 1992. 358 с. + 406 с.
- Сушкин П.П. К морфологии скелета птиц. Сравнительная остеология дневных хищных птиц (Accipitres) и вопросы классификации. М.: Университетская типография, 1902. 414 с.
- Сыч В.Ф. Морфология локомоторного аппарата птиц. СПб.; Ульяновск: Изд-во Средневолжского науч. центра, 1999. 520 с.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Советская наука, 1947. 540 с.
- Allen V., Bates K.T., Li Z., Hutchinson J.R. Linking the evolution of body shape and locomotor biomechanics in bird-line archosaurs // Nature. 2013. Vol. 497. № 7447. P. 104–107.
- Ballmann P. Les Oiseaux de la Grive-Saint-Alban (Isere) // Geobios. 1969a. Vol. 2. P. 157–204.
- Ballmann P. Die Vögel aus der althurgidalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern // Zitteliana. 1969b. Vol. 1. № 1. P. 5–60.
- Baumel J.J., Witmer L.M. Osteologia // Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium / Eds. J.J. Baumel, A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans, J.C. Van den Berge. Publ. Nuttall Ornithol. Club. № 23. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithol. Club, 1993. P. 45–132.
- Bellairs A.D.A., Jenkin C.R. The skeleton of birds // Biology and comparative physiology of birds / Eds. A.J. Marshall. N.Y.; L.: Academic Press, 1960. P. 241–300.
- Berman S.L., Raikow R.J. The hindlimb musculature of the mousebirds (Coliiformes) // Auk. 1982. Vol. 99. P. 41–57.
- Bocheński Z., Tomek T. A key for the identification of domestic bird bones in Europe: preliminary determination. Kraków: Inst. System. Evol. Animals, 2009. 101 p.
- Botelho J.F., Ossa-Fuentes L., Soto-Acuña S. et al. New developmental evidence clarifies the evolution of wrist bones in the dinosaur–bird transition // PLoS Biol. 2014. Vol. 12. e1001957.
- Butendieck E. Die Benennung des Skeletts beim Truthuhn (*Meleagris gallopavo*) unter Berücksichtigung der Nomina Anatomica Avium 1979. Inaug. Diss. Tierärztl. Hochschule. Hannover, 1980.
- Cave A.J.E. The morphology of the mammalian cervical pleurapophysis // J. Zool. Lond. 1975. Vol. 177. P. 377–393.
- Chiappe L.M., Norell M.A., Clark J.M. A new skull of *Gobipteryx minuta* (Aves: Enantiornithes) from the Cretaceous of the Gobi Desert // Amer. Mus. Novit. 2001. № 3346. P. 1–15.
- Chiappe L.M., Suzuki S., Dyke G.J. et al. A new Enantiornithine bird from the Late Cretaceous of the Gobi desert // J. Syst. Palaeontol. 2007. Vol. 5. № 2. P. 193–208.
- Clarke J.A., Zhou Z., Zhang F. Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui* // J. Anat. 2006. Vol. 208. P. 287–308.
- de Beer G. The development of the vertebrate skull. Oxford: Clarendon press, 1937. 552 p.
- Elzanowski A. The avian femur: morphology and terminology of the lateral condyle // Oryctos. 2008. Vol. 7. P. 1–5.
- Elzanowski A., Bieńkowska-Wasiluk M., Chodyń R., Bogdanowicz W. Anatomy of the coracoid and diversity of the Procellariiformes (Aves) in the Oligocene of Europe // Palaeontology. 2012. Vol. 55. № 6. P. 1199–1221.
- Elzanowski A., Stidham T.A. Morphology of the quadrate in the Eocene anseriform *Presbyornis* and extant galloanserine birds // J. Morphol. 2010. Vol. 271. № 3. P. 305–323.
- Gatesy S.M. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion // Paleobiology. 1990. Vol. 16. № 2. P. 170–186.
- Gatesy S.M., Dial K.P. Locomotor modules and the evolution of avian flight // Evolution. 1996. Vol. 50. № 1. P. 331–340.
- Hertel F., Campbell K.E. The antitrochanter of birds: form and function in balance // Auk. 2007. Vol. 124. № 3. P. 789–805.

- Hinchliffe J.R., Hecht M.* Homology of the bird wing skeleton: embryological versus paleontological evidence // *Evol. Biol.* 1984. Vol. 30. P. 21–39.
- Hiroshige M., Yoshikazu H.* Myology and osteology of the whooper swan *Cygnus cygnus* (Aves: Anatidae). Part 1. Muscles attached to the sternum, coracoid, clavicle, scapula and humerus // *Bull. Gunma Mus. Natur. Hist.* 2007. Vol. 11. P. 7–14.
- Hogg D.A.* The articulations of the neurocranium in the postnatal skeleton of the domestic fowl (*Gallus gallus domesticus*) // *J. Anat.* 1978. Vol. 127. P. 53–63.
- Howard H.* The avifauna of Emeryville shellmound // *Univ. California Publ. Zool.* 1929. Vol. 32. № 2. P. 301–394.
- Hutchinson J.R.* The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2001a. Vol. 131. № 2. P. 123–168.
- Hutchinson J.R.* The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2001b. Vol. 131. № 2. P. 169–197.
- Jollie M.T.* The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds // *J. Morphol.* 1957. Vol. 100. P. 389–436.
- Kardong K.V.* Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 6th edition. N.Y.: McGraw-Hill, 2012. 794 p.
- Kundrát M.* Primary chondrification foci in the wing basipodium of *Struthio camelus* with comments on interpretation of autopodial elements in Crocodylia and Aves // *J. Exper. Zool. B: Mol. Devel. Evol.* 2009. Vol. 312. № 1. P. 30–41.
- Lambrecht K.* Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1933. 1024 S.
- Livezey B.C., Zusi R.L.* Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I. Methods and characters // *Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 2006. № 37. P. 1–544.
- Manegold A., Mayr G., Mourer-Chauviré C.* Miocene songbirds and the composition of the European passeriform avifauna // *Auk.* 2004. Vol. 121. P. 1155–1160.
- Mayr G.* The phylogenetic affinities of the parrot taxa *Agapornis*, *Loriculus* and *Melopsittacus* (Aves: Psittaciformes): hypotarsal morphology supports the results of molecular analyses // *Emu.* 2008. Vol. 108. P. 23–27.
- Milne-Edwards A.* Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Atlas. 1867–1971.
- O'Connor J.K., Zelenkov N.V.* The phylogenetic position of *Ambiortus*: comparison with other Mesozoic birds from Asia // *Paleontol. J.* 2013. Vol. 47. P. 1270–1281.
- Posso S.R., Donatelli R.J.* Skull and mandible formation in the Cuckoo (Aves, Cuculidae): contributions to the nomenclature in avian osteology and systematics // *Eur. J. Morphol.* 2005. Vol. 42. № 4/5. P. 163–172.
- Romanoff A.L.* The avian embryo: structural and functional development. N.Y.: Macmillan and Co., 1960. 1305 p.
- Shufeldt R.W.* Osteology of the Cathartidae // *Bull. U.S. Geol. Geogr. Surv. Terr.* 1883. № 12. P. 727–807.
- Webb M.* The ontogeny of the cranial bones, cranial peripheral and cranial parasympathetic nerves, together with a study of the visceral muscles of *Struthio* // *Acta Zool.* 1957. Vol. 38. P. 81–123.
- Worthy T.H.* Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // *Zool. J. Linn. Soc.* 2009. Vol. 156. № 2. P. 411–454.
- Zusi R.L.* Patterns of diversity in the avian skull // *The skull.* Vol. 2 / Eds. Hanken J., Hall B.K. Chicago; London: Univ. Chicago Press, 1993. P. 391–437.

КЛАСС AVES

Н.В. Зеленков, Е.Н. Курочкин

Диагноз. Мезотарзальные бипедальные архозавры с контурным оперением и крылом, сохранившим II, III и IV пальцы кисти. По: [Feduccia, 2012].

Состав. Подклассы *Archaeornithes* Gadow, 1893, *Confuciusornithes* Zelenkov, nom. nov. и *Ornithothoraces* Chiappe et Calvo, 1994.

Общие замечания. Изучение ископаемых материалов по птицам существенно отличается от такового по другим группам наземных позвоночных. Палеорнитология основывается преимущественно на костях посткраниального скелета, и во многом – на изолированных и часто фрагментарных его элементах. Это связано с особенностями строения скелета птиц: их тонкокостный и ажурный череп особенно легко разрушается при захоронении, как впрочем и остальные кости – полые с тонкими стенками и почти лишенные губчатой ткани. Трупы птиц очень легки благодаря наличию воздуха в полостях тела, в костях, под перьями и в перьях, и поэтому, попав в воду, они долгое время плавают на поверхности водоема, почти до полной мацерации. В захоронение попадают в основном отдельные кости, среди которых часто сохраняются позвонки, фаланги пальцев, длинные кости конечностей и кости плечевого пояса – коракоиды и лопатки. Вероятность сохранения в ископаемом состоянии выше для водных и околоводных птиц, поэтому пингвины, гусеобразные, гагары, пастушковые, кулики, веслоногие, трубконосые и подобные другие составляют основу птичьей палеонтологической летописи. Однако из этого правила есть исключения. Так, курообразные, не связанные экологически с водными местообитаниями, все же представляют одну из наиболее обычных в ископаемом состоянии групп птиц. Начиная с неогена большим числом остатков также представлены воробьиные птицы, которые в некоторых местонахождениях преобладают над многими другими группами.

Первые сообщения об ископаемых птицах на территории Российской империи появились в середине XIX в., когда были опубликованы данные о находках костей в известняках в районе Одессы [Nordmann, 1847] и в пещерах Алтая [Эйхвальд, 1850]. В 1873 г. А. Брандт описал целое яйцо страуса, найденное в 1857 г. в неогеновых отложениях Херсонской губернии (теперь Николаевская область Украины), под названием *Struthiolithus chersonensis* [Brandt, 1873]. В это же время А.С. Рогович [1875] опубликовал данные о находке в голубых эоценовых глинах на современной территории г. Киева костей "...небольшой болотной птицы *Scolopax Cuv.*" [с. 82]. Эти материалы считались уте-

рянными, но в 1989 г. часть из них была обнаружена А.О. Аверьяновым в хранилище Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге и описана под названием *Kievornis rogovitshi* [Аверьянов и др., 1990].

В начале XX в. В. Ласкарев [1912] и К. Пржемыский [1912, 1914], описывая местонахождение мезотической фауны на берегу Куяльницкого Лимана близ Одессы, привели данные о находках там *Struthio* sp. и *Aquila* sp., а Ласкарев [1912] также описал новое местонахождение сарматского века в Колкотовой балке под Тирасполем, где были найдены *Gallus aesculapi* и *Urmiornis* sp. В это же время был описан *Struthio novorossicus* из мэотиса окрестностей Одессы [Алексеев, 1915].

В 1930–1940-х гг. появились публикации о новых третичных птицах В.И. Зубаревой [1939, 1948], А.Я. Тугаринова [1935, 1940а, б, в] и П.В. Серебровского [1941б]. В те же годы Серебровский опубликовал ряд работ о позднеплейстоценовых птицах бинагадинского местонахождения в битумах Азербайджана [1940а, б, 1941а, 1948]. Тугаринов написал работы по четвертичным птицам Сибири и Крыма [1930, 1932, 1937]. Зубарева обработала археологические материалы по птицам Украины [1950]. Так или иначе, все это были отдельные работы, пока не началось систематическое изучение ископаемых птиц СССР Н.И. Бурчаком-Абрамовичем, М.А. Воинственским, Л.А. Несовым, Е.Н. Курочкиным, А.В. Пантелеевым и др.; подробнее см. [Курочкин, 2011].

Сейчас имеется значительное число списков четвертичных птиц, найденных в пещерах, в аллювиальных отложениях рек и в других естественных захоронениях, но в основном при археологических раскопках. Наибольшее число данных имеется по четвертичным птицам Украины [Воинственский, 1963, 1967; Марисова, 1968; Татаринев, Бачинский, 1968; Бурчак-Абрамович, Цалкин, 1971; Татаринев, Марисова, 1971; Уманская, 1978; Барышников, Потапова, 1988; Гаврись и др., 2012; Цвелых, 2013; Gorobets, 2014; Gorobets, Matlaev, 2014; и мн. др.], Молдавии [Ганя, 1965а, б, 1972; и др.], Кавказа [Бурчак-Абрамович, 1966а, б, в, 1971, 1974; Бурчак-Абрамович, Лакербай, 1974; Бендукидзе, 1979; Бурчак-Абрамович, Бурчак, 1982; Барышников, Черепанов, 1985; Потапова, 1992; Потапова, Барышников, 1993; Hoffecker et al., 1991; Baryshnikov, Rotarova, 1995; Пантелеев, Бурчак-Абрамович, 2000; и мн. др.], Урала, Сибири и Дальнего Востока [Бурчак-Абрамович, Цалкин, 1985; Потапова, 1986, 1990; Бурчак-Абрамович и др., 1987; Мартынович,

1990, 2004, 2011, 2013а, б; Пантелеев, Алексева, 1993; Савинецкий, 1995, 2002; Пантелеев, 1997, 1999, 2002б, в; Burchak-Abramovich, Burchak, 1998; Potarova, Panteleyev, 1999; Бородин и др., 2000а, б; Пантелеев, Потапова, 2000; Сатаев и др., 2004; Zelenkov, 2005; Зеленков, 2008б; Zelenkov et al., 2008; Filippov, Martynovich, 2012; Волкова, Зеленков, 2013а; Мартынович, Филиппов, 2013; Martynovich, 2013; Мартынович, Оводов, 2014; и мн. др.], а также Европейской части России и Республики Беларусь [Дементьев, 1958; Калякин, 1990, 2001; Карху, 1990, 2002; Daugnora et al., 2002; Hamilton-Dyer, 2002; Zhilin, Karhu, 2002; Зеленков, 2008а; Mannema et al., 2008; Зиновьев, 2011; Саблин и др., 2011; Galimova et al., 2013; и мн. др.]. Очень плохо изучены остаются четвертичные птицы с территории Монголии [Пантелеев, 1999; Martynovich, 2002] и в целом Центральной Азии (например, [Пантелеев, 2006]).

Всего в ископаемом состоянии в четвертичных отложениях на территории бывшего СССР и в Монголии найдено около 300 видов современных птиц. Обобщающих работ по четвертичной фауне региона, подобных тому, что сделаны для Англии, Швеции, Польши, Средиземноморского региона и Европы в целом [Mourer-Chauviré, 1993; Ericson, Tyrberg, 2004; Sánchez Marco, 2004; Yalden, Albarella, 2009; Vocheňski et al., 2012], не существует. Имеющиеся сводки либо сильно устарели [Dementiev, 1960; Burchak-Abramovič, 1975], либо охватывают только восточные области [Пантелеев, 1999, 2002б]. Значительная плейстоценовая часть опубликованных данных обобщена в важной работе Т. Тирберга [Tyrberg, 2004].

Обобщать данные по четвертичным птицам с территории бывшего СССР и Монголии не входило в задачи настоящей сводки; здесь собраны сведения только о вымерших на данной территории в плейстоцене подвидах и видах современных родов птиц. В настоящую сводку также не полностью вошли данные по некоторым публикациям по неогеновым птицам. Так, мы не включили материалы, опубликованные Д.В. Соболевым [2003, 2004; Соболев, Марисова, 2004, 2006] – в указанных работах отмечены новые находки миоценовых птиц Украины, однако не приведена информация ни по конкретным местонахождениям, ни по конкретным костям. То же самое относится и к работе Воинственного [1967], которая цитируется только в связи с представленными в ней новыми данными по неогеновым птицам.

Существующие диагнозы современных таксонов птиц, как высших, так и уровня видов и подвигов, основаны преимущественно на специфических особенностях их перьевого покрова, наружного строе-

ния клюва и лап, строения черепа и внутренних органов. Osteологические диагнозы для подавляющего большинства современных таксонов птиц не разработаны. Их составление – особая и трудно выполнимая задача, которая не входила в планы настоящего исследования. Поэтому, в отличие от разделов по другим позвоночным, в настоящей части не приводятся osteологические диагнозы и состав современных таксонов птиц (родов, семейств, отрядов, надотрядов).

Синонимика для современных таксонов дана в кратком виде – отмечены основные публикации; при этом даются ссылки на основные каталоги. Младшие синонимы для современных родов приводятся только в том случае, когда они употреблялись в каталоге Дж.Л. Питерса [Peters, 1931 и последующие тома] или после его опубликования. Более ранние (обычно многочисленные) синонимы читатель сможет найти в вышеуказанном каталоге Питерса. Для ископаемых таксонов приводится, по возможности, полная синонимика. Родовая и видовая систематика неворобьиных птиц приводится по четвертому изданию «Списка видов птиц Говарда и Мура» [Dickinson, Remsen, 2013]. Систематика воробьеобразных птиц приводится по сводке «Handbook of the birds of the world» [Del Hoyo et al., 2003 и последующие тома].

Возраст неогеновых местонахождений Евразии дается в соответствии с представлениями Э.А. Вангенгейм и соавторов [Вангенгейм и др., 2005, 2006; Вангенгейм, Тесаков, 2008а, б] с учетом работ других авторов [Ербаева и др., 2005; Nadachowski et al., 2006; Зыкин, 2012; X. Wang et al., 2013; и др.]. Возраст местонахождения Шарга в Западной Монголии, откуда в последнее время был описан ряд новых таксонов птиц, принят по В.С. Зажигину и А.В. Лопатину [2001]. Возраст проблематичных палеогеновых местонахождений обсуждается в тексте или принят по [Vislobokova, 1997; Зыкин, 2012].

Необходимо сделать замечание относительно разделения ответственности авторов этого раздела. Настоящая работа была начата Е.Н. Курочкиным, который в сентябре 2011 г. передал рукопись Н.В. Зеленкову для завершения. При последующей работе над данным текстом Зеленковым были пересмотрены систематика, диагнозы и синонимика для большинства палеогеновых и многих мезозойских таксонов птиц. Вступительная часть, разделы по неогеновым птицам, а также по отдельным группам палеогеновых и мезозойских птиц практически полностью написаны Зеленковым. Раздел по ранней эволюции птиц также в первую очередь отражает точку зрения Зеленкова и поэтому не в полной мере совпадает со взглядами Курочкина, которые вынесены в настоящем издании в отдельную главу

(см. «Происхождение птиц»). Представленная макросистема разработана Зеленковым, при этом основные ее положения были одобрены Курочкиным в 2011 г. Некоторые части текста полностью отражают точку зрения Курочкина: это относится к разделам о родах *Gobipipus*, *Gobipteryx*, *Nanantius*, *Zhyraornis*, *Sazavis*, *Incolornis*, а также о различных представителях семейства Eognathidae.

Принципы систематики и филогения. Базальные таксоны. В течение длительного периода птицы (класс Aves L., 1758) рассматривались как четко очерченный таксон, морфологически отделенный от других классов позвоночных животных. Однако после находки юрского *Archaeopteryx* морфологические границы группы заметно расширились. Это произошло в основном благодаря усилиям Р. Оуэна и Т. Гексли, которые убедили научную общественность в том, что археоптерикс – птица, пусть и с рядом рептильных черт. Сделать это в то время было не слишком сложно, поскольку динозавры к середине XIX в. были известны всего по небольшому числу крупных форм (*Iguanodon*, *Megalosaurus*, *Plateosaurus* и др.), существенно отличающихся от птиц. Только в 1859 г., всего за четыре года до открытия первого экземпляра археоптерикса, был обнаружен мелкий птицеподобный целурозавр *Compsognathus*, которого К. Гегенбаур [Gegenbaur, 1864] вскоре посчитал промежуточной формой между рептилиями и птицами. Т. Гексли [Huxley, 1868b] первым подробно разобрал сходство *Compsognathus* с птицами и поэтому считается основателем гипотезы происхождения птиц от динозавров, имевшей поначалу много сторонников.

Однако уже в 1880-х гг. появляется серия работ, оспаривающих динозавровую гипотезу [Seeley, 1881; Dollo, 1882; Parker, 1887; Fürbringer, 1888; и др.], а после публикации выдающейся книги Г. Хайльманна [Heilmann, 1926] превалирующей теорией и вовсе становится «псевдозухиевая», согласно которой предков птиц следует искать среди триассовых относительно неспециализированных архозавров. Примечательно, что Хайльманн признал существенное сходство птиц и динозавров, но отверг последних как предков птиц по большому счету на основании всего одного признака – отсутствия у них вилокки, хотя уже в то время наличие слившихся ключиц предполагалась для *Oviraptor* [Osborn, 1924]. До конца XX в. псевдозухиевая гипотеза доминировала, что было вызвано, в первую очередь, тем, что птицеподобные динозавры, включаемые ныне в таксон Maniraptora, как, впрочем, и ранние птицы, долгое время оставались очень плохо изученными. Черты сходства, наблюдаемые между динозаврами и птицами, трактовались большинством исследователей как конвергенции, и лишь

после работ Дж.Г. Острома [Ostrom, 1974, 1976] динозавровая гипотеза происхождения птиц снова стала восприниматься всерьез. Остром основывал свои выводы на том, что остеологическое сходство между археоптериксом (других птиц он почти совсем не включал в анализ) и целурозаврами (в первую очередь, с формами, ныне объединяемыми в составе клады Deinonychosauria) является продвинутым для рептилий. Таким образом, в основе этой точки зрения лежит презумпция, что археоптерикс – птица, а это, в свою очередь, основывается на наблюдении Гексли о том, что такая комбинация признаков, как наличие перьев, тарзометатарзуса и характерного строения таза не наблюдается ни у одной рептилии [Huxley, 1868a].

В последние десятилетия наши знания о птицеподобных динозаврах существенным образом расширились. Теперь у них найдены не только перья, тарзометатарзус и таз птичьего типа, но и множество других характерных птичьих черт, включая, например, пигостиль [Makovicky, Zanno, 2011]. Формальный кладистический анализ, проведенный Ж. Готье [Gauthier, 1986], подтвердил сестринские отношения между птицами и дейнонихозаврами, и на рубеже XX и XXI вв. такая точка зрения стала фактически общепринятой (например, [Padian, de Ricqlès, 2009]). В настоящее время лишь единичные исследователи отвергают гипотезу происхождения птиц от динозавров, однако всецело отрицать сходство динозавров и птиц невозможно, и поэтому противникам так называемой динозавровой гипотезы приходится включать некоторых наиболее птицеподобных динозавров в птиц (например, Oviraptorosauria) [Czerkas, Feduccia, 2014]. И хотя такую точку зрения нельзя полностью списывать со счетов, приходится признать, что она остается крайне не проработанной и поэтому имеет очень мало сторонников. Единственным серьезным аргументом против теории происхождения птиц от динозавров остается нерешенная пока проблема несоответствия эмбриональных и палеонтологических данных относительно того, какие пальцы сохраняются в кисти птиц и тероподных динозавров. Но и для этой проблемы предлагаются различные варианты решения, часть из которых выглядят вполне правдоподобными [Seki et al., 2012; Xu, Mackem, 2013; Čapek et al., 2014; см. также Salinas-Saavedra et al., 2014]. Недавнее эмбриологическое исследование указывает на возможность пересмотра гомологии окостенений запястья птиц, что, в свою очередь, позволяет проследить преемственность в строении проксимальных отделов кисти от тероподных динозавров к птицам [Botelho et al., 2014].

Птицы действительно отличаются от тероподных динозавров рядом признаков, которые в ком-

плексе не встречаются ни у одной из групп теропод [Курочкин, 2006], но сам по себе этот факт не может считаться аргументом против динозавровой теории. Для любой группы животных характерно уникальное сочетание признаков, не характерное для близких филумов – именно это сочетание и позволяет выделять ее среди родственных групп. В то же время отрицать близость птиц и динозавров означает принимать наблюдаемое между ними сходство как проявление множественных конвергенций. Наибольшая сложность для реконструкции ранней эволюции птиц заключается в том, что веерохвостые птицы слишком специализированы, и поэтому эволюционная история отдельных черт их организации прослеживается с большим трудом. Известные в настоящее время примитивные формы, демонстрирующие порой удивительные сочетания признаков (см. ниже), могли бы пролить свет на эволюцию птиц, но систематическое положение подавляющего большинства из них остается предметом дискуссии. В действительности именно филогенетические отношения как среди птиц (см. ниже), так и среди динозавров остаются наиболее проблематичными – например, не вполне понятны родственные связи теризинозавров, альваресзаврид и сканзориоптеригид (последние, между прочим, могут быть очень близки птицам). Монофилетичность динозавров в целом также воспринимается скорее как удобная конвенция, принятая подавляющим большинством специалистов, но не обязательно отражающая реальную филогенетическую историю. Не возникает сомнений в том, что наиболее птицеподобные из известных динозавров (*Oviraptorosauria*, *Deinonychosauria*) не могут считаться предками птиц, однако ранняя эволюция этих групп и их взаимоотношения с древнейшими птицами остаются очень слабо изученными. Именно решение этих проблем приблизит нас к пониманию ранних этапов эволюции птиц, которые, хотя и родственны динозаврам, скорее всего, не являются монофилетичным таксоном [Курочкин, 2001, 2006].

В сложившейся ситуации все больше исследователей задаются вопросом, что же следует называть птицей; при этом понятно желание биологов отождествлять понятие «птицы» с таксоном *Aves*. Готье [Gauthier, 1986] предлагал решение для этой проблемы, сохранив название *Aves* только для кроновой группы птиц, т.е. включающей всех современных представителей и их общего предка [Gauthier, de Quieroz, 2001]. Понятно, что ближайший общий предок всех современных птиц – заметно более продвинутое животное, чем археоптерикс. Поэтому для более высокой клады, включающей всех потомков общего предка *Archaeopteryx* и современных птиц, Готье предложил название *Avialae*. Со-

гласно К. Падиану, к археоптериксу и современным пернатым в равной степени применимо понятие «птица», но линнеевский таксон *Aves* должен быть применен только по отношению к кроновой группе. Современные авторы не всегда последовательно следуют этой номенклатуре (но см. [Clarke, Norell, 2002; Clarke, 2004]), поэтому названия *Avialae* и *Aves* можно рассматривать как в целом равнозначные.

Морфологическое единообразие, характерное для кроновой группы птиц, существенно размывается при исследовании меловых представителей. В 1981 г. были открыты энантиорнисовые птицы [Walker, 1981], обладавшие во многих отношениях примитивным скелетом – их изучение привело к формированию современной школы исследователей, поддерживающих гипотезу Хайльманна о происхождении птиц от нединозавровых архозавроморфных рептилий [Martin, 1983; Feduccia, 1999, 2012; Czerkas, Feduccia, 2014]. Позднее Курочкин [2001, 2006; и др.] предложил оригинальную гипотезу дифилетического происхождения птиц: археоптерикс и энантиорнисы, согласно Курочкину, являются потомками тероподных динозавров и возникли в юре, в то время как остальные птицы происходят от более примитивных триасовых архозавров. Эти представления поддерживались, с одной стороны, фундаментальными различиями между веерохвостыми и энантиорнисовыми птицами, а с другой – принятием триасовой североамериканской рептилии *Protoavis* в качестве формы, близкой к филогенетическому стволу веерохвостых птиц [Chatterjee, 1999]. В настоящее время считается, что *Protoavis* представляет собой палеонтологическую «химеру» и, таким образом, едва ли может служить аргументом в спорах о происхождении и филогении птиц (см. подробнее [Witmer, 2001]). Нет никаких доказательств, что материалы, отнесенные к *Protoavis*, действительно принадлежат одному таксону. Зачастую выводы Ш. Чаттерджи о морфологии протоависа и, как следствие, его представления о ранней эволюции птиц носят отчетливо спекулятивный характер, поскольку известные материалы по этому животному обладают довольно плохой сохранностью (рис. 34). Триасовые следы птиц, на которые в своих работах ссылался Курочкин, теперь относят к эоцену [Melchor et al., 2013].

Энантиорнисовые птицы, действительно, демонстрируют существенные отличия от веерохвостых в строении чуть ли не каждого элемента скелета, включая пигостиль. Тем не менее морфологическая пропасть между этими двумя линиями постепенно сокращается, и теперь нам известны как энантиорнисовые признаки у некоторых примитивных веерохвостых, так и «веерохвостые» признаки у некоторых примитивных энантиорнисов (см. ниже). Со-

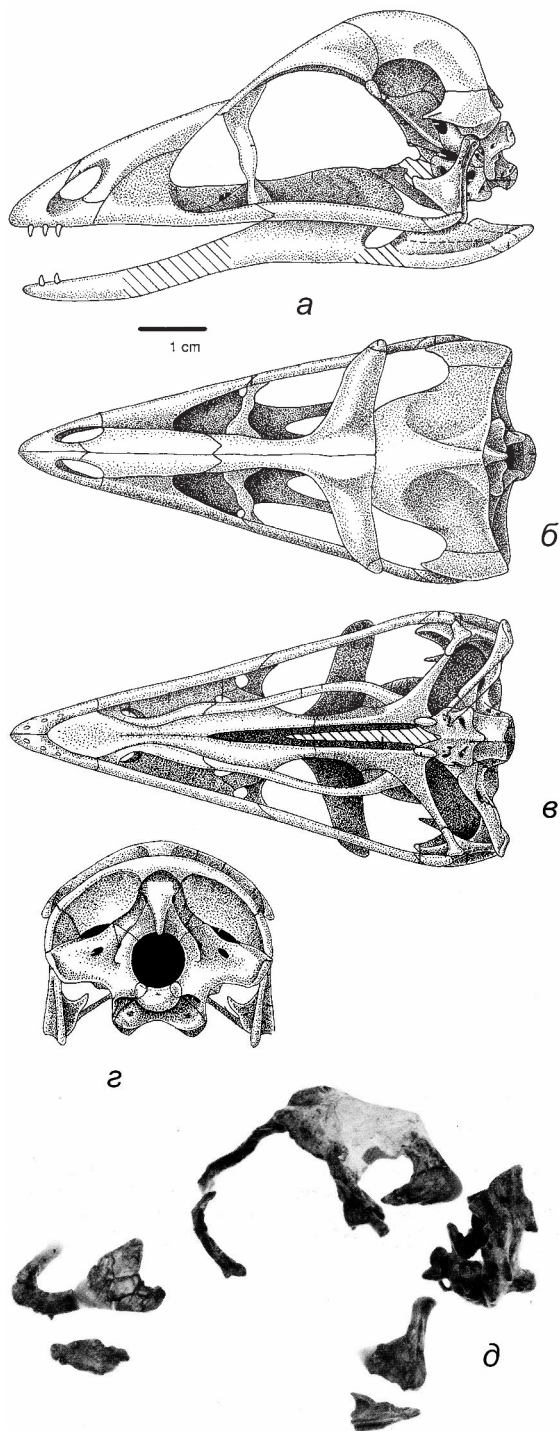


Рис. 34. *Protoavis texensis* Chatterjee, 1991. Череп: *a–c* – реконструкция сбоку (*a*), сверху (*b*), снизу (*c*) и с каудальной стороны (*c*); *d* – сохранившийся фрагмент сбоку. По: [Chatterjee, 1999]

временные исследователи [O'Connor et al., 2011a; и др.] предполагают, что необычная морфология энанциорнисовых птиц представляет собой комбинацию плезиоморфных черт, унаследованных ими в неизменном состоянии от предков, аутапоморф-

ных признаков, не характерных для других птиц, и синапоморфий, общих с птицами современного типа. В то же время недавно были получены новые данные о существовании фундаментальных различий между современными и энанциорнисовыми птицами, отчасти поддерживающие представления Курочкина. Богатые материалы по энанциорнисовым птицам из раннего мела Китая, представленные в том числе множеством экземпляров ювенильных особей, позволили проследить формирование грудины у этих птиц. Оказалось, что энанциорнисовым птицам был присущ уникальный паттерн окостенения грудины, отличающий их не только от современных птиц, но и от тероподных динозавров [Zheng et al., 2012]. Становится ясно, что грудина энанциорнисов, внешне напоминающая таковую современных птиц, сформировалась независимо, что вместе с рядом других признаков [Курочкин, 2001, 2006] ставит под сомнение сложившиеся представления о сестринских отношениях между энанциорнисами и птицами современного типа. Впрочем, новейшие неопубликованные данные свидетельствуют о том, что даже удивительный паттерн окостенения грудины, по-видимому, может представлять продвинутое состояние, едва ли характеризовавшее общего предка этой группы [J.K. O'Connor, устн. сообщ.].

По ряду признаков, впервые отмеченных Л. Киаппе [Chiappe, 1991, 1996], энанциорнисы и современные птицы объединяются в кладу Ornithothoraces, однако гомология многих кажущихся синапоморфий остается сомнительной [Курочкин, 2001, 2006]. При этом морфологическое разнообразие энанциорнисов весьма существенно: от мелких лесных форм, по-видимому, экологически сходных с современными дятлообразными и воробьинообразными, до относительно крупных (с гуся), таких как *Gurilynia*. Для некоторых энанциорнисов предполагаются ограниченные летные способности [Chiappe et al., 2007]. Позднемеловые представители группы демонстрируют эволюционные тенденции, параллельные таковым у птиц современного типа: например, формирование беззубого клюва и характерные преобразования затылочной области черепа [O'Connor et al., 2011a].

Морфологические пропасти, разделяющие археоптерикса, энанциорнисов и современных птиц, настолько велики, что все ранние попытки построить модели морфологической эволюции птиц с использованием только этих таксонов казались весьма спекулятивными. Только на рубеже XX и XXI вв. в раннем мелу Китая были открыты птицы, более примитивные, чем энанциорнисы. Первыми были конфуциусорнитиды [Hou et al., 1995a, b], в том числе знаменитый *Confuciusornis sanctus*, известный

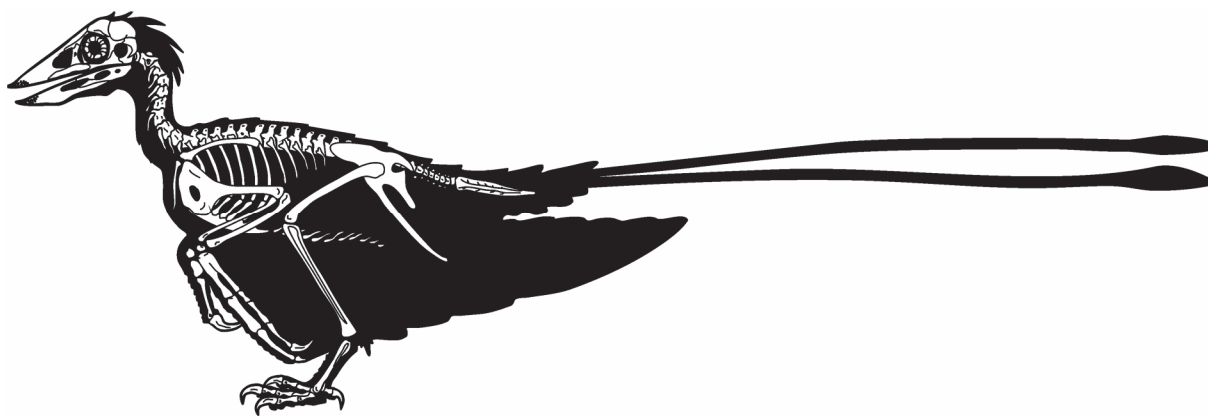


Рис. 35. Реконструкция *Confuciusornis sanctus* Hou et al., 1995. По: [Chiappe et al., 1999; Зиновьев, 2009]

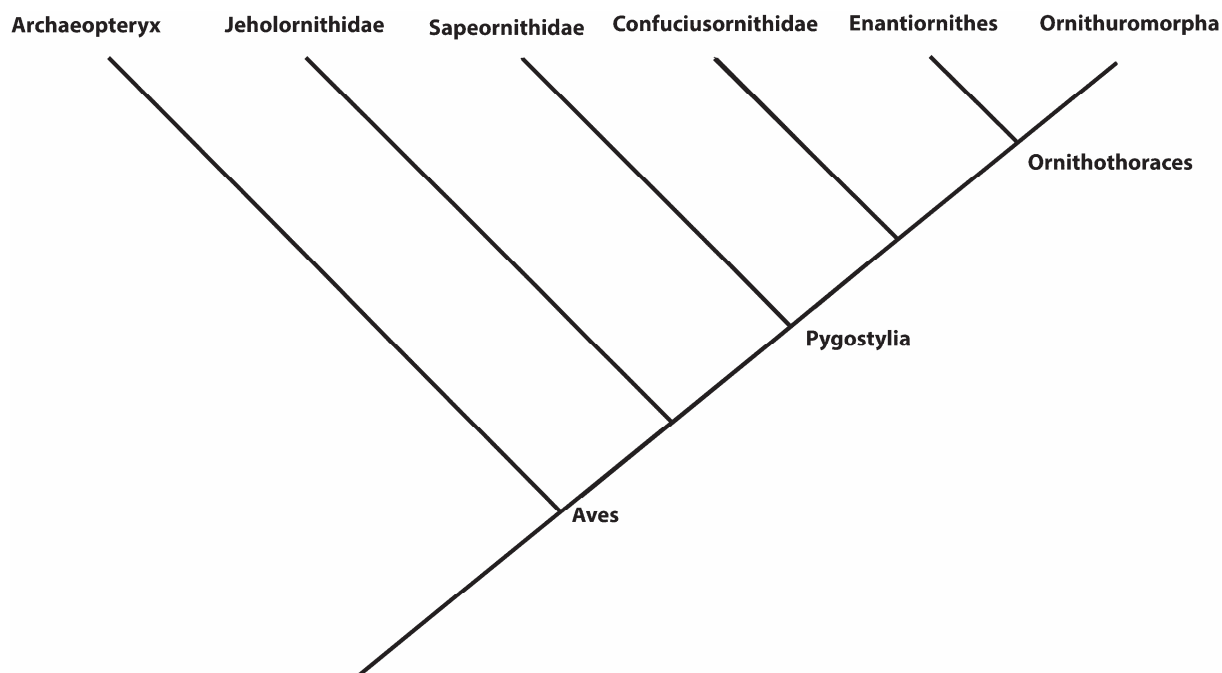


Рис. 36. Филогенетическое древо основных групп птиц по современным представлениям. По: [O'Connor et al., 2011; O'Connor, Zhou, 2013]

теперь по многим сотням экземпляров (рис. 35). Морфология конфуциусорнитид до удивительной степени мозаична [Chiappe et al., 1999]: наряду с развитым пигостилем и беззубым клювом с рамфотеккой, эти птицы сохраняли диапсидную конструкцию черепа, а также примитивное строение костей крыла и плечевого пояса. Несмотря на несомненно хорошо выраженную способность к активному полету, для конфуциусорнисов был характерен полностью слитый с лопаткой довольно короткий кораконд (как у бескилевых). В настоящее время конфуциусорнитид выделяют в отдельный отряд Confuciusornithiformes и считают сестринской группой к энантиорнисам и птицам современного типа (кла-

де Euornithes или Ornithothoraces); все эти три группы объединяют в кладу Pygostylia (рис. 36).

Несколько позже конфуциусорнитид была открыта еще одна группа раннемеловых примитивных птиц Sapeornithidae [Zhou, Zhang, 2002a, 2003a; см. также Gao et al., 2012; Pu et al., 2013]. Сапеорнитиды – крупные птицы, несомненно более примитивные, чем конфуциусорнитиды, но также обладавшие укороченным хвостом и хорошо развитым пигостилем. Это позволяет формально включать их в таксон Pygostylia в составе отдельного отряда Sapeornithiformes [Zhou, Zhang, 2006; O'Connor, Zhou, 2013; но см. Turner et al., 2012]. Из продвинутых птичьих черт сапеорнитид стоит также упомянуть наличия гипоклейдума на вилочке и редукция когтя

III пальца крыла. Только у сапеорнитид из неведеро-хвостых птиц известен зуб [Zheng et al., 2011]. Примечательно также присутствие отверстия в пекторальном гребне плечевой кости, как у конфуциусорнитид. Однако ряд признаков, в том числе наличие субквадратного (не столбчатого) коракоида, отсутствие окостеневающей грудины, несрастание костей таза и детали строения черепа (в целом сходного с черепом Oviraptorosauria) указывают на значительную примитивность этой группы [O'Connor et al., 2011a; Turner et al., 2012]. У сапеорнитид, по-видимому, не было грудины: на сегодняшний день известно не менее 100 экземпляров этих птиц, но ни у одного не обнаружено даже следов этого окостенения [Zheng et al., 2014]. Многие несомненно взрослые экземпляры демонстрируют очень хорошую сохранность мягких тканей, поэтому вполне возможно, что даже хрящевой грудины у этих животных не было. Примечательно, что грудинка также не найдена ни у одного из более чем 200 экземпляров позднеюрского птицеподобного динозавра *Anchiornis* (см. ниже), обычно относимого к Troodontidae [Zheng et al., 2014], и, видимо, отсутствует у археоптерикса [Wellnhofer, 2008]. В то же время грудинка имелась у всех остальных примитивных птиц и близкородственных динозавров.

Практически одновременно с сапеорнитидами в раннем мелу Китая была обнаружена еще одна группа примитивных птиц – Jeholornithidae [Zhou, Zhang, 2002b]. Эти крупные длиннохвостые животные в целом обладали морфологией, промежуточной между археоптериксом и Pygostylia: из продвинутых признаков стоит отметить беззубый клюв, столбчатый коракоид, лопатку вполне современного птичьего типа; из примитивных – сохранение пятой метатарзалии, короткий первый палец стопы, а также тарзалии, не сросшиеся с костями голени и стопы. При этом строение скелета хвоста и хвостовых перьев у Jeholornithidae оказывается даже более примитивным, чем у *Archaeopteryx*, и напоминает таковое у теропод [Zhou, Zhang, 2003b; O'Connor et al., 2011a]. Недавно на хорошо сохранившихся экземплярах *Jeholornis* было установлено, что эти животные имели в основании хвоста удлиненные перья, по-видимому, несущие аэродинамическую нагрузку (рис. 37). На конце же костного хвоста располагался еще один веер перьев, для которых предполагается демонстрационная функция [O'Connor et al., 2013a]. Чжехолорнитисов обычно выделяют в отдельный отряд Jeholornithiformes [Zhou, Zhang, 2006] и помещают в состав Avialae (Aves) в качестве сестринской группы к Pygostylia [Zhou, Zhang, 2002b; O'Connor, Zhou, 2013]. По другой точке зрения, Jeholornithidae более продвинуты, чем Sapeornithidae [Turner et al., 2012].

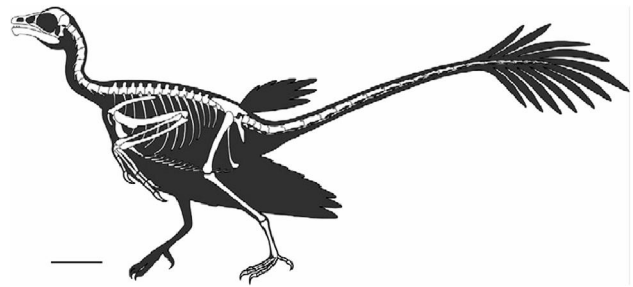


Рис. 37. Реконструкция *Jeholornis prima* Zhou et Zhang, 2002 с аэродинамически функциональными «рулевыми» перьями в основании длинного рептильного хвоста. Масштаб 5 см. По: [O'Connor et al., 2013]

Археоптерикс, Sapeornithidae и Jeholornithidae демонстрируют существенное сходство с тероподными динозаврами из групп Oviraptorosauria и Deinonychosauria (последняя включает семейства Troodontidae и Dromaeosauridae). Точное филогенетическое положение птиц остается неясным, но для таксона Deinonychosauria+Avialae предложено название Paraves [Sereni, 1997]. Некоторых из наименее специализированных представителей Paraves периодически относят к птицам: это, в частности, касается позднемелового *Rahonavis ostromi* с Мадагаскара [Forster et al., 1998; O'Connor et al., 2011a], несомненно, относящегося к Dromaeosauridae [Turner et al., 2012]. Совсем недавно из птиц был исключен еще один таксон – длиннохвостый раннемеловой *Zhongornis haoae* [O'Connor, Sullivan, 2014].

Долгое время вопрос происхождения и ранней эволюции птиц изучался лишь с привлечением меловых представителей таксонов Oviraptorosauria и Deinonychosauria. Многие из птицеподобных динозавров, действительно, найдены в верхнемеловых отложениях, в то время как происхождение птиц имело место, видимо, не позднее начала поздней юры – так называемый «временной парадокс» [Feduccia, 1999]. Однако в последнее время в юрских отложениях Китая было сделано сразу несколько громких открытий, существенным образом преобразивших филогенетическое древо базальных птиц. Мелкий целюрозавр *Anchiornis*, живший примерно на 10 млн лет раньше, чем археоптерикс [Hu et al., 2009; Xu et al., 2009], был отнесен к базальным троодонтиям, которые ранее были известны только из мела (преимущественно позднего). Другой важный таксон с неясным систематическим положением среди Paraves – это *Xiaotingia zhengi*, описанный уже как ближайший родственник археоптерикса [Xu et al., 2011]. Филогенетический анализ Сю с соавторами [Xu et al., 2011] показал, что археоптерикс, *Xiaotingia* и *Anchiornis* представляют монофилетическую группу (Archaeopterygidae), более родственную Deinonychosauria, чем собственно птицам. В ре-

зультате такого заключения маниропторные динозавры не перестали считаться ближайшими родственниками птиц, но Archaeopterygidae потеряли свою ключевую роль в проблеме происхождения класса (самой примитивной птицей отныне стал длиннохвостый раннемеловой *Jeholornis*). Таким образом, археоптерикс был сброшен со своей ветки в основании птичьего филогенетического древа, на которой он уверенно располагался почти 150 лет [Witmer, 2011], за это время успев стать настоящим символом эволюции.

Исключение археоптерикса из птиц приводит к важному заключению, что формирование кинетичного, грацильного и низкого черепа Deinonychosauria произошло единственный раз в их эволюции [Xu, Pol, 2014]. У овирапторозавров, которые занимают базальную позицию по отношению к Paraves, а также у наиболее примитивных птиц череп акинетичный, высокий и робустный (рис. 38). Филогенетический сценарий, при котором археоптерикс и родственные ему роды сближаются с Deinonychosauria, привлекателен тем, что объясняет наблюдаемое сходство в строении черепа между примитивными таксонами птиц и овирапторозавров [Elzanski, 1999; Lü et al., 2002; Jones et al., 2000; Maryanska et al., 2002; Feduccia, 2012; Xu, Pol, 2014] унаследованием птицами примитивных признаков Oviraptorosauria. Помещение археоптерикса в основание птичьего ствола, наоборот, заставляет предполагать ряд эволюционных реверсий от дромеозаврового уровня к овирапторозавровому в ранней эволюции птиц. Такой сценарий представляется ненужным усложнением, и поэтому в данной работе, вслед за рядом более ранних авторов [Lowe, 1935; Thulborn, 1984; Mayr et al., 2005; Xu et al., 2011], археоптерикс помещен за пределы собственно класса Aves.

Несмотря на то что Oviraptorosauria – близкая группа к птицам (иногда их даже считают вторично нелетающими птицами), едва ли именно они являются их предками. В анализе Сю с соавторами [Xu et al., 2011] сестринской группой к птицам (понимаемым как клада Jeholornithidae+Pygostylia) оказались Scansoriopterygidae – юрские древесные тероподы (?) неясного систематического положения с очень плохо известной морфологией. Такая позиция, однако, не может считаться окончательной и требует дополнительных исследований. Так, недавнее более подробное исследование поставило под вопрос некоторые кодировки, выполненные Сю с соавторами, и показало, что *Archaeopteryx* – все же наиболее базальная птица, *Anchiornis* и *Xiaotingia* представляют базальных Troodontia, а Scansoriopterygidae занимают сестринскую позицию по отношению к Paraves [Turner et al., 2012]. Парсимониаль-

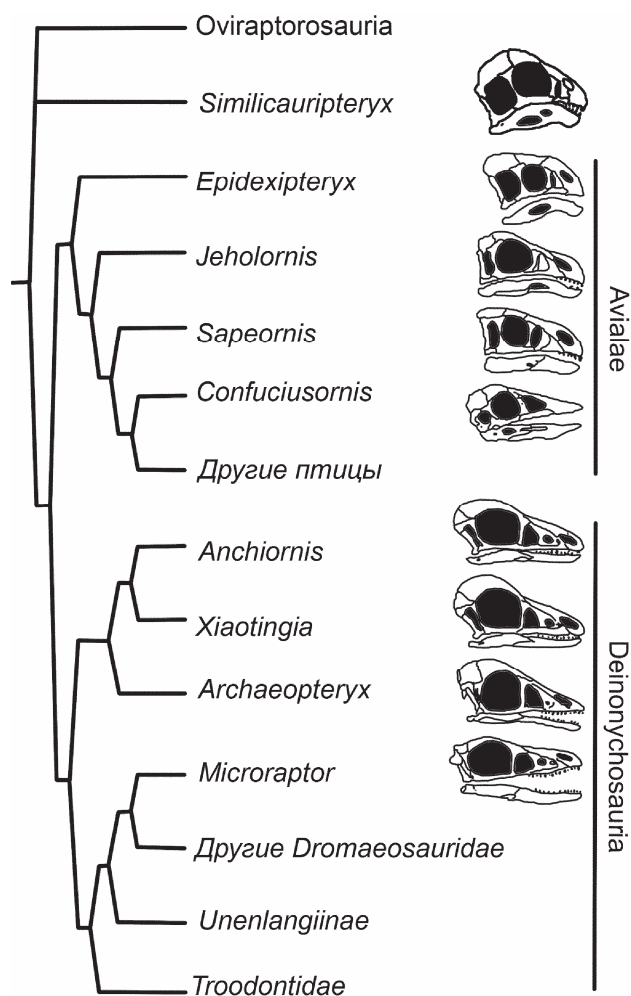


Рис. 38. Упрощенное филогенетическое древо Paraves, иллюстрирующее эволюцию формы черепа. По: [Xu et al., 2011], с изменениями

ный анализ с включением еще одной недавно открытой юрской формы, *Aurornis xui*, по-видимому, близкой анхиорнису, привел к помещению всех археоптеригид (вместе с *Anchiornis* и *Xiaotingia*) в основании филогенетической линии птиц, но правда, в качестве парафилиетического таксона [Godefroit et al., 2013]. На наш взгляд, данная проблема осложняется тем, что филогенетическая ветвь птиц может быть искусственным образованием, полученным вследствие неправомерного кодирования ряда признаков как гомологичных у примитивных птиц.

Ornithurae. Эволюционная линия, включающая всех современных пернатых, имеет богатую палеонтологическую летопись, однако номенклатура высших таксонов неодинаково используется различными исследователями и поэтому требует специального обсуждения. В отечественной литературе вслед за работами Курочкина [2001, 2006] для современных птиц и их вымерших предков обычно используется название «орнитурь», «орнитурные»

или «веерохвостые» птицы. Термин Ornithurae («птицехвостые») был предложен Геккелем в 1866 г. для короткохвостых птиц современного типа, в противопоставление единственной известной на тот момент длиннохвостой мезозойской птице археоптериксу. С ростом известного разнообразия мезозойских птиц оказалось неясным, как следует использовать этот термин: оставить его только для современных птиц (крановой группы), для всех короткохвостых птиц (т.е. приравнять к принимаемому сегодня таксону *Pygostylia*), или же для всех птиц кроме археоптерикса, поскольку именно его Геккель исключил из орнитур [Gauthier, de Queiroz, 2001].

Примечательно, что после Геккеля термин Ornithurae долгое время не использовался. Уже в конце XIX в. считалось, что между археоптериксом и ныне живущими птицами не существует фундаментальной разницы в строении хвоста – поскольку можно обнаружить ряд промежуточных форм, а у страусов и киви присутствие пигостиля и вовсе подвержено индивидуальной изменчивости [Newton et al., 1896, с. 753]. Только в конце XX в. этот термин снова ввел в научный обиход Л. Мартин [Martin, 1983], отнесший к Ornithurae, помимо современных птиц, также меловых зубастых гесперорнисов и ихтиорнисов, которых до этого обычно либо выделяли в подкласс *Odontornithes* [Marsh, 1872, 1875, 1880], либо включали в подкласс *Carinatae* [Fürbringer, 1888]. Орнитурных птиц Мартин противопоставил ящерохвостым *Sauriurae*, также геккелевскому таксону, в который Мартин впервые, помимо археоптерикса, включил энанциорнисов.

Предложенная Мартином дихотомическая система птиц долгое время не принималась исследователями. Готье [Gauthier, 1986] использовал название Ornithurae для обозначения клады, включающей современных птиц и всех ископаемых, более родственных современным, нежели археоптериксу. Энанциорнисов Готье вообще не упоминает в своей работе, поэтому остается неясным, насколько таксон Ornithurae sensu Gauthier, 1986 соответствует таксону Ornithurae sensu Martin, 1983. Дж. Крэкрафт [Cracraft, 1986] трактует Ornithurae так же, как Готье, но при этом включает в этот таксон энанциорнисов (!). Курочкин в своих ранних работах по эволюции птиц термина Ornithurae не использовал вовсе, не противопоставляя энанциорнисовых птиц остальным веерохвостым [Kurochkin, 1985a; Курочкин, 1988]. Только в классификации 1995 г. [Kurochkin, 1995a] он впервые использует название Ornithurae sensu Martin, 1983.

Современный морфологический тип птиц формировался весьма постепенно, и поэтому возможны различные определения таксона Ornithurae. Боль-

шинство современных исследователей следуют определению, предложенному Готье и Де Кирозом [Gauthier, de Queiroz, 2001], которые предлагают относить к этому таксону птиц, родственных современным, но с длиной костного хвоста, не превышающей длину бедренной кости, и с пигостилем современного типа. Это так называемое определение клады по апоморфии – «character-based definition». Основываясь на таком определении, в Ornithurae включают всех короткохвостых меловых птиц [Zhou, 2004; Clarke et al., 2006; Zhou et al., 2012; и мн. др.]. По сути этому же определению следовал в своих работах Курочкин [2001, 2006; и др.].

С начала 1990-х гг. название Ornithurae активно использует в своих работах Киаппе [Chiappe, 1991, 1996], подразумевая под ним всех потомков общего предка гесперорнисов и современных птиц (так называемое узловое определение клады – «node-based definition»). Исходя из такого определения, примитивные меловые веерохвостые птицы (в том числе *Ambiortus*), занимающие на филогенетическом древе базальное положение по отношению к гесперорнисам и современным птицам, не могут быть включены в Ornithurae. Более высокий таксон, включающий Ornithurae и их более примитивных родственников, Киаппе предлагает называть *Ornithuromorpha* [Chiappe, 2002]. Согласно данной терминологии, важные для понимания ранней эволюции современных птиц мезозойские орнитуроморфы *Patagopteryx*, *Yixianornis*, *Yanornis*, *Ambiortus*, *Apsaravis* и *Gansus* (рис. 39) формально не включаются в число орнитурных птиц [You et al., 2006; O'Connor et al., 2010, 2011a; O'Connor, Zelenkov, 2013; и мн. др.].

Следует заметить, что выбор узла гесперорнис +современные птицы для фиксации названия Ornithurae крайне субъективен. Определенный таким образом таксон не только не несет биологической информации, но и не соответствует изначальному определению Геккеля. Гесперорнис существенно отличается от современных птиц остеологически и по ряду признаков выглядит более архаично, чем остальные примитивные орнитуроморфы (например, имеет примитивный коракоид). В то же время раннемеловые орнитурные птицы *Yixianornis*, *Yanornis* и ряд других, открытых в последнее время, имеют морфологию вполне современного типа, в том числе коракоид, который едва ли можно отличить от такового ныне живущих птиц. Определение Ornithurae, данное Готье и Де Кирозом, выглядит более обоснованно, поскольку оно одновременно соотносится с оригинальным диагнозом таксона (наличие настоящего птичьего хвоста) и несет существенную биологическую нагрузку (характеризует птиц современной эволюционной линии). Именно

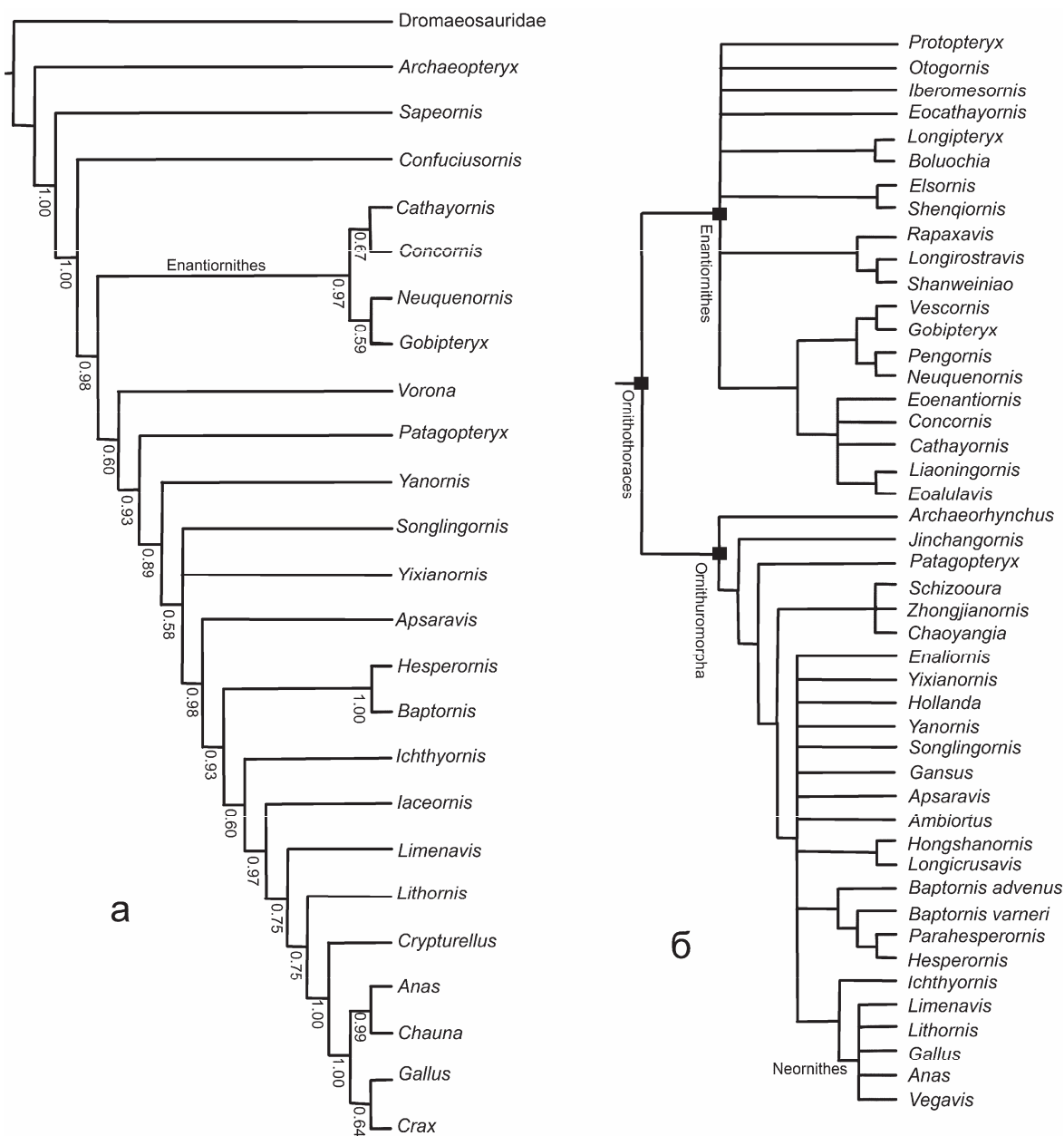


Рис. 39. Филогенетическое древо основных таксонов мезозойских птиц: *a* – по [Clarke, Middleton, 2008], цифры обозначают апостериорные вероятности для каждой клады; *б* – по [O'Connor, Zelenkov, 2013]

поэтому в данной работе используется определение Готье и Де Кироза [Gauthier, de Queiroz, 2001].

Кроновая группа птиц, включающая современных палеогнат и неогнат, чаще всего называется не Aves, как это предлагал Готье (см. выше), а Neornithes Gadow, 1893 [Cracraft, 1988]. Современное использование данного термина не соответствует его изначальной интерпретации, поскольку Г.Ф. Гадов включал в неорнисовых птиц известных ему зубастых гесперорнисов и ихтиорнисов. Таким образом, таксон Neornithes в первоначальном объеме оказывается полностью синонимичным таксону Ornithu-

gae в понимании Киappe [Chiappe, 1996, 2002]. Формальное выделение клады Neornithes как кроновой группы птиц не имеет биологического смысла и поэтому не поддерживается в данной работе (см. классификацию ниже). В то же время во избежание путаницы мы используем этот термин, но не в таксономическом смысле, а в вышеупомянутом общепринятом – для обозначения кроновой группы птиц.

Кайнозойское разнообразие птиц и время формирования современных таксонов. Из кайнозойских отложений известны ископаемые остатки толь-

ко кроновой группы птиц («Neornithes»), которые делятся на две филогенетические ветви: палеогнат и неогнат. Отечественные исследователи [Kurochkin, 2000] относили к палеогнатам раннемеловую монгольскую птицу *Ambiortus dementjevi*, что позволяло датировать базальную радиацию неорнисовых птиц, как минимум, ранним мелом [Курочкин, Карху, 1991]. Сходные оценки дают и новейшие молекулярные исследования [Haddrath, Baker, 2012]. Однако в последние десятилетия в Китае была открыта богатая раннемеловая фауна веерохвостых птиц [O'Connor et al., 2011a; Y.-M. Wang et al., 2013; Liu et al., 2014; Zhou et al., 2014; и др.], все представители которой занимают базальное положение на филогенетическом древе, оставаясь за пределами «Neornithes» [O'Connor, Zhou, 2013]. Некоторые из раннемеловых китайских орнитурных птиц (например, *Yixianornis*) очень сходны с *Ambiortus* морфологически и несомненно относятся к той же филогенетической линии. Действительно, переизучение *Ambiortus* показало, что этот таксон отличается от всех современных птиц примитивным строением плечевой кости и на этом основании должен быть исключен из неорнисовых [O'Connor, Zelenkov, 2013]. К сожалению, ни неогнаты, ни палеогнаты не имеют продвинутых признаков в посткраниальной морфологии, на основании которых мы могли бы однозначно отнести *Ambiortus* или любую другую ископаемую форму к одной из двух эволюционных линий. Морфологические типы, характеризующие палеогнат (крупные нелетающие птицы, с одной стороны, и «куроподобные» – с другой), распространены и среди неогнат (Galliformes, Dromornithidae, Gastornithidae, Turnicidae). Поэтому наиболее вероятно, что «палеогнатная» морфология была характерна для всех веерохвостых птиц еще до их разделения на палеогнат и неогнат. Относя *Ambiortus* к палеогнатам, Курочкин [Kurochkin, 1999, 2000] сравнивал его в основном с палеогеновым семейством Lithornithidae, однако филогенетическое положение этой группы остается не ясным. Не исключено, что Lithornithidae тоже оказываются за пределами Neornithes, как это следует из одного филогенетического анализа [Livezey, Zusi, 2007]. Несомненные остатки палеогнат, таким образом, сейчас известны только начиная с палеоцена [Maug, 2009a].

Молекулярные данные [Brown et al., 2008; Pacheco et al., 2011; Haddrath, Baker, 2012; Gibb et al., 2013], свидетельствующие в пользу появления большинства современных отрядов еще в мезозойскую эру (в меловом периоде), пока однозначно не подтверждаются палеонтологическими находками. Г. Майр [Maug, 2009a] справедливо ставит под сомнение все определения представителей современных

отрядов из отложений меловой системы. Некоторые позднемеловые (маастрихтские) формы, такие как *Vegavis*, первоначально отнесенные к гусеобразным [Clarke et al., 2005a], скорее всего являются стволовыми представителями как минимум клады Galloanseres (до расхождения на современные отряды Anseriformes и Galliformes), но могут относиться и к более базальной части радиации Neornithes. Курочкиным с коллегами [Kurochkin et al., 2002] из верхнего мела Монголии была описана еще одна предполагаемая гусеобразная птица, род *Tevionis*, которая также может оказаться представителем этой группы. Сходство ряда позднемеловых Galloanseres с современными гусеобразными, по-видимому, не случайно. Недавно было показано, что посткраниальный скелет древнейших известных несомненных курообразных (палеогеновое семейство Gallinuloididae) по многим признакам сходен именно с таковым гусеобразных [Maug, 2006a]. Таким образом, посткраниальный морфологический тип гусеобразных может быть первичным (примитивным) для Galloanseres, в то время как строение черепа гусеобразных, наоборот, представляется более продвинутым [Держинский, 1982]. Последнее наблюдение также подтверждается морфологией квадратной кости раннепалеогеновых гусеобразных Presbyornithidae, которая у этих птиц удивительным образом сходна с таковой примитивных курообразных [Elzanowski, Stidham, 2010; Elzanowski, 2014].

Разделение современных птиц на таксоны Galloanseres (гусеобразные и курообразные) и Neoaves (все остальные новонёбные птицы) представляет одну из базальных дихотомий в филогенетическом древе птиц; не исключено, что отряды гусеобразных и курообразных могли возникнуть в самом начале кайнозоя (в палеоцене) за счет викариации некогда гомогенной группы стволовых мезозойских Galloanseres, сходных с гусеобразными в строении посткраниального скелета, но еще не имевших специализированного аппарата фильтрационного питания. В таком случае молекулярные данные могут отражать генетическую дивергенцию отрядов, произошедшую в мезозое еще до начала морфологической эволюции, приведшей к формированию современных гусеобразных и курообразных (см. также [Brown et al., 2008]).

Для воробьеобразных¹ (Passeriformes), самого разнообразного из современных отрядов птиц, проблема несоответствия палеонтологической летописи и

¹ Традиционное русское название отряда Passeriformes, «воробьинообразные», представляется неправильным, поскольку оно образовано от названия семейства, в то время как все остальные названия отрядов образованы от родов. Поэтому здесь вслед за Кобликом с соавторами [Коблик и др., 2014] мы используем название «воробьеобразные».

молекулярных датировок подробно обсуждается Майром [Mayr, 2013a] и может рассматриваться как пример конфликта данных и для других отрядов. Молекулярные данные (см. обзор [Mayr, 2013a]) свидетельствуют о базальной дивергенции воробьеобразных еще в меловое время. Такая датировка следует в основном из предположения о том, что новозеландские крапивники (*Acanthisittidae*) отделились от филогенетического ствола всех остальных воробьеобразных (*Eurasserres*) вместе с отделением Новой Зеландии от Австралии и Антарктиды еще в начале позднего мела (более 80 млн л.н.). В то же время викариационное происхождение *Acanthisittidae* выглядит маловероятным, поскольку в палеогене Новая Зеландия скорее всего практически полностью погружалась под воду [Crisp et al., 2011; но см. Sharma, Wheeler, 2013]; кроме того, ископаемые остатки воробьеобразных современного типа не известны вплоть до олигоцена [Mayr, 2013a]. Хотя в конце мелового периода веерохвостые птицы уже преобладали в фаунах птиц и были представлены рядом морфологических типов (например, [Mayr, 2009a; Longrich et al., 2011]), отнести их с уверенностью к современным отрядам пока не получается. Таким образом, происхождение современных отрядов новонебных птиц, по-видимому, имело место в интервале с раннего палеоцена (из палеоцена известны, например, пингвины и совообразные) до конца эоцена (начала олигоцена).

Современные и ископаемые семейства птиц, судя по палеонтологическим данным, формировались в палеогене или на рубеже палеогена и неогена. Отнесение ископаемых видов птиц к тому или иному семейству обычно не вызывает серьезных затруднений (но см. ниже), однако в данном случае существенные трудности создает неполнота палеонтологической летописи. В настоящее время относительно неплохо известны эоцен-олигоценые птицы Европы, а также в основном раннеэоценовые птицы Северной Америки, в то время как летопись палеогеновых птиц в других частях света остается весьма скудной [Mayr, 2009a].

Имеющиеся данные указывают на то, что в палеоцене и в раннем–среднем эоцене в авифаунах Европы и Северной Америки доминировали ныне вымершие группы птиц. Наиболее характерные семейства континентальных фаун Северного полушария этого времени: *Lithornithidae* из палеогнат, очень крупные нелетающие *Gastornithidae*, *Presbyornithidae* из гусеобразных, *Paraortygidae* и *Gallinuloididae* из курообразных, *Juncitarsinae* из фламингообразных, *Messelornithidae* и *Eognathidae* из журавлеобразных, *Idiornithidae* из кариамообразных, *Archaeotrogonidae* из «козодоеобразных», *Aegialornithidae* из «стрижеобразных», *Sandcoleidae* из филогенетиче-

ской линии птиц-мышей, *Protostrigidae* из совообразных, *Quercypsittidae* из попугаеобразных, *Primo-bucconidae* из ракшеобразных, *Zygodactylidae* из филогенетической линии воробьеобразных и ряд других [Mourer-Chauviré, 1980, 1992a, b; Hesse, 1988; Houde, Olson, 1992; Mayr, 1998, 2009a; Mayr, Zelenkov, 2009; и др.]. Наиболее характерные морские птицы Северного полушария в первой половине палеогена – *Pelagornithidae* и *Prophaethontidae* [Mayr, 2009a]. Некоторое количество эоценовых филогенетических линий птиц достойны статуса отдельных отрядов – это *Pelagornithidae*, *Gastornithidae*, *Zygodactylidae* и *Sandcoleidae* из вышеперечисленных, а также такие группы, как *Gracilatarsidae* и *Halscuornithidae*, родственные связи которых остаются не до конца понятными.

В палеоцене современные семейства птиц пока не отмечены (хотя нужно иметь в виду, что палеоценная летопись птиц остается практически не изученной), а в раннем и среднем эоцене в Европе присутствует лишь небольшое их число: *Threskiornithidae*, *Podargidae*, *Nyctibiidae*, *Apodidae*, *Trochilidae*, *Coliidae*, *Leptosomidae*, *Trogonidae* [Mayr, 2009a, b] и под вопросом ряд других. Из Северной Америки этого времени также известны *Steatornithidae* и *Fregatidae* [Mayr, 2009a]. Раннепалеогеновые представители вышеназванных семейств отличаются от современных родственников рядом примитивных признаков (например, [Mayr, 2009a, b; Mayr, Bertelli, 2011; N.D. Smith et al., 2013]), что указывает на их базальное филогенетическое положение (так называемые «стволовые» представители) и может вызывать сомнения в правомерности их отнесения к современным семействам. Действительно, ряд авторов, в основном приверженцы филогенетической номенклатуры, оставляют современные семейства только для кроновых групп: так, Д.Т. Чепка и Дж.А. Кларк [Ksepka, Clarke, 2010] включают в семейство *Coliidae* только современных птиц-мышей, а палеогеновые формы, такие как *Masillacolius* и *Palaeospiza*, помещают в более высокий таксон *Coliini*. Сходным образом Кларк с соавторами [Clarke et al., 2003] относит к семейству *Spheniscidae* только современных пингвинов. Такая позиция выгодна тем, что обеспечивает стабильность таксономического состава отдельно взятого семейства, однако вызывает ряд дополнительных сложностей в работе с ископаемыми. Например, при данном подходе гипотетический сестринский таксон современных *Coliidae*, который уже мог иметь все характерные для современных птиц-мышей апоморфии, но по случайности не дожил до современности, не может быть включен в это современное семейство. Чтобы избежать подобной ситуации, мы предлагаем включать в *Coliidae* всех представителей филогенетиче-

ской линии современных птиц-мышей, более продвинутых, чем ископаемое семейство Chascacocoliidae [Zelenkov, Dyke, 2008]. Раннепалеогеновые Coliidae, несомненно, отличаются от современных представителей, но все же имеют общие с ними продвинутые признаки, которые позволяют отличать их от представителей других ископаемых семейств.

Если следовать филогенетической номенклатуре Кларк с соавторами [Clarke et al., 2003], то появление в палеонтологической летописи пингвинов (современное семейство Spheniscidae) совпадает с первым появлением в летописи современного рода *Spheniscus*, что, в свою очередь, датируется ранним миоценом [Acosta Hospitaleche, 2011]. Вслед за многими другими авторами мы считаем, что ископаемые роды пингвинов должны быть включены в семейство Spheniscidae, которое, таким образом, становится известным, как минимум, с конца раннего эоцена (см. [Ksepka, Ando, 2011]). Только палеоценовые новозеландские пингвины, обычно относимые к роду *Waimanu*, по-видимому, заслуживают выделения в отдельное семейство.

В позднем эоцене и на рубеже эоцена и олигоцена число стволых представителей современных семейств в палеонтологической летописи Европы существенно возрастает (к сожалению, этот интервал развития фаун птиц остается очень слабо изученным для других территорий). Именно в позднем эоцене – раннем олигоцене Европы отмечены древнейшие находки Anatidae, Phasianidae, Phalacrocoracidae и несомненных Rallidae [Mayr, 2009a]. При этом предполагается, что многие современные семейства проникают в то время в Европу из Азии благодаря закрытию Тургайского пролива [Mayr, 2009a]. Это позволяет считать, что часть современных семейств, отсутствовавших в раннем палеогене Европы и Северной Америки, все же могли существовать в то время в других частях света. Однако имеющиеся данные пока не подтверждают эти предположения: немногочисленные находки ранне- и среднеэоценовых птиц с территории Азии представлены исключительно ископаемыми группами: крупными нелетающими Gastornithidae, своеобразными гусеобразными Presbyornithidae, Romainvillinae из утиных, вымершими совообразными Protostrigidae, а также предполагаемыми попугаеобразными Vastanavidae, похожими на пастушков Songziidae и некоторыми другими [Zhou et al., 2008b; Mayr, 2009a; Kurochkin, Dyke, 2010; Mayr et al., 2010, 2013; Курочкин, Дайк, 2011; Wang et al., 2012a, b; Buffetaut, 2013; Stidham, Ni, 2014]. Еще хуже изучены раннепалеогеновые фауны Южной Америки и Африки, откуда вместе пока известны только Pelagornithidae, Phorusrhacidae, Prophaethontidae, курообразные и кукушки неясного систематического

положения, а также Spheniscidae и предполагаемые Rheidae [Mayr, 2009a; Bourdon et al., 2010; Mourer-Chaivuré et al., 2011a, b, 2013a].

На рубеже олигоцена и миоцена известные фауны птиц из разных частей света уже состоят в основном из представителей современных семейств. Лишь очень немногие палеогеновые группы доживают до неогена – в Евразии это Paraortygidae из курообразных, нелетающие журавлеобразные Ergilornithidae, а также родственные воробьеобразным Zygodactylidae. Несколько групп раннепалеогеновых по своему происхождению птиц просуществовали на протяжении всего неогена: так, в Южной Америке на протяжении миоцена и плиоцена были обычны крупные хищники фороракосовые (Phogusrhacidae), проникшие в плиоцене в Северную Америку и дожившие там до плейстоцена. Очень крупные морские парильщики ложнозубые (Pelagornithidae) имели всесветное распространение в палеогене и успешно дожили практически до рубежа плиоцена-плейстоцена [Mourer-Chaivuré, Geraads, 2010]. В Австралии гигантские нелетающие гусеобразные Dromornithidae существовали вплоть до конца плейстоцена. В современной фауне раннепалеогеновыми реликтами, морфологически слабо изменившимися, можно считать такие семейства, как Nyctibiidae, Steatornithidae, Podargidae, Leptosomidae и, возможно, ряд других.

Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют в пользу того, что раннепалеогеновые фауны птиц были составлены из ныне вымерших таксонов семейственного или даже отрядного ранга. Современные семейства в виде исключения известны с раннего эоцена, но в основном появляются в конце эоцена или даже в олигоцене. При этом не исключено, что некоторые современные семейства имеют более древний возраст, однако пока остаются не найденными в нижнепалеогеновых отложениях.

В отношении времени происхождения современных эволюционных линий (в традиционном понимании «родов», многие из которых на деле оказались парафилетическими) представления палеонтологов за последние четверть века существенно изменились. Ранее считалось, что современные роды птиц возникают в палеогене, поэтому предполагалось, что олигоценовые и раннемиоценовые (ок. 30–15 млн л.н.) фауны включали множество современных родов птиц. Теперь все больше ископаемых видов, первоначально описанных в составе современных родов, выделяется в вымершие роды. Так, в опубликованном в 1995 г. списке таксонов раннемиоценового местонахождения Сан-Жеранле-Пюи во Франции 19 форм из около 60 все еще относились к современным родам [Mourer-Chaivuré, 1995]. Работы последних лет [Mlíkovský, 1998,

2002; De Pietri, 2013; De Pietri, Maug, 2012] исключили из этого списка еще восемь видов (обновленный список см. [Mouger-Chauviré et al., 2013b]). При этом раннемиоценовых чайковых, ранее относимых к современному роду *Larus*, теперь и вовсе помещают за пределы радиации Laridae [De Pietri et al., 2011], а раннемиоценовый европейский ибис оказался частью радиации ибисов, ныне живущих в Новом Свете [De Pietri, 2013]. Не приходится сомневаться в том, что шесть форм воробьиных из Сан-Жеран-ле-Пюи также нужно исключить из современных родов и даже, возможно, семейств. Большая часть оставшихся таксонов также несомненно должна быть подвергнута ревизии. Сходные данные мы получаем и по другим раннемиоценовым местонахождениям, что явно свидетельствует в пользу более позднего происхождения подавляющего большинства современных эволюционных линий.

Однако некоторые из современных родов птиц все-таки известны из раннего миоцена. Это, например, страусы, которые теперь описаны из раннего миоцена Намибии [Mouger-Chauviré et al., 1996], и фламинго, представленные в раннем миоцене родами *Phoenicopterus* и *Phoeniconaias* [Cheneval et al., 1991; Mouger-Chauviré et al., 2013b]. Из раннего миоцена также указана змеешейка *Anhinga* [Cheneval et al., 1991], марабу *Leptoptilos* [Miller et al., 1997], гагара *Gavia* [Švec, 1982], а также аисты из современного рода *Ciconia* [Dyke, Walker, 2008; Boles, 2006], совиный лягушкорот *Aegotheles* и ныряющий буреветник *Pelecanoides* [Worthy et al., 2007]. Примечательны находки в нижнем миоцене США остатков тетеревиной птицы из рода *Tympanuchus* [Becker, 1987], а в терминальном нижнем миоцене Аргентины – рода *Cariama* [Noriega et al., 2009] и тинаму, близкого современному роду *Crypturellus* [Chandler, 2012]. Известен и ряд других находок, надежность отнесения которых к современным родам остается под вопросом. Тем не менее очевидно, что уже в самом начале миоцена фауны птиц включали некоторое (хотя, очевидно, все еще небольшое) число современных родов, а если учесть, что ряд таксонов птиц [Hugueney et al., 2003] и многие млекопитающие [Scherler et al., 2013] успешно перешагнули олигоцен-миоценовую границу, то следует ожидать находок отдельных современных родов птиц и в позднем олигоцене².

Примечательно, что находки отдельных современных родов птиц в нижнем миоцене всегда приурочены к определенной территории и не встречаются глобально, как это характерно для более поздних отрезков палеонтологической летописи птиц.

² Род *Phoenicopterus*, действительно, был отмечен в верхнем олигоцене Австралии [Boles, 2006].

Это может свидетельствовать о том, что формирование современных родов, действительно, началось на рубеже олигоцена и миоцена (или в раннем миоцене), но многие из них пока не найдены в ископаемом состоянии в это время из-за их локального распространения.

Значительно больше эпизодов первого появления в летописи современных родов птиц относятся к среднему миоцену (ок. 11–16 млн л.н.). При этом в Европе в начале среднего миоцена фауны птиц (как и млекопитающих) еще были очень похожи на раннемиоценовые (например, [Göhlich, 2002]). Перелом, очевидно, происходит на рубеже лангия и сerratалия, т.е. около 13.7 млн л.н. Начиная с этого времени в летописи появляются утки, очень близкие современным *Anas*, *A. velox* в Европе и *A. soporata* в Монголии [Cheneval, 2000; Зеленков, Курочкин, 2012], цапли из рода *Ardea* [Зеленков, 2011б], сипухи *Tyto* [Pavia, Mouger-Chauviré, 2011], имеются указания на присутствие в среднем миоцене современных родов *Clangula* и *Mergus* [Heizmann, Hesse, 1995; Kessler, 2009a], а также тиркушек *Glaucareola* [Ballman, 1979]. В Северной Америке в среднем миоцене впервые появляются современные роды краксов *Ortalis*, зубчатоклювых куропаток *Cyrtonyx* [Becker, 1987], аистов *Mycteria* [Olson, 1991] и лапчатоногов *Heliornis* [Olson, 2003]. В среднемиоценовых континентальных фаунах птиц Европы и Монголии ископаемые роды все же преобладают над современными [Ballmann, 1969a; Heizmann, Hesse, 1995; Cheneval, 2000; Зеленков, Курочкин, 2011], в то время как в морском среднем миоцене Северной Америки отмечены в основном современные роды [Olson, Rasmussen, 2001]. Примечательно, что часть современных родов, впервые обнаруженных в среднем миоцене (например, *Anas*), в это время уже имеют достаточно широкое распространение, что может свидетельствовать об их более раннем (раннемиоценовом?) появлении.

В позднем миоцене фауны птиц принимают окончательный современный облик. Птицы начала позднего миоцена пока еще очень плохо изучены, однако имеющиеся данные по уткам [Зеленков, 2013б] указывают, что наиболее заметное изменение таксономического состава могло произойти в начале второй половины позднего миоцена. По-видимому, в Центральной и Восточной Европе данная смена фаун в основном имела место при переходе от валлезия к туролию, т.е. на границе биозон MN 10 и 11 (ок. 9 млн л.н.). Именно в это время в Европе исчезли многие ранне- и среднемиоценовые формы млекопитающих и стали окончательно доминировать такие современные группы, как Bovidae и Cervidae [Maridet, Costeur, 2010; и др.]. В среднемиоценовых туролийских (8–5.4 млн л.н.) фаунах

птиц Евразии и Северной Америки подавляющее большинство составляют современные роды птиц, многие из которых (в частности, околородные) в это время имели широкое распространение в Голарктике [Зеленков, Курочкин, 2011].

Этапы эволюции фаун птиц, начиная с раннего миоцена и вплоть до второй половины позднего миоцена, остаются в целом довольно плохо изученными. Известен ряд богатых местонахождений, однако для каждого стратиграфического интервала имеются значительные пробелы для тех или иных регионов. Так, для Азии и Восточной Европы очень мало или практически нет данных о птицах раннего, первой половины среднего и начала позднего миоцена, в Западной Европе имеется серьезный пробел в отношении фаун птиц всего позднего миоцена. Сходная ситуация и с другими континентами. Все это пока не позволяет делать заключения о том, насколько одновременно происходила смена авифаун.

Современные виды птиц появились в истории Земли относительно недавно. Многие из плиоценовых (5.3–2.6 млн л.н.) таксонов, несомненно, принадлежат к современным филогенетическим линиям, но при этом в большинстве случаев отличаются от рецентных видов деталями остеологии. Однако, поскольку ни биологическая, ни эволюционная концепция вида не исключают возможности морфологического изменения вида как в пространстве, так и во времени (подробнее по отношению к палеорнитологии см. [Зеленков, 2013а]), эти различия не обязательно свидетельствуют о видовой самостоятельности вымерших форм.

Скорость морфологических изменений существенно различается в разных эволюционных линиях птиц. Это влияет не только на разрешающую способность палеонтологического метода, но и обуславливает различия в трактовках таксономического статуса ископаемых форм. Так, гагары, по-видимому, изменялись очень быстро [Olson, Rasmussen, 2001], поэтому современные виды легко различимы не только по размерам, но и морфологически. Миоценовые и раннеплиоценовые гагары существенно отличались от современных, и поэтому никогда не включались в современные виды. Другие группы околородных птиц, например, буревестниковые, наоборот, демонстрируют крайне консервативную остеологию на протяжении неогена. С.Л. Олсон и П.С. Расмуссен [Olson, Rasmussen, 2001] отмечают, что остатки этих птиц из среднемиоценовых (14–15 млн л.н.) и раннеплиоценовых (4.8 млн л.н.) отложений в местонахождении Ли Крик Майн (США) практически неразличимы. Соответственно раннеплиоценовые буревестники из этого местонахож-

дения были отнесены к нескольким современным видам [Olson, Rasmussen, 2001].

Определения современных видов подорожников в раннем плиоцене США [Emslie, 2007] мы считаем крайне сомнительными [Зеленков, 2014]. К сожалению, раннеплиоценовые фауны птиц до сих пор остаются плохо изученными, поэтому неясно, насколько широко современные виды были представлены в авифаунах этого времени. Только в нижнем плиоцене восточного побережья США было обнаружено большое число форм, близкородственных современным видам (см. выше). Есть ряд указаний на современные виды птиц в раннем плиоцене Австралии. В частности, из отложений нижнего – низов верхнего плиоцена были указаны несколько видов современных гусеобразных, голенастых, а также волнистый попугайчик *Melopsittacus undulatus* [Boles, 2006; Worthy, 2008]. В нижнем плиоцене центральной Африки (Чад) были обнаружены формы, сходные с современными *Phalacrocorax carbo* и *Anhinga melanogaster* [Louchart et al., 2004]. В то же время фауна раннеплиоценового местонахождения Лангебаанвег в Южной Африке, откуда известны десятки тысяч костей птиц, включает исключительно вымершие виды и зачастую роды [Manegold et al., 2013]. В раннем плиоцене Южной Америки также преобладают ископаемые виды и роды [Tambussi, Degrange, 2013]. Только современный андский кондор был указан для терминального раннего плиоцена (4 млн л.н.) Патагонии [Tonni, Noriega, 1998]. Новое исследование богатой раннеплиоценовой фауны птиц Западной Монголии [Зеленков, Курочкин, 2011; Зеленков, 2012а; Zelenkov, 2013а] выявило только один предполагаемый современный вид (*Vanellus leucurus*) среди нескольких десятков установленных видовых таксонов.

В совокупности имеющиеся данные указывают на то, что в раннем плиоцене современные виды, несомненно, присутствовали в фаунах, но могли быть неравномерно распространены географически. Интересно, что распределение современных видов в разных отрядах птиц в раннем плиоцене также было неравномерным. Так, например, курообразные птицы были представлены ископаемыми видами и родами (по крайней мере в Евразии) еще в конце плиоцена и даже в раннем плейстоцене, поскольку древнейшие современные виды имеют возраст ближе к 1 млн л.н. [Boev, 1997а, 2002а; Sanches Marco, 2009; Pavia et al., 2012; Pavia, Bedetti, 2013; Зеленков, Курочкин, 2009б, 2010].

В позднем плиоцене общее число форм, сходных с современными видами, значительно возрастает, хотя в это время еще продолжают существовать многие ископаемые роды и даже ряд ископа-

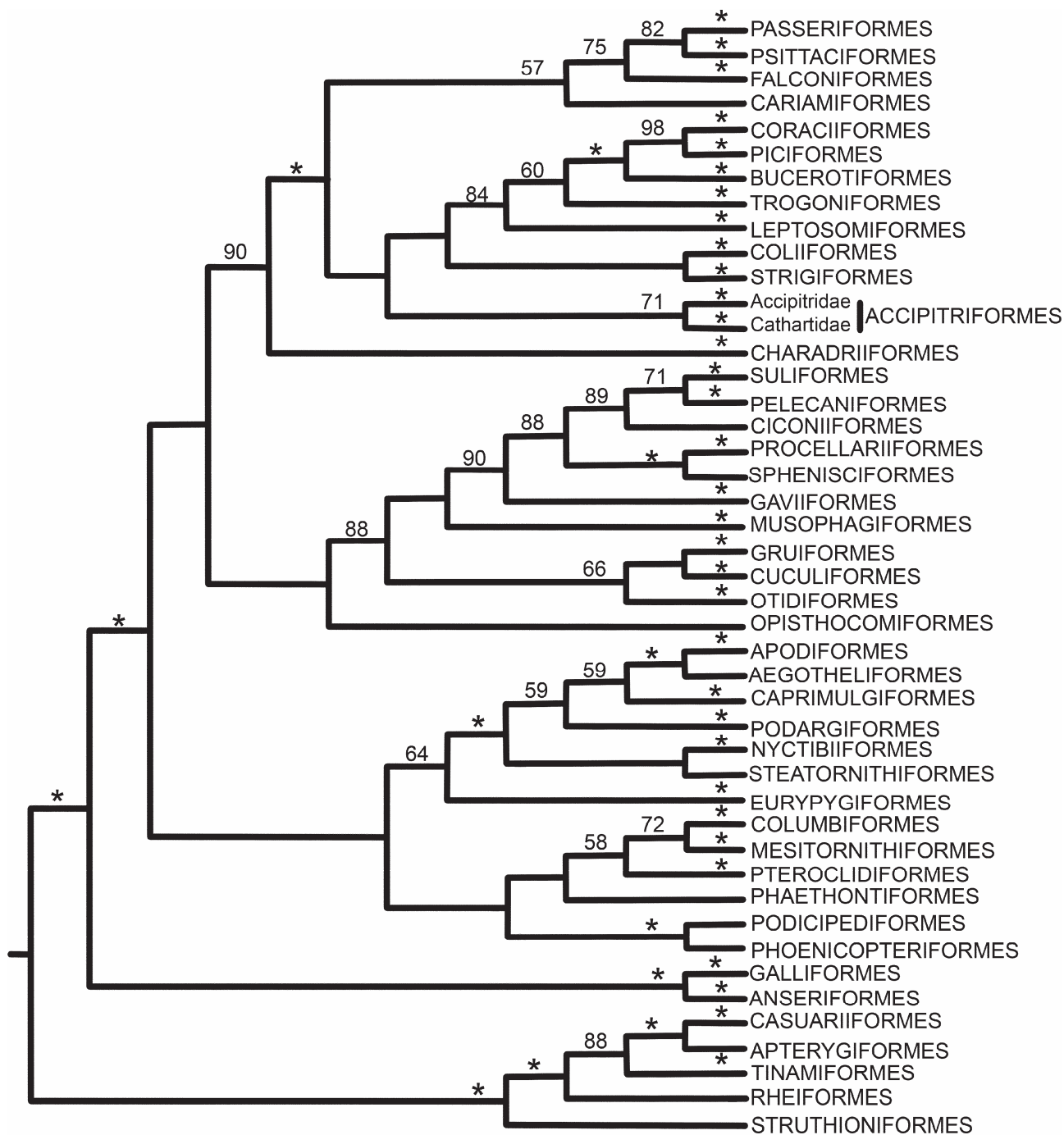


Рис. 40. Филогенетическое дерево современных отрядов птиц на основе совмещенного анализа нуклеотидов и так называемых «инделов» ядерной ДНК. Цифрами указана статистическая поддержка клада (превышающая 50%). * – 100% поддержка. По: [Yuri et al., 2013]

емых семейств (Pelagornithidae, Phorusrhacidae, Teratornithidae). Формы, сходные с современными видами, были обнаружены в позднем плиocene (2.6 млн л.н.) Марокко [Mourer-Chauviré, Geraads, 2010]. При этом несомненных современных видов почти или вовсе не обнаружено в позднеплиоценовых (около 2.6 млн л.н.) фаунах Монголии [Зеленков,

Курочкин, 2009б, 2011; Zelenkov, Kurochkin, 2012], а также в богатой фауне из самых низов плейстоцена (2.2–2.4 млн л.н.) местонахождения Выршец в Болгарии [Воев, 2002б, 2012, 2013]. В то же время примечательно, что в сходных по возрасту отложениях Флориды было установлено присутствие ряда современных видов птиц [Emslie, 1998]. В более

поздних фаунах (2.0–1.0 млн л.н.) современные виды весьма обычны и зачастую преобладают [Emslie, 1998, 2004; Sanchez Marco, 2004, 2009; Prassack, 2010; Bedetti, Pavia, 2013; Pavia, Bedetti, 2013; и др.].

Таким образом, палеонтологическая летопись подводит нас к мысли о том, что становление современных видов едва ли было связано с узким временным интервалом, как это считалось в середине XX в. В некоторых группах процесс формирования видов, существующих и поныне, начался, очевидно, еще в конце миоцена или в начале плиоцена, однако большинство видов, составляющих современную фауну, появились на рубеже плиоцена и плейстоцена (около 2.6 млн л.н.) или позднее. Такая картина вполне согласуется и с молекулярными данными.

Система класса птиц, принимаемая в данной работе. Все современные классификации базальных таксонов птиц филогенетические. Их перевод в ранговую классификацию продиктован необходимостью унификации систем, используемых в настоящем издании. Мы сохраняем для таксона Aves ранг класса, включая в него общего предка *Jeholornis prima* и *Passer domesticus*, а также всех его потомков. Объединение энантиорнисов с археоптериксом в составе монофилетической группы Sauriurae [Martin, 1983; Kurochkin, 1995a] не поддерживается современными исследованиями филогении птиц и новыми находками наиболее примитивных представителей класса. Многие из типично энантиорнисовых признаков теперь известны у примитивных орнитурных птиц (см. ниже), поэтому здесь таксону Enantiornithes придается ранг инфракласса.

В последние два десятилетия макросистема современных птиц, остававшаяся стабильной на протяжении практически столетия, подверглась существенной переработке (рис. 40). Несмотря на большое

число работ, посвященных макрофилогении птиц [Smith, 2010; Mayr, 2011a; Nabholz et al., 2011; Paško et al., 2011; Ericson, 2012; Haddrath, Baker, 2012; Matzke et al., 2012; Wang et al., 2012; Gibb et al., 2013; Kimball et al., 2013; McCormack et al., 2013; J.V. Smith et al., 2013; Yuri et al., 2013; обзор более ранних исследований см. в Зеленков, 2013в; Cracraft, 2013], разработанной и общепринятой системы, которая бы отражала новые взгляды на родственные отношения птиц, не существует. Макросистема Б.К. Лайвизи и Р.Л. Цуси [Livezey, Zusi, 2007] основана на неудачном филогенетическом анализе [Mayr, 2008a] и по этой причине не может быть использована в данной работе. Данные современной филогенетики были учтены при создании региональных списков птиц [Christidis, Boles, 2008; Chesser et al., 2010, 2011; Gill et al., 2010], но только Крэккрафт предложил полную макросистему для всех современных птиц [Cracraft, 2013] с включением надотрядных группировок. Во всех спорных случаях Крэккрафт без обсуждения следует филогении Ш.Дж. Хэкетт с соавторами [Hackett et al., 2008], даже если поддержка ветвей в указанной работе оказалась низка. Нами была независимо разработана компромиссная система отрядного уровня [Зеленков, 2013в], которая также учитывает достижения современной филогенетики, но в спорных случаях мы опирались на данные остеологии и палеонтологии.

В общем виде принимаемая в данной работе система класса Aves, основанная на предложенной [Зеленковым, 2013в] классификации с учетом новых данных по филогении современных и вымерших птиц, приведена ниже. Эта первая подобная ранговая классификация, включающая как все ископаемые, так и современные семейства птиц.

КЛАСС AVES LINNAEUS, 1758

ПОДКЛАСС «ARCHAEORNITHES» GADOW, 1893³

Отряд Jeholornithiformes Zhou et Zhang, 2006

†Семейство Jeholornithidae Zhou et Zhang, 2006

Отряд Sapeornithiformes Zhou et Zhang, 2006

†Семейство Sapeornithidae Zhou et Zhang, 2006

ПОДКЛАСС CONFUCIUSORNITHES Zelenkov, nom. nov.

Отряд Confuciusornithiformes Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995

†Семейство Confuciusornithidae Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995

ПОДКЛАСС ORNITHOTHORACES CHIAPPE ET CALVO, 1994

Инфракласс Enantiornithes Walker, 1981

Отряд Gobiapterygiformes Elzanowski, 1974

†Семейство Pengornithidae X. Wang, O'Connor, Zheng, M. Wang, Hu et Zhou, 2014

³ Группировка Archaeornithes, несомненно, парафилетична и приводится здесь для полноты классификации.

- †Семейство Protopterygidae Zhou et Zhang, 2006
- †Семейство Longipterygidae Zhang, Zhou, Hou et Gu, 2000
- †Семейство Longirostravisidae Zhou et Zhang, 2006
- †Семейство Iberomesornithidae Sanz et Bonaparte, 1992
- †Семейство Bohaiornithidae Wang, Zhou, O'Connor et Zelenkov, 2014
- †Семейство Cathayornithidae Zhou, Jin et Zhang, 1992
- †Семейство Jibeiniaithidae Hou, Zhang et Gu, 1999
- †Семейство Liaoningornithidae Hou, 1996
- †Семейство Avisauridae Brett-Surman et Paul, 1985
- †Семейство Alexornithidae Brodkorb, 1976
- †Семейство Gobipterygidae Elzanowski, 1974

Инфракласс Ornithurae Haeckel, 1866

Парвкласс Vorones Zelenkov, nom. nov.

- Отряд Mystiornithiformes Kurochkin, Zelenkov, Averianov et Leshchinskiy, 2011
 - †Семейство Mystiornithidae Kurochkin, Zelenkov, Averianov et Leshchinskiy, 2011
- Отряд Patagopterygiformes Alvarenga et Bonaparte, 1992
 - †Семейство Patagopterygidae Alvarenga et Bonaparte, 1992
- Отряд Voroniformes Zelenkov, nom. nov.
 - †Семейство Voronidae Zelenkov, fam. nov.
- Отряд Hollandiformes Zelenkov, nom. nov.
 - †Семейство Hollandidae Zelenkov, fam. nov.

Парвкласс Apsaraves Zelenkov, nom. nov.

- Отряд Apsaraviformes Livezey et Zusi, 2007
 - †Семейство Apsaravidae Zelenkov, fam. nov.
 - †Семейство Schizoouridae Zelenkov, fam. nov.

Парвкласс Ambiortes Zelenkov, nom. nov.

- Отряд Ambiortiformes Kurochkin, 1982
 - †Семейство Ambiortidae Kurochkin, 1982
 - †Семейство Gansuidae Hou et Liu, 1984
 - †Семейство Yixianornithidae Zhou et Zhang, 2006
 - †Семейство Yanornithidae Zhou et Zhang, 2001
 - †Семейство Songlingornithidae Hou, 1997
 - †Семейство Chaoyangornithidae Hou, 1997
 - †Семейство Hongshanornithidae O'Connor, Gao et Chiappe, 2010

Парвкласс Hesperornithes Fürbringer, 1888

- Отряд Hesperornithiformes Sharpe, 1899
 - †Семейство Brodavidae Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012
 - †Семейство Enaliornithidae Fürbringer, 1888
 - †Семейство Baptonithidae Richmond et Lucas, 1910
 - †Семейство Hesperornithidae Marsh, 1872

Парвкласс Ichthyornithes Marsh, 1873

- Отряд Ichthyornithiformes Marsh, 1873
 - †Семейство Ichthyornithidae Marsh, 1873

Парвкласс Palaeognathae Pycraft, 1900

- Надотряд Lithornithimorphae Zelenkov, nom. nov.
 - Отряд Lithornithiformes Houde, 1988
 - †Семейство Lithornithidae Houde, 1988

Надотряд Struthionimorphae Livezey et Zusi, 2007

Отряд Struthioniformes Latham, 1970

Семейство Struthionidae Vigors, 1825

Отряд Aeryornithiformes Newton, 1884

†Семейство Aeryornithidae Bonaparte, 1853

Надотряд Tinamimorphae Cracraft, 2013

Отряд Dinornithiformes Gadow, 1893

†Семейство Emeidae Bonaparte, 1854

†Семейство Megalapterygidae Bunce et al., 2010

†Семейство Dinornithidae Bonaparte, 1849

Отряд Tinamiformes Huxley, 1872

Семейство Tinamidae Gray, 1840

Надотряд Rheimorphae Cracraft, 2013

Отряд Rheiformes Forbes, 1884

Семейство Rheidae Bonaparte, 1849

Надотряд Casuariimorphae Livezey et Zusi, 2007

Отряд Casuariiformes Forbes, 1884

Семейство Casuariidae Kaup, 1847

Отряд Apterygiformes Haeckel, 1866

Семейство Apterygidae Gray, 1840

Palaeognathae incertae cedis

†Семейство Palaeotididae Peters, 1988

†Семейство Remiornithidae Martin, 1992

Парвкласс Neognathae Pycraft, 1900

Когорта Galloanseres Sibley, Ahlquist et Monroe, 1988, rank nov.

Надотряд Galloanserimorphae Livezey et Zusi, 2007

Отряд Odontopterygiformes Howard, 1957

†Семейство Pelagornithidae Fürbringer, 1888

Отряд Gastornithiformes Stejneger, 1885

†Семейство Gastornithidae Fürbringer, 1888

Отряд Dromornithiformes Fürbringer, 1888

†Семейство Dromornithidae Vigors, 1825

Отряд Anseriformes Wagler, 1831

†Семейство Presbyornithidae Wetmore, 1926

†Семейство Brontornithidae Moreno et Mercerat, 1891

Семейство Anhimidae Stejneger, 1885

Семейство Anseranatidae Sclater, 1880

Семейство Anatidae Vigors, 1825

Отряд Galliformes Temminck, 1820

†Семейство Gallinuloididae Lucas, 1900

†Семейство Paraortygidae Mourer-Chauviré, 1992

†Семейство Quercymegapodiidae Mourer-Chauviré, 1992

†Семейство Sylviornithidae Mourer-Chauviré et Balouet, 2005

Семейство Megapodiidae Lesson, 1831

Семейство Cracidae Vigors, 1825

Семейство Numididae Reichenbach, 1850

Семейство Odontophoridae Gould, 1844

Семейство Phasianidae Vigors, 1825
Когорта Neoaves Sibley et al., 1988, rank nov.
Надотряд Phoenicopterimorphae Cracraft, 2013
Отряд Phoenicopteriformes Fürbringer, 1888
†Семейство Palaelodidae Stejneger, 1885
Семейство Phoenicopteridae Bonaparte, 1831
Отряд Podicipediformes Fürbringer, 1888
Семейство Podicipedidae Bonaparte, 1831
Надотряд Phaethontimorphae Cracraft, 2013
Отряд Phaethontiformes Sharpe, 1891
†Семейство Prophaethontidae Harrison et Walker, 1976
Семейство Phaethontidae Brandt, 1840
Надотряд Aequornithes Mayr, 2011
Отряд Gaviiformes Coues, 1903
Семейство Gaviidae Allen, 1897
Отряд Sphenisciformes Huxley, 1867
Семейство Spheniscidae Bonaparte, 1831
Отряд Procellariiformes Fürbringer, 1888
†Семейство Diomedeoididae Fischer, 1985
Семейство Oceanitidae Forbes, 1882
Семейство Diomedeidae Gray, 1840
Семейство Procellariidae Leach, 1920
Семейство Hydrobatidae Mathews, 1912
Отряд Pelecaniformes Sharpe, 1891
†Семейство Plotopteridae Howard, 1969
Семейство Balaenicipitidae Bonaparte, 1853
Семейство Scopidae Bonaparte, 1849
Семейство Pelecanidae Rafinesque, 1815
†Семейство Protoplotidae Van Tets, Rich et Marino-Hadiwardoyo, 1989
Семейство Fregatidae Degland et Gerbe, 1867
Семейство Sulidae Reichenbach, 1849
Семейство Anhingidae Reichenbach, 1849
Семейство Phalacrocoracidae Reichenbach, 1849
Отряд Ardeiformes Wagler, 1830
†Семейство Xenerodiopidae Rasmussen, Olson et Simons, 1987
Семейство Ardeidae Leach, 1820
Отряд Ciconiiformes Bonaparte, 1854
Семейство Threskiornithidae Poche, 1904
Семейство Ciconiidae Sundevall, 1836
Надотряд Gruimorphae Cracraft, 2013
Отряд Gruiformes Bonaparte, 1854
†Семейство Eogruidae Wetmore, 1934
†Семейство Ergilornithidae Kozlova, 1960
†Семейство Songzidae Hou, 1990
†Семейство Messelornithidae Hesse, 1988
†Семейство Parvigruidae Mayr, 2005
†Семейство Geranoididae Wetmore, 1933

Семейство Gruidae Vigors, 1825
Семейство Aramidae Bonaparte, 1842
Семейство Psophiidae Bonaparte, 1831
Семейство Rallidae Rafinesque, 1815
Семейство Heliornithidae Gray, 1840
Надотряд Charadriomorphae Cracraft, 2013
Отряд Charadriiformes Huxley, 1867
Семейство Burhinidae Mathews, 1912
Семейство Chionidae Lesson, 1828
Семейство Pluvianidae Reichenbach, 1848
Семейство Haematopodidae Bonaparte, 1838
Семейство Ibidorhynchidae Bonaparte, 1856
Семейство Recurvirostridae Bonaparte, 1831
Семейство Charadriidae Leach, 1820
Семейство Pedionomidae Bonaparte, 856
Семейство Thinocoridae Sundevall, 1836
Семейство Rostratulidae Mathews, 1913
Семейство Jacanidae Chenu et des Murs, 1854
Семейство Scolopacidae Rafinesque, 1815
Семейство Turnicidae Gray, 1840
Семейство Dromadidae Gray, 1840
Семейство Glareolidae Brehm, 1831
Семейство Alcidae Leach, 1820
Семейство Stercorariidae Gray, 1870
† Семейство Laricolidae De Pietri, Costeur, Güntert et Mayr, 2011
Семейство Laridae Rafinesque, 1815
Надотряд Otidimorphae Cracraft, 2013
Отряд Otidiformes Wagler, 1830
Семейство Otididae Rafinesque, 1815
Надотряд Eurypygimorphae Cracraft, 2013
Отряд Eurypigiformes Fürbringer, 1888
Семейство Eurypygidae Selby, 1840
Семейство Rhynochetidae Carus, 1868
Надотряд Columbimorphae Cracraft, 2013
Отряд Columbiformes Latham, 1790
Семейство Columbidae Leach, 1820
Отряд Pterocliiformes Huxley, 1868
Семейство Pteroclididae Bonaparte, 1831
Надотряд Cuculimorphae Cracraft, 2013
Отряд Leptosomiformes Shapre, 1891
Семейство Leptosomidae Blyth, 1838⁴
Отряд Mesitornithiformes Wetmore, 1960
Семейство Mesithornithidae Wetmore, 1960
Отряд Cuculiformes Wagler, 1830
Семейство Cuculidae Leach, 1820

⁴ Часто использовавшееся в ранней орнитологической литературе название семейства Leptosomatidae некорректно [см. Вокс, 1994].

Надотряд Musophagimorphae Cracraft, 2013

Отряд Musophagiformes Seebohm, 1890

†Семейство Foratidae Olson, 1992

Семейство Opisthocomidae Swainson, 1837

Семейство Musophagidae Lesson, 1828

Надотряд Strisores Baird, 1858

Отряд Steatornithiformes Sharpe, 1891

Семейство Steatornithidae Bonaparte, 1842

Отряд Podargiformes Sharpe, 1891

†Семейство Fluviovirididae Mayr, 2005

Семейство Podargidae Gray, 1847

Отряд Nyctibiiformes Zelenkov, 2013

Семейство Nyctibiidae Chenu et des Murs, 1851

Отряд Caprimulgiformes Ridgway, 1881

†Семейство Archaeotrogonidae Mourer-Chauviré, 1980

Семейство Caprimulgidae Vigors, 1825

Отряд Apodiformes Peters, 1940

†Семейство Eocypselidae Harrison, 1984

†Семейство Aegialornithidae Lydekker, 1891

†Семейство Jungornithidae Karhu, 1988

Семейство Aegothelidae Bonaparte, 1853

Семейство Hemiprocnidae Oberholser, 1906

Семейство Trochilidae Vigors, 1825

Семейство Apodidae Olphe-Gailliard, 1887

Надотряд Strigimorphae Cracraft, 2013

Отряд Strigiformes Wagler, 1830

†Семейство Sophiornithidae Mourer-Chauviré, 1987

†Семейство Protostrigidae Wetmore, 1933

†Семейство Heterostrigidae Kurochkin et Dyke, 2011

†Семейство Ogygoptyngidae Rich et Bohaska, 1981

†Семейство Palaeoglaucidae Mourer-Chauviré, 1987

Семейство Tytonidae Mathews, 1912

Семейство Strigidae Leach, 1820

Надотряд Cariamae Wagler, 1830

Отряд Cariamiformes Wagler, 1830

†Семейство Phorusrhacidae Ameghino, 1889

†Семейство Idiornithidae Brodkorb, 1965

†Семейство Bathornithidae Wetmore, 1933

†Семейство Ameghinornithidae Mourer-Chauviré, 1981

†Семейство Salmilidae Mayr, 2002

Семейство Cariamidae Bonaparte, 1850

Надотряд Accipitrimorphae Cracraft, 2013

Отряд Accipitriiformes Vieillot, 1816

†Семейство Teratornithidae Miller, 1909

†Семейство Horusornithidae Mourer-Chauviré, 1991

Семейство Cathartidae Lafresnaye, 1839

Семейство Sagittariidae Finsch et Hartlaub, 1870

Семейство Pandionidae Bonaparte, 1854
Семейство Accipitridae Vigors, 1824
Надотряд Eufalconimorphae Suh et al., 2011
Отряд Falconiformes Sharpe, 1874
Семейство Falconidae Leach, 1820
Отряд Halcyornithiformes Zelenkov, ordo. nov.
†Семейство Halcyornithidae Harrison et Walker, 1972
†Семейство Messelasturidae Mayr, 2005
Отряд Psittaciformes Wagler, 1830
†Семейство Vastanavidae Mayr et al., 2010
†Семейство Quercypsittidae Mourer-Chauviré, 1992
Семейство Strigopidae Bonaparte, 1849
Семейство Cacatuidae Gray, 1840
Семейство Psittacidae Rafinesque, 1815
Семейство Psittaculidae Vigors, 1825
Отряд Passeriformes Nitzsch, 1820
†Семейство Zygodactylidae Brodkorb, 1971
†Семейство Songzidae Hou, 1990
Подотряд Acanthisitti Walters, 1977
Подотряд Tyranni Wetmore et Miller, 1926
Подотряд Passeri Linnaeus, 1758
Надотряд Coliimorphae Zelenkov, nom. nov.
Отряд Sandcoleiformes Houde et Olson, 1992
†Семейство Sandcoleidae Houde et Olson, 1992
Отряд Coliiformes Murie, 1872
†Семейство Chascacocoliidae Zelenkov et Dyke, 2008
†Семейство Selmidae Zelenkov et Dyke, 2008
Семейство Coliidae Swainson, 1836
Надотряд Eucavitaves Yuri et al., 2013
Отряд Trogoniformes American Ornithologists Union, 1886
Семейство Trogonidae Lesson, 1828
Отряд Bucerotiformes Fürbringer, 1888
Семейство Bucerotidae Rafinesque, 1815
†Семейство Messelirrisoridae Mayr, 1998
Семейство Uropidae Leach, 1820
Семейство Phoeniculidae Bonaparte, 1831
Отряд Piciformes Linnaeus, 1758
†Семейство Sylphornithidae Mourer-Chauviré, 1988
Семейство Bucconidae Horsfield, 1821
Семейство Galbulidae Vigors, 1825
†Семейство Miopiconidae Mayr, 1998
Семейство Rhamphastidae Vigors, 1825
Семейство Indicatoridae Swainson, 1837
Семейство Picidae Leach, 1820
Отряд Coraciiformes Forbes, 1884
†Семейство Primobucconidae Brodkorb, 1970
†Семейство Eocoraciidae Mayr et Mourer-Chauviré, 2000
†Семейство Geranopteridae Mayr et Mourer-Chauviré, 2000

Семейство Brachypteraciidae Bonaparte, 1854
Семейство Coraciidae Rafinesque, 1815
Семейство Meropidae Rafinesque, 1815
Семейство Alcedinidae Rafinesque, 1815
Семейство Todidae Vigors, 1825
Семейство Momotidae Gray, 1840

Neoaves incertae sedis

†Семейство Cimolopterygidae Brodkorb, 1963
†Семейство Graculavidae Fürbringer 1888
†Семейство Eremopezidae Rothschild, 1911
†Семейство Gracilitarsidae Mayr, 2001
†Семейство Parvicuculidae Harrison, 1982
†Семейство Cladornithidae Ameghino, 1895
†Семейство Qianshanornithidae Mayr, Yang, de Bast, Li et Smith, 2013

Ornithurae incertae sedis

†Семейство Apatornithidae Fürbringer, 1888

Pygostylia incertae sedis

†Семейство Kuszholiidae Nessonov, 1992

По вышеприведенной системе необходимо сделать несколько замечаний. Подкласс Archaeornithes был выделен Гадовым для археоптерикса, которого мы здесь исключаем из состава класса Aves. Тем не менее, мы считаем возможным использовать данное название для примитивных птицеподобных рептилий, занимающих наиболее базальное положение на филогении птиц. В приведенную систему мы постарались включить все известные семейства ископаемых птиц. Из мезозойских птиц семейства Sinornithidae Hou, 1997, Concornithidae Kurochkin, 1996 и Alethoalaornithidae Li et al., 2006 рассматриваются нами как младшие синонимы Cathayornithidae Zhou, Jin et Zhang, 1992, семейство Boluochidae Zhou et Zhang, 2006 – в качестве младшего синонима Longipterygidae Zhang, Zhou, Hou et Gu, 2000, а Enantiornithidae Kurochkin, 1996 – в качестве младшего синонима Avisauridae Brett-Surman et Paul, 1985. Из кайнозойских птиц семейство Diatrymidae Shufeldt, 1913 мы считаем младшим синонимом Gastornithidae Fürbringer, 1888; семейства Nautilornithidae Wetmore, 1926 и Telmabatidae Howard, 1955 – младшими синонимами Presbyornithidae Wetmore, 1926; семейства Odontopterygidae Lydekker 1891, Cyphornithidae Wetmore, 1928, Dasornithidae Harrison et Walker, 1976 и Pseudodontornithidae Lambrecht, 1933 – младшими синонимами Pelagornithidae Fürbringer, 1888; семейства Darwinornithidae Moreno et Mercerat 1891, Devincenziidae Kraglievich, 1932, Eleutherornithidae Wetmore, 1951, Hermosiornidae Rovereto, 1914, Mesembriorniidae Kraglievich, 1932, Patagornithidae Mercerat, 1897, Pelecynornidae Ameghino, 1891, Psilopteridae Dolgopod de Saez, 1927 и Stereornithidae

Moreno et Mercerat 1891 – младшими синонимами Phorusrhacidae Ameghino, 1889; семейство Opisthodactylidae Ameghino, 1895 – младшим синонимом Rheidae Bonaparte, 1849; семейство Palaeospizidae Wetmore, 1925 – младшим синонимом Coliidae Swainson, 1837. Семейство Scaniornithidae Lambrecht, 1933, первоначально отнесенное к фламингообразным, здесь не считается валидным. Скорее всего, оно является младшим синонимом одного из семейств гесперорнисообразных [Hope, 2002].

Для нескольких таксонов, крайне важных для понимания эволюции и систематического разнообразия птиц, названия семейств не были предложены ранее. Данная система была бы неполной без включения этих форм, поэтому мы здесь приводим несколько новых названий уровня семейства и их диагнозы:

†Семейство Schizoouridae Zelenkov, fam. nov.: беззубые птицы с низким нижнечелюстным симфизом, робустной вилочкой с хорошо развитым гипоклейдиумом, широкими коракоидами (общие признаки см. также в диагнозе Apsaraves), более родственные *Schizooura lii* Zhou et al., 2012, чем *Apsaravis ukhaana* Norell et Clarke, 2002. Типовой род – *Schizooura* Zhou et al., 2012.

†Семейство Voronidae Zelenkov, fam. nov.: птицы с укороченным метатарзусом и копланарно срастающимися метатарзалиями, более родственные *Vorona berivotrensis* Forster et al., 1996, чем *Patagopteryx deferrariisi* Alvarenga et Bonaparte, 1992. Типовой род – *Vorona* Forster et al., 1996.

Диагнозы других выделенных в данной работе семейств см. в соответствующих разделах.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

ПОДКЛАСС CONFUCIUSORNITHES Zelenkov, nom. nov.

Отряд Confuciusornithiformes Hou,
Zhou, Gu et Zhang, 1995

Принципы систематики и филогения. Конфуциусорнитиды – необычная группа примитивных птиц, впервые открытых в нижнемеловых отложениях провинции Ляонин на северо-востоке Китая только в середине 1990-х гг. [Hou et al., 1995a, b]. Первоначально конфуциусорнитиды, демонстрирующие удивительную мозаику примитивных и продвинутых черт, были помещены в Enantiornithes [Hou et al., 1995b], затем их стали считать сестринской группой к энанциорнисам [Hou et al., 1996; Martin et al., 1998], но вскоре стало ясно, что эта группа представляет обособленную линию в ранней эволюции птиц и не является близкородственной ни веерохвостым, ни энанциорнисам. Исследования Чиappe с соавторами [Chiappe et al., 1999] показали, что Confuciusornithidae занимают базальное положение по отношению к Ornithothoraces (рис. 36) – такая точка зрения принимается подавляющим большинством современных исследователей [см. O'Connor et al., 2011a]. При этом точное положение конфуциусорнитид на филогенетическом древе птиц остается неясным – иногда их помещают даже базальнее, чем Sapeornithiformes [Turner et al., 2012]. Курочкин [2001, 2006] и вовсе выводил конфуциусорнитид независимым стволом от самого основания филогенетической линии, ведущей к современным птицам, отмечая их некоторое сходство с Ornithurae.

Конфуциусорнитиды характеризуются прогрессивным строением передней части черепа и отчасти хвостового отдела позвоночника (беззубый клюв с рамфотекой, примитивный пигостиль), в то время как затылочная область черепа и посткраниальный скелет у них либо сильно модифицированы, либо сохраняют примитивную организацию. Сохранившееся оперение указывает на несомненную способность конфуциусорнисов к полету, длинные маховые перья свидетельствуют о том, что форма крыла у них была сходна с таковой современных крачек [Chiappe et al., 1999]. В то же время плечевой пояс и скелет свободной передней конечности конфуциусорнитид были устроены крайне примитивным образом: сохранялась робустная вилочка в форме бумеранга (как у археоптерикса), грудина была ли-

шена кия, относительно короткий коракоид был полностью слит с лопаткой, кости предплечья были укорочены, а кисть – наоборот, удлинена; метакарпалии сращены не полностью. Примечательно также наличие робустных фаланг кисти с хорошо развитыми когтями и крупного отверстия в пекторальном гребне плечевой кости [Chiappe et al., 1999; Zhou, Hou, 2002; O'Connor et al., 2011a]. Из других примитивных черт конфуциусорнитид следует отметить сохранение примитивной диапсидной конструкции черепа, брюшных ребер и пятой метатарзалии. У многих экземпляров конфуциусорнитид (по-видимому, у самцов) в ископаемом состоянии сохраняется пара удлинённых центральных хвостовых перьев, большая часть которых представлена расширенным стержнем; короткое опахало имеется только на конце пера. Такая необычная морфология, делающая перо похожим на «ракетку», не встречается у современных птиц, но обнаружена у некоторых энанциорнисов [O'Connor et al., 2012].

Для недавно обнаруженного представителя Confuciusornithidae с территории Сибири (род *Eugenavis*) впервые для наиболее примитивных птиц были реконструированы детали строения мускулатуры стопы [O'Connor et al., 2014]. Предполагается, что основной дорсальный сгибатель плюсны (*m. tibialis cranialis*) у конфуциусорнитид был еще слабо специализирован в сравнении с таковым у современных птиц. Места крепления конечных сухожилий этого мускула были относительно широко разнесены на стопе, что создавало большую разницу в плечах приложения силы. Перераспределяя нагрузку между двумя сухожилиями, конфуциусорнитиды могли «выбирать» между скоростью сгибания и величиной прилагаемого усилия. Для *Eugenavis* также реконструируются *m. flexor digitorum longus*, *m. adductor digiti II* и *m. abductor digiti IV*. Особенности развития двух последних мускулов у *Eugenavis* напоминают таковые у наиболее примитивных из современных птиц и таким образом могут представлять примитивное состояние для орнитуроморф (см. подробнее [O'Connor et al., 2014]). Примечательно также, что у *Eugenavis* отсутствуют следы развития короткого сгибателя первого пальца. По-видимому, управление первым пальцем у конфуциусорнитид еще осуществлялось «длинными» мускулами задней конечности, как у рептилий.

Диагноз. Клюв беззубый, имеется рамфотека; предчелюстные кости срастаются; имеется верхняя височная дуга, образованная заглазничной и чешуйчатой костями, и два височных отверстия; заглазничная кость контактирует со скуловой; шейные позвонки гетероцельные; пигостиль очень длинный, включает более 7 слившихся позвонков; лопатка и коракоид срастаются; вилочка робустная, имеет форму бумеранга, без гипоклейдиума; грудина лишена кия; брюшные ребра присутствуют; пекторальный гребень плечевой кости высокий и короткий, с крупным отверстием в центре; кости предплечья короче плечевой кости; метакарпалии II и III срастаются только проксимально; метакарпalia I не срастается с метакарпалией II; базальная фаланга I пальца кисти превышает по длине метакарпалию II; все три пальца кисти имеют когтевые фаланги (когтевая фаланга II пальца развита слабее всего); метатарзалии II-IV срастаются проксимально; метатарзалия II робустная и укороченная; присутствует рудиментарная метатарзалия V.

Состав. Семейство Confuciusornithidae Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995.

Семейство Confuciusornithidae Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995

Confuciusornithidae: [Hou et al., 1995a, p. 1545; Hou, 1997, p. 45; Chiappe et al., 1999, p. 9; Ji et al., 1999, p. 1; Zhou, Hou, 2002, p. 163; Zhou et al., 2008a, p. 340; F. Zhang et al., 2008, p. 626; Z. Zhang et al., 2009, p. 784].

Типовой род – *Confuciusornis* Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995.

Диагноз. Как для отряда.

Состав. Роды *Confuciusornis* Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995, *Eoconfuciusornis* Zhang, Zhou et Benton, 2008, *Changchengornis* Q. Ji, Chiappe et S.-A. Ji, 1999, *Jinzhounis* Hou et Gu, 2002 – все из раннего мела Китая; *Evgenavis* O'Connor, Averianov et Zelenkov, 2014, ранний мел Западной Сибири.

Замечания. *Jinzhounis zhangjiyingia* Hou et Gu, 2002, несомненно, является младшим синонимом

Confuciusornis sanctus Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995 [Chiappe et al., 2008], но типовой вид этого рода *Jinzhounis yixianensis* Hou et Gu, 2002 существенно отличается морфологией стопы [наши данные], что подтверждает валидность рода *Jinzhounis*. *Evgenavis* (известный по единственному целому метатарзусу) из раннего мела Западной Сибири представляет первую находку семейства за пределами Китая. По результатам кладистического анализа филогенетическое положение этого рода оказывается неразрешенным [O'Connor et al., 2014], что, несомненно, связано с отсутствием продвинутых признаков в метатарзусе конфуциусорнитид. Тем не менее структурно метатарзус *Evgenavis* идентичен таковым других конфуциусорнитид [O'Connor et al., 2014], что позволяет включать его в это семейство.

Род *Evgenavis* O'Connor, Averianov et Zelenkov, 2014

Evgenavis: [O'Connor et al., 2014, p. 648].

Типовой вид – *Evgenavis nobilis* O'Connor et al., 2014.

Диагноз. Метатарзус стройный, зауженный в центральной части.

Видовой состав. Типовой вид.

Evgenavis nobilis O'Connor, Averianov et Zelenkov, 2014

Табл. X, фиг. 13, 14

Evgenavis nobilis: [O'Connor et al., 2014, p. 648, figs. 1, 2].

Голотип – ЗИН, РН № 1/154, полный правый тарзометатарзус; местонахождение Шестаково 3, Кемеровская обл., Россия; илекская свита, баррем, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [O'Connor et al., 2014].

Распространение. Типовое местонахождение.

ПОДКЛАСС ORNITHOTHORACES CHIAPPE ET CALVO, 1994

ИНФРАКЛАСС ENANTIORNITHES Walker, 1981

Принципы систематики и филогения. Энанциорнисы – открытая только в конце XX в., но на сегодняшний день уже довольно хорошо изученная группа мезозойских птиц, известных из раннего и

позднего мела Северной и Южной Америки, Евразии, Австралии и Мадагаскара. К этой группе относятся как мелкие (со скворца), так и довольно крупные (с гуся) пернатые, в основном характеризующиеся адаптациями к древесному образу жизни [Zhou, 2004]. Для большинства энанциорнисов была характерна несовершенная анизодактильная ла-

па с неполностью развернутым первым пальцем [Курочкин, Богданович, 2008], однако это обстоятельство не мешало им занимать нишу современных лесных птиц в меловых экосистемах ввиду отсутствия конкуренции с веерохвостыми птицами (см. [Wang et al., 2014b]), которые в то время были в основном околородными. Совсем недавно описана энантиорнисовая птица *Fortungavis xiaotaizicus* с сильно загнутыми когтями на задней лапе, что позволило авторам описания даже предположить для нее когтелазящий образ жизни [Wang et al., 2014a]. Однако такое предположение кажется крайне маловероятным, поскольку у *Fortungavis* отсутствует комплекс других адаптаций к когтелазанию, независимо возникший в нескольких группах современных птиц (укороченный тибитарзус, специфическое строение интертарзального и метатарзо-фалангового суставов [Richardson, 1942; Feduccia, 1973; Зеленков, Дзержинский, 2006; Zelenkov, Dyke, 2008]).

Первый представитель энантиорнисов, *Gobipteryx minuta* из верхнего мела Монголии, описанный по черепному материалу, поначалу были отнесен к древнебным птицам [Elzanowski, 1974, 1976, 1977]. Посткраниальная морфология энантиорнисов настолько своеобразна, что их кости долгое время и вовсе относили к рептилиям. Впервые элементы посткраниального скелета энантиорнисовых птиц описал П. Бродкорб, один из ведущих специалистов в палеорнитологии во второй половине XX в. Названный им таксон *Alexornis antecedens* он отнес к современным птицам, но, что весьма примечательно, перепутал лопатку и коракоид [Brodkorb, 1976]. В этой же статье Бродкорб не согласился с отнесением *Gobipteryx* к птицам.

Enantiornithes как отдельный подкласс птиц был распознан С. Уокером [Walker, 1981] на основании большого количества изолированных костей из верхнего мела Аргентины. В настоящее время из разных регионов земного шара описано уже несколько десятков таксонов энантиорнисовых птиц [O'Connor, 2009], однако систематика и филогения этой группы остаются практически непроработанными. Первое время к данному таксону относились только южно-американские формы [Walker, 1981; Chiappe, 1991; Chiappe, Calvo, 1994], но уже вскоре после открытия этой группы энантиорнисы были найдены в Австралии и Узбекистане [Molnar, 1986; Несов, Ярков, 1989]. Киappe [Chiappe, 1992] отнес к энантиорнисам семейство Avisauridae, первоначально описанное в составе хищных динозавров [Brett-Surman, Paul, 1985]. Мартин и позднее Курочкин показали, что некоторые из таксонов, описанных в качестве примитивных килевых птиц (роды *Cathayornis*, *Iberomesornis*, *Concornis* и *Sinornis*), а также *Gobipteryx* и *Alexornis* на самом деле пред-

ставляют часть радиации энантиорнисовых птиц [Martin, 1983, 1987, 1995; Kurochkin, 1995a]. Филогенетическое определение клады впервые было дано П. Сирино [Sereni, 1998], который обозначил Enantiornithes как группу, включающую все формы, более родственные *Sinornis*, чем современным птицам (Neornithes).

Посткраниальная морфология типичных энантиорнисов в сравнении с современными птицами на удивление однотипна, при этом она довольно сильно модифицирована по сравнению с примитивным птичьим состоянием. Курочкин [Kurochkin, 1996] приводит 34 признака, характеризующих энантиорнисовых птиц. Дж.А. Кларк и М.А. Норелл [Clarke, Norell, 2002] оставляют только четыре. В недавней работе Дж.К. О'Коннор и Дж. Жоу [O'Connor, Zhou, 2013] уже пишут, что у энантиорнисовых птиц и вовсе нет несомненных синапоморфий!

Несколькими авторами предпринимались попытки построить систему энантиорнисовых птиц и разрешить филогенетические отношения между отдельными членами этой группы, однако до сих пор все усилия в этой области не увенчались успехом. Мартин [Martin, 1983, 1987] разделял энантиорнисов на три отряда: Enantiornithiformes, Gobipterygiformes и Alexornithiformes, в которые он включал по одному таксону: *Enantiornis leali*, *Gobipteryx minuta* и *Alexornis antecedens* соответственно. Позднее Киappe [Chiappe, 1992] указал на принадлежность к данной группе также семейства Avisauridae. К авизауридам на основании строения тарзометатарзуса позже были отнесены также роды *Neuquenornis* и *Soroavisaurus* [Chiappe, 1993; Chiappe, Calvo, 1994]. Необычная морфология дистального конца тарзометатарзуса, характерная для *Neuquenornis*, *Soroavisaurus* и *Avisaurus archibaldi* [O'Connor, 2009]), может быть прослежена только на трехмерных экземплярах, в то время как подавляющее большинство таксонов энантиорнисов описано по отпечаткам или сплюсненным образцам. В настоящее время в филогенетические анализы из авизаурид обычно включается только род *Neuquenornis* [Chiappe et al., 2007; O'Connor et al., 2009, 2011a, 2013b], и поэтому точный состав семейства Avisauridae остается неясным. Проведенный нами филогенетический анализ не поддерживает объединение *Neuquenornis* и *Avisaurus archibaldi* [Kurochkin et al., 2011].

Довольно подробная система энантиорнисов была предложена Мартином и включает все таксоны, описанные до 1992 г. включительно [Martin, 1995]. Мартин выделяет шесть отрядов, каждый из которых содержит по одному семейству, при этом род *Avisaurus* он включает в Enantiornithiformes. К сожалению, Мартином не приведено обоснование для его системы, которая, возможно, поэтому так и

не была принята. Вторая из предложенных систем энанциорнисов была предложена Курочкиным [Kurочкин, 1996], который разделил «противоположных» птиц на два отряда: Alexornithiformes и Euornithiformes. В состав Euornithiformes, характеризующихся мелкой дорсальной ямкой коракоида и удлиненными метатарзалиями, Курочкин включил единственное семейство Concornithidae с родами *Concornis*, *Noguerornis*, *Iberomesornis*, *Sinornis*, *Cathayornis* и *Boluochia*. Примечательно, что для некоторых представителей этого семейства ранее были предложены названия уровня отряда и семейства, которые Курочкин свел в синонимы новых предложенных им названий. Второй отряд энанциорнисов по Курочкину, Alexornithiformes, включает птиц с короткой цевкой и глубокой дорсальной ямкой коракоида. К этому отряду были отнесены семейства Enantiornithidae (*Enantiornis*, *Avisaurus* и *Soroavisaurus*) и Alexornithidae, включающее в том числе роды *Nanantius*, *Gobipteryx* и *Neuquenornis*.

Китайские специалисты по ископаемым птицам выделили значительное количество отрядов и семейств для энанциорнисовых птиц. В каталоге ископаемых рептилий Китая приводится девять отрядов, каждый с одним семейством [Zhou et al., 2008b]. Кроме того, отряд Lianingornithiformes, отнесенный в вышеупомянутой сводке к веерохвостым птицам, на самом деле также представляет энанциорнисов [O'Connor, 2012].

В системе энанциорнисовых птиц, приведенной в данной работе, сохранены многие из выделенных ранее семейств, но статус ряда из них требует подтверждения. Группу мелких (со скворца или мельче) раннемеловых китайских длиннокрылых, длиннорылых и коротконогих энанциорнисов, утративших озубление верхнечелюстной кости, предполагалось выделить в семейство Longipterygidae [Zhang et al., 2001; O'Connor et al., 2009, 2011b, c]. В верхней челюсти у лонгиптеригид зубы сохраняются только на конце рыла, и экологически эти птицы, по-видимому, были сходны с современными рыбоядными зимородками [Zhang et al., 2001]. В частности, для одного из представителей этой группы, рода *Rapaxavis* (рис. 41), были характерны удлиненные дистальные фаланги пальцев стопы [Morschhauser et al., 2009] – признак, пока не обнаруженный у других энанциорнисов, но характеризующий современных древесных птиц. В то же время точный состав этого семейства остается не ясным: новые исследования показывают, что подобный тип морфологии может оказаться примитивным для более широкого разнообразия энанциорнисовых птиц. В некоторых филогенетических анализах [O'Connor et al., 2013b; O'Connor, Zhou, 2013] только роды *Longipteryx* и *Boluochia* представляют мо-

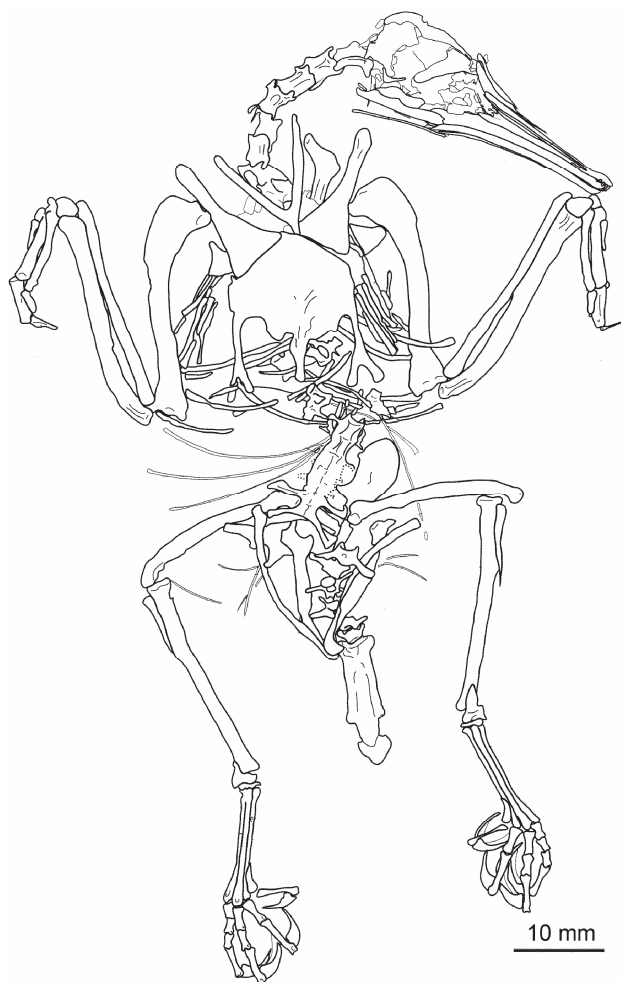


Рис. 41. *Rapaxavis pani* Morschhauser et al., 2009. Общий вид голотипа (DMNH 2522). По: [Morschhauser et al., 2009, fig. 1, с изменениями]

нофилетическую группу, в то время как в другой недавней работе [Wang et al., 2014b] монофилия Longipterygidae была вновь поддержана. Мы из осторожности разбиваем Longipterygidae на два семейства, принимая валидность таксона Longirostravisidae, включающего роды *Rapaxavis*, *Longirostravis* и *Shanweiniaio*.

Еще одно четкое семейство энанциорнисовых – Bohaiornithidae, которое объединяет шесть родов относительно крупных (размером примерно с ворону) раннемеловых птиц с робустным рылом и мощными зубами (похожими на зубы дуорофагов), удлиненным III пальцем стопы и длинными загнутыми когтями [O'Connor et al., 2013b; Wang et al., 2014b]. Экология Bohaiornithidae остается в целом неясной: для них предполагается хищнический образ жизни [Li et al., 2014], однако короткий метатарзус и относительно грацильные III и IV пальцы стопы не позволяют считать их полными аналогами совре-

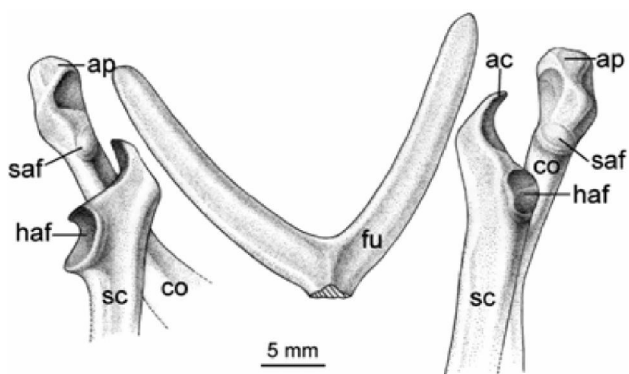


Рис. 42. *Pengornis* sp. Строение костей плечевого пояса. По: [Hu et al., 2014, fig. 4]

менных хищных птиц [Wang et al., 2014]. Особенной морфологией также обладают примитивные энанциорнисовые птицы из родов *Protopteryx* [Zhang, Zhou, 2000] и *Pengornis* [Zhou et al., 2008a; Hu et al., 2014], выделение которых в отдельные семейства абсолютно оправдано (семейство Pengornithidae включает два рода: *Pengornis* и *Eopengornis*). Для *Pengornis*, имевшего множество мелких зубов, предполагается растительность [Zhou et al., 2008a]. Примечательно, что *Pengornis* и *Protopteryx* по ряду признаков более сходны с примитивными веерохвостыми птицами, чем с остальными энанциорнисами. Так, у *Pengornis* лопатка имеет характерным образом загнутый акромион (рис. 42), как у примитивных веерохвостых *Ambiortus* [Kurochkin, 1999; O'Connor, Zelenkov, 2013], а для *Protopteryx*, единственного среди энанциорнисов, характерно наличие прокоракоидного отростка коракоида. Самым специализированным семейством энанциорнисов следует считать позднемеловых Gobiapterygidae, для которых были характерны слияние предчелюстных костей и полная редукция зубов, как у современных птиц.

В целом систематика и филогения энанциорнисов представляют на сегодняшний день нерешенную проблему. На наш взгляд, все разнообразие энанциорнисов может быть охарактеризовано в составе одного отряда, поскольку оно вполне соответствует отрядному разнообразию рептилий и современных птиц. Мы предлагаем использовать первое из предложенных названий отрядного уровня Gobiapterygiformes Elzanowski 1974. Отдельные таксоны родового или семейственного ранга отличаются от основной массы энанциорнисов особенностями строения отдельных элементов скелета и/или пропорциями [O'Connor, 2009], но при этом не наблюдается морфологической дивергенции, которая бы проявлялась во всех костях. Это в корне отличается от ситуации, наблюдаемой с разнообразием веерохвостых птиц, отряды которых характеризу-

ются уникальным строением почти каждого элемента скелета. Возможно, выделения в отдельный отряд среди энанциорнисов заслуживают только *Pengornis* и *Protopteryx*.

Диагноз группы разрабатывался многими авторами в основном в 1990-х гг. и на рубеже тысячелетий, когда многие более примитивные таксоны птиц (в том числе примитивные энанциорнисы) еще не были известны. По этой причине ранние диагнозы энанциорнисов содержали признаки, для которых ныне известно, что они либо имеют более широкое распространение у ранних пернатых, либо что они определяют наиболее прогрессивных энанциорнисов [O'Connor, 2009]. Современные исследователи отмечают отсутствие несомненных синапоморфий энанциорнисов [O'Connor, Zhou, 2013], однако причиной для таких утверждений отчасти является формальная трактовка признаков. Приведенные в диагнозе (см. ниже) признаки в большинстве случаев позволяют отличать энанциорнисов как от веерохвостых птиц, так и от более примитивных представителей класса.

Диагноз. Грудина полностью окостеневает; латеральная трабекула хорошо выражена, а медиальная – отсутствует или едва намечается. Коракоид имеет столбчатую форму, плечевая суставная поверхность ориентирована дорсально. Головка плечевой кости краниально вогнута, ее суставная поверхность распространяется на проксимальную поверхность пекторального гребня; дистальный эпифиз плечевой кости сильно сжат краниокаудально; дистальный край плечевой кости скошен таким образом, что вентральная часть выдается заметно дистальнее дорсальной.

Состав. Отряд Gobiapterygiformes Elzanowski, 1974, ранний мел Евразии и Австралии, а также поздний мел всех континентов, кроме Антарктиды, Африки и Южной Америки.

Отряд Gobiapterygiformes Elzanowski, 1974

Диагноз. Совпадает с диагнозом инфракласса.

Состав. Семейства Pengornithidae X. Wang, O'Connor, Zheng, M. Wang, Hu et Zhou, 2014, Protopterygidae Zhou et Zhang, 2006, Longipterygidae Zhang, Zhou, Hou et Gu, 2000, Longirostravisidae Zhou et Zhang, 2006, Bohaiornithidae Wang, Zhou, O'Connor et Zelenkov, 2014, Jibeiniaithidae Hou, Zhang et Gu, 1999, все ранний мел Китая; Iberomesornithidae Sanz et Bonaparte, 1992, ранний мел Испании; Cathayornithidae Zhou, Jin et Zhang, 1992 и Liaoninornithidae Hou, 1996, ранний мел Китая и Испании; Avisauridae Brett-Surman et Paul, 1985, поздний мел Северной и Южной Америки; Alexornithidae, позд-

ний мел Мексики; *Gobipterygidae* Elzanowski, 1974, поздний мел Азии и Северной Америки.

Замечания. Энанциорнисы также известны из верхнего мела Мадагаскара, Китая и Австралии, но их семейственная принадлежность остается неясной. К семейству *Avisauridae* мы относим только *Avisaurus archibaldi* и род *Soroavisaurus*, обладающие продвинутой морфологией метатарзуса и известные только по этой кости. Семейственное разнообразие также может быть выше, чем это указано здесь, поскольку систематика энанциорнисов остается неразработанной. Определение систематической принадлежности энанциорнисовых птиц на основе изолированного фрагментарного материала не всегда возможно ввиду однообразного строения многих элементов скелета у представителей этой группы. Это в полной мере относится ко многим формам энанциорнисов, описанных с территории бывшего СССР.

Семейство *Gobipterygidae* Elzanowski, 1974

Gobipterygidae: [Elzanowski, 1974, p. 104].

Типовой род – *Gobipteryx* Elzanowski, 1974.

Диагноз. Челюсти беззубые. Предчелюстные и верхнечелюстные кости слиты без видимых следов шва. Пальцы кисти без когтевых фаланг. Метатарзалия IV лишь немного уже метатарзалии III.

Состав. Роды *Gobipteryx* Elzanowski, 1974, поздний мел Монголии; *Nanantius* Molnar, 1986, ранний мел Австралии и поздний мел Монголии; *Gobipipus* Kurochkin, Chatterjee et Mikhailov, 2013, поздний мел Монголии.

Замечания. Отнесение *Nanantius* из раннего мела Австралии к данному семейству сомнительно. Тибиотарзус, по которому описан австралийский вид *N. eos* Molnar, 1986, однообразно устроен у многих энанциорнисовых птиц, а также у примитивных вероховостых, и поэтому слабо диагностичен.

Род *Gobipteryx* Elzanowski, 1974

Gobipteryx: [Elzanowski, 1974, p. 104; 1977, p. 154; 1995, p. 40; Brodkorb, 1978, p. 224; Martin, 1983, p. 310; 1995, p. 29; Kurochkin, 1996, p. 24; 2000, p. 537; Chiappe et al., 2001].

Типовой вид – *Gobipteryx minuta* Elzanowski, 1974.

Диагноз (дополненный). Конек клюва прямой и очень тонкий над носовыми отверстиями. Ростральные концы предчелюстной кости и нижней челюсти уплощены и имеют закругленные концы. Нижняя челюсть с низким и узким симфизом и тонкими ветвями. Вентральные стороны контакта предчелюстной и верхнечелюстной костей с ниж-

ней челюстью и дорсальные стороны контакта нижней челюсти с костями верхней челюсти плоские. Продольные борозды на латеральных поверхностях ростральных областей предчелюстной кости и нижней челюсти отсутствуют. Дорсальный край нижней челюсти заметно выше уровня латерального отростка нижней челюсти. Отверстия хоан имеют крупные размеры и расположены в ростральной части небного шельфа.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Монголии.

Замечания. Первоначально род *Gobipteryx* был помещен в *Palaeognathae* [Elzanowski, 1976, 1977], но позднее Мартин [Martin, 1983] отнес его к *Enantiornithes*. На самом деле в то время для такого решения не было достаточных оснований, так как никакие другие черепные материалы по энанциорнисам не были известны. Однако двойной сустав квадратной кости для сочленения с нижней челюстью (имеющийся также у *Galloanseres*), раздвоенный передний конец крыловидной кости, дополнительное небное отверстие и крючковидные поперечные кости [Elzanowski, 1976, 1977, 1995] могли быть признаками *Enantiornithes*. В настоящее время описано достаточно много черепов энанциорнисовых птиц разной сохранности, что позволяет делать заключения о характерных для этих птиц морфологических особенностях, среди которых наличие двух мышцелков на нижнечелюстном отростке квадратной кости [O'Connor, Chiappe, 2011]. Раздвоенный передний конец крыловидной кости также характерен для *Nanantius valifanovi* [Kurochkin, 1996]. Таким образом, теперь имеются определенные доказательства принадлежности *Gobipteryx* к *Enantiornithes*.

Gobipteryx minuta Elzanowski, 1974

Рис. 43; табл. X, фиг. 1–4

Gobipteryx minuta: [Elzanowski, 1974, p. 104, fig. 1, pl. XXXII, text-fig. 1, pl. XXXIII, text-figs. 1, 2; 1976, p. 51, figs. 1, 2; 1977, p. 154, fig. 1, pl. 37, text-fig. 1; 1995, p. 40, figs. 1–3; Brodkorb, 1978, p. 224; Martin, 1983, p. 309; Kurochkin, 1996, p. 25; 2000, p. 537; 2004, p. 33; Курочкин, 2004, с. 37; Chiappe et al., 2001, p. 2, figs. 1–8].

Голотип – ZPAL, MgR-I/12, ростральная часть черепа; местонахождение Хульсан, Нэмэгэтинская котловина, Южно-Гобийский аймак, Монголия; барунгойотская свита, верхний кампан, верхний мел.

Материал. Голотип; ростральная часть черепа ZPAL, MgR-I/32 из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Elzanowski, 1974, p. 104; 1976, p. 51; 1977, p. 154; 1995, p. 40].

Распространение. Типовое местонахождение.

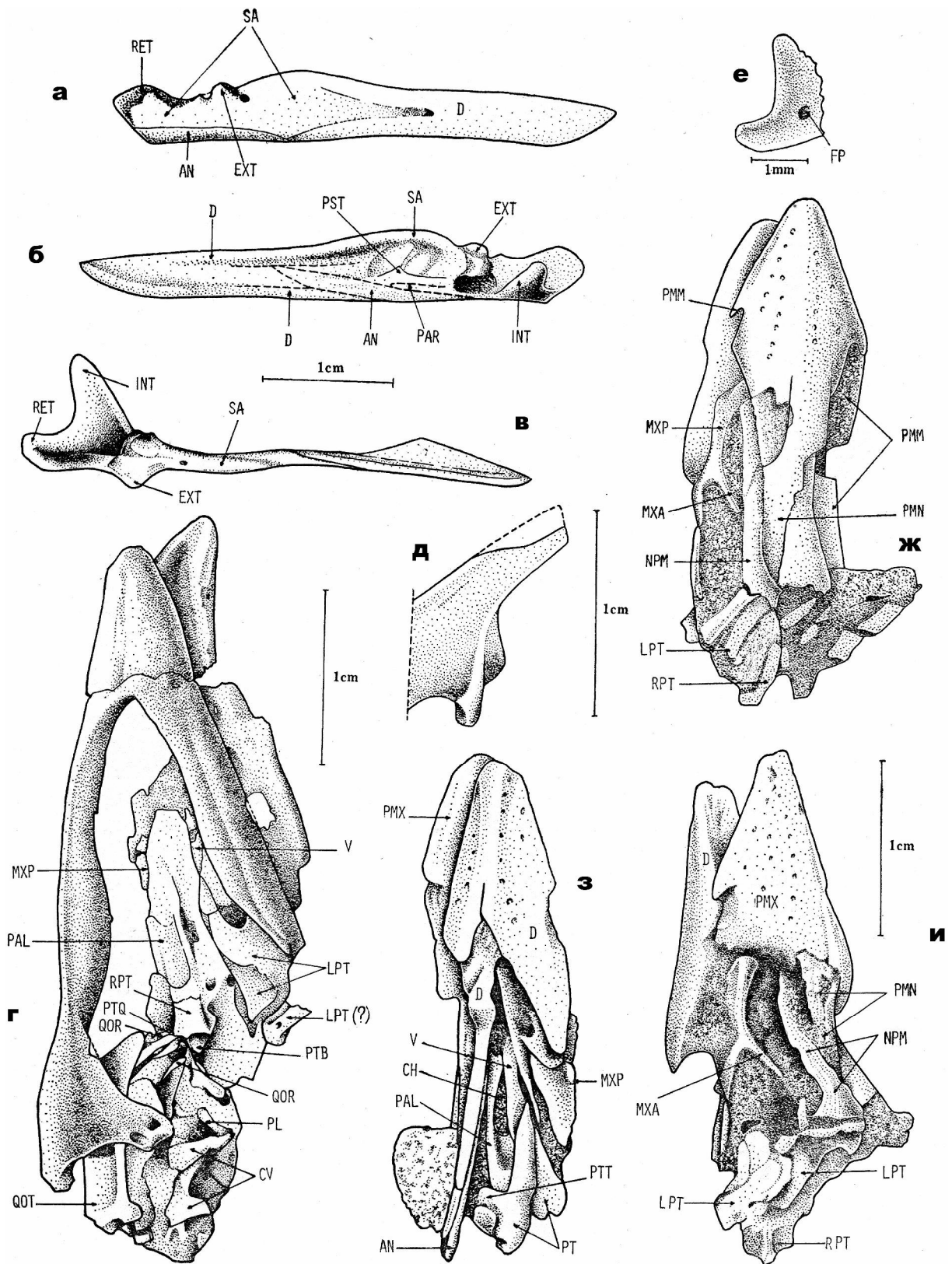


Рис. 43. *Gobiptyerx minuta* Elzanowski, 1974. Фрагменты черепа: *a–в* – реконструкция нижней челюсти (по голотипу ZPAL, MgR-I/12 и экз. ZPAL, MgR-I/32) сбоку, с медиальной стороны и сверху; *г* – череп с вентральной стороны (голотип ZPAL, MgR-I/12); *д* – предположительно задний конец крыловидной кости (голотип ZPAL, MgR-I/12); *е* – частичная реконструкция квадратной кости (по голотипу ZPAL, MgR-I/12) с медиальной

стороны; *жс-и* – череп (экз. ZPAL, MgR-1/32) с дорсальной стороны, снизу и сбоку [Elzanowski, 1977, fig. 1]; местонахождение Хулсан, Нэмэгэтинская котловина, Южно-Гобийский аймак, Монголия; барунгойотская свита, поздний кампан, верхний мел.

Обозначения: AN – угловая кость; AR – сочленовная кость; CH – внутренние ноздри; CV – шейный позвонок; D – зубная кость; EXT – наружный отросток нижней челюсти; FP – пневматическое отверстие; INT – внутренний отросток нижней челюсти; LPT – левая крыловидная кость; LV – левый сошник; MXA – восходящая ветвь верхнечелюстного отростка небной кости; MXP – верхнечелюстной отросток небной кости; NPM – предчелюстной отросток носовой кости; N – носовая кость; PAL – небная кость; PL – плевропофиз шейного позвонка; PAR – предсочленовная кость; PMM – челюстной отросток предчелюстной кости; PMN – носовой отросток предчелюстной кости; PST – псевдотеменной отросток; PT – крыловидная кость; PTB – базиптеригодное сочленение крыловидной кости; PTQ – квадратное сочленение крыловидной кости; PTT – наружный зубец крыловидной кости; RPT – правая крыловидная кость; RV – правый сошник; QOR – глазничный отросток квадратной кости; QOT – ушной отросток квадратной кости; RET – задний отросток нижней челюсти; SA – надугловая кость

Замечания. *G. minuta* характеризуют грацильное строение верхней и нижней челюстей и большие ростральные отверстия хоан, каудально ограниченные небными костями [Elzanowski, 1995]. Дополнительное препарирование голотипа открыло маленькую крючковидную поперечную кость [Elzanowski, 1995], которая также была найдена у айхштетского и мюнхенского экземпляров *Archaeopteryx* [Wellnhofer, 1974; Elzanowski, Wellnhofer, 1996; Wellnhofer, 2009] и характерна для многих теропод. Киатте, Норелл и Кларк [Chiappe et al., 2001; Chiappe, 2002] свели *Nanantius valifanovi* в младшие синонимы *Gobipteryx minuta*, что не отвечает реальным характеристикам строения их черепных остатков (см. далее Замечания к *Nanantius valifanovi*).

Род *Nanantius* Molnar, 1986

Nanantius: [Molnar, 1986, p. 737; Kurochkin, 1996, p. 22; 2000, p. 538; Feduccia, 1999, p. 152].

Gobipteryx: [Chiappe et al., 2001, p. 12].

Типовой вид – *Nanantius eos* Molnar, 1986.

Диагноз. Предчелюстная кость и нижняя челюсть укорочены, высоки и робустны. Конек надклювья очень прямой и толстый над носовыми отверстиями. Изогнутый диафиз плечевой кости заметно утоньшается в средней части. Диафиз лучевой кости изогнут. Проксимальная фаланга большого пальца крыла имеет прямоугольную вершину. Диафиз тибиотарзуса сильно утоньшен, вытянут и выгнут латерально. На каудальной стороне проксимальной сочленовной поверхности тибиотарзуса имеется заметное межсуставное возвышение, латеральная сторона проксимальной сочленовной поверхности тибиотарзуса скошена дистально. Малоберцовый гребень тибиотарзуса хорошо развит, расположен вдоль краниолатерального края диафиза тибиотарзуса и достигает края проксимальной сочленовной поверхности. Проксимальный конец малоберцового гребня и вершина краниального кнемиального гребня объединены. Вдоль краниального и каудального оснований малоберцового гребня проходят вытянутые углубления. Медиальный мышелок

тибиотарзуса при виде с краниальной стороны имеет овальную форму. Малая берцовая кость очень короткая, плоская и тонкая. Метатарзалии II–IV имеют сходную толщину.

Видовой состав. *N. eos* Molnar, 1986, ранний мел (альб) Австралии; *N. valifanovi* Kurochkin, 1996, поздний мел (кампан) Монголии.

Замечания. Отнесение *N. valifanovi* к одному роду с *Nanantius eos* Molnar, 1986 в достаточной степени условно и требует подтверждения ввиду географической удаленности местонахождений, разницы в геологическом возрасте, а также по причине сходного устройства тибиотарзуса у многих таксонов примитивных птиц.

Nanantius sp. был также указан из альба Австралии [Kurochkin, Molnar, 1997].

Nanantius valifanovi Kurochkin, 1996

Рис. 44, табл. X, фиг. 15–24

Nanantius valifanovi: [Kurochkin, 1996, p. 7, figs. 1–11; 2000, p. 538, fig. 27.1].

Gobipteryx minuta: [Chiappe et al., 2001, p. 2, fig. 5].

Голотип – ПИН, № 4492/1, почти полный расчлененный скелет, включающий фрагменты черепа, позвонки, синсакрум, все кости плечевого пояса, таз и все элементы передней и задней конечностей; местонахождение Хермин-Цав, Заалтайская Гоби, Южно-Гобийский аймак, Монголия; барунгойотская свита, верхний кампан, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. IGM-100/1011, фрагментарный череп; местонахождение Уха-Толгод, Южно-Гобийский аймак, Монголия; джадохтская свита, верхний кампан, верхний мел.

Диагноз. Неглубокая продольная борозда проходит по дорсальной стороне предчелюстной кости. Неглубокая и широкая продольная борозда проходит по вентральной стороне синсакрума. Длина короткого малоберцового гребня тибиотарзуса приблизительно равна пяти поперечным ширинам его проксимальной сочленовной поверхности. Питательное отверстие на краниальной стороне тибиотарзуса расположено близко от дистального завершения малоберцового гребня. Поперечное сечение прок-

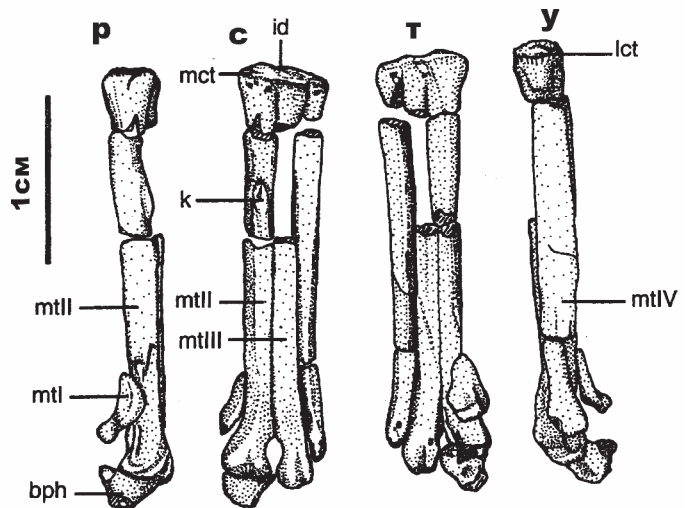
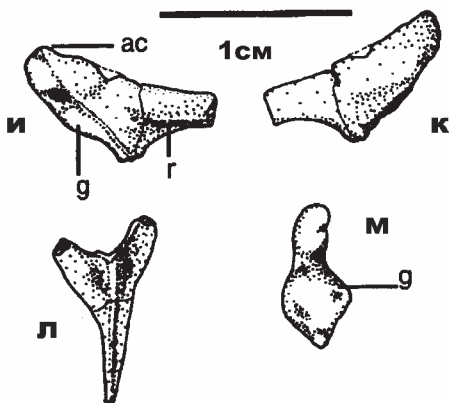
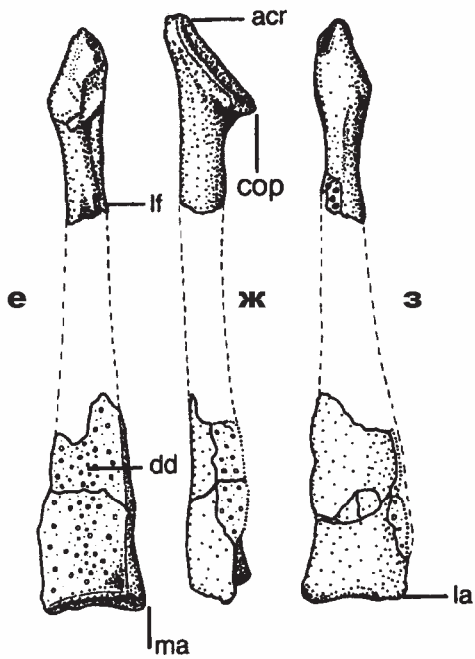
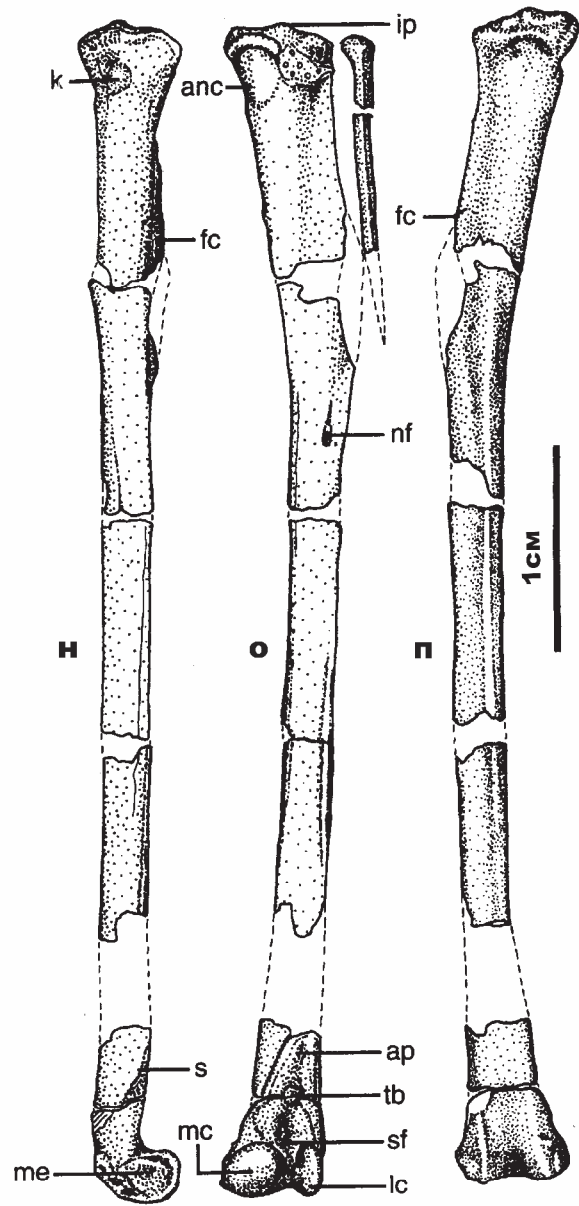
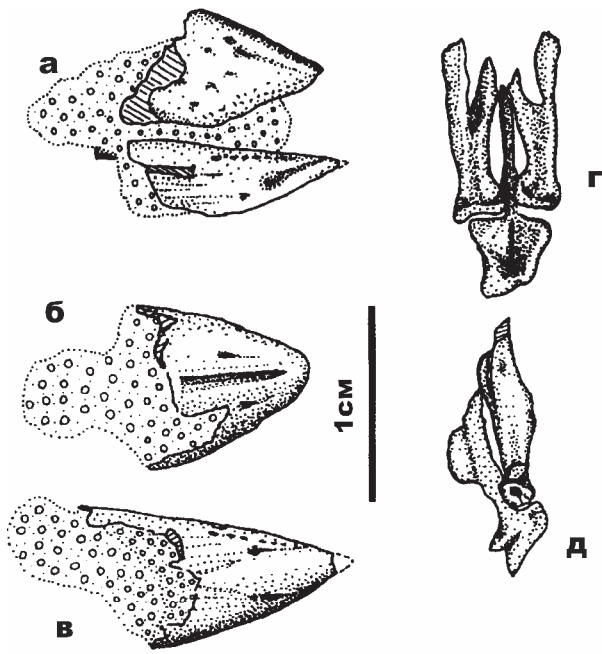


Рис. 44. *Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996. Фрагменты скелета (голотип ПИН, №4492/1): *a* – рострумы надклювья и подклювья сбоку, *b* – верхняя челюсть сверху, *v* – нижняя челюсть снизу, *z* – костное небо снизу, *d* – костное небо сбоку, *e-z* – левый коракоид с дорсальной (*e*), латеральной (*ж*) и вентральной (*з*) сторон, *u*, *к*, *м* – левая лопатка с латеральной (*u*), медиальной (*к*) и краниальной (*м*) сторон, *л* – фрагмент вилочки с каудальной стороны, *н-п* – кости голени с медиальной (*н*), краниальной (*о*) и каудальной (*п*) сторон, *р-у* – кости стопы с медиальной (*р*), дорсальной (*с*), плантарной (*т*) и латеральной (*у*) сторон [Kurochkin, 1996, fig. 2, 5, 10, 11, с изменениями]; местонахождение Хермин-Цав, Монголия; барунгойотская свита, поздний кампан, верхний мел.

Обозначения: ас – акромион; ар – восходящий отросток таранной кости; dd – дорсальная яма; fs – малоберцовый гребень; g – гленоидная суставная поверхность; id – межсуставная площадка метатарзуса; ip – межсуставная площадка (выступ) ти-биотарзуса; k – бугорок; lc – латеральный мышцелок тибиотарзуса; let – латеральная суставная ямка; lf – продольный желоб; ma – медиальный угол; mc – медиальный мышцелок тибиотарзуса; me – медиальный надмышцелок; mtI-mtIV – метатарзалии I-IV; nf – питательное отверстие; r – гребень; s – борозда; sf – ямка над мышцелками тибиотарзуса; tb – бугорок на таранной кости

симальной части диафиза тибиотарзуса имеет субтреугольную форму с заостренным каудальным краем. Поперечно уплощенный латеральный мышцелок тибиотарзуса проецируется заметно краниально при виде с дистальной стороны. Метатарзалия IV короче метатарзалии II.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Кампанское местонахождение Хермин-Цав, расположенное на восточной окраине Заалтайской Гоби в Южной Монголии, знаменито многочисленными находками ископаемых яиц птиц эллипсоидной формы. В некоторых из этих яиц были открыты эмбрионы [Elżanowski, 1981; Kurochkin, 2000; Mikhailov, 2000]. Отложения в основной внутренней части разреза Хермин-Цава датируются поздним кампаном [Shuvalov, 2000].

В середине 1970-х гг. из кампанского местонахождения Хульсан, расположенного в средней части Нэмэгэтинской котловины, по двум фрагментам черепов был описан *Gobipteryx minuta* [Elżanowski, 1974, 1976, 1977].

Почти полный скелет *N. valifanovi* найден на северном обнажении Хермин-Цава, приблизительно в 4 км к востоку от останца «Птичья горка», расположенного в устье Хермин-Цава, где залегают многочисленные эллипсоидные птичьи яйца. Некоторые кости *N. valifanovi* сохранились в сочленении (ростральные отделы верхней и нижней челюстей, часть небного аппарата, группы шейных позвонков, полный таз, карпометакарпус с фалангами пальцев, проксимальная часть левого бедра с тазом, метатарзус с частью фаланг пальцев, группы фаланг пальцев лап). Вместе с костями этого скелета было найдено множество мелких фрагментов скорлупы яиц. Эта скорлупа имеет левисоолитидный тип структуры, который характерен для Enantiornithes [Kurochkin, 1996; Mikhailov, 2000]. Однако ее микроструктура отличается от таковой скорлупы яиц с эмбрионами, собранной на «Птичьей горке», хотя также относится к левисоолитидному типу [Михайлов, 1996а, б].

Отличия в морфологии верхней и нижней челюстей у *Gobipteryx*, эмбрионов (ныне описанных как

Gobipteryx) и у *Nanantius* были детально показаны ранее [Kurochkin, 1996, 2000, 2004; Курочкин, 2004]. Необходимо признать, что при описании *N. valifanovi* ростральный конец верхней челюсти был ошибочно принят за ростральный конец нижней челюсти и наоборот – нижняя челюсть была обозначена как роstrum верхней челюсти, что было установлено Киаппе с соавторами [Chiappe et al., 2001] на основании более полного черепа (экз. IGM-100/1011) из кампанского местонахождения Уха-Толгод, находящегося в десятке километров юго-восточнее Хульсана. Однако существо проблемы от этого не меняется, так как оба фрагмента челюстей *N. valifanovi* имеют робустную куполообразную форму, в отличие от плоского клюва *G. minuta*. Основываясь на мнимом сходстве челюстей *N. valifanovi* и нового черепа из местонахождения Уха-Толгод, Киаппе с соавторами [Chiappe et al., 2001] свели *N. valifanovi* в синонимы *G. minuta*, к которому отнесли также свой новый экземпляр и эмбрионы из эллипсоидных яиц Хермин-Цава. Опровержение такого решения было опубликовано только в двух коротких тезисах докладов [Курочкин, 2004; Kurochkin, 2004]. Поэтому здесь необходимо детальнее обсудить отношения между *G. minuta*, эмбрионами из яиц *N. valifanovi* и новым черепом из Уха-Толгода.

Материалы по гобиптериксу, эллипсоидным яйцам и *N. valifanovi* происходят из отложений барунгойотской свиты. Но следует учитывать, что расстояние между крайними точками находок – между Хермин-Цавом и Хульсаном составляет около 150 км. Местонахождение Хульсан расположено в Нэмэгэтинской котловине, а местонахождение Хермин-Цав находится в изолированном от этой котловины бассейне в Заалтайской Гоби. Отложения Уха-Толгода, из которых происходит экземпляр IGM-100/1011, относятся к джадохтской свите, считающейся более древней, чем барунгойотская [Jerzykiewicz, 2000], хотя существует точка зрения об их одновозрастности [Shuvalov, 2000]. Это местонахождение также находится в Нэмэгэтинской котловине.

Мнение о принадлежности эмбрионов из херминцавских яиц к роду *Gobipteryx* было высказано вместе с их описанием [Elzanowski, 1981] исключительно на основании единственного сходства по удлинённому заднему отростку нижней челюсти [Martin, 1983], после чего прочно утвердилось в литературе [Elzanowski, 1995; Martin, 1995; Chiappe, 2002]. Эллипсоидные яйца из Хермин-Цава стали называть гобиптериксовыми, несмотря на то что они были описаны как *Gobiolithus minor* [Михайлов, 1996а].

G. minuta основан на двух фрагментах челюстей. Он имеет некоторые черты сходства с *N. valifanovi* в конфигурации премаксиллы и в наличии рядов отверстий на верхней и нижней челюстях. Однако у *N. valifanovi* роstralные части обеих челюстей имеют робустную куполообразную форму (они плоские и низкие у *G. minuta*), острые концы челюстей (округлые у *G. minuta*), узкие и острые контактные края обеих челюстей (плоские у *G. minuta*), по боковым поверхностям обеих челюстей проходят глубокие продольные борозды, в которые входят отверстия (борозды отсутствуют у *G. minuta*), отверстия располагаются только в передней части мандибулы (проходят вдоль всей мандибулы у *G. minuta*), размеры отверстий увеличиваются в каудальном направлении (приблизительно одного размера по всей длине у *G. minuta*), по коньку премаксиллы проходит продольная борозда (отсутствует у *G. minuta*). Следовательно, *N. valifanovi* и *G. minuta* показывают серьезные различия в морфологии роstralной части челюстей, которые не позволяют считать их одним видом.

Отнесенный к *G. minuta* череп экземпляра IGM-100/1011 [Chiappe et al., 2001] имеет 15 признаков, общих с *N. valifanovi*: вершина предчелюстной кости заостренная и дорсально выпуклая, контактные края предчелюстной кости и нижней челюсти толстые, но острые, на латеральных поверхностях предчелюстной кости имеется только один ряд отверстий, свод неба арковидный, роstralная часть небного свода образует отчетливую ямку, по медиальной стороне режущего края предчелюстной кости проходит продольная выемка, режущая поверхность нижней челюсти прямая, на латеральных поверхностях нижней челюсти только один ряд отверстий, вентральные поверхности нижней челюсти ровные и выпуклые, симфизная область нижней челюсти толстая и выпуклая вентрально, ветви нижней челюсти формируют симфиз под углом 45°. У *Gobipteryx*, как показано выше, все эти признаки характеризуются иным строением. По другим признакам (например, плоская дорсальная поверхность предчелюстной кости, наличие борозды на латеральной поверхности предчелюстной кости, мелкие отвер-

стия на латеральной поверхности предчелюстной кости, наличие отчетливого сагиттального гребня на небе) экземпляр IGM-100/1011 отличается от *N. valifanovi*, поэтому IGM-100/1011, возможно, следует считать отдельным видом рода *Nanantius* [Kurochkin, 2004].

Род *Gobipteryx* Kurochkin, Chatterjee et Mikhailov, 2013

Типовой вид – *Gobipteryx reshetovi* Kurochkin, Chatterjee et Mikhailov, 2013.

Диагноз. Череп лишен зубов; роstrum вздернуто. Верхнечелюстная кость формирует внутренний и нижний край наружной ноздри. Вентральный край передней части срединной обонятельной кости расположен внутри предглазничного окна. Латеральная поверхность зубной кости с глубоким горизонтальным желобом сзади и двумя рядами отверстий спереди. Акромион лопатки с медиовентральным отростком. Фаланговая формула кисти 1-1-0; первый палец гораздо длиннее, чем второй. По: [Kurochkin et al., 2013].

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Чаттерджи [Chatterjee, 1997] использовал родовое название *Gobipteryx* Chatterjee, 1997 без описания и диагноза, которое, таким образом, должно считаться *nomen nudum*.

Gobipteryx reshetovi Kurochkin, Chatterjee et Mikhailov, 2013
Рис. 45

Голотип – ПИН, № 4492/3, фрагментарный скелет эмбриона в сочленении; местонахождение Хермин-Цав, Монголия; барунгайтская свита, верхний кампан, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4492/4, фрагмент скелета эмбриона из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. А. Эльжановский [Elzanowski, 1981] описал неполные скелеты эмбрионов птиц из мелких эллипсоидных (овоидных) яиц барунгайтского местонахождения Хермин-Цав в Заалтайской Гоби, которые до этого считались яйцами крокодилов или черепах. Он заключил, что эмбрионы, скорее всего, относятся к *Gobipteryx minuta* Elzanowski, 1974, описанному из местонахождения Хульсан, находящегося в 150 км восточнее Хермин-Цава, отложения в котором также относятся к барунгайтской свите [Jerzykiewicz, 2000; Shuvalov, 2000]. Позднее яйца птиц были найдены в Хульсане Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспе-

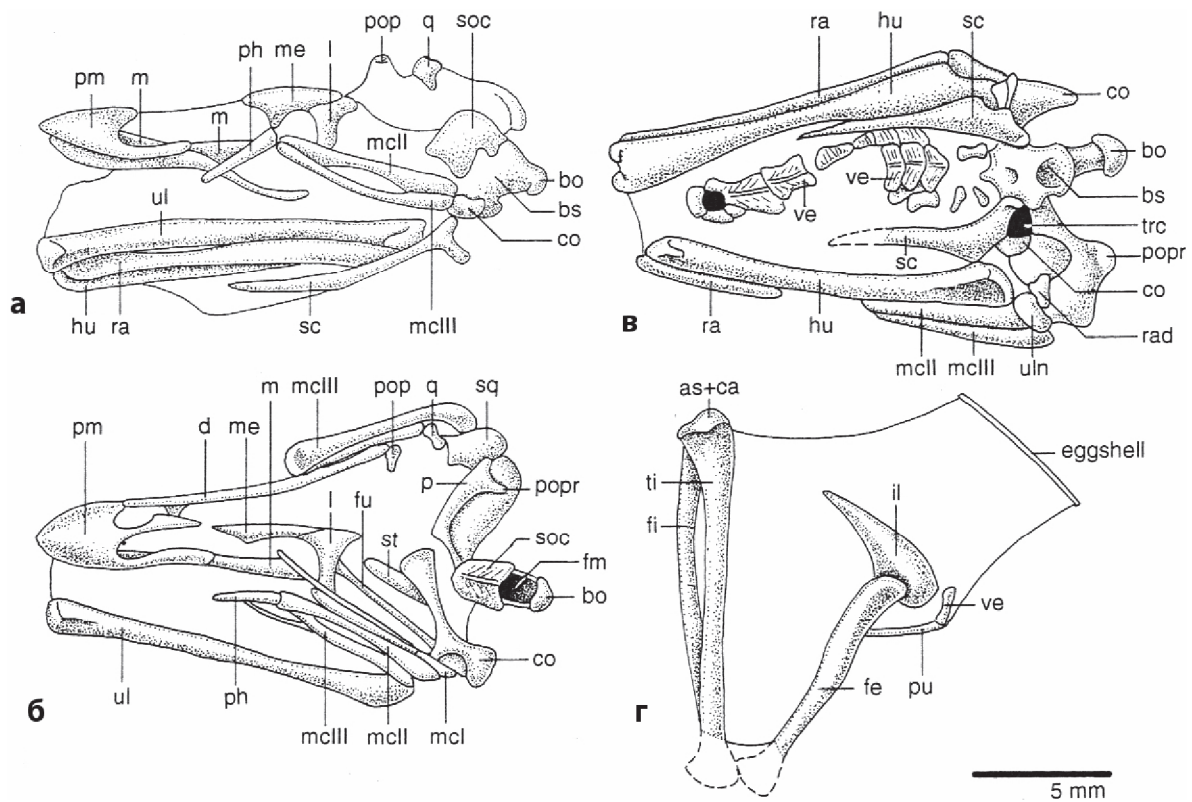


Рис. 45. *Gobipipus reshetovi* Kurochkin et al., 2013. *a–z* – фрагментарный скелет эмбриона (голотип ПИН, №4492/3) с латеральной (*a*), дорсальной (*б*) и вентральной (*в*) сторон по отношению к черепу; *д* – фрагментарный скелет (экз. ПИН, №4492/4) с латеральной стороны; местонахождение Хермин-Цав, Монголия; верхний кампан, верхний мел.

Обозначения: as+ca – таранная и пяточная кости; bo – основная затылочная кость; bs – основная клиновидная кость; co – коракоид; d – зубная кость; fe – бедренная кость; fi – малая берцовая кость; fm – большое затылочное отверстие; fu – вилочка; hu – плечевая кость; il – подвздошная кость; l – слезная кость; m – верхнечелюстная кость; mcl–mclll – метакарпалы I – III; me – срединная обонятельная кость; p – теменная кость; ph – фаланга пальца; pm – предчелюстная кость; popr – заглазничный отросток; popr – околушной отросток; pu – лобковая кость; q – квадратная кость; ra – лучевая кость; rad – Лучевая кость запястья; sc – лопатка; soc – верхняя затылочная кость; sq – чешуйчатая кость; st – грудина; ti – большая берцовая кость; trc – трехкостный канал; ul – локтевая кость; uln – локтевая кость запястья; ve – позвонок; I–III – пальцы кисти

дицией (ССМПЭ). Но в Хульсане оказалось два типа яиц. Один из них сходен по размеру и форме с яйцами из Хермин-Цава, а другой представляет более крупные яйца, хотя также овоидные по форме [Михайлов, 1996а; Mikhailov, 1997, 2000]. Эмбрионы в обоих типах яиц из Хульсана до сих пор неизвестны. Скорлупа яиц с херминцавскими эмбрионами по микроструктуре отличается от таковой Ratitae, Galliformes и Anseriformes [Михайлов, 1996б; Mikhailov, 1997, 2000]. К.Е. Михайлов [Михайлов, 1996а], установил для такой скорлупы отдельный тип структуры, названный левисоолитидным. Отдельные фрагменты скорлупы с таким типом микроструктуры найдены совместно со скелетом *Nanantius valifanovi*, поэтому есть все основания считать такую скорлупу принадлежащей энантиорнисовым птицам [Mikhailov, 1997, 2000] и к ним же относить эмбрионы из эллипсоидных яиц Хермин-Цава.

Мартин [Martin, 1983, 1995] принимает эти ископаемые эмбрионы за *G. minuta* и относит их к Enantiornithes. Эльжановский окончательно отнес эмбрионы к *G. minuta* только в 1995 г. [Elzanowski, 1995]. В более ранних публикациях он лишь высказывался о такой возможности. ССМПЭ также собрала несколько эмбрионов в Хермин-Цаве. Эмбриональные кости этих невылупившихся птенцов имеют некоторые специфические признаки строения, известные для скелетов взрослых энантиорнисов. Все сохранившиеся кости скелета показывают у них полное окостенение, несмотря на крошечные размеры. Это относится и к длинным костям конечностей, полностью – от одного конца до другого – сформированных фоссилизированой костной тканью, что фундаментально отличает херминцавских эмбрионов от эмбрионов современных птиц. У современных птиц процесс окостенения двигается от середины длинных костей к их концам, так что хря-

щевые вставки между зонами окостенения существуют у них даже еще некоторое время после вылупления из яйца. Эмбрионы из Хермин-Цава демонстрируют полностью окостеневшие кости еще до вылупления из яйца.

Ранее считалось, что херминцавские эмбрионы представляют две группы птиц: энантиорнисовых и палеогнат [Kurochkin, 1995a, 1996]. Но после непосредственного сравнения экземпляров из коллекции ПИН РАН с таковыми в коллекции Института палеобиологии ПАН пришлось принять, что все они относятся к Enantiornithes. Демонстрировавшиеся различия между ними [Kurochkin, 1996] отражают возрастную изменчивость, как это и предполагалось Эльжановским [Elzanowski, 1981]. Однако *Gobipteryx* и эмбрионы относятся к различным таксонам энантиорнитин.

Экземпляр ZPAL, MgR-1/34 [Elzanowski, 1981] из Хермин-Цава определенно относится к Enantiornithes, так как имеет сочленение коракоида с лопаткой соответственно через бугорок и ямку, так же как показывает и другие синапоморфии энантиорнисовых. Именно этот экземпляр имеет задний отросток нижней челюсти, который также имеется у *G. minuta* из Хульсана; у остальных экземпляров эмбрионов данный отросток или не сохранился, или не виден. Однако этот признак служит единственной общей особенностью для *Gobipteryx* и эмбрионов. Эльжановский [Elzanowski, 1981] также заключил, что *Gobipteryx* и эмбрионы имеют сходное строение предчелюстной кости. Действительно, предчелюстная кость эмбриона ZPAL, MgR-1/88 сходна по общим очертаниям с таковой у *Gobipteryx*, но отличается большими размерами и более краниальным расположением носовых отверстий, а также более острым углом схождения латеральных поверхностей предчелюстной кости вдоль дорсальной стороны. Наиболее отчетливо различие между ними проявляется в строении роостра клюва. Он тонкий и заостренный у *Gobipteryx*, но плоский и округлый у эмбрионов. Наружные контактирующие края предчелюстной кости и нижней челюсти у *Gobipteryx* узкие, но широкие и плоские у эмбрионов. Для эмбрионов специфичны двухголовчатая квадратная кость с глазничным отростком, вентральный выступ на роостральном конце срединной обонятельной кости, латеральная борозда на нижней челюсти, заметно удлиненный и направленный вентромедиально акромион лопатки, отсутствие выраженной шейки лопатки, короткий и широкий акрокоракоид, объединение гленоида и фасетки для сочленения с коракоидом, проксимальное смещение начала пекторального гребня, превышение длины большой метакарпальной над длиной малой метакарпальной, кистевая фаланговая формула 1-1-0 и спинная кость из двух ту-

ловищных позвонков. Они также демонстрируют такие отличительные признаки, как маленькие носовые отверстия, широкая и дорсовентрально сдавленная роостральная часть предчелюстной кости, длинная базальная фаланга первого пальца лапы, очень короткая краниальная часть подвздошной кости, толстая малая берцовая кость, почти одинаковой длины с большой берцовой костью и отсутствие слияния проксимального ряда тарзалий (комплекс таранной и пяточной костей) с большой берцовой костью.

Таким образом, в противоположность сложившемуся пониманию [Elzanowski, 1995; Martin, 1995; Chiappe et al., 2001; Chiappe, 2002], отнесение экземпляров эмбрионов ZPAL, MgR-1/34, MgR-1/33 и MgR-1/88 из местонахождения Хермин-Цав к роду *Gobipteryx*, а тем более к *G. minuta*, неоправданно.

Gobipterygiformes fam. indet.

Род *Elsornis* Chiappe, Suzuki, Dyke, Watabe, Tsogtbaatar et Barsbold, 2007

Elsornis: [Chiappe et al., 2007, p. 194].

Типовой вид – *Elsornis keni* Chiappe et al., 2007.

Диагноз. Брахиальный индекс (отношение длин плечевой и локтевой костей) превышает единицу. Тело лопатки с резким изгибом в ее краниальной четверти. Краниальный край грудины может быть подразделен на три отдельных сегмента: слегка изогнутый средний и два боковых. Карпометакарпус выгнут каудально, образуя краниальную депрессию. Дистальный симфиз большой и малой метакарпальной занимает по крайней мере 1/3 общей длины карпометакарпуса.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Монголии.

Замечания. Диагноз составлен на основании описания единственного известного представителя семейства *Elsornis* [Chiappe et al., 2007].

Elsornis keni Chiappe, Suzuki, Dyke, Watabe, Tsogtbaatar et Barsbold, 2007

Рис. 46

Elsornis keni: [Chiappe et al., 2007, p. 194].

Голотип – MPD-b, №100/201, частично сочлененный скелет, включающий элементы передних конечностей, плечевого пояса, шейных позвонков и фаланг пальцев задней конечности; местонахождение Тугрикийн-Ширэ, Южно-Гобийский аймак, Монголия; джадохтский горизонт, джадохтская свита, ?кампан, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Chiappe et al., 2007].

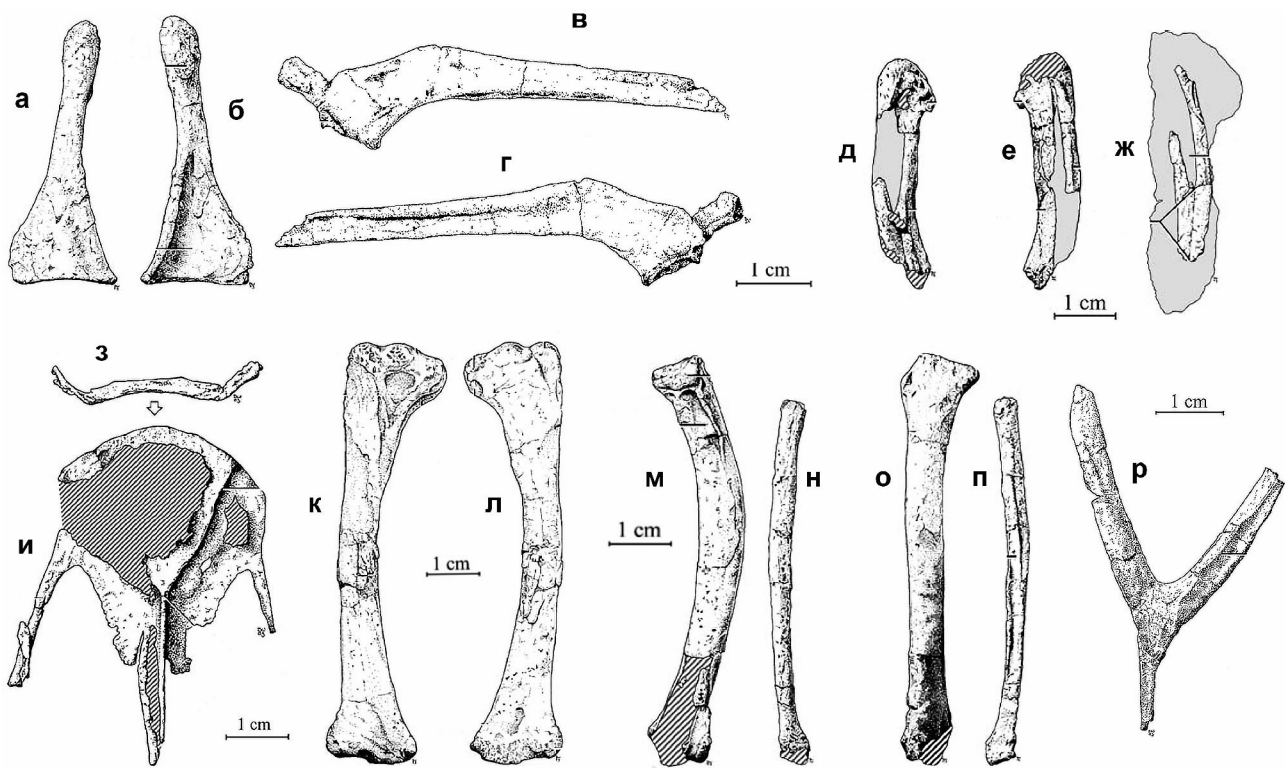


Рис. 46. *Elsonia keni* Chiappe et al., 2007. Фрагменты скелета (голотип MPD-b, №100/201): а, б – правый кораконд с вентральной (а) и дорсальной (б) сторон; в, г – правая лопатка с медиальной (в) и латеральной (г) сторон; д–ж – левый (д, е) и правый (ж) метакарпусы с вентральной (д) и дорсальной (е, ж) сторон; з, и – грудина с краниальной (з) и дорсальной (и) сторон; к, л – левая плечевая кость с каудальной (к) и краниальной (л) сторон; м, о – правая локтевая кость с вентральной (м) и каудальной (о) сторон; н, п – правая локтевая кость с вентральной (н) и каудальной (о) сторон; р – вилочка с каудальной стороны [Chiappe et al., 2007, fig. 5–11]; местонахождение Тугрикийн-Ширэ, Монголия; джадохтский горизонт, джадохтская свита, верхний мел

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Kizylkumavis* Nesson, 1984

Kizylkumavis: [Несов, 1984, с. 52; Kurochkin, 1996, р. 23; 2000, р. 534; Аверьянов, 1999, с. 21].

Типовой вид – *Kizylkumavis cretacea* Nesson, 1984.

Диагноз. Дистальный эпифиз плечевой кости сильно расширен дорсовентрально. Вентральная часть эпифиза заметно увеличена относительно дорсальной части. Дорсальный мыщелок широк. Межмышцелковая вырезка узка. Сгибательный отросток далеко выступает дистально.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Узбекистана.

Замечания. Курочкин [Kurochkin, 1996, 2000] включил данный род в семейство Alexornithidae. Плечевые кости *Kizylkumavis* из Узбекистана и *Alexornis* из Мексики [Brodkorb, 1976] в некотором отношении сходны, но различаются по нескольким признакам [Kurochkin, 1996]. Эти роды объединяют заметный дистальный сдвиг вентрального надмышцелка, дистальное смещение мелкой локтевой ям-

ки и резкий переход от дистального эпифиза к диафизу. Они различаются формой дорсального мыщелка (широкий и округлый у *Kizylkumavis*, узкий и овальный у *Alexornis*), шириной межмышцелковой вырезки (более широкая у *Alexornis*), размерами сгибательного отростка (незначительно выступает дистально у *Alexornis*). Перпендикулярное расположение дорсального мыщелка к продольной оси кости, ориентация вентрального мыщелка под острым углом к ней и отсутствие отпечатка плечевой мышцы подтверждают принадлежность *Kizylkumavis* к Enantiornithes.

Kizylkumavis cretacea Nesson, 1984

Табл. X, фиг. 5, 6

Kizylkumavis cretacea: [Несов, 1984, с. 53, табл. VIII, фиг. 5; 1997, с. 150, табл. 16, фиг. 5; Nesson, 1992a, р. 469, fig. 4 A–C; Аверьянов, 1999, с. 21; Kurochkin, 2000, р. 534].

Голотип – ЦНИГР музей, № 51/11915, дистальный фрагмент правой плечевой кости; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоий-

ский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Очень маленький энантиорнис, максимальная ширина дистального эпифиза плечевой кости 5.1 мм.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. *K. cretacea* был первым представителем инфракласса Enantiornithes, описанным из Старого Света [Несов, 1984]. При первоописании он был отнесен к *Aves incertae sedis*, а не к Enantiornithes. Однако, несмотря на фрагментарность голо-типа, нет сомнений в принадлежности *K. cretacea* к энантиорнисам. В то же время экз. РО № 34346, определявшийся как *Kizylkumavis* sp., вероятнее всего относится к веерохвостым птицам (см. ниже).

Род *Zhyraornis* Nesson, 1984

Zhyraornis: [Несов, 1984, с. 51; Kurochkin, 1996, p. 25; 2000, p. 534; Аверьянов, 1999, с. 33].

Типовой вид – *Zhyraornis kashkarovi* Nesson, 1984.

Диагноз. Весь синсакрум выгнут дорсально. Краниальная 1/3 синсакрума заметно опущена вентрально. Дорсальный гребень синсакрума высок. Краниальный конец синсакрума расширен латерально. На уровне двух крестцовых позвонков синсакрум слегка расширен латерально и сужен между первым крестцовым и последним туловищным позвонками, входящими в состав синсакрума. Каудальная половина синсакрума сужена. Два самых больших реберных отростка двух крестцовых позвонков отклоняются каудально, реберные отростки других позвонков синсакрума почти не развиты. Вентральная борозда не выражена.

Видовой состав. *Z. kashkarovi* Nesson, 1984, *Z. logunovi* Nesson, 1992 – оба поздний мел Узбекистана.

Замечания. По синсакрумам из Джаракудука описано четыре вида, отнесенных к отряду Ichthyornithiformes [Несов, 1984, 1986, 1990, 1992; Несов, Ярков, 1989; Несов, Пантелеев, 1993; Nesson, 1992a]. Сравнение материалов по *Zhyraornis* с синсакрумом *Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996 и с энантиорнисовым тазом из Эль Брете, Аргентина [Chiappe, Walker, 2002] показывает принадлежность *Zhyraornis* к Enantiornithes [Kurochkin, 1995a, 1996]. Дополнительные исследования необходимы для того, чтобы подтвердить валидность данного рода энантиорнисовых птиц.

Zhyraornis kashkarovi Nesson, 1984

Табл. X, фиг. 7–10

Zhyraornis kashkarovi: [Несов, Боркин, 1983, с. 110, таблица, рис. 8, 9; Несов, 1984, с. 51, табл. VIII,

фиг. 4; 1992, с. 22; 1997, с. 149, 203, табл. 16, фиг. 7, 8, 13, табл. 17, фиг. 5, 6; Nesson, 1992a, p. 467, fig. 2 I–N; Kurochkin, 1996, p. 25; 2000, p. 534; Аверьянов, 1999, с. 33].

Голотип – ЦНИГР музей, № 42/11915, неполный синсакрум, содержащий не менее 7 слитых позвонков в краниальной части, при отсутствии большей части каудального отдела; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Материал. Голотип и туловищный позвонок, экз. ЦНИГР музей, № 43/11915.

Диагноз. Первый позвонок синсакрума постепенно расширяется краниально. Поперечные отростки второго позвонка синсакрума слегка проявляются на дорсальной поверхности. Реберные отростки двух крестцовых позвонков тонкие и характерно наклонены каудально. Весь синсакрум вытянут и узок.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Кроме туловищного позвонка ЦНИГР музей, № 43/11915, к *Z. kashkarovi* были также отнесены из местонахождения Джаракудук диафиз локтевой кости ЗИН, РО № 3394, левая лопатка ЦНИГР музей, № 44/11915 и диафиз левой плечевой кости ЦНИГР музей, № 45/11915 [Несов, 1984; Несов, Боркин, 1983; Nesson, 1992b]. Позвонок ЦНИГР музей, № 43/11915 имеет большой невральный канал, глубокие выемки на латеральных поверхностях тела и почти плоские сочленовные поверхности тела позвонка. Он сопоставим по размеру с синсакрумом *Z. kashkarovi* и вполне может относиться к этому виду [Несов, 1997; Nesson, 1992a]. Строение гленоидной фасетки и акромиона лопатки показывает определенное сходство с таковыми энантиорнисов (*Enantiornis*, *Nanantius*), но этого недостаточно для отнесения ее к *Z. kashkarovi*. Диафиз плечевой кости определенно не относится к Enantiornithes, поскольку сосудистое отверстие находится в типичном месте для веерохвостых птиц, у Enantiornithes оно располагается на противоположной стороне диафиза [Kurochkin, 1996]. Диафиз локтевой кости не определим точнее, чем *Aves indet.*

Zhyraornis logunovi Nesson, 1992

Табл. X, фиг. 11, 12

Zhyraornis logunovi: [Несов, 1990, рис. 2, фиг. 2; 1992, с. 42, табл. I, фиг. 1; 1997, с. 150, 203, табл. 17, фиг. 7; Kurochkin, 1996, p. 26; 2000, p. 535; Аверьянов, 1999, с. 33].

Голотип – ЗИН, РО № 4600, краниальная часть синсакрума, включающая по крайней мере 5 слитых позвонков; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Первый позвонок синсакрума резко расширен латерально в краниальном направлении. Поперечные отростки второго позвонка синсакрума заметно проявляются на дорсальной поверхности. Две пары самых больших реберных отростков тонкие. Реберные отростки второго позвонка синсакрума расположены перпендикулярно к сагиттальной плоскости синсакрума. Синсакрум в целом растянут и расширен, краниальная часть незначительно наклонена вентрально.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Sazavis* Nesson, 1989

Sazavis: [Несов, Ярков, 1989, с. 81; Kurochkin, 1996, p. 23; 2000, p. 535; Аверьянов, 1999, с. 27].

Gobipteryx: [Elzanowski, 1995, p. 40].

Типовой вид – *Sazavis prisca* Nesson, 1989.

Диагноз. Дистальный эпифиз тибиотарзуса широкий. Проксимальная сторона крупного медиального мышцелка при виде с краниальной стороны закруглена. Латеральная и медиальная надмышцелковые ямки на наружной и внутренней поверхностях мышцелков соответственно очень глубоки и широки. Межмышцелковая выемка несколько смещена латерально, поэтому латеральный мышцелок узок. Большеберцовый блок на каудальной и каудодистальной поверхностях широк с покатыми краями и с незначительно выступающими ребрами мышцелков. Диафиз резко сужается от эпифиза в проксимальном направлении. Сухожильный бугорок на краниальной стороне восходящего отростка таранной кости выражен слабо и расположен близко к эпифизу. Размеры мелкие.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Узбекистана.

Замечания. Исходный диагноз *Sazavis* [Несов, Ярков, 1989] дополнен оригинальными наблюдениями и уточнен, так как в нем были перепутаны латеральный и медиальный мышцелки. *Sazavis* был отнесен к (?) *Alexornithidae* [Несов, Ярков, 1989] или к *Enantiornithes* [Несов, 1992; Nesson, 1992a]. Энанциорнисовая принадлежность этого рода подтверждается на основании бульбовидной формы крупного медиального мышцелка, уменьшенного и латеромедиально уплощенного латерального мышцелка и наличия маленького бугорка в центре восходящего отростка таранной кости. Сближение *Sazavis prisca* с *Gobipteryx* [Elzanowski, 1995] лишено каких-либо оснований, поскольку у последних тибиотарзус неизвестен. От *Nanantius* данный род отличается узким латеральным мышцелком и расширенным латерально дистальным эпифизом. По этой причине объединение *Sazavis* с *Nanantius* в составе одного семейства [Kurochkin, 2000] представляется необо-

снованным, и, таким образом, семейственная принадлежность этого рода требует специального исследования.

Sazavis prisca Nesson, 1989

Табл. II, фиг. 4–6

Enantiornithes?: [Несов, 1988, с. 120, рис. 1.2].

Sazavis prisca: [Несов, Ярков, 1989, с. 83, рис. 1, фиг. 2; Несов, 1992, с. 22; 1995, табл. XI, фиг. 9; Несов, 1997, с. 149; Nesson, 1992a, p. 467, fig. 2 W–Y; Kurochkin, 2000, p. 536; Аверьянов, 1999, с. 27].

Gobipterygidae seo *Gobipteryx*: [Elzanowski, 1995, p. 40].

Голотип – ЗИН, РО № 3472, дистальный фрагмент правого тибиотарзуса; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. *S. prisca* – очень мелкий энанциорнис из местонахождения Джаракудук. Его размеры сопоставимы с *Kizylkumavis cretacea*, поэтому можно предполагать конгенеричные или даже конспецифичные отношения этих двух форм, что может быть установлено лишь при появлении дополнительных материалов.

Род *Lenesornis* Kurochkin, 1996

Ichthyornis: [Несов, 1986, с. 34].

Lenesornis: [Kurochkin, 1996, p. 26; 2000, p. 535].

Типовой вид – *Lenesornis malshevskiyi* (Nesson, 1986).

Диагноз. Краниальная часть синсакрума только слегка загнута вентрально. Краниальная сочленовная поверхность первого позвонка синсакрума имеет овальную форму и уплощена дорсовентрально. Самые большие реберные отростки расположены на третьем и четвертом позвонках синсакрума. Реберные отростки идут перпендикулярно к сагиттальной плоскости синсакрума. Вентральная борозда широка и неглубока.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Узбекистана.

Lenesornis malshevskiyi (Nesson, 1986)

Табл. XI, фиг. 1–3

Ichthyornis malshevskiyi: [Несов, 1986, с. 33, рис. 1, фиг. 1; 1992, с. 22; 1997, с. 149, 203, табл. 16, фиг. 9; Nesson, 1992a, p. 467, fig. 2 F–H; Аверьянов, 1999, с. 18].

Lenesornis malshevskiyi: [Kurochkin, 1996, p. 26–27; 2000, p. 535].

Голотип – ЗИН, РО № 3434, краниальная половина синсакрума; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Этот синсакрум был описан как *Ichthyornis malshevskiyi* Nessov, 1986, в семействе Ichthyornithidae отряда Ichthyornithiformes, что подтверждалось позднее [Несов, 1992, 1997; Nessov, 1992b]. Однако большое сходство этого экземпляра с *Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996 и преобладание в Джаракудуке посткраниальных остатков Enantiornithes заставило ревизовать его как энанциорнитина [Kurochkin, 1996]. Поскольку этот крестец заметно отличается от таковых *Zhyraornis*, он был помещен в отдельный род.

Род *Gurilynia* Kurochkin, 1999

Gurilynia: [Курочкин, 1999, с. 133; Kurochkin, 2000, p. 541].

Типовой вид – *Gurilynia nessovi* Kurochkin, 1999.

Диагноз. Головка плечевой кости в проксимальной проекции образует широкий тупой угол, в котором дорсальная сторона угла лишь немного превышает по длине вентральную сторону. Вентральная сторона головки почти не увеличена в объеме и только немного толще дорсальной ее части. Краниальная ямка, расположенная непосредственно дистальнее места перегиба головки, выражена очень слабо. Пекторальный гребень имеет утолщенное основание без шероховатого углубления на каудальной поверхности. В дистальном эпифизе плечевой кости каудальная впадина на каудальной поверхности между надмышцелками очень мелка, почти не выражена. В краниальном эпифизе коракоида вершина лопаточного бугорка заострена. Наиболее дорсальный участок диафиза коракоида, непосредственно перед эпифизом, сильно утоньшен.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Монголии.

Gurilynia nessovi Kurochkin, 1999

Табл. XI, фиг. 17–21

Gurilynia nessovi: [Курочкин, 1999, с. 135, рис. 1, 2 а–ж; Kurochkin, 2000, p. 541, fig. 27.3].

Голотип – ПИН, № 4499/12, проксимальный эпифиз правой плечевой кости; местонахождение Гурилын-Цав, Бугийнцавская котловина, Южно-Гобийский аймак, Монголия; нэмэгэтинская свита, нижний маастрихт, верхний мел.

Материал. Голотип; дистальный эпифиз левой плечевой кости экз. ПИН, № 4499/14; дорсальный эпифиз левого коракоида экз. ПИН, № 4499/13.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Курочкин, 1999, с. 135].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Все указанные материалы (экз. ПИН, № 4499/12, 13 и 14) включены в одну типовую серию, поскольку собраны на одной точке в нескольких сантиметрах друг от друга и соответствуют между собой по относительным размерам. Кроме них, там же были одновременно найдены дистальная часть левой локтевой кости экз. ПИН, № 4499/16, дистальная часть левой лучевой кости ПИН, № 4499/15 и дистальная часть левого карпометакarpуса ПИН, № 4499/18 [Курочкин, 1999]. Хотя три последних элемента, так же как дистальный эпифиз левой плечевой кости ПИН, № 4499/14 и краниальный эпифиз левого коракоида ПИН, № 4499/13, представляют кости левого крыла и соответствуют друг другу по относительным размерам, ввиду недостаточной изученности морфологии этих элементов у крупных позднемиоценовых энанциорнисов, они не включаются в типовую серию [Курочкин, 1999]. Валидность этой формы была поставлена под сомнение из-за фрагментарности материалов [Chiappe, Walker, 2002, p. 244], но недавняя оценка морфологии данного таксона в сравнении с остальными энанциорнисами подтвердила валидность *Gurilynia nessovi* [O'Connor, 2009].

Род *Incolornis* Panteleyev, 1998

Enantiornithes: [Несов, 1992, с. 24].

«*Enantiornis*»: [Несов, Пантелеев, 1993, с. 90].

Enantiornithes indet.: [Несов, 1997, с. 149, 204].

Incolornis: [Пантелеев, 1998, с. 7].

Enantiornis: [Kurochkin, 2000, p. 540].

Типовой вид – *Incolornis silviae* Panteleyev, 1998.

Диагноз. Поперечное сечение диафиза имеет треугольную форму. Дорсальная поверхность диафиза скошена латерально. Медиальная сторона диафиза уплощена в виде гребня, достигающего в краниальном направлении основания акрокоракоида. Питательное отверстие отставлено от вырезки надкоракоидного нерва на середину медиальной поверхности диафиза.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Узбекистана.

Incolornis silviae Panteleyev, 1998

Табл. XI, фиг. 15

Enantiornithes (?): [Несов, 1992, с. 24, табл. I, фиг. 3; Несов, Пантелеев, 1993, с. 24, табл. I, фиг. 3 а–г].

Enantiornithes indet.: [Несов, 1997, с. 149, 204, табл. 19, фиг. 4].

Incolornis silviae: [Пантелеев, 1998, с. 7, рис. 5а-г].

Голотип – ЗИН, РО № 4604, краниальная часть левого коракоида; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Лопаточный бугорок низок и заужен. Проксимальная часть диафиза и краниальный эпифиз заметно сжаты дорсовентрально. Размеры мелкие.

Распространение. Типовое местонахождение.

Gobipterygiformes genus incertae sedis

«*Enantiornis*» *walkeri* Nessov et Panteleyev, 1993

Табл. XI, фиг. 10, 11

«*Enantiornis*» *walkeri*: [Несов, Пантелеев, 1993, с. 90, рис. 2 р-ф; Kurochkin, 1995a, p. 52; 1996, p. 28; Несов, 1997, с. 149, 204, табл. 19, фиг. 8].

Enantiornis walkeri: [Курочкин, 1999, с. 134; Kurochkin 2000, p. 541; Аверьянов, 1999, с. 14].

Explorornis walkeri: [Пантелеев, 1998, с. 5, рис. 3 а-е; Аверьянов, 1999, с. 14].

Голотип – ЗИН, РО № 4825, краниальная половина левого коракоида; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Лопаточный бугорок коракоида высок, расширен и с выступом в центре. Дорсальная поверхность лопаточного бугорка плавно переходит в плоскую дорсальную поверхность акрокоракоидного отростка. Примыкающая к эпифизу проксимальная часть диафиза грацильна, заметно утоньшается в дорсовентральном сечении по направлению к эпифизу. Дорсомедиальный гребень диафиза достигает уровня лопаточного бугорка. Дорсальная поверхность диафиза слабо вогнута продольно, вентральная – выпуклая.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Несов и Пантелеев [1993] отмечают отличия от коракоида *Enantiornis leali* из верхнего мела Аргентины, но остается неизвестным, соответствуют ли эти отличия родовым или семейственным, учитывая крайнее однообразие строения коракоидов у энантиорнисовых птиц. «*Enantiornis*» *walkeri* был включен в род *Explorornis* [Пантелеев, 1998], типовой вид которого *Explorornis nessovi* Panteleyev, 1998, известный по голотипу, представлен недиагностичным материалом (см. ниже), и поэтому валидность рода *Explorornis* не может быть подтверждена.

Gobipterygiformes fam. indet. 1

Enantiornithes: [Несов, Пантелеев, 1993, с. 93, рис. 2 а-в; Несов, 1997, с. 149, 204, табл. 19, фиг. 6].

Alexornithiformes fam. indet.: [Kurochkin, 1996, p. 30; 2000, p. 536].

Explorornis sp. 1: [Пантелеев, 1998, с. 6, рис. 2 а-г].

Экз. ЗИН, РО № 4818, диафиз левого коракоида; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Gobipterygiformes fam. indet. 2

Explorornis sp. 2: [Пантелеев, 1998, с. 7].

Экз. ЗИН, РО № 4817, фрагмент стеральной части левого коракоида; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Gobipterygiformes fam. indet. 3

Enantiornithidae: [Несов, Боркин, 1983, с. 110, таблица, рис. 7].

Enantiornithiformes: [Nessov, 1992a, с. 467, fig. 2 AA, BB, Z].

Enantiornithidae gen. indet.: [Kurochkin, 1996, p. 29; 2000, p. 536].

Enantiornithes: [Несов, 1997, с. 147, 203, табл. 17, фиг. 3].

Alexornithiformes fam. indet.: [Kurochkin, 2000, p. 536].

Экз. ЗИН, РО № 3494, фрагмент проксимального эпифиза левого тарзометатарзуса; обнажение ЦБИ-4в, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Этот фрагмент метатарзуса был ошибочно обозначен в работах Несова [Несов, 1984; Nessov, 1992a] под номером ЗИН, РО № 3394, который на самом деле относится к диафизу локтевой кости из этого же местонахождения.

Gobipterygiformes fam. indet. 4

Табл. XI, фиг. 22, 23

Древняя птица: [Несов, 1986; 1988, рис 1, фиг. 3].

Gaviidae gen.: [Несов, 1992, с. 22].

Ichthyornis или *Zhyraornis*: [Nessov, 1992, fig. 2 O-P].

Alexornithidae gen. indet.: [Kurochkin, 1996, p. 27; 2000, p. 536].

Экз. ЗИН, РО № 3473, полный второй шейный позвонок (эпистрофей); обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Этот позвонок очень сходен с эпистрофеом *N. valifanovi* Kurochkin, 1996 по общей краниокаудальной удлинённости, слабо развитой краниальной сочленовной поверхности и ее расширению латерально, широкой невралью дуге, плоской дорсальной пластинки невралью дуги, сильно выступающей каудально и низкому остистому отростку и неглубоким латеральным выемкам на теле позвонка. Но он более чем в два раза крупнее эпистрофея *N. valifanovi*.

В целом в биссектинской свите местонахождения Джаракудук насчитывается 12 различных форм энантиорнисовых (основанных преимущественно на фрагментарных остатках кораконидов), из которых пять описаны как виды. Но сравнение их друг с другом во многих случаях затруднительно ввиду фрагментарности материалов и изолированности элементов скелета, по которым они описаны. Тем не менее по крайней мере три мелких и два среднего размера энантиорнисов могли существовать совместно в коньяке Узбекистана.

Gobipterygiformes fam. indet. 5

Aves: [Несов, 1992, с. 24, табл. I, фиг. 4].

Enantiornithes indet.: [Несов, 1997, с. 204, табл. 18, фиг. 9].

Abavornis sp.: [Пантелеев, 1998, с. 10, рис. 8].

Экз. ЗИН, РО № 4605, фрагмент диафиза правого коракониды; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Также изображен и упомянут как кораконид, похожий на ихтиорнисовый [Несов, 1992, с. 24, табл. I, фиг. 4].

Gobipterygiformes fam. indet. 6

Holbotia ponomarenkoi: [Курочкин, 1991, с. 44 (nomen nudum)].

Kholbotiaka: [Kurochkin, 1994, p. 332 (nomen nudum)].

Bird: [Bakhurina, Unwin, 1995, p. 226].

Euornithiformes family nov.: [Kurochkin, 2000, p. 544].

Экз. ПИН, № 3147/200, фрагмент скелета, включающий кости задней конечности, плечевого пояса, крыла и черепа, частично в сочленении; местонахождение Холботу, Монголия, нижний мел.

Замечания. Первоначально данный образец был определен как птерозавр [Курочкин, 1991], но позднее был отнесен к энантиорнисам [Kurochkin, 2000]. Наибольшее сходство птица из Холботу проявляет с раннемеловым семейством энантиорнисовых птиц Longipterygidae, от которых тем не менее отличается удлинённым тарзометатарзусом.

Gobipterygiformes nomina dubia *Ichthyornis minusculus* Nesson, 1990

«*Ichthyornis*» *minusculus*: [Несов, 1990, с. 59, рис. 2, фиг. 1; 1992, с. 22, табл. III, фиг. 6; 1997, с. 149, 203, табл. 17, фиг. 9; Nesson, 1992a, p. 467].

Alexornithiformes fam. indet.: [Kurochkin, 1996, p. 29; 2000, p. 536].

Экз. ЗИН, РО № 4626 (голотип *Ichthyornis minusculus* Nesson, 1990), туловищный позвонок; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. В публикациях Л.А. Несова до 1997 г. данный позвонок ошибочно значился под номерами РО № 3941 и РО № 4000, а в работе 1997 г. (с. 203) также ошибочно как РО № 3491.

Тело позвонка имеет амфицельное строение, что обычно для туловищных позвонков Aves. Дорсальные края обеих сочленовных поверхностей прямые, вентральные – полукруглые. Поперечная ширина сочленовных поверхностей приблизительно в 1.5 раза больше их дорсовентральной высоты. Латеральные углубления над телом позвонка очень глубоки. Реберная суставная поверхность расположена на середине позвонка, она глубоко выемчатая и выдвинута латерально на длинной ножке. Задние сочленовные отростки были, очевидно, довольно длинными, что показывает сохранившаяся часть левого отростка. Позвонок подходит к синсакралу *Lenesornis malshevskiyi* по эллиптическому профилю сочленовных поверхностей и большому диаметру канала спинного мозга, однако он недостаточно диагностичен даже на родовом уровне.

Enantiornis martini Nesson et Panteleyev, 1993

Табл. XI, фиг. 12–14

Enantiornis или Enantiornithidae: [Несов, 1992, с. 24, табл. II, фиг. 2].

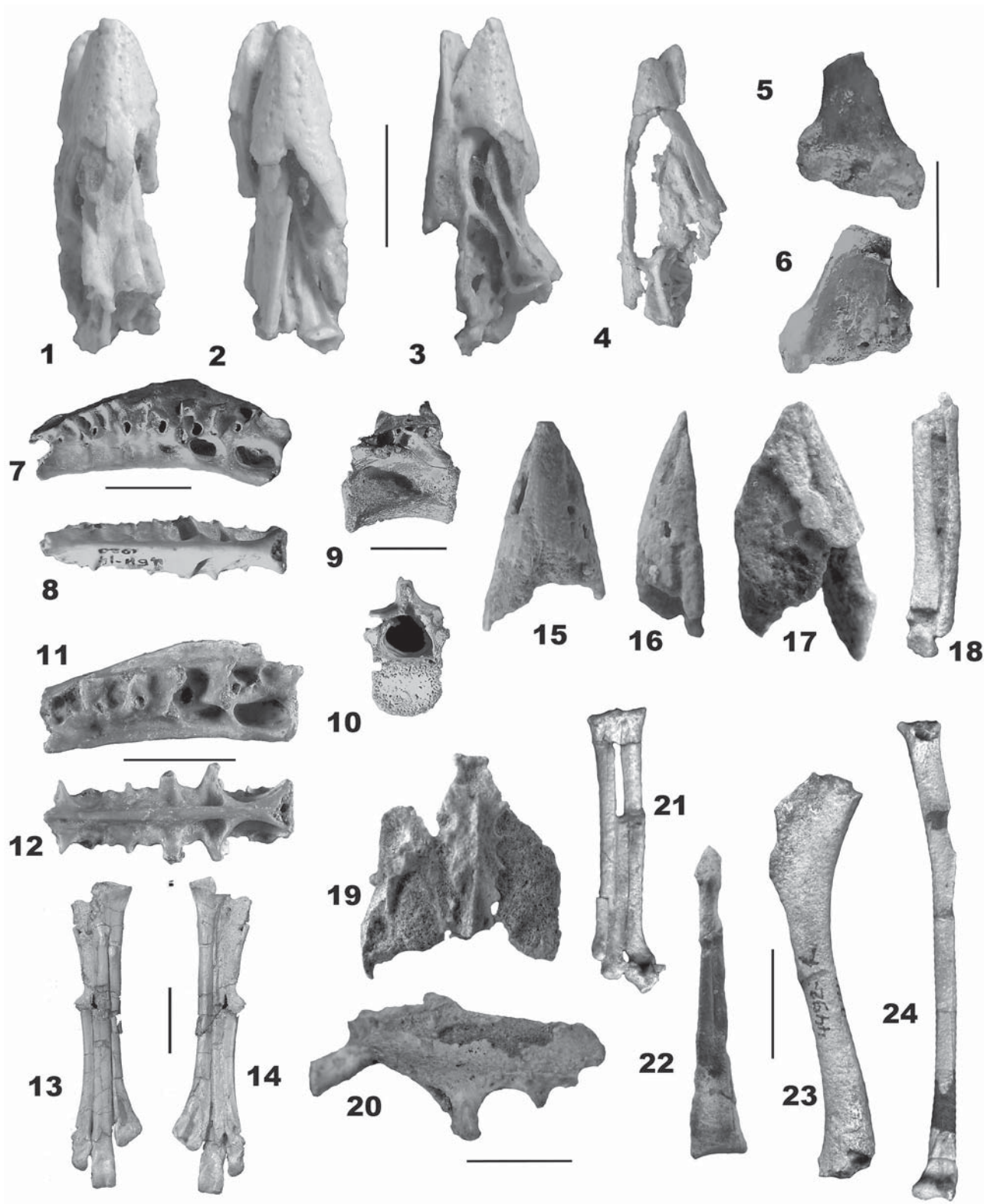
«*Enantiornis*» *martini*: [Несов, Пантелеев, 1993, с. 92; Kurochkin, 1995a, p. 52; 1996, p. 28; Несов, 1997, с. 149, 204, табл. 19, фиг. 3; Аверьянов, 1999, с. 14].

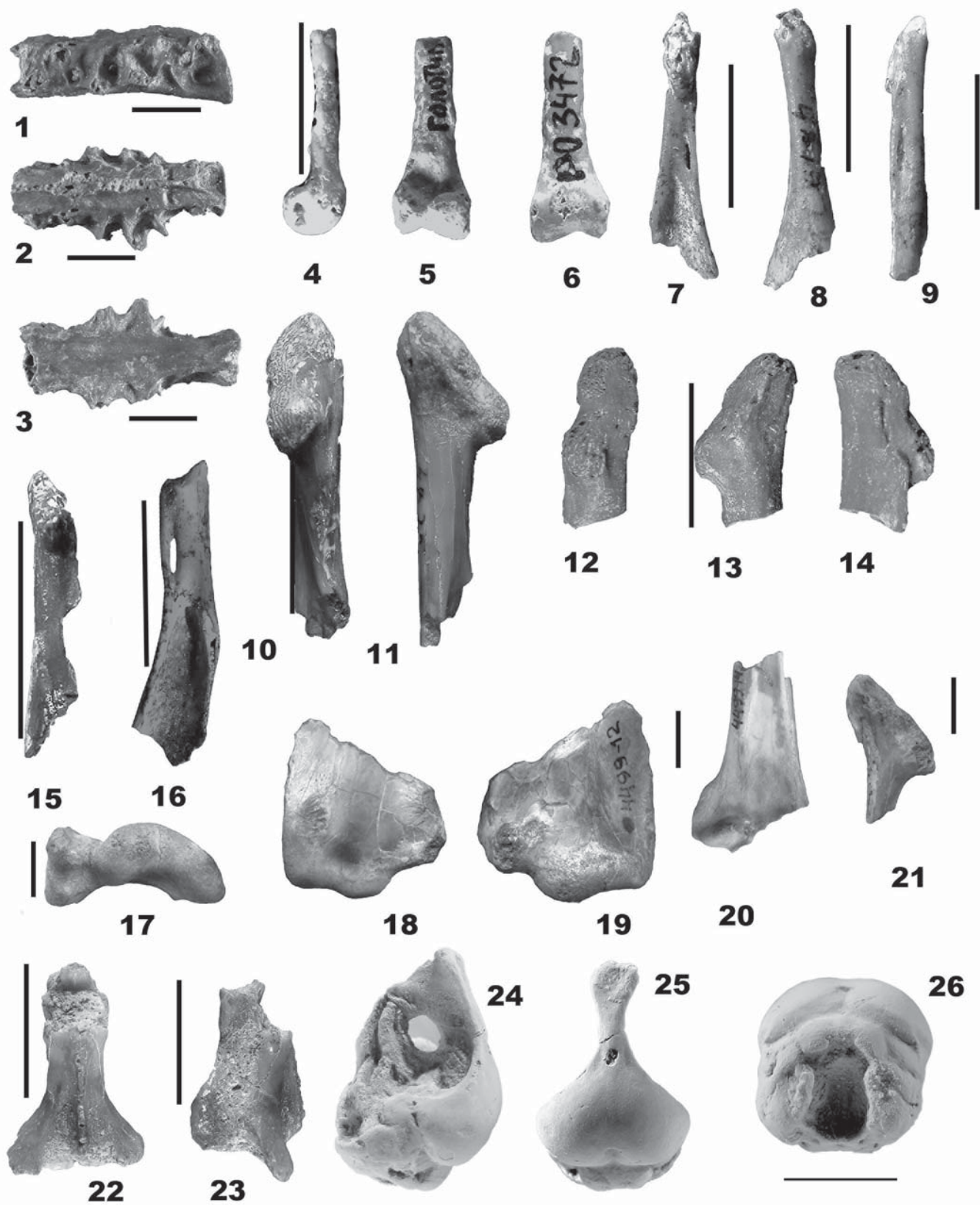
Enantiornis martini: [Курочкин, 1999, с. 134; Kurochkin, 2000, p. 541].

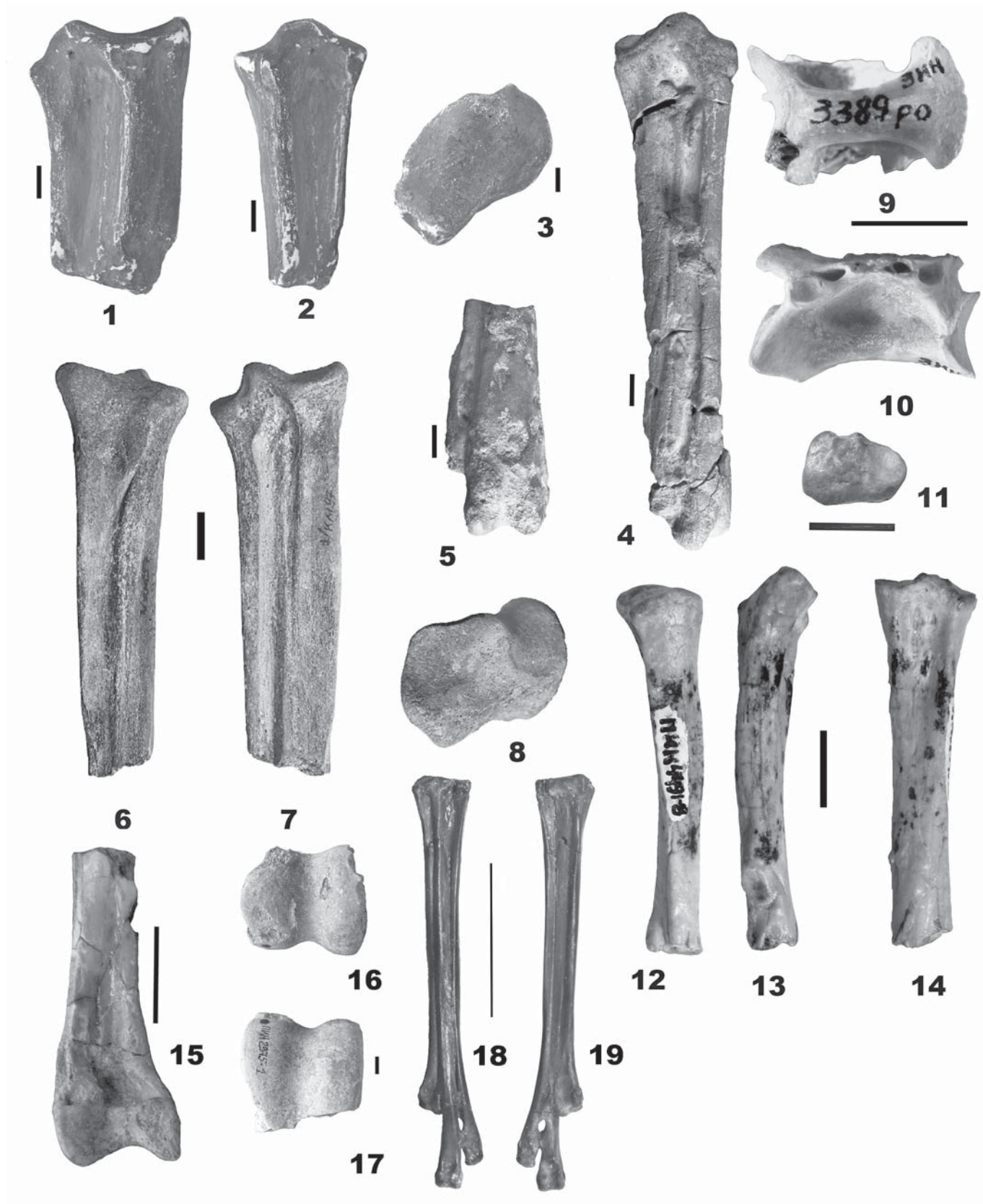
Incolornis martini: [Пантелеев, 1998, с. 8, рис. 6; Аверьянов, 1999, с. 14].

Экз. ЗИН, РО №4609 (голотип *Enantiornis martini* Nesson et Panteleyev, 1993), краниальный эпифиз правого коракониды; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Данный экземпляр был описан как «*Enantiornis*» *martini*, отличаясь некоторыми деталями строения от описанного в этой же статье «*Enantiornis*» *walkeri* [Несов, Пантелеев, 1993]. Позднее







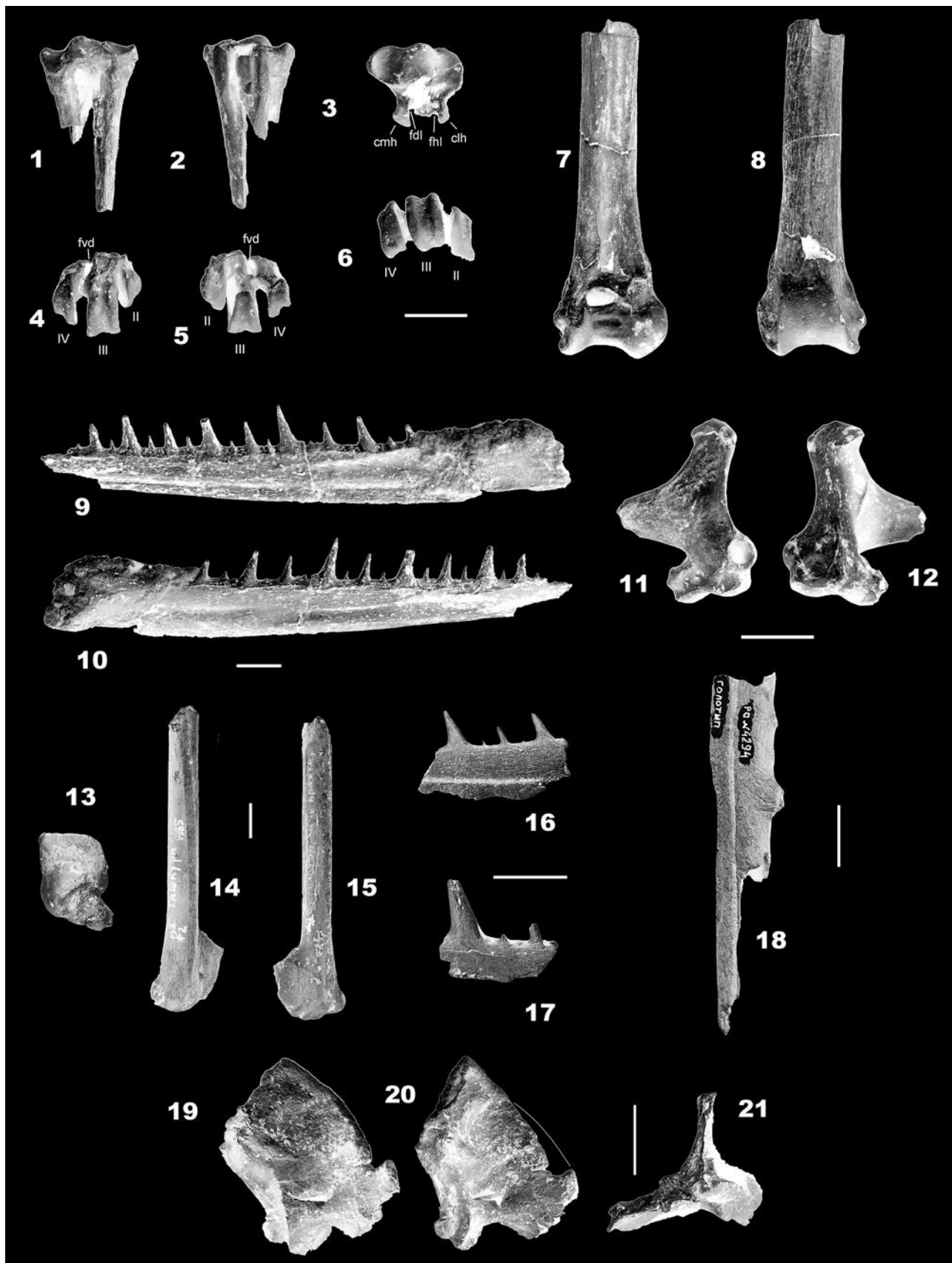


Таблица X. Фиг. 1–4. *Gobipteryx minuta* Elzanowski, 1974; 1–3 – экз. ZPAL, MgR-I/32, череп: 1 – вид с верху, 2 – вид снизу, 3 – вид сбоку; 4 – голотип, ZPAL, MgR-I/12 с вентральной стороны; местонахождение Хульсан, Южно-Гобийский аймак, Монголия; барунгойотская свита, поздний кампан, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 5, 6. *Kizylkumavis cretacea* Nesson, 1984; голотип, ЦНИГР музей, № 51/11915, дистальный фрагмент правой плечевой кости: 5 – с краниальной стороны, 6 – с каудальной стороны; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел. Масштаб – 5 мм.

Фиг. 7–10. *Zhyraornis kashkarovi* Nesson, 1984; 7–8 – голотип, ЦНИГР музей, № 42/11915, неполный синсакрум: 7 – вид сбоку, 8 – вид с вентральной стороны; масштаб – 1 см; 9, 10 – экз. ЦНИГР музей, № 43/11915, туловищный позвонок: 9 – вид сбоку, 10 – вид с каудальной стороны; масштаб – 5 мм; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Фиг. 11, 12. *Zhyraornis logunovi* Nesson, 1992; голотип, ЗИН РО, № 4600, краниальная часть синсакрума: 11 – вид сбоку, 12 – вид снизу; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 13, 14. *Evgenavis nobilis* O'Connor, Averianov et Zelenkov, 2014; голотип, ЗИН РН, № 1/154, правый метатарзус: 13 – с дорсальной стороны; 14 – с плантарной стороны; местонахождение Шестаково-3, Россия; илекская свита, баррем, нижний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15–24. *Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996; голотип, ПИН, № 4492/1, фрагменты расчлененного скелета: 15, 16 – нижняя челюсть: 15 – вид снизу, 16 – вид сбоку; 17 – верхняя челюсть сбоку; 18 – метакarpus с вентральной стороны; 19, 20 – синсакрум и таз: 19 – вид сверху, 20 – вид сбоку; 21 – тарзометатарзус с плантарной стороны; 22 – коракоид с дорсальной стороны; 23 – плечевая кость с краниальной стороны; 24 – тибіотарзус с краниальной стороны; местонахождение Хермин-Цав, Южно-Гобийский аймак, Монголия; барунгойотская свита, поздний кампан, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Таблица XI. Фиг. 1–3. *Lenesornis malshevskyi* (Nesson, 1986); голотип, ЗИН РО, № 3434, краниальная половина синсакрума: 1 – вид сбоку, 2 – вид с дорсальной стороны, 3 – вид с вентральной стороны; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 4–6. *Sazavis prisca* Nesson, 1989; голотип, ЗИН РО, № 3472, дистальный фрагмент правого тибіотарзуса: 4 – вид сбоку, 5 – вид с краниальной стороны, 6 – вид с каудальной стороны; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 7–9. *Explorornis nessovi* Panteleyev, 1998 (nomen dubium); голотип, ЗИН, РО № 4819, краниальная половина левого коракоида: 7 – с дорсальной стороны, 8 – с вентральной стороны, 9 – с медиальной стороны; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 10, 11. *Explorornis walkeri* (Nesson et Panteleyev, 1993); голотип, ЗИН, РО № 4825, краниальная половина левого коракоида: 10 – с медиальной стороны, 11 – с латеральной стороны; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 12–14. *Explorornis martini* (Nesson et Panteleyev, 1993) (nomen dubium); голотип, ЗИН, РО № 4609, краниальный эпифиз правого коракоида: 12 – с дорсальной стороны, 13 – с латеральной стороны; 14 – с медиальной стороны; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15. *Incolornis silviae* Panteleyev, 1998; голотип, ЗИН, РО № 4604, краниальная часть левого коракоида с дорсальной стороны; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 16. *Abavornis bonaparti* Panteleyev, 1998 (nomen dubium); голотип, ЦНИГР музей, № 56/11915, диафиз правого коракоида с дорсальной стороны; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 17–21. *Gurilynia nessovi* Kurochkin, 1999: 17–19 – голотип, ПИН № 4499/12, проксимальный фрагмент левой плечевой кости: 17 – с проксимальной стороны, 18 – с краниальной стороны, 19 – с каудальной стороны; 20 – экз. ПИН, № 4499/14, дистальный фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны; 21 – экз. ПИН, № 4499/13, краниальный эпифиз левого коракоида сбоку; местонахождение Гурилын-Цав, Южно-Гобийский аймак, Монголия; нэмэгэтинская свита, нижний маастрихт, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 22, 23. *Gobipterygiformes* gen. indet.; экз. ЗИН РО, № 3473, полный второй шейный позвонок (эпистрофей): 22 – сверху, 23 – сбоку; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 24–26. *Cerebavis cenomanica* Kurochkin et Saveliev, 2006; голотип, ПИН № 5028/2, эндокраниальное ядро мозга с фрагментарными остатками костной ткани и ядрами костных полостей слуховой области черепа и клиновидных костей: 24 – сбоку, 25 – сверху, 26 – сзади; местонахождение Меловатка-3, Жирновский р-н, Волгоградская обл., Россия; меловатская свита, средний сеноман, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Таблица XII. Фиг. 1–5. *Hesperornis rossicus* Nesson et Yarkov, 1993; 1–3 – слепок с голотипа, ВКМ, № 26306/2, проксимальный фрагмент правого тарзометатарзуса: 1 – с латеральной стороны, 2 – с дорсальной стороны, 3 – с проксимальной стороны; местонахождение Рычково, Суровикинский р-н, Волгоградская обл., Россия; верхняя часть нижнего кампана, верхний мел; 4 – экз. ЗИН, РО № 5464, левый тарзометатарзус; 5 – экз. ЗИН, РО № 5463, дистальная часть левого тарзометатарзуса; местонахождения Карякино, Саратовская обл., Россия; нижний кампан, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 6–8. *Asiahesperornis bazhanovi* Nesson et Prizemlin, 1991; экз. ИЗ НАНК, № 1/КМ 97, проксимальный фрагмент левого тарзометатарзуса: 6 – с плантарной стороны, 7 – с дорсолатеральной стороны, 8 – с проксимальной стороны; по: [Duke et al., 2006]; местонахождение карьер Приозерный, окрестности поселка Кушмурун, Костанайская обл., Казахстан; верхний сантон – нижний кампан, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 9, 10. *Judinornis nogontsavensis* Nesson et Borokin, 1983; голотип ЗИН, РО № 3389, грудной позвонок: 9 – снизу, 10 – сбоку; местонахождение Ногон-Цав, Баянхонгорский аймак, Монголия; маастрихт, поздний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 11–14. *Brodavis mongoliensis* Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012; голотип ПИН, № 4491/8, проксимальный фрагмент левого тарзометатарзуса: 11 – с проксимальной стороны, 12 – с латеральной стороны, 13 – с медиальной стороны, 14 – с дорсальной стороны; местонахождение Бугин-Цав, Монголия; маастрихт, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15. *Hesperornithidae* gen. indet.; экз. ПИН, № 4494/2, дистальный фрагмент правого тибитарзуса; местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия; нэмэгэтинская свита, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 16, 17. *Struthio asiaticus* Milne-Edwards, 1871; экз. ПИН, № 2975/1, изолированный блок метатарзалии III левого тарзометатарзуса: 16 – с дистальной стороны, 17 – с дорсальной стороны; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 18, 19. *Mystiornis cyrili* Kurochkin et al., 2011; голотип РМ TSU 16/5–45, полный левый метатарзус: 18 – с дорсальной стороны; 19 – с плантарной стороны; местонахождение Шестаково-1, Кемеровская обл., Россия; илекская свита, баррем – апт, нижний мел. Масштаб – 1 см.

Таблица XIII. Фиг. 1–12. *Lutetodontopteryx tethyensis* Maug et Zvonok, 2012; 1–6 – голотип SMF Av 553a+b, проксимальный и дистальный фрагменты правого тарзометатарзуса; 1–3 – проксимальная часть: 1 – с дорсальной стороны, 2 – с вентральной стороны, 3 – с проксимальной стороны, 4–6 – дистальная часть: 4 – с дорсальной стороны, 5 – с плантарной стороны, 6 – с дистальной стороны; 7, 8 – экз. SMF Av578b, дистальный фрагмент левого тибитарзуса: 7 – с краниальной стороны, 8 – с каудальной стороны; 9, 10 – экз. SMF Av555, фрагмент левой нижней челюсти: 9 – с латеральной стороны, 10 – с медиальной стороны; 11, 12 – экз. SMF Av559, левая квадратная кость: 11 – с латеральной стороны, 12 – с медиальной стороны; по: [Maug, Zvonok, 2012, figs. 2, 4]. Масштаб – 1 см.

Фиг. 13–15. *Asiavis phosphatica* Nesson, 1986; голотип ЗИН, РО № 3440, фрагмент левого карпометакарпуса: 13 – с проксимальной стороны, 14 – с вентральной стороны, 15 – с дорсальной стороны; местонахождение Ташкура, Узбекистан; верхи среднего эоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 16, 17. *Pelagornithidae* gen. indet.; 27 – экз. ЗИН, РО № 4295, фрагмент челюсти с латеральной стороны; 28 – экз. ЗИН, РО № 4296, фрагмент челюсти с медиальной стороны; местонахождение Джерой II, Узбекистан; средний–верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 18. *Pseudodontornis tshulensis* Averianov et al., 1991; голотип ЗИН, РО № 4294, фрагмент ?правой зубной кости с латеральной стороны; местонахождение Джилга I, Казахстан; верхний палеоцен (ланден). Масштаб – 1 см.

Фиг. 19–21. *Pelagornithidae* gen. indet.; экз. SMF Av 583, краниальный фрагмент грудины: 19 – с вентролатеральной стороны, 20 – с латеральной стороны, 21 – с краниальной стороны, по: [Maug, Zvonok, 2012, fig. 5]; местонахождение Иково (Новопсков), Украина; нижний лютет, средний эоцен. Масштаб – 5 см.

был создан род *Explorornis*, в который обоснованно был помещен «*Enantiornis*» *walkeri*, а «*Enantiornis*» *martini* был перемещен в другой вновь созданный род *Incolornis* [Пантелеев, 1998], представители которого характеризуются сильно уплощенной проксимальной частью диафиза коракоида и мелкими размерами. «*Enantiornis*» *martini* общими очертаниями и пропорциями схож с видами *walkeri* и *nessovi* и отличается большими размерами и робустностью от *Incolornis silviae*. Тем не менее фрагментарность образца и однообразии устройства коракоида у энантиорнисов делают данный материал недиагностичным, как минимум, на родовом уровне.

Catenoleimus anachoretus Panteleyev, 1998

Enantiornithes: [Несов, 1992, с. 24, табл. I, фиг. 6].

Enantiornithes?: [Несов, 1997, с. 149, 204, табл. 19, фиг. 5].

Catenoleimus anachoretus: [Пантелеев, 1998, с. 12, рис. 4].

Экз. ЗИН, РО №4606 (голотип *Catenoleimus anachoretus* Panteleyev, 1998), диафиз левого коракоида; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Данный экземпляр слишком фрагментарен, чтобы определить его точную семейственную принадлежность. Ввиду фрагментарности сомнительна диагностичность признаков, указанных при описании [Пантелеев, 1998]: вытянутость диафиза, узость гребня по краю диафиза, узкое основание лопаточного бугорка (свойственны и для других родов энантиорнисов), указанный сильный наклон головки коракоида к продольной оси кости ложный.

Explorornis nessovi Panteleyev, 1998

Табл. XI, фиг. 7–9

Enantiornithes: [Несов, Пантелеев, 1993, с. 93, рис. 2 и-м; Несов, 1997, с. 149, 204, табл. 19, фиг. 7].

Alexornithidae gen. indet.: [Kurochkin, 1996, p. 30; 2000, p. 536].

Explorornis nessovi: [Пантелеев, 1998, с. 4, рис. 1 а–д].

Экз. ИН, РО № 4819 (голотип *Explorornis nessovi* Panteleyev, 1998), краниальная половина левого коракоида; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Данный вид, типовой для рода *Explorornis*, описан по фрагменту коракоида, лишенному сочленовных поверхностей. Коракоид однообразно устроен у энантиорнисов, поэтому данный материал следует считать не диагностичным не

только на родовом уровне, но даже, вероятно, и на уровне семейства.

Abavornis bonaparti Panteleyev, 1998

Табл. XI, фиг. 16

Aves: [Несов, Боркин, 1983, с. 110, таблица, рис. 4; Несов, 1997, с. 203, табл. 17, фиг. 2].

Enantiornithes: [Несов, 1984, с. 52; Несов, Пантелеев, 1993, с. 93].

Enantiornithidae gen. indet.: [Kurochkin, 1996, p. 29; 2000, p. 536].

Gobipteryx: [Elzanowski, 1995, p. 40].

Abavornis bonaparti: [Пантелеев, 1998, с. 10, рис. 7].

Экз. ЦНИГР музей, № 56/11915 (голотип *Abavornis bonaparti* Panteleyev, 1998), диафиз правого коракоида; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Данный экземпляр в нескольких публикациях изображался и упоминался без какого-либо определения [Несов, 1997, с. 203, табл. 17, фиг. 2; Несов, Боркин, 1983, с. 110, рис. 4; Несов, Пантелеев, 1993, с. 93]. Крайняя фрагментарность не позволяет диагностировать экземпляр даже на семейственном уровне.

ИНФРАКЛАСС ORNITHURAE Haeckel, 1866

ПАРВКЛАСС VORONES Zelenkov, parvclass nov.

Диагноз. Метатарзалии полностью сращены и могут быть частично слиты. Проксимальная часть метатарзалии III не опущена плантарно относительно метатарзалий II и IV.

Состав. Отряды *Mystiornithiformes* Kurochkin et al., 2011, ранний мел Западной Сибири; *Voroniformes* ordo nov., поздний мел Мадагаскара; *Hollandiformes* ordo nov., поздний мел Монголии; *Patagopterygiformes* Alvarenga et Bonaparte, 1992, поздний мел Аргентины.

Замечания. В данный парвкласс мы включаем меловых птиц, более родственных *Vorona berivotrensis* Forster et al., 1996, чем *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758) или *Gobipteryx minuta* Elzanowski, 1974, и отличающихся от всех остальных птиц особым типом строения метатарзуса. У *Vorones* метатарзалии плотно сращены или слиты, как у более прогрессивных веерохвостых птиц, но швы между метатарзалиями обычно еще хорошо заметны. Что более важно, в отличие от более продвинутых веерохвостых птиц, проксимальный конец метатарзалии

III не опущен плантарно относительно метатарзалий II и III и, таким образом, все три метатарзалии расположены копланарно.

Филогенетическое положение *Vorones* остается не до конца ясным. Патагоптериды, довольно крупные нелетающие южно-американские представители этой группы, обычно считаются примитивными членами таксона «*Ornithuromorpha*» [Chiappe, 2002]. То же предполагается и для *Hollandiformes* [Bell et al., 2010]. С другой стороны, *Vorona* при первоописании была помещена в трихотомию среди *Enantiornithes* и *Ornithuromorpha sensu* [Chiappe, 2002]. Филогенетический анализ не выявил положения *Mystiornithiformes* [Kurochkin et al., 2011]. Здесь мы помещаем *Vorones* в *Ornithurae*, но не исключено, что новые находки укажут на базальное положение этой группы по отношению к *Enantiornithes* и *Ornithurae*.

Крайне маловероятно, что более прогрессивные веерохвостые птицы могут быть связаны происхождением с этой группой. Напротив, тип стопы указывает на ее параллельное преобразование у *Vorones* и остальных веерохвостых птиц. Опускание проксимальной части третьей метатарзалии скорее всего происходило еще на стадии неслившегося тарзометатарзуса, и, таким образом, дивергенция *Vorones* и более прогрессивных орнитурных птиц должна была иметь место еще на эволюционном уровне примитивных *Pygostylia*.

Отряд *Mystiornithiformes* Kurochkin et al., 2011

Диагноз. Метатарзалии II, III и IV почти полностью сращены копланарно по всей их длине, за исключением проксимальных концов метатарзалий III и IV; дорсальные поверхности всех трех метатарзалий заострены в виде продольных гребней; дорсальная ямка не выражена; дистальный межкостный канал начинается в дистальной части разгибательной борозды и выходит на проксимальной стенке дистального сосудистого отверстия.

Состав. Семейство *Mystiornithidae* Kurochkin et al., 2011, ранний мел юга Западной Сибири.

Замечания. Ранее указывалось, что для *Mystiornithiformes* характерно отсутствие дистальных тарзалий, приспосаблившихся к метатарзалиям. Указывалось также, что проксимальная часть метатарзуса несет три сочленовные поверхности [Kurochkin et al., 2011]. Этот вопрос, однако, остается открытым: возможно, проксимальная часть метатарзуса *Mystiornithiformes* все же слита с дистальными тарзалиями (как это предполагается для *Vorona*). Наличие трех суставных поверхностей на проксимальной поверхно-

сти цевки *Mystiornithiformes* также подтвердить не удастся.

Семейство *Mystiornithidae* Kurochkin, Zelenkov, Averianov et Leschinsky, 2011

Mystiornithidae: [Kurochkin et al., 2011, p. 111].

Типовой род – *Mystiornis* Kurochkin et al., 2011.

Диагноз. Тот же, что и для отряда.

Состав. Типовой род из раннего мела юга Западной Сибири.

Род *Mystiornis* Kurochkin, Zelenkov, Averianov et Leschinsky, 2011

Mystiornis: [Kurochkin et al., 2011, p. 111].

Типовой вид – *Mystiornis cyrili* Kurochkin et al., 2011.

Диагноз. Проксимальная сочленовная поверхность метатарзалии II сдвинута дистальнее проксимальных сочленовных поверхностей двух других метатарзалий; плантарная часть метатарзалии II выступает проксимально за уровень ее проксимальной сочленовной поверхности; средние части стержней метатарзалий выгнуты плантарно; плантарная сторона метатарзалии II сжата медиолатерально и заметно выступает плантарно; метатарзалия II – самая короткая из трех метатарзалий, ее сочленовный блок сильно уплощен дорсоплантарно и не достигает уровня дистального сосудистого отверстия; сочленовные блоки всех трех метатарзалий лежат в различных плоскостях, так что плоскости сгибания пальцев встречаются плантарно под острыми углами. См. также диагноз отряда.

Видовой состав. Типовой вид из раннего мела юга Западной Сибири.

Замечания. Проксимальные сочленовные поверхности у *Enantiornithes* и у *Vorona* Forster et al., 1996 располагаются на одном уровне. Картина у взрослых *Ornithurae* иная, поскольку проксимальный конец тарзометатарзуса формируется у них слитыми дистальными тарзалиями, полностью покрывающими проксимальные концы метатарзалий. Однако у полувзрослых *Ornithurae* до слияния дистальных тарзалий с метатарзалиями проксимальные концы метатарзалий также расположены на одном уровне. Плантарная выгнутость стержней метатарзалий также характерна для некоторых авизаврид (*Soroavisaurus*) и *Vorona*. Медиолатеральная сжатость метатарзалии II и заостренность ее плантарной стороны также свойственна *Soroavisaurus*. Сильная укороченность метатарзалии II и сходная общая ориентация сагиттальных плоскостей блоков метатарзалий отмечается у раннемелового *Gansus* и у позднемелового *Noguerornis*.

Mystiornis cyrili Kurochkin, Zelenkov, Averianov
et Leschinsky, 2011
Табл. XII, фиг. 18, 19

Голотип – ПМ ТГУ 16/5–45, полный левый тарзометатарзус; местонахождение Шестаково 1, Чебулинский р-н, Кемеровская обл., Россия; илекская свита, баррем – апт, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Kurochkin et al., 2011, p. 112-113].

Распространение. Типовое местонахождение.

Отряд *Hollandiformes* Zelenkov, ordo nov.

Диагноз. Проксимальный и дистальный концы метатарзуса повернуты друг относительно друга под углом около 30°. Метатарзалия II и особенно метатарзалия IV сильно редуцированы и заметно тоньше, чем метатарзалия III. Дорсальные и вентральные гребни хорошо выражены в проксимальной части метатарзуса. Метатарзалия IV оканчивается заметно проксимальнее метатарзалий III и II.

Состав. Семейство *Hollandidae* fam. nov., поздний мел Монголии.

Семейство *Hollandidae* Zelenkov, fam. nov.

Типовой род – *Hollanda* Bell et al., 2010.

Диагноз. Тот же, что и для отряда.

Состав. Типовой род из позднего мела Монголии.

Род *Hollanda* Bell, Chiappe, Erickson, Suzuki,
Watabe, Barsbold et Tsogtbaatar, 2010

Hollanda: [Bell et al., 2010, p. 17].

Типовой вид – *Hollanda luceria* Bell et al., 2010.

Диагноз. В тибиярзусе проксимальные тарзалии полностью слиты с большой берцовой костью, но контур восходящего отростка таранной кости виден; медиальный мыщелок крупнее латерального; в средней части краниальной поверхности стержня непосредственно вблизи дистального эпифиза имеется удлиненный бугорок; на медиальной поверхности кости присутствует сухожильная борозда. Тарзометатарзус удлиненный и тонкий, слегка выгнут латерально; медиолатеральная ось проксимального эпифиза повернута приблизительно на 30° вокруг длинной оси кости по отношению к соответствующей оси дистального эпифиза; метатарзалии II–IV полностью слиты проксимально и расположены копланарно; суставные поверхности явно вогнутые, медиальная суставная поверхность несколько круп-

нее и более округлая, чем латеральная; латеральный край латеральной суставной ямки заметно выдается проксимально; проксимальные питательные отверстия отсутствуют, но проксимально с краниальной стороны между метатарзалиями II и III имеется глубокая выемка; метатарзалия III превышает по длине метатарзалии II и IV; метатарзалия II приблизительно в два раза тоньше метатарзалии III; вентральные поверхности метатарзалий II и III формируют гребни; метатарзалия IV короче метатарзалий II и III; стержень метатарзалии IV сильно редуцирован по отношению к метатарзалиям III и II; сочленовная поверхность метатарзалии I ориентирована плантарно.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Монголии.

Замечания. В первоописании не было приведено диагноза рода. Приведенный здесь диагноз составлен на основе ранее опубликованных изображений и описания [Bell et al., 2010].

Hollanda luceria Bell, Chiappe, Erickson, Suzuki,
Watabe, Barsbold et Tsogtbaatar, 2010
Рис. 47

Hollanda luceria: [Bell et al., 2010, p. 17, figs. 2–4].

Голотип – MPC-b100/202, дистальный фрагмент правого тибиярзуса, правый тарзометатарзус, проксимальная часть базальной фаланги II пальца, две проксимальные и неполная третья фаланга III пальца стопы в сочленении; местонахождение Хермин-Цав, Заалтайская Гоби, Южно-Гобийский аймак, Монголия; барунгойотская свита, верхний кампан, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. MPC-b100/203, дистальная часть левой бедренной кости; экз. MPC-b100/204, левый тибиярзус без дистальной части; экз. MPC-b100/204, стержень левого тибиярзуса; экз. MPCb100/205, проксимальная часть правого тибиярзуса; экз. MPC-b100/206, левая малая берцовая кость; экз. MPCb100/207, правая малая берцовая кость – типовое местонахождение.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Bell et al., 2010].

Распространение. Типовое местонахождение.

ПАРВКЛАСС *APSARAVES* Zelenkov, parvclass nov.

Диагноз. Коракоид с отчетливой дорсальной ямкой на стернальном расширении. В плечевой кости пекторальный гребень ориентирован дорсально, вентральная часть дистального эпифиза выдается существенно дистальнее, чем дорсальная. Бедренная кость с хорошо развитой пателлярной бороздой, пе-



Рис. 47. *Hollanda luceria* Bell et al., 2010. Дистальная часть задней конечности (голотип MPC-b100/202) с дорсальной (а), медиальной (б) плантарной (в) и латеральной (г) сторон [Bell et al., 2010, fig. 2, с изменениями]; местонахождение Хермин-Цав, Монголия; барунгойотская свита, поздний кампан, верхний мел

Обозначения: I-IV – метатарзалии I-IV, III.1-III.3 – фаланги третьего пальца стопы; df – дистальное пита- тельное отверстие; lc – латеральный мыщелок тибии- тарзуса; mc – медиальный мыщелок тибии- тарзуса; mtI-mtIV – метатарзалии I-IV; p – проксимальная фа- ланга второго пальца стопы; pf – проксимальное пита- тельное отверстие; t1, 2 – бугорки

реходящей на краниальную поверхность кости. Ла- теральный мыщелок тибии-тарзуса в несколько раз превосходит медиальный по ширине. Метатарзус слитый, проксимальная часть метатарзалии III опу- щена плантарно относительно метатарзалий II и IV.

Состав. Отряд Apsaraviformes Livezey et Zusi, 2007, ранний мел Китая и поздний мел Монголии.

Замечания. Парвкласс объединяет два известных на сегодняшний день таксона с очень необычной морфологией. *Apsaravis ukhaana* Norell et Clarke, 2001, первый описанный представитель группы, ха- рактеризуется удивительным сочетанием прогрес- сивных признаков энанциорнисов (наличие дорсаль- ной ямки коракоида, сильно выступающий венраль- ный край дистальной части плечевой кости) и вееро- хвостых птиц (прогрессивное строение тарзومتар- зуса, строение пателлярной борозды бедренной кости) и на этом основании считается переходным звеном в эволюции птиц [Norell, Clarke, 2001]. На- блюдается также некоторое сходство с *Vorones*, в частности в строении дистального тибии-тарзуса *Apsaravis* крайне схож с *Vorona* [Clarke, Norell, 2002]. При этом филогенетический анализ обычно поме- щает *Apsaravis* в довольно продвинутое положение на древе веерохвостых [Clarke, Norell, 2002; O’Con- nor, Zhou, 2013].

Недавно из раннего мела Китая была описана еще одна орнитурная птица, *Schizooura lii* Zhou et al., 2012, также демонстрирующая сочетание прогрес- сивных «веерохвостых» черт и энанциорнисовой вилочки [Zhou et al., 2012] и на этом основании по- мещаемая нами в этот парвкласс. К сожалению, пря- мое сравнение *Apsaravis ukhaana* и *Schizooura lii* пока практически невозможно из-за плохой сохра- нности китайского таксона, известного только по го- лотипу, но обе формы демонстрируют схожее стро- ение коракоида (столбчатый, с ровным латеральным краем, практически без латерального отростка), на- поминающее коракоид энанциорнисов. В перво- описании *Schizooura lii* отмечалось, что у этого так- сона проксимальная часть третьей метатарзалии не опущена плантарно [Zhou et al., 2012], т.е. морфо- логия цевки довольно примитивна, но наши личные наблюдения показывают, что опущенность третьей метатарзалии имела место у *Schizooura lii*, так же как у *Apsaravis ukhaana*.

Открытие птиц парвкласса Apsaraves сильно усложняет картину ранней эволюции птиц и отчас- ти опровергает представления ряда авторов [Martin, 1983; Курочкин, 2006] о невозможности выведения морфологии орнитурных птиц из таковой энанци- орнисов. Нужно заметить, что еще до открытия птиц со смешанной орнитурно-энанциорнисовой морфо- логией Несов и Пантелеев [1993] высказывались о возможности происхождения морфологического ти-

па коракоида веерохвостых птиц от состояния, характерного для энанциорнисов.

Отряд Apsaraviformes Livezey et Zusi, 2007

Диагноз. Тот же, что и для парвкласса.

Состав. Семейства Apsaravidae fam. nov., поздний мел Монголии, и Schizoouridae fam. nov., ранний мел Китая.

Семейство Apsaravidae Zelenkov, fam. nov.

Apsaravidae: [Livezey, Zusi, 2007, p. 89 – nomen nudum].

Типовой род – *Apsaravis* Norell et Clarke, 2001.

Диагноз. Симфиз нижней челюсти высокий: расстояние от нижнего края борозды, проходящей по наружной поверхности симфиза, до вентрального края симфиза приблизительно в 4 раза превышает таковое от дорсального края борозды до дорсального края кости.

Состав. Типовой род из позднего мела Монголии.

Замечания. Семейство Apsaravidae было упомянуто в классификации Б. Лайвизи и Р. Цуси [Livezey, Zusi, 2007], но при этом без диагноза и указания типового рода, что делает название непригодным [Международный кодекс..., 2003]. Приведенный здесь диагноз учитывает отличия от другого известного на сегодняшний день семейства, Schizoouridae fam. nov. Schizoouridae отличаются от Apsaravidae тонким нижнечелюстным симфизом. У Schizoouridae расстояние от борозды до вентрального края кости не более чем в два раза превышает расстояние от борозды до дорсального края кости.

Род *Apsaravis* Norell et Clarke, 2001

Apsaravis: [Norell, Clarke, 2001, p. 181, figs. 1–3; Clarke, Norell, 2002, p. 3].

Типовой вид – *Apsaravis ukhaana* Norell et Clarke, 2001.

Диагноз. Род монотипического семейства.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Монголии.

Apsaravis ukhaana Norell et Clarke, 2001

Рис. 48

Apsaravis ukhaana: [Norell, Clarke, 2001, p. 181, figs. 1–3; Clarke, Norell, 2002, p. 3, figs. 1–23].

Голотип – IGM, № 100/1017, почти полный частично сочлененный скелет, без черепа; местонахождение Ухаа-Толгод, Южно-Гобийский аймак, Мон-

голия; формация Джадохта, верхний кампан – нижний маастрихт, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода. Описание см. [Clarke, Norell, 2002].

Распространение. Типовое местонахождение.

ПАРВКЛАСС AMBIORTES Zelenkov, parvclass nov.

Диагноз. Дорсальная поверхность стернального расширения коракоида без хорошо развитого оформленного углубления (дорсальной ямки). Пекторальный гребень плечевой кости ориентирован дорсально; сочленовная поверхность головки плечевой кости ориентирована проксимально и каудально, но не краниально (головка не глобулярная); дистальный край плечевой кости не скошен вентрально. Метатарзус слит, третья метатарзалия опущена плантарно относительно метатарзалий II и IV.

Состав. Отряд Ambiortiformes Kurochkin, 1982, ранний мел Монголии и Китая.

Замечания. К данному парвклассу мы относим птиц, морфология и план строения которых очень сходны с таковыми современных представителей класса, но которые отличаются примитивным устройством плечевого сустава. Так, пекторальный гребень плечевой кости у представителей Ambiortes ориентирован дорсально (как у энанциорнисовых птиц), в то время как он ориентирован краниально не только у более продвинутых птиц, но и у многих тероподных динозавров. Другая характерная особенность – отсутствие глобулярной головки плечевой кости. Примечательно, что, несмотря на крайне примитивное строение проксимальной части плечевой кости, коракоид и лопатка у этих птиц были вполне современного типа.

Для *Gansus yumenensis* Hou et Liu, 1984, описанного по фрагменту задней конечности из ранне-меловой формации Шиягоу провинции Ганьсю Китая [Hou, Liu, 1984], был установлен отряд Gansuiformes. В последние годы было найдено несколько фрагментов скелетов, пять из которых отпрепарированы и описаны, и по строению фаланг лапы отнесены к *Gansus yumenensis* [You et al., 2006]. Новые материалы по *Gansus* показывают, что этот род близок к *Ambiortus* [O'Connor, Zelenkov, 2013].

Отряд Ambiortiformes Kurochkin, 1982

Диагноз. Тела шейных позвонков вытянуты дорсовентрально. Ветви вилок почти параллельны друг другу, в области симфиза образуют небольшой

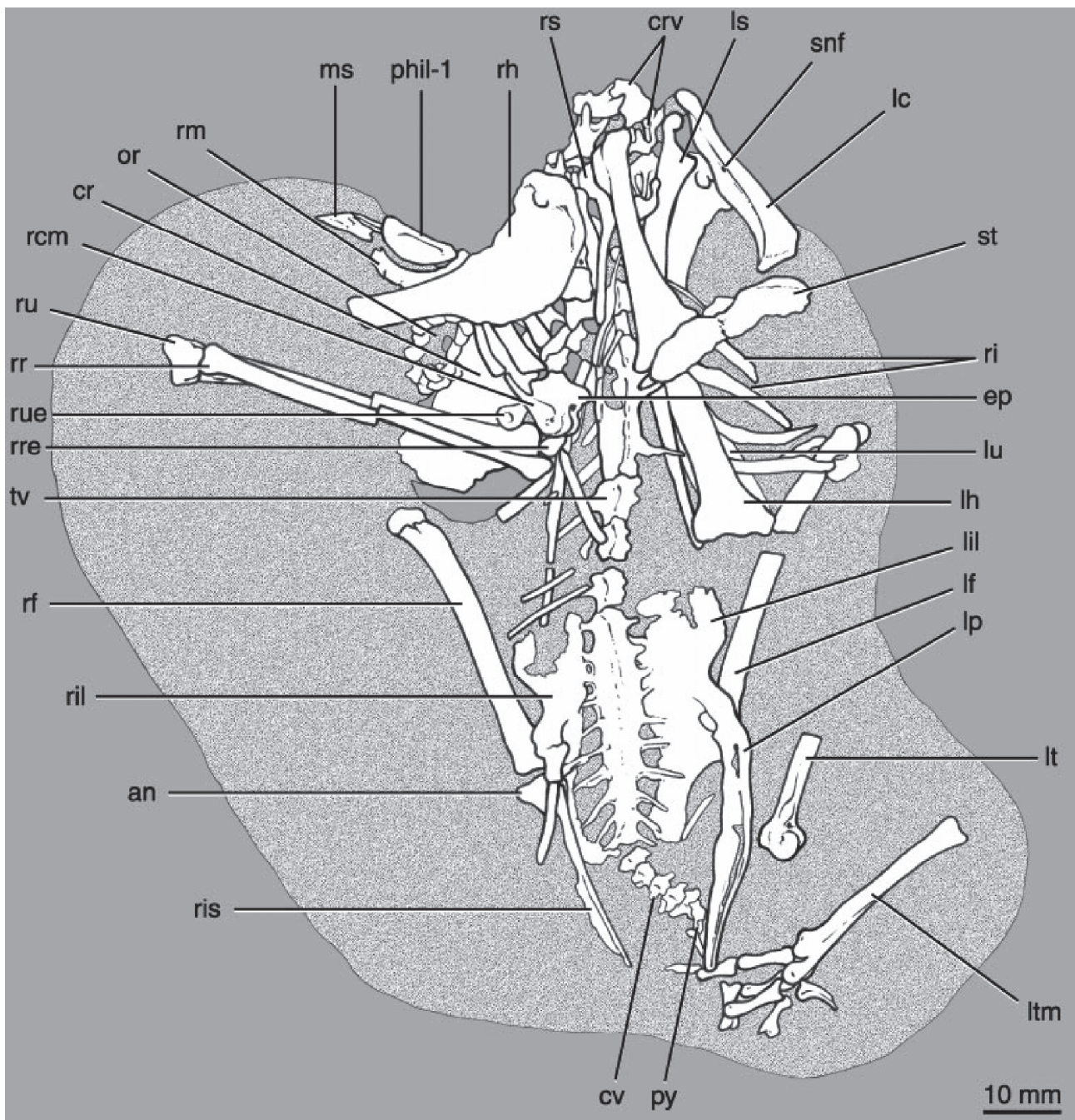


Рис. 48. *Apsaravis ukhaana* Norell et Clarke, 2001. Неполный скелет (голотип IGM, №100/1017); местонахождение Ухаа Толгод, Монголия [Clarke, Norell, 2001, fig. 1]; формация Джадохта, верхний кампан – ранний маастрихт, верхний мел

Обозначения: an – противоктел, cr – череп, crv – шейные позвонки, cv – хвостовые позвонки, ep – передний пястный отросток, lc – левый коракоид, lf – левая бедренная кость, lh – левая плечевая кость, lil – левая подвздошная кость, lp – левая лобковая кость, ls – левая лопатка, lt – левый тибииотарзус, ltm – левый тарзометатарзус, lu – левая локтевая кость, ms – симфиз нижней челюсти, or – глазница, phil-1 – проксимальная фаланга большого пальца крыла, ru – пигостиль, rcm – правый карпометакарпус, rf – правая бедренная кость, rh – правая плечевая кость, ri – ребра, ril – правая подвздошная кость, ris – правая седалищная кость, tm – правая ветвь нижней челюсти, tr – правая лучевая кость, tre – правая лучевая кость запястья, rs – правая лопатка, ru – правая локтевая кость запястья, snf – медиальная борозда коракоида, st – грудина, tv – грудные позвонки

бугорок, направленный каудально; дорсальные вершины ветвей вилочка притуплены, без выраженной

сочленовой поверхности для коракоида. Прямой, укороченный и трехгранный акрокоракоидный от-

росток имеет заостренную краниальную вершину. Широкий прокоракоидный отросток перпендикулярен диафизу коракоида; отверстие надкоракоидного нерва расположено в основании прокоракоидного отростка на плоской поверхности с медиальной стороны. Диафиз коракоида длинный, его латеральный край прямой. Латеральный отросток стеральной части коракоида удлинённый. Акромион лопатки удлинённый краниально, заостренный, уплощенный дорсовентрально, с бугорком на дорсальной поверхности. Головка плечевой кости проксимально выпуклая и расположена в средней части проксимального эпифиза; поперечная борозда на вентральном выступе проксимального эпифиза представлена только ямкой («fossa ligament»); вырезка плечевой головки слабо выражена. Высота пекторального гребня равна ширине диафиза плечевой кости. Шишковидный (knob-like [Houde, 1988]) биципитальный гребень практически не развит, плечевое утолщение не выражено.

Состав. Семейства *Ambiortidae* Kurochkin, 1982, ранний мел Монголии; семейства *Gansuidae* Hou et Liu, 1984, *Yixianornithidae* Zhou et Zhang, 2006, *Yanornithidae* Zhou et Zhang, 2001, *Songlingornithidae* Hou, 1997, *Chaoyangornithidae* Hou, 1997, *Hongshanornithidae* O'Connor, Gao et Chiappe, 2010 – все ранний мел Китая.

Замечания. Систематика представителей *Ambiortiformes* требует ревизии. *Yixianornithidae* Zhou et Zhang, 2006 и *Yanornithidae* Zhou et Zhang, 2001 могут оказаться младшими синонимами *Songlingornithidae* Hou, 1997 или даже *Ambiortidae* Kurochkin, 1982. Отнесение к данному отряду семейства *Chaoyangornithidae*, известному по единственному фрагментарному скелету, во многом дискуссионно [O'Connor, Zhou, 2013].

Место *Ambiortiformes* в системе класса *Aves* подвергалось дискуссии, история которой подробно изложена в работе Курочкина [Kurochkin, 1999]. В основном это было связано с формой позвонков, которые первоначально под вопросом были обозначены как амфицельные [Курочкин, 1982]. Это вело к предположению о родстве с *Ichthyornithiformes* [Martin, 1987, 1991], с которыми *Ambiortiformes* также сходны строением биципитального гребня и неразвитостью плечевого утолщения. Последующее препарирование показало, что шейные позвонки *Ambiortus* имеют гетероцельное строение. В кладистической филогении *Ambiortus* попадал в разные места среди *Ornithurae* [Sereni, Rao, 1992; Chiappe, 2001, 2002]; в недавней кладограмме, полученной O'Connor с соавторами [O'Connor et al., 2011a; O'Connor, Zelenkov, 2013], филогенетическое положение *Ambiortus* среди продвинутых *Ornithuromorpha* оказывается неразрешенным. Отнесение *Ambi-*

ortus к кладе *Palaeognathae* отвергается, поскольку считается, что объединяющие их черты строения примитивны для орнитуроморфных птиц [Hou, 2002].

Было показано, что *Otogornis* Hou, 1994 из нижнего мела Китая имеет ряд общих специфических признаков с *Ambiortus*: утолщенный трехгранный акроракоид, плоский и широкий гленоид лопатки, срединное положение маленькой и овальной головки плечевой кости, мелкая и без пневматических отверстий пневматическая впадина, длинная и тонкая промежуточная фаланга большого пальца кисти [Kurochkin, 1999]. С *Palaeognathae*, и в частности с *Lithornithidae*, их объединяет краниально выступающий и дорсовентрально уплощенный акромион лопатки, присутствие бугорка на дорсальной поверхности акромиона, выступающий вентральный угол проксимального эпифиза плечевой кости и специфический краниальный бугорок на краниальной стороне вентрального выступа этого проксимального эпифиза [Kurochkin, 1999]. На этих основаниях *Otogornis* был помещен в отряд *Ambiortiformes* [Kurochkin, 1999]. Родственные связи *Ambiortus* и *Otogornis*, так же как и их отношение к *Palaeognathae*, не были приняты [Hou, 2002]. В частности, *Otogornis* в настоящее время считается представителем *Enantiornithes* [Zhou, Hou, 2002; Chiappe, Walker, 2002; O'Connor et al., 2011a].

Семейство *Ambiortidae* Kurochkin, 1982

Ambiortidae: [Курочкин, 1982, с. 453; Kurochkin, 2000, p. 547].

Типовой род – *Ambiortus* Kurochkin, 1982.

Диагноз. Латеральная трабекула грудины заметно отставлена латерально относительно тела грудины и на конце загнута медиально.

Состав. Типовой род из раннего мела Монголии.

Замечания. Семейство *Ambiortidae* надежнее всего отличается от других представителей отряда строением грудины [O'Connor, Zelenkov, 2013], что отражено в приведенном здесь обновленном диагнозе семейства. Первоначальный диагноз семейства и отряда [Курочкин, 1982] был составлен из состояний признаков, ныне известных у многих раннемеловых веерохвостых птиц, и поэтому пересмотрен.

Род *Ambiortus* Kurochkin, 1982

Ambiortus: [Курочкин, 1982, с. 453; Kurochkin, 1985a, p. 272; 1985b, p. 193; 1999, p. 277; 2000, p. 549; Hou, 2002, p. 350].

Типовой вид – *Ambiortus dementjevi* Kurochkin, 1982.

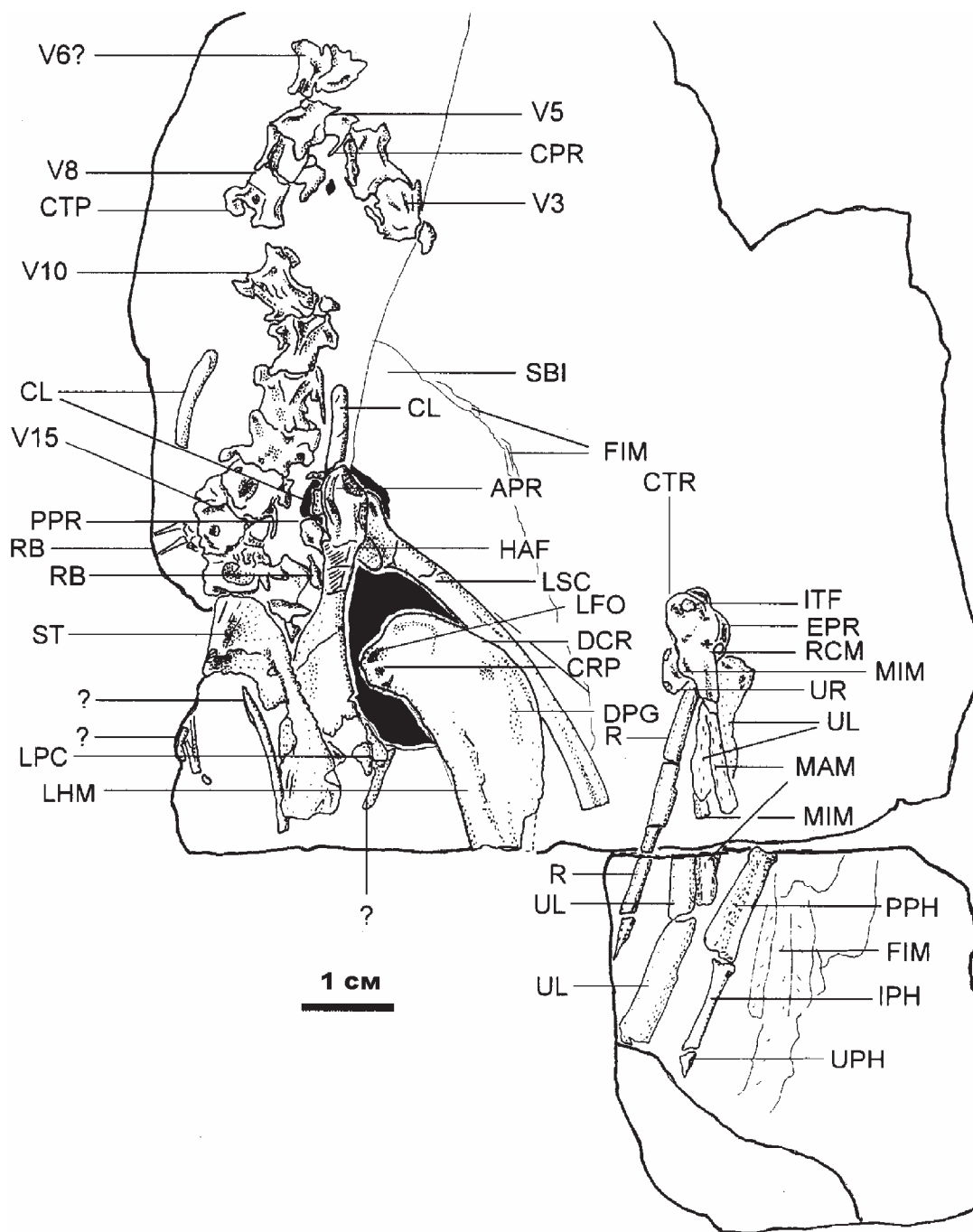


Рис. 49. *Ambortus dementjevi* Kurochkin, 1982. Фрагмент скелета с отпечатками маховых перьев голотип (ПИН, №3790/271, 3790/272) [Kurochkin, 1999, fig. 3]; местонахождение Хурилт-Улан-Булак, Монголия; верхи неокома, нижний мел

Обозначения: APR – акрокоракоидный отросток; CL – ключица; CPR – реберный отросток; CRP – краниальная ямка; CTR – каудальный поперечный отросток; DCR – дельтопекторальный гребень; DPG – дельтопекторальный гребень; EPR – разгибательный отросток; FIM – отпечатки перьев; HAF – сочленовная поверхность плечевой кости; IPH – промежуточная фаланга большого пальца крыла; ITF – надблоковая ямка; LFO – сухожильная ямка; LHM – левая плечевая кость; LPC – латеральный отросток коракоида; LSC – левая лопатка; MAM – большая метакарпalia; MIM – малая метакарпalia; PPH – проксимальная фаланга большого пальца крыла; PPR – прокоракоидный отросток; R – лучевая кость; RB – ребро; RCM – правый карпометакарпус; SBI – отпечатки мягких тканей; ST – грудина; V3-V15 – 3–15 позвонки; UL – локтевая кость; UPH – когтевая фаланга большого пальца крыла; UR – локтевая кость запястья

Диагноз. Род монотипичного семейства.

Видовой состав. Типовой вид из раннего мела Монголии.

Ambiortus dementjevi Kurochkin, 1982

Рис. 49

Ambiortus dementjevi: [Курочкин, 1982, с. 453, рис. 1, 2; Kurochkin, 1985a, p. 272, figs. 1, 2; 1985b, p. 193, figs. 1, 2; 1999, p. 277, figs. 1–5; 2000, p. 549, figs. 27.7, 27.8].

Голотип – ПИН, №3790/271, 3790/272, часть позвоночника, часть плечевого пояса и передней конечности левой стороны с отпечатками маховых перьев; местонахождение Хурилт-Улан-Булак, южнее горы Цэцэн-Ула, Баян-Хонгорский аймак, Монголия; ундурухинская свита, верхи неокома, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода. Описание см. [Kurochkin, 1999].

Распространение. Типовое местонахождение.

ПАРВКЛАСС HESPERORNITHES Fürbringer, 1888

Диагноз. Челюсти с зубами. Коракоид укорочен и широк (практически не столбчатый), акрокоракоидный отросток едва выражен; хорошо развит ключичный отросток. Сочленение ключицы с коракоидом отсутствует. Киль грудины не развит. Плечевая кость с длинным редуцированным стержнем; мышелки не выражены. Тарзометатарзус полностью слитый, проксимальная часть третьей метатарзалии опущена плантарно; гипотарзус не развит.

Состав. Отряд Hesperornithiformes Sharpe, 1899 из мела Северного полушария.

Замечания. М. Фюрбрингер [Fürbringer, 1888] поместил гесперорнисов в отдельный подкласс птиц Hesperornithes. Эти зубастые меловые птицы, специализированные к водному образу жизни и утратившие способность к полету, демонстрируют крайне примитивную морфологию и могут оказаться даже примитивнее, чем представители подкласса Ambiortus. Недавнее исследование, направленное на реконструкцию мускулатуры и связочного аппарата задней конечности *Hesperornis regalis*, выявило специфику устройства их локомоторного аппарата [Zinoviev, 2011]. Современные филогенетические исследования либо помещают гесперорнисов в качестве сестринской группы к современным птицам (Neornithes) [O'Connor, Zhou, 2013], либо базальнее на филогенетическом древе в качестве сестринской группы к Neornithes+Ichthyornithes [Clarke, 2004].

Помимо признаков, отмеченных в диагнозе, данный подкласс характеризуется следующим сочетанием черт. Текодонтные зубы сидят в общей продольной борозде. На предчелюстной кости зубов нет. Небные кости узкие и длинные. Имеется маленькая предзубная кость. Между угловой и пластинчатой костями развито внутреннее нижнечелюстное сочленение. Шейные и передние туловищные позвонки гетероцельные. Грудина лишена кила. Коракоиды короткие и широкие. Ключицы не срослись. Скелет крыла сильно редуцирован. Таз уплощенный с боков с длинными подвздошной, седалищной и лобковой костями, не срастающимися каудально. Коленная чашечка большая трехгранная с отверстием для сухожилия *m. ambiens*. Кнемиальные гребни тибиотарзуса короткие с закругленной проксимальной вершиной. Надсухожильный мостик в дистальной части тибиотарзуса отсутствует. Тарзометатарзус уплощен латеромедиально с закрученной наружу дистальной частью. Гипотарзус не развит. Латеральный гребень на дорсальной стороне тарзометатарзуса сильно выступает дорсально, дистально он переходит на блок метатарзалии IV. На плантарной стороне диафиза медиальный край сильно выступает плантарно. Блок метатарзалии IV и четвертый палец наиболее длинные.

Отряд Hesperornithiformes Sharpe, 1899

Диагноз. Отряд монотипичного парвкласса.

Состав. Семейства Enaliornithidae Fürbringer, 1888, конец раннего мела или начало позднего мела Англии; Hesperornithidae Marsh, 1872, поздний мел Северной Америки и Евразии; Baptonithidae Richmond et Lucas, 1910, поздний мел Северной Америки и Евразии; Brodavidae Martin et al., 2012, поздний мел Северной Америки и Евразии.

Замечания. Отряд Hesperornithiformes, так же как Hesperornithidae и *Hesperornis*, раньше формально и исчерпывающе не диагностировались. Лишь Мартин с соавторами [Martin, Tate, 1976; Martin, 1983; Galton, Martin, 2002] выделили специфические структуры для отряда Hesperornithiformes, на чем основан вышеприведенный диагноз. Кларк [Clarke, 2004] посчитала Hesperornithiformes младшим синонимом клады Hesperornithes, которую она определила как включающую всех птиц, более родственных *Hesperornis regalis*, чем современным птицам. Диагнозы для Hesperornithidae, Baptonithidae, *Hesperornis* и *Baptonis*, приведенные ниже, основаны на нескольких публикациях [Lambrecht, 1933; Marsh, 1875, 1877, 1880; Martin, Tate, 1976; Martin, 1980, 1984; Galton, Martin, 2002].

Семейство Hesperornithidae Marsh, 1872

Hesperornidae: [Marsh, 1872, p. 363].

Hesperornithidae: [Marsh, 1876, p. 509; Lambrecht, 1933, S. 245; Wetmore, 1960, p. 23; Brodkorb, 1963, p. 191; Несов, Ярков, 1993, с. 50; Tokaryk, 1998, p. 671; Ярков, Несов, 2000, с. 7; Kurochkin, 2000, p. 544; Panteleyev et al., 2004, p. 117; Rees, Lindgren, 2005, p. 1322; Dyke et al., 2006, p. 948; Bell, Everhart, 2009, p. 8].

Типовой род – *Hesperornis* Marsh, 1872.

Диагноз. В постацетабулярном отделе синсакрума слиты 10 позвонков и 2 позвонка образуют пигостиль. Продольные оси коракоида и лопатки лежат почти на одной прямой линии. Передняя конечность рудиментарна, сохраняется только плечевая кость. Коленная чашечка лежит у латерального мышцелка бедренной кости. Блок метатарзалии IV заметно превышает по размерам блок метатарзалии III и выдается дистальнее за уровень блока метатарзалии III.

Состав. Роды *Asiahesperornis* Nessel et Przemlin, 1991, поздний мел Казахстана; *Canadaga* Hou, 1999, поздний мел Канады; *Hesperornis* Marsh, 1872, поздний мел Северной Америки и Евразии; *Parahesperornis* Martin, 1984, поздний мел США; *Potamornis* Elzanowski, Paul et Stidham, 2001, поздний мел США.

Замечания. Отнесение рода *Potamornis* к данному семейству во многом условно и требует подтверждения.

Род *Hesperornis* Marsh, 1872

Hesperornis: [Marsh, 1872, p. 57; 1880, p. 195; Lambrecht, 1933, S. 245; Wetmore, 1960, p. 23; Brodkorb, 1963, p. 191; Fox, 1974, p. 1335; Несов, Ярков, 1993, с. 50; Tokaryk, 1998, p. 671; Kurochkin, 2000, p. 544; Ярков, Несов, 2000, с. 7; Martin, Lim, 2002, p. 166; Panteleyev et al., 2004, p. 117; Rees, Lindgren, 2005, p. 1322].

Lestornis: [Marsh, 1876, p. 509].

Coniornis: [Marsh, 1893, p. 82; Brodkorb, 1963, p. 192].

Hargeria: [Lucas, 1903, p. 552].

Типовой вид – *Hesperornis regalis* Marsh, 1872.

Диагноз. Слезная кость расширена. Стерральная часть коракоида расширена. Акрокоракоидный отросток отсутствует. Бедренная кость короткая, сильно уплощенная краниокаудально. Подколенная ямка глубока. Дистальный эпифиз тибиотарзуса только слегка отогнут медиально. Дистальный эпифиз тарзометатарзуса закручен вокруг продольной оси кости наружу приблизительно на 70°. Блок метатарзалии IV почти в три раза крупнее, чем блок

метатарзалии III, и выдается дистальнее за конец последней на половину своей длины.

Видовой состав. *Hesperornis regalis* Marsh, 1872, поздний мел США; *H. crassipes* Marsh, 1876, поздний мел США; *H. gracilis* Marsh, 1876, поздний мел США; *H. altus* (Marsh, 1893), поздний мел США; *H. montanus* Shufeldt, 1915, поздний мел США; *H. rossicus* Nessel et Yarkov, 1993, поздний мел России; *H. chowi* Martin et Lim, 2002, поздний мел США; *Hesperornis? bairdi* Martin et Lim, 2002, поздний мел США; *Hesperornis? macdonaldi* Martin et Lim, 2002, поздний мел США; *Hesperornis? mengeli* Martin et Lim, 2002, поздний мел Канады.

Hesperornis rossicus Nessel et Yarkov, 1993

Табл. XII, фиг. 1–5

Hesperornis rossica: [Несов, Ярков, 1993, с. 50, рис. 3а–ж; Аверьянов, 1999, с. 18].

Hesperornis rossicus: [Kurochkin, 2000, p. 545; Panteleyev et al., 2004, p. 117, figs. 3–6].

Голотип – Волгоградский краеведческий музей ВКМ, № 26306/2, проксимальный фрагмент правого тарзометатарзуса; местонахождение Рычково на берегу Цимлянского водохранилища между разбедами Рычково и 278 км, Суворовинский район, Волгоградская область, Россия; верхняя часть нижнего кампана (зона *Belemnellocamach mamillatus*), верхний мел.

Материал. Голотип; экз. ВКМ, № 26306/3, дистальная часть левого тарзометатарзуса; экз. ВКМ, № 26306/2а, фрагмент (?)16-го шейного позвонка; экз. ВКМ, № 26306/2б, фаланга пальца лапы; (все из типового местонахождения); Шведский музей естественной истории, экземпляр без номера из коллекции № 398, местонахождение Ивё-Клак, ранний кампан; фрагмент проксимального эпифиза правого тарзометатарзуса; экз. ЗИН, РО № 5464, левый тарзометатарзус; экз. ЗИН, РО № 5463, дистальная часть левого тарзометатарзуса; экз. ПИН, № 5027/5, проксимальная часть правого тарзометатарзуса; последние три из местонахождения Карякино, Саратовская обл., Россия; нижний кампан, верхний мел.

Диагноз. Очень крупный гесперорнис, приблизительно на 20 % крупнее *H. regalis* Marsh, 1872. Сочленовная поверхность проксимального эпифиза тарзометатарзуса сильно расширена латеромедиально (поперечно) и дорсоплантарно. Хорошо выражен сдвиг всей сочленовной поверхности по диагонали. Латеральный край латеральной суставной ямки выходит проксимально за уровень межъямочного выступа. Медиальная суставная ямка опущена заметно дистальнее по отношению к латеральной. Площадь медиальной суставной ямки приблизительно в два раза больше, чем у латеральной. По медиальной стороне диафиза от проксимального эпифи-

за к слиянию блока метатарзалии III и блока метатарзалии II проходит неглубокая борозда, очевидно для сухожилия общего разгибателя пальцев. Эта борозда отделена от основной разгибательной борозды невысоким гребнем. Медиальный плантарный гребень высокий, широкий и заостренный. Блок метатарзалии III и блок метатарзалии II сильно редуцированы и сдвинуты почти полностью на плантарную сторону по отношению к блоку метатарзалии IV.

Распространение. Типовое местонахождение; нижнекампанские местонахождения Карякино в Саратовской области, Россия и Ивё-Клак в южной Швеции.

Замечания. Кроме голотипа и дистального фрагмента левого тарзометатарзуса в материалы типовой серии *H. rossicus* включены фрагмент проксимального эпифиза тарзометатарзуса, фаланга пальца лапы, два фрагмента позвонков и фрагмент проксимального эпифиза тарзометатарзуса из Ивё-Клак [Несов, Ярков, 1993]. По тарзометатарзусу лучшей сохранности *H. rossicus* был установлен в Саратовской области в местонахождении Карякино [Panteleyev et al., 2004]. На этом основании все сомнения о видовой принадлежности фрагментов типовой серии из Рычково и по крайней мере одного дистального фрагмента тарзометатарзуса из Береславки [Ярков, Несов, 2000, рис. 2, фиг. ж–и] должны быть оставлены. Однако корректно сравнить экземпляр из Береславки с тарзометатарзусом *H. rossicus* из Карякино не представляется возможным из-за его крайней степени окатанности и фрагментарности, поэтому его можно определять только как *Hesperornithidae* indet., как он и был обозначен в исходной публикации [Ярков, Несов, 2000].

Фрагмент тарзометатарзуса из Ивё-Клак также с большим сомнением может быть помещен в данный вид. Насколько можно судить по опубликованным фотоизображениям [Несов, Ярков, 1993, рис. 3м–с], у шведского экземпляра дорсальная ямка гораздо менее узкая и глубокая (что отмечено этими авторами, но оправдано молодым индивидуальным возрастом этого экземпляра), отсутствуют два проксимальных питательных отверстия и латеральный край латеральной суставной ямки заметно поднят проксимально.

Hesperornis sp. 1

Hesperornis sp.: [Несов, Ярков, 1993, с. 52, рис. 4а–д; Ярков, Несов, 2000, с. 7].

Hesperornis rossicus: [Panteleyev et al., 2004, p. 119, fig. 6].

Экз. ЗИН, РО № 5099, фрагмент латеральной части проксимального эпифиза тарзометатарзуса; местонахождение Рычково, правый берег Цимлян-

ского водохранилища близ разъезда 278 км, Волгоградская область, Россия; нижний кампан, верхний мел.

Замечания. Первоначально в двух публикациях был обозначен как *Hesperornis* sp. Но позднее был отнесен к *H. rossicus* [Panteleyev et al., 2004], без достаточных на это оснований.

Hesperornis sp. 2

Hesperornis sp.: [Ярков, Несов, 2000, с. 7, рис. 1а–г].

Экз. без номера, коллекция Волгоградского краеведческого музея, туловищный позвонок; местонахождение Рычково, правый берег Цимлянского водохранилища близ разъезда 278 км, Волгоградская область, Россия; нижний кампан, верхний мел.

Замечания. Описан как 22-й позвонок, отличающийся от такового *H. regalis* деталями строения – более выступающими латерально вентролатеральными углами каудальной части тела позвонка и менее глубокой краниальной сочленовной поверхностью [Ярков, Несов, 2000].

Род *Asiahesperornis* Nessov et Prizemlin, 1991

Asiahesperornis: [Несов, Приземлин, 1991, с. 102; Аверьянов, 1999, с. 10; Kurochkin, 2000, p. 546; Dyke et al., 2006, p. 948].

Типовой вид – *Asiahesperornis bazhanovi* Nessov et Prizemlin, 1991.

Диагноз. Медиальный мышцелок тибиятарзуса сильно уплощен медиолатерально. Профиль проксимальной сочленовной поверхности тарзометатарзуса при взгляде с проксимальной стороны близок к квадратному. Тарзометатарзус в целом довольно грацилен, с параллельными латеральной и медиальной поверхностями. Дистальный эпифиз тарзометатарзуса почти не повернут вокруг продольной оси кости по отношению к проксимальному эпифизу. Дорсальная ямка сравнительно глубока и узка. Средняя часть латерального гребня на дорсальной стороне тарзометатарзуса нависает над глубокой разгибательной бороздой. Заметные медиальная и латеральная борозды проходят вдоль медиальной стороны по дорсальной поверхности стержня, латеральная борозда дистально завершается отчетливой ямкой проксимальнее блока метатарзалии III. Латеральный и медиальный плантарные гребни тарзометатарзуса хорошо развиты, заострены, но высота их различается незначительно, и сгибательная борозда неглубокая. Основание блока метатарзалии IV заметно массивнее основания блока метатарзалии III. На плантарной стороне блока метатарзалии III развита заметная бороздка. Суставная поверхность метатарзалии I очень невелика по размеру.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Казахстана.

Замечания. Диагноз основан на оригинальном описании [Несов, Приземлин, 1991] с последующими уточнениями [Kurochkin, 2000] и дополнениями [Dyke et al., 2006].

Asiahesperornis bazhanovi Nesson et Prizemlin, 1991
Табл. XII, фиг. 6–8

Asiahesperornis bazhanovi: [Несов, Приземлин, 1991, с. 102, рис. 1–2; Несов, Ярков, 1993, рис. 4р–т; Аверьянов, 1999, с. 10; Kurochkin, 2000, p. 546; Dyke et al., 2006, p. 948, figs. 3, 4].

Голотип – ИЗ НАНК, № 5/287/86а, фрагмент левого тарзометатарзуса; местонахождение карьер Приозерный, окрестности поселка Кушмурун, Костанайская область, Казахстан; журавлевская свита, верхний сантон – нижний кампан, верхний мел.

Материал. Голотип; экз. ИЗ НАНК, № 4/КМ 97, фрагмент нижней челюсти; экз. ИЗ НАНК, № 22/КМ 97, изолированный зуб; экз. ИЗ НАНК, № 2/КМ 97, шейный позвонок; экз. ИЗ НАНК, № 5/КМ 97, дистальный фрагмент правой бедренной кости; экз. ИЗ НАНК, № 218/Б-2003, стержень левого тибиятарзуса; экз. ИЗ НАНК, № 5/287/86б, диафиз правого тарзометатарзуса; экз. ИЗ НАНК, № 1/КМ 97, проксимальный фрагмент левого тарзометатарзуса; экз. ИЗ НАНК, № 3, фрагмент левого тарзометатарзуса; экз. ИЗ НАНК, № 220/Б-2003, дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса; экз. ЗИН, РО №4983, проксимальная часть левого тарзометатарзуса; типовое местонахождение.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, Приземлин, 1991, с. 102; Dyke et al., 2006, p. 949].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В 1991 и 1992 гг. в карьере Приозерном были собраны новые материалы по *A. bazhanovi*, некоторые из которых оказались гораздо лучшей полноты и сохранности, чем первоначально описанные. Данные по ним использованы в уточненном диагнозе. В первой статье по этому виду [Несов, Приземлин, 1991] в типовую серию были включены фрагмент правого тибиятарзуса экз. ИЗ НАНК, № 5/287/86б, проксимальная часть левого тарзометатарзуса экз. ИЗ НАНК, № 5/287/86в, туловищный позвонок экз. ИЗ НАНК, № 5/287/86, туловищный позвонок экз. ИЗ НАНК, № 5/203/87. В следующей статье [Несов, Ярков, 1993] голотип *A. bazhanovi* был изображен на фототаблице, в подписях к которой отмечено, что экз. № 5/287/86в, вероятно, принадлежит другому виду, для экземпляров № 5/287/86б и № 5/287/86 не указана их систематическая принадлежность, а изображенный экз. № 5/203/87 нигде не упомянут в тексте. В статье Г.

Дайка с соавторами [Dyke et al., 2006] экз. №5/293/86б назван стержнем правого тарзометатарзуса, а экз. №5/287/86в – дистальным концом правого тибиятарзуса. Таким образом, вопрос о типовой серии по *A. bazhanovi* нуждается в дополнительной проработке.

В первой публикации [Несов, Приземлин, 1991] отложения карьера Приозерный с остатками гесперорнитид были сопоставлены с журавлевской свитой, относимой к верхнему кампану – нижнему маастрихту. Позднее отложения были отнесены к эгинсайской свите [Nesson, 1992b], что было принято в двух сводках [Kurochkin, 2000; Padian, 2004]. Дайк с соавторами [Dyke et al., 2006] специально отмечают, что все материалы по *Asiahesperornis* происходят из журавлевской свиты.

Hesperornithidae gen. indet. 1

Табл. XII, фиг. 15

Baptornis sp.: [Курочкин, 1988, с. 34, табл. VII, фиг. 3–4].

Hesperornithidae gen.: [Kurochkin, 2000, p. 545, fig. 27.5].

Hesperornithes inc. sedis: [Clarke, Norell, 2004, p. 9].

Экз. ПИН, № 4494/2, дистальный фрагмент правого тибиятарзуса; местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия; нэмэгэтинская свита, верхний мел.

Замечания. При первом упоминании эта маленькая гесперорнисообразная птица с шириной дистального эпифиза тибиятарзуса в 11.7 мм была отнесена к *Baptornis* sp. Впоследствии при непосредственном сравнении его в коллекциях США с тибиятарзусами всех известных гесперорнисообразных наибольшее сходство было установлено с родом *Parahesperornis* по небольшой разнице в размерах между латеральным и медиальным мышцелками, отсутствию дистальной выдвинутости медиального мышцелка и сильной медиальной сдвинутости разгибательного канала [Kurochkin, 2000]. Высказывалось мнение, что этот экземпляр по общим очертаниям и деталям строения суставов относится не к роду *Baptornis*, а к другому роду бапторнитид, возможно, к *Judinornis* [Несов, Ярков, 1993, с. 43], что очевидно недоказуемо.

Дж. Кларке и М. Норелль [Clarke, Norell, 2004] экз. ПИН № 4492/2 считают все-таки более сходным с *Baptornis*, чем с *Parahesperornis*, и систематизируют его только как *Hesperornithes incertae sedis*. Сходный с ним по размерам и морфологии экз. IGM 100/1311, из того же местонахождения Цаган-Хушу, относят только к *Ornithurae incertae sedis*, так как краниокаудальная уплощенность дистальной части стержня тибиятарзуса свойственна дру-

гим ныряющим птицам (бакланам, змеешейкам и некоторым пингвинам), а кость не утолщена, что характерно для *Baptornis* или *Hesperornis* [Clarke, Norell, 2004].

Hesperornithidae gen. indet. 2

Hesperornithidae indet.: [Несов, Ярков, 2000, с. 10, рис. 2а–е].

Экз. без номеров, коллекция Волгоградского краеведческого музея; сильно окатанные фрагменты двух туловищных позвонков, дистальной части тарзометатарзуса и предположительно третьей фаланги IV пальца лапы; местонахождение Береславка, на берегу Береславского водохранилища, Волгоградская область, Россия [Ярков, Несов, 2000]; верхний мел.

Замечания. Кости считаются среднекампанскими – маастрихтскими, переотложенными в верхнепалеоценовые отложения.

Hesperornithidae gen. indet. 3

Hesperornis sp.: [Ярков, Несов, 2000, с. 7, рис. 1д, е].

Экз. без номера, коллекция Волгоградского краеведческого музея; дистальный фрагмент тарзометатарзуса; местонахождение Рычково, правый берег Цимлянского водохранилища близ железнодорожного разъезда 278 км, Волгоградская область, Россия; верхний мел.

Замечания. Ввиду фрагментарности и окатанности может быть обозначен только как Hesperornithidae gen. indet.

Семейство Baptornithidae Richmond et Lucas, 1910

Baptornithidae: [Richmond, Lucas, 1910, p. 378; Brodkorb, 1963, p. 226; Martin, Tate, 1976, p. 37; Tokaryk et al., 1997, p. 172; Kurochkin, 2000, p. 546].

Типовой род – *Baptornis* Marsh, 1877.

Диагноз. В постацетабулярном отделе синсакрума слиты 7 позвонков. Уплощенный пигостиль сформирован из 5 позвонков. Кости крыльев редуцированы в малой степени с сохранением кистевого отдела, но в дистальном эпифизе плеча дорсальный и вентральный мышцелки не дифференцированы. Коленная чашечка пирамидальных очертаний и расположена между мышцелками бедренной кости. Бедренная кость удлинённая, слегка краниокаудально уплощённая. Дистальный эпифиз тибиотарзуса сильно отогнут медиально. Дистальные блоки метатарзалий почти одинаковы по размерам. Блоки метатарзалий III и IV оканчиваются дистально на

одном уровне. Суставная поверхность блока метатарзалий IV слегка гинглимоидна.

Состав. Роды *Baptornis* Marsh, 1877, поздний мел США; *Judinornis* Nesson et Borkin, 1983, поздний мел Монголии; *Parascaniornis* Lambrecht, 1933, поздний мел Швеции; *Pasquiaornis* Tokaryk, Cumba et Storer, 1997, поздний мел Канады.

Замечания. Автором семейства Baptornithidae обычно считается American Ornithologists' Union, в издании которого в 1910 г. оно появилось впервые. Но глава «Ископаемые птицы Северной Америки» в этом «Списке птиц Северной Америки» была написана С. Ричмондом и Ф. Лукасом [Richmond, Lucas, 1910], которых и следует считать авторами семейства Baptornithidae.

Род *Judinornis* Nesson et Borkin, 1983

Judinornis: [Несов, Боркин, 1983, с. 109; Kurochkin, 2000, p. 546].

Типовой вид – *Judinornis nogontsavensis* Nesson et Borkin, 1983.

Диагноз. Сочленовные поверхности тела грудного позвонка трапециевидные, растянутые латерально. Вентральный край краниальной сочленовной поверхности приблизительно на треть шире дорсального и выступает краниально за уровень дорсального края при взгляде с дорсальной стороны. В каудальной сочленовной поверхности дорсальный и вентральный края находятся на одном уровне. Вентральная сторона тела позвонка сужена в средней части и заметно расширена каудально. Передние сочленовные отростки сильно сведены к середине. Реберная суставная поверхность расположена на уровне основания заднего сочленовного отростка. Краниальнее и каудальнее основания поперечного отростка имеются глубокие узкие ямки. Глубокие плевроцели (впадины по краям тела позвонка) имеют вытянутую форму.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Монголии.

Judinornis nogontsavensis Nesson et Borkin, 1983

Табл. XII, фиг. 9, 10

Judinornis nogontsavensis: [Несов, Боркин, 1983, с. 109, таблица, рис. 1; Nesson, 1992, p. 471, fig. 4 F–J; Kurochkin, 2000, p. 547].

Голотип – ЗИН, РО №3389, грудной позвонок; местонахождение Ногон-Цав, Заалтайская Гоби, Баянхонгорский аймак, Монголия; нэмэгэтинская свита (маастрихт), верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, Боркин, 1983].

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Brodavidae Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012

Brodavidae: [Martin et al., 2012, p. 60].

Типовой род – *Brodavis* Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012.

Диагноз. Бедренная кость с увеличенным латеральным мыщелком; в тибиотарзусе пателлярный гребень имеет треугольную форму, малоберцовый гребень простирается на половину длины кости; тарзометатарзус робустный, укороченный и широкий, межсуставной выступ низкий и широкий, медиальная и латеральная суставные ямки располагаются практически на одном уровне (медиальная немного приподнята), бугорок *m. tibialis cranialis* располагается в середине дорсальной ямки, суставная поверхность метатарзалии I расположена очень проксимально на тарзометатарзусе, вблизи его середины, блоки метатарзалий III и IV имеют примерно одинаковую длину (блок метатарзалии III несколько длиннее) и широко разделены, блок метатарзалии II сильно прижат к стержню, но выступает медиально и плантарно. По: [Martin et al., 2012], с изменениями.

Состав. Типовой род из позднего мела Монголии и Северной Америки.

Замечания. Семейство включает мелких гесперорнисов. В первоописании отмечается, что представители этой группы, возможно, были летающими [Martin et al., 2012], однако судить об этом наверняка нельзя, поскольку Brodavidae известны только по костям задней конечности.

Род *Brodavis* Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012

Brodavis: [Martin et al., 2012, p. 60].

Типовой вид – *Brodavis americanus* Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012.

Диагноз. Род монотипичного семейства.

Видовой состав. *Brodavis americanus* Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012, поздний мел Канады; *B. baileyi* Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012, поздний мел США; *B. mongoliensis* Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012, поздний мел Монголии.

Brodavis mongoliensis Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012

Табл. XII, фиг. 11–14

Hesperornithiformes fam. nov.: [Kurochkin, 2000, p. 547, fig. 27.6].

Brodavis mongoliensis: [Martin et al., 2012, p. 61, fig. 1A–C].

Голотип – ПИН, № 4491/8, проксимальный фрагмент левого тарзометатарзуса; местонахождение Бугин-Цав, Монголия, Южно-Гобийский аймак, нэ-мэгэтинская свита, маастрихт, верхний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Стержень тарзометатарзуса узок, поперечное сечение стержня на уровне середины кости имеет субквадратные очертания; латеральная суставная ямка расширена краниокаудально, ее краниальная и каудальная части наклонены дистально; проксимальные питательные отверстия хорошо развиты; суставная поверхность метатарзалии I расположена почти посередине тарзометатарзуса.

Распространение. Типовое местонахождение.

ПАРВКЛАСС PALAEOGNATHAE Pycraft, 1900

Диагноз. Костное небо причленяется к черепу двумя сочленениями: сошничково-парасфеноидным и крыловидно-бизиптеригиоидным; гибкая зона или подвижное сочленение между крыловидной и небной костями, а также между крыловидными костями и сошником отсутствует; небо-крыловидная дуга и дуга, образованная крыловидными костями и сошником (если имеется), соединяются с верхнечелюстной костью швом или синостозом.

Состав. Пять современных отрядов. Ископаемые отряды: Lithornithiformes Houde, 1988, поздний палеоцен – средний эоцен Северной Америки; Aeryornithiformes Newton, 1884, плейстоцен и голоцен Мадагаскара; Dinornithiformes Gadow, 1893, плейстоцен и голоцен Новой Зеландии.

Замечания. Традиционно для выделения этой группы использовались черепные признаки. У.П. Пайкрафт [Pycraft, 1900] разделил птиц на две группы (Palaeognathae и Neognathae) на основании строения неба, но естественность группировки Palaeognathae была поставлена под сомнение С. Макдауэллом [McDowell, 1948] и позднее М. Джолли [Jollie, 1958]. Многие поздние исследователи поддерживали выделение таксона Palaeognathae на основании только примитивных признаков [Юдин, 1970, 1978; Kurochkin, 1995b]. Другие авторы [Bock, 1963; Cracraft, 1974; Bock, Bühler, 1990; Elzanowski, 1988] считали наблюдаемое строение черепа у палеогнат продвинутым для птиц, т.е. свидетельствующим о монофилии группы. Цуси и Лайвизи [Zusi, Livezey, 2006] отметили три признака, которые в сочетании характеризуют небо палеогнатных птиц и вместе не встречаются ни у энантиорнисов, ни у археоптерикса, ни у хищных динозавров. Эти признаки мы используем здесь в качестве диагноза группы.

Охарактеризовать эту группу с помощью признаков посткраниального скелета на сегодняшнем уровне знаний оказывается невозможно, поскольку палеогнаты включают крайне отличных по морфологии тинаму и нелетающих бескилевых. Бескиле-

вые сами по себе демонстрируют удивительное морфологическое разнообразие, сравнимое с дивергенцией основных надотрядных группировок неогнат. Морфология бескилевых долгое время считалась педоморфной, однако, скорее всего, мы наблюдаем комбинацию немногих педоморфных черт, ряда эволюционных реверсий путем анаболии, а также сохранение множества примитивных признаков, причем в разных группах бескилевых – в разных комбинациях [Elzanowski, 1988]. Курочкин [Kurochkin, 1995b] предложил 31 признак посткраниального скелета, характеризующий палеогнат, однако многие из предложенных им отличий примитивны для орнитурных птиц и встречаются уже у раннемеловых форм, очевидно, не входящих в состав современной радиации (Neornithes) и даже у энанциорнисов (например, крючковидная лопатка известна у *Pengornis* [Hu et al., 2014]), другие – характеризуют только тинаму или только литорнитиформ (ископаемый отряд, отнесение которых к палеогнатам остается под вопросом) и поэтому не могут быть использованы для диагноза группы.

Практически все современные молекулярные исследования поддерживают монофилию ныне живущих палеогнат (см. обзор в работах [Зеленков, 2013; Stascraft, 2013]), однако эту гипотезу нельзя считать окончательно подтвержденной до тех пор, пока многие примитивные мезозойские таксоны условно неорнисовых птиц остаются плохо изученными. Радиация палеогнатных птиц, очевидно, имела место еще в мезозойское время, и поэтому монофилия этой группы по молекулярным данным может объясняться так называемым «эффектом притяжения длинных ветвей». Для филогенетических исследований существенно также отсутствие адекватной внешней группы, которая могла бы способствовать корректной поляризации как молекулярных, так и морфологических признаков. Морфологические филогении поддерживают объединение в монофилетическую группу только современных палеогнат [Maup, Clarke, 2003; Livezey, Zusi, 2007], в то время как ископаемый отряд Lithornithiformes оказывается за пределами радиации современных (неорнисовых) птиц [Livezey, Zusi, 2007]. Еще в одной работе [Worthy, Scofield, 2012] Lithornithiformes также оказались за пределами радиации современных Palaeognathae, однако использование авторами этой работы в качестве внешней группы Galloanseres принципиально не позволяет ответить на вопрос, должны ли Lithornithiformes быть включены в состав Neornithes (для решения этого вопроса внешней группой должна быть более базальная форма).

Полученные в последнее время молекулярные данные [Baker et al., 2014; Mitchell et al., 2014] свидетельствуют о том, что Struthioniformes – сестрин-

ская группа по отношению ко всем остальным ныне живущим палеогнатам (ранее показано на морфологических признаках [Bock, Bühler, 1990; Elzanowski, 1995]), а следующими ответвляются Rheiformes (нанду). Остальные палеогнаты занимают более продвинутое положение на древе, при этом Casuariformes (эму и казуары) представляют сестринскую группу к кладе, включающей Apterygiformes и Aepyornithiformes, а Tinamiformes представляют сестринскую группу к Dinornithiformes (моа). Эти данные предполагают независимую утрату способности к полету в нескольких линиях палеогнат и подразумевают заселение Мадагаскара и Новой Зеландии летающими предками современных киви и эпиорнисов [Mitchell et al., 2014]. В связи с этим необходимо отметить, что способность к полету предполагается для недавно найденных раннемиоценовых киви [Worthy et al., 2013].

Надотряд Struthionimorphae Livezey et Zusi, 2007

Отряд Struthioniformes Latham, 1790

Семейство Struthionidae Vigors, 1825

Род *Struthio* Linnaeus, 1758

Struthio: [Milne-Edwards, 1871, p. 587; Lydekker, 1891, p. 211; Peters, 1931, p. 3; Lambrecht, 1933, S. 99; Brodkorb, 1963, p. 196; Дементьев, 1964, с. 670; del Hoyo et al., 1992, p. 83; Mlíkovský, 2002, p. 60; Dickinson, Remsen, 2013, p. 1].

Struthiolithus: [Brodkorb, 1963, p. 197; Mlíkovský, 2002, p. 60].

Megaloscelornis: [Lydekker, 1879, p. 56; 1891, p. 53].

Pachystruthio: [Kretzoi, 1954, p. 233].

Типовой вид – *Struthio camelus* Linnaeus, 1758 (современный вид).

Диагноз. Род монотипичного семейства.

Видовой состав. Два современных вида. Ископаемые виды: *S. coppensi* Mourer-Chauviré et al., 1996, ранний миоцен Намибии; *S. linxiaensis* Hou et al., 2005, поздний миоцен Китая; *S. karatheodoris* Forsyth Major, 1888, поздний миоцен Греции и Болгарии; *S. orlovi* Kurochkin et Lungu, 1970, поздний миоцен Молдовы; *S. novorossicus* Alexeev, 1915, поздний миоцен Украины; *S. transcausicus* Burchak-Abramovich et Vekua, 1971, поздний миоцен Азербайджана; *S. wimani* Lowe, 1931, ранний плиоцен Китая; *S. asiaticus* Milne-Edwards, 1871, ранний плиоцен Индии и, возможно, Южной Африки, плиоцен и ранний плейстоцен юга Европейской части и Забайкалья России и юга Украины; *S. panonicus* (Kretzoi, 1954), ранний плейстоцен Венгрии;

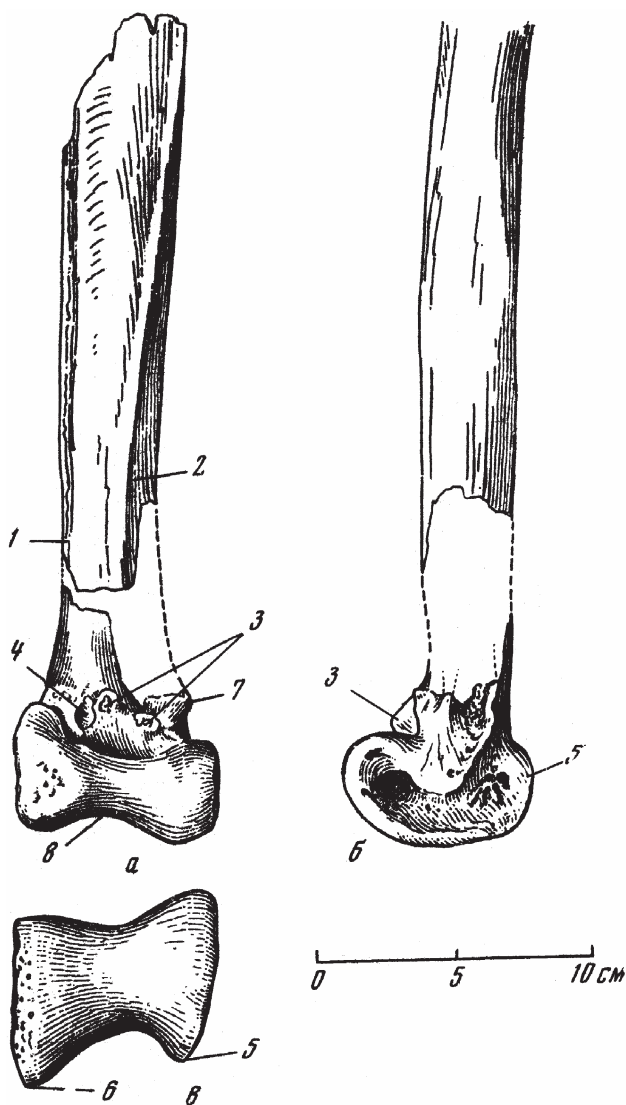


Рис. 50. *Struthio orlovi* Kurochkin et Lungu, 1970. Дистальный эпифиз правого тибіотарзуса (ТГПИ, №6-3): а – спереди, б – с медиальной стороны, в – с дистальной стороны; местонахождение Варница, Республика Молдова; верхи среднего сармата, верхний миоцен

Обозначения: 1 – наружная малоберцовая линия; 2 – внутренняя малоберцовая линия; 3 – восходящий отросток; 4 – ямка между восходящим отростком и латеральным мыщелком; 5 – медиальный надмыщелок; 6 – латеральный надмыщелок; 7 – медиальный апофиз; 8 – межмыщелковая вырезка

S. barbarus Aramburg, 1979, ранний плейстоцен Алжира; *S. dmanisensis* Burchak-Abramovich et Vekua, 1990, ранний плейстоцен Грузии; *S. oldawayi* Lowe, 1933, ранний плейстоцен Танзании.

Замечания. Таксономия ископаемых страусов требует серьезной ревизии. Часть выделенных таксонов может оказаться невалидными. В то же время имеющиеся данные (см. ниже) указывают на большее разнообразие страусиных в неогене, по-

этому сведения большинства форм в синонимы *Struthio asiaticus* или современных видов должно быть основано на специальном исследовании.

Struthio orlovi Kurochkin et Lungu, 1970

Рис. 50

Struthio orlovi: [Курочкин, Лунгу, 1970, с. 119, рис. 1, 2, табл. VII, фиг. 1, 2; Brodtkorb, 1971, p. 171; Olson, 1985, p. 156; Bocheński, 1997, p. 296].

Struthio chersonensis: [Mlíkovský, 2002, p. 61].

Голотип – ТГПИ, № 6-3, дистальный эпифиз правого тибіотарзуса; местонахождение Варница, Бендерский р-н, Молдова; верхи среднего сармата, верхний миоцен.

Материал. Голотип; изолированный блок метатарзалии III.

Диагноз. Дистальная часть диафиза тибіотарзуса заметно уплощена дорсоплантарно. Наружная и внутренняя линии фибулярного мускула отчетливо выражены и подходят вплотную к наружному мыщелку. Восходящий отросток таранной кости высоко выступает дорсально и имеет небольшую ширину в поперечном направлении. Ямка латеральное восходящего отростка глубокая, но занимает небольшую площадь, так что между ее латеральным краем и наружным мыщелком остается пространство, равное диаметру ямки. Весь эпифиз не столь массивен, боковая ширина его небольшая, и медиальный надмыщелок представлен небольшим, но плоским и острым гребнем. Латеральный надмыщелок сильно выступает плантарно, и спад от гребня надмыщелка к плантарной поверхности межмыщелковой вырезки происходит очень резко, поэтому эта вырезка с плантарной поверхности занимает очень небольшую площадь поверхности эпифиза. Мельче современного *Struthio camelus*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Для блока метатарзалии III характерны общая вытянутая форма при сравнительно большом расширении блока дистально; незначительная отогнутость всего блока наружу; крайне асимметричное разделение дорсальной поверхности блока срединной сочленовной канавкой – наружный край очень узок; придвинутость ямки, расположенной на внутренней поверхности блока, к дистальному его краю.

Struthio brachydactylus Burchak-Abramovich, 1939

Рис. 51

Struthio brachydactylus: [Бурчак-Абрамович, 1939, с. 95, рис. 2; 1949, с. 141, рис. 1–4; 1953, с. 37, табл. VII–XVII; Дементьев, 1964, с. 670, рис. 670; Bocheński, 1997, p. 296].

Struthio chersonensis (partim): [Brodtkorb, 1963, p. 197; Mlíkovský, 2002, p. 61].

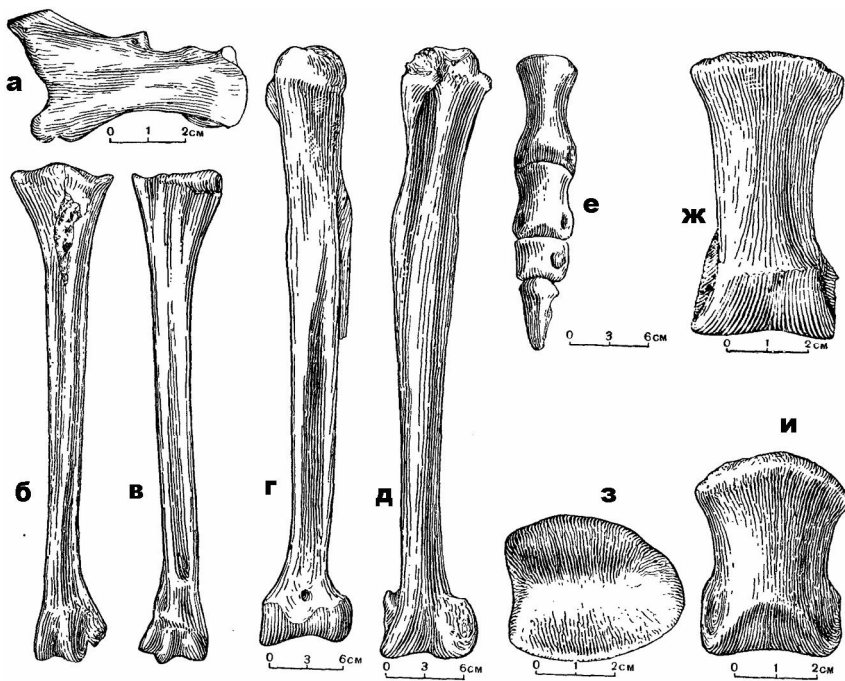


Рис. 51. *Struthio brachydactylus* Burchak-Abramovich, 1939. Фрагменты скелета (голотип ИГН НАНУ, №408/352, 360–381): а – эпистрофей снизу, б, в – левый тарзометатарзус с дорсальной (б) и вентральной (в) сторон, г, д – левый тибιο-тарзус с краниальной (г) и каудальной (д) сторон, е – пальцы левой стопы, ж – вторая фаланга III пальца стопы с дорсальной стороны, з, и – проксимальная фаланга III пальца левой стопы с дорсальной (и) и проксимальной (з) сторон [Дементьев, 1964, рис. 670]; местонахождение Гребеники, Украина; мэотис, верхний миоцен

Голотип – ИГН НАНУ, № 408/352, 360–381, неполный скелет (череп, позвонки, фрагменты ребер, фрагмент грудины, таз, правая и левая задние конечности); вывезен немцами во время оккупации Киева в 1941–1943 гг., дальнейшая судьба неизвестна; местонахождение Гребеники, Великомихайловский район, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Двупалый страус, заметно меньших размеров, чем современный *S. camelus*. Ветви нижней челюсти в средней части дорсовентрально высоки. Шейные позвонки укорочены краниокаудально, вентральная поверхность тел этих позвонков плоская или слабовыпуклая. III палец лапы относительно короче и шире, чем у *S. camelus*, укорочение пальца происходит в основном за счет укорочения его 1-й фаланги. Еще более укорочен IV палец, у которого 2-я фаланга имеет кубовидную форму, а третья и четвертая фаланги рудиментарны.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. *S. brachydactylus* без объяснения оснований сведен в синонимы *S. chersonensis* [Brodkorb, 1963; Mlíkovský, 2002], хотя последний описан только по ископаемому яйцу. *S. brachydactylus* определенно заслуживает видового статуса [Курочкин, Лунгу, 1970]. Здесь приведен уточненный диагноз этого вида.

Struthio novorossicus Alexeev, 1915

Рис. 52

Struthio novorossicus: [Алексеев, 1915, с. 388, фиг. 55; Lambrecht, 1933, S. 102, fig. 43; Бурчак-

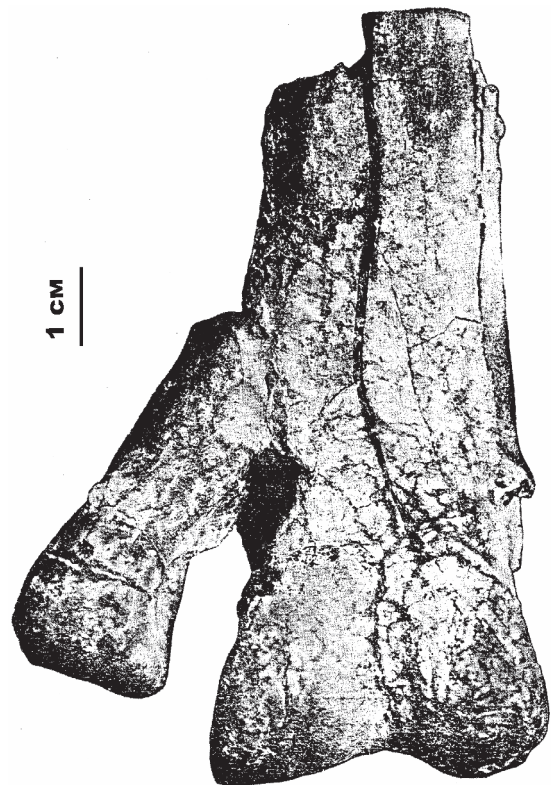


Рис. 52. *Struthio novorossicus* Alexeev, 1915. Дистальная часть левого тарзометатарзуса (голотип, №1561), место хранения неизвестно [Алексеев, 1915, рис. 55]; местонахождение Ново-Елизаветовка, Украина; мэотис, верхний миоцен

Абрамович, 1953, с. 91; Дементьев, 1964, с. 697; Brodkorb, 1963, p. 197].

Struthio chersonensis (partim): [Mlíkovský, 2002, p. 61].

Голотип – место хранения неизвестно, № 1561, дистальная часть левого тарзометатарзуса; местонахождение Ново-Елизаветовка, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. № 1559, дистальная часть тарзометатарзуса; экз. № 1560, дистальная часть левого тарзометатарзуса; без номера, дистальная часть тибиотарзуса; все из типового местонахождения.

Диагноз. Медиальная половина блока метатарзалии III шире латеральной половины. Дистальная часть блока метатарзалии IV расширена. Размеры очень крупные.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Таксономический статус этой формы требует специального исследования. Предполагалось, что *Struthio novorossicus* может считаться младшим синонимом или *S. chersonensis* [Brodkorb, 1963], или *S. asiaticus* [Курочкин, Лунгу, 1970]. Однако первый описан по скорлупе (см. ниже), а последний, возможно, был ограничен своим распространением восточными регионами Евразии [Михайлов, Курочкин, 1988].

Среди материалов по *S. novorossicus* А. Алексеев [1915] приводит еще два дистальных фрагмента тарзометатарзусов. Первый (экз. № 1560) не изображен, но для него даны размеры, по которым он представляется даже более крупным, чем экз. № 1561. Второй (экз. № 1559) изображен, приведены его размеры, которые мельче, чем у двух других экземпляров (возможно, молодой экземпляр). Дистальный фрагмент тибиотарзуса только упоминается в тексте. Коллекционные номера, вероятно, относятся к Музею Новороссийского (ныне Одесского) университета; современное место хранения этих экземпляров неизвестно.

Struthio asiaticus Milne-Edwards, 1871

Табл. XII, фиг. 16, 17

Struthio asiaticus: [Milne-Edwards, 1871, p. 587; Davies, 1880, p. 18; Lydekker, 1884, p. 143; 1891, p. 211; Lambrecht, 1933, S. 99; Brodkorb, 1963, p. 197; Курочкин, Лунгу, 1970, с. 122, табл. VII, фиг. 4; Байгушева, 1971; Olson, 1985, p. 156; Титов, 2008, с. 22].

Struthio sp.: [Курочкин, 1985, с. 92, табл. XVI, фиг. 3, 4].

Struthio panonicus: [Kretzoi, 1954, p. 233, fig. 1].

Megaloscelornis sivalensis: [Lydekker, 1879, p. 56].

Лектотип – Британский музей естественной истории, № 23105, карпометакарпус; Сиваликские холмы, вероятно, в окрестностях Хардвара, Индия; нижний плиоцен.

Материал. ПИН, экз. № 2975/1, изолированный блок метатарзалии III левого тарзометатарзуса; мес-

тонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен; ГИН, экз. № 270/26, дистальный фрагмент левого тибиотарзуса; Ростовский краеведческий музей, экз. №№ Л-985, 1280 и 1427, два тарзометатарзуса и фаланга стопы – последние три из местонахождения Ливенцовка, Ростовская область, Россия; средний виллафрак, нижний плейстоцен.

Диагноз. Шейные позвонки массивнее и короче, а метакарпалии толще, чем у современного *S. camelus* [Lydekker, 1981].

Распространение. Сиваликские холмы, Индия, нижний плиоцен; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия, чикойская свита, верхний плиоцен; местонахождение Аль-а-Олам на юго-восточной границе г. Касабланка, Марокко, верхний плиоцен; местонахождение Ливенцовка, окраины Ростова-на-Дону, Россия; нижний плейстоцен; местонахождение Чжоукоудянь, Китай, верхний плейстоцен. Скорлупа, предположительно принадлежавшая этому виду, известна из разных регионов Азии с верхнего миоцена по голоцен.

Замечания. Типовая серия *S. asiaticus* не была обозначена А. Мильн-Эдвардсом [Milne-Edwards, 1871], который тем не менее привел краткое описание этого вида, что делает название пригодным. Р. Лидеккер [Lydekker, 1891] привел указание на экземпляры в Британском музее естественной истории, среди которых присутствуют типовые. Карпометакарпус, указанный Лидеккером под номером 23105 (этот номер имеют и ряд других костей), следует выделить в лектотип данного вида, поскольку именно этот элемент позволяет отличить *S. asiaticus* от современного *S. camelus* [Lydekker, 1891]. К. Ламбрехт [Lambrecht, 1933] указывает, что карпометакарпус хранится в Британском музее естественной истории.

Отнесение фрагмента фаланги из Береговой к данному виду основано на представлениях о таксономическом разнообразии страусов, ставших результатом исследований скорлупы их яиц, довольно обычной в неогеновых и четвертичных отложениях [Михайлов, Курочкин, 1988; Михайлов, 1988]. Изучение временной и пространственной изменчивости поровых структур и толщины скорлупы яиц страусов из Северной Евразии от позднего миоцена до позднего плейстоцена позволяет в общих чертах обрисовать картину эволюции их разнообразия [Михайлов, Курочкин, 1988]. В открытых ландшафтах Центральной Азии с позднего миоцена и до позднего плейстоцена, а в отдельных районах Китая и до голоцена, обитал страус, толщина скорлупы яиц и структура поровых каналов которого изменялись в соответствии со сменой аридных и влажных климатических эпох; его следует относить к виду *S. asi-*

aticus, костные остатки которого происходят из Индии, Китая и Забайкалья. Недавно *S. asiaticus* был указан из верхнеплиоценовых отложений Марокко [Mouget-Chauviré, Geraads, 2008]. Сходная форма также отмечена в раннем плиоцене (MN 15) ЮАР [Manegold et al., 2013] и Турции [Janoo, Sen, 1998]. В Азербайджане и Грузии с позднего миоцена до раннего плейстоцена был распространен крупный *S. transcausicus*, расселившийся в плиоцене в Туркмению и далее на восток вплоть до предгорий Тянь-Шаня. Судя по строению скорлупы на Украине и в Молдавии в плиоцене обитал отдельный вид страуса, яйцо которого впервые было описано под названием *Struthiolithus chersonensis* и которого по костным остаткам, вероятно, представляют страусы из Одесских катакомб [Михайлов, Курочкин, 1988; Михайлов, 1988], материалы по которым хранятся в Национальном научно-природоведческом музее НАН Украины в Киеве.

Синонимом *S. asiaticus* может оказаться *S. wimani* Lowe, 1931, описанный по тазу из нижнего плиоцена Китая. К *S. wimani* была отнесена скорлупа яиц, описанная под именем *S. mongolicus* Lowe, 1931 [Brodkorb, 1963, p. 198]. По фрагментам скорлупы из Северной Индии был также описан *Struthio indicus* Bidwell, 1904. Типом *Struthio anderssoni* Lowe, 1931, послужило полное яйцо из верхнеплейстоценовых отложений пров. Хонань, Китай; а затем к этому виду были отнесены бедро и позвонки из верхнего плейстоцена пещеры Чжоукоудянь [Ню, 1993].

Скорлупа из понта Китая была отнесена к *S. anderssoni* [Ян, Сунь, 1959], а из четвертичных отложений Забайкалья – была обозначена как *S. cf. anderssoni* [Гайдученко, Тиваненко, 1978]. В то же время множество образцов скорлупы яиц страусов значится в литературе под названием *Struthio* sp., что не может быть признано. Ее следует обозначать как *Struthiolithus* или в другом паратаксономическом роде.

Struthio transcausicus Burchak-Abramovich
et Vekua, 1971
Рис. 53

Struthio transcausicus: [Burchak-Abramovich, Vekua, 1971, p. 2, pl. 1-2].

Голотип – ИП, № НК-1055, таз; местонахождение Квабеби, Восточная Грузия; акчагыл, нижний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Преацетабулярная часть таза сжата дорсовентрально и расширена латеромедиально. Постацетабулярная часть таза сжата дорсовентрально и укорочена краниокаудально. Размеры таза очень крупные.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Таз этого вида, хотя фрагментарен и несколько сдавлен, отчетливо характеризуется дорсовентральной уплощенностью и латеральной расширенностью, в отличие от узких и высоких тазов современных *S. camelus* и ископаемых *S. asiaticus* и *S. oldawayi*.

Struthio dmanisensis Burchak-Abramovich et Vekua,
1990
Рис. 54

Struthio dmanisensis: [Burchak-Abramovich, Vekua, 1990, p. 122, fig. 1, pl. I; Vekua, 2013, p. 144, figs. 1, 2].

Голотип – Институт палеобиологии им. Л.Ш. Давиташвили АН Грузии, экз. № D 70, правая бедренная кость; местонахождение Дманиси, Восточная Грузия; нижний плейстоцен.

Материал. Голотип; экз. № D 5768, левая бедренная кость, типовое местонахождение.

Диагноз. Бедренная кость очень робустная. Головка бедренной кости заметно выступает проксимально относительно вертела. Вырезка коленной чашечки относительно мелкая, постепенно расширяется дистально. Размеры очень крупные.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Очень крупный страус из местонахождения Дманиси по размерам сопоставим с *S. rannonicus*, описанным по фаланге стопы из нижнего плейстоцена Венгрии [Kretzoi, 1954], возможно, представляет собой синоним последнего [Burchak-Abramovich, Vekua, 1990]. Несколько мельче, чем *S. transcausicus*.

Struthio sp.

Struthio sp.: [Тугаринов, 1935, с. 79, рис. 1b, 3, 4; Бурчак-Абрамович, 1953, с. 21, табл. I–VI; с. 77].

Struthio chersonensis: [Тугаринов, 1935, с. 82].

Struthio sp.: [Курочкин, 1985, с. 81, табл. XVI, фиг. 1, 2, 5, 6, рис. 39].

Экз. ПИН, №2346/787, последний свободный поясничный позвонок; ПИН, № 2413/7472, третья фаланга IV пальца левой лапы; местонахождение Гусиный перелет, г. Павлодар, Казахстан; низы павлодарской свиты, верхний миоцен. Экз. без номеров, место хранения неизвестно; несколько фрагментов позвонков и бедренных костей; местонахождение Ново-Эметовка, Одесская область, Украина; мэотис, верхний миоцен. Множество костей в коллекциях ННПМ и Одесского университета; местонахождение Одесские катакомбы, нижний плиоцен.

Замечания. Отнесение ряда находок страусов к определенным видам остается под вопросом. Помимо вышеупомянутых материалов, остатки стра-

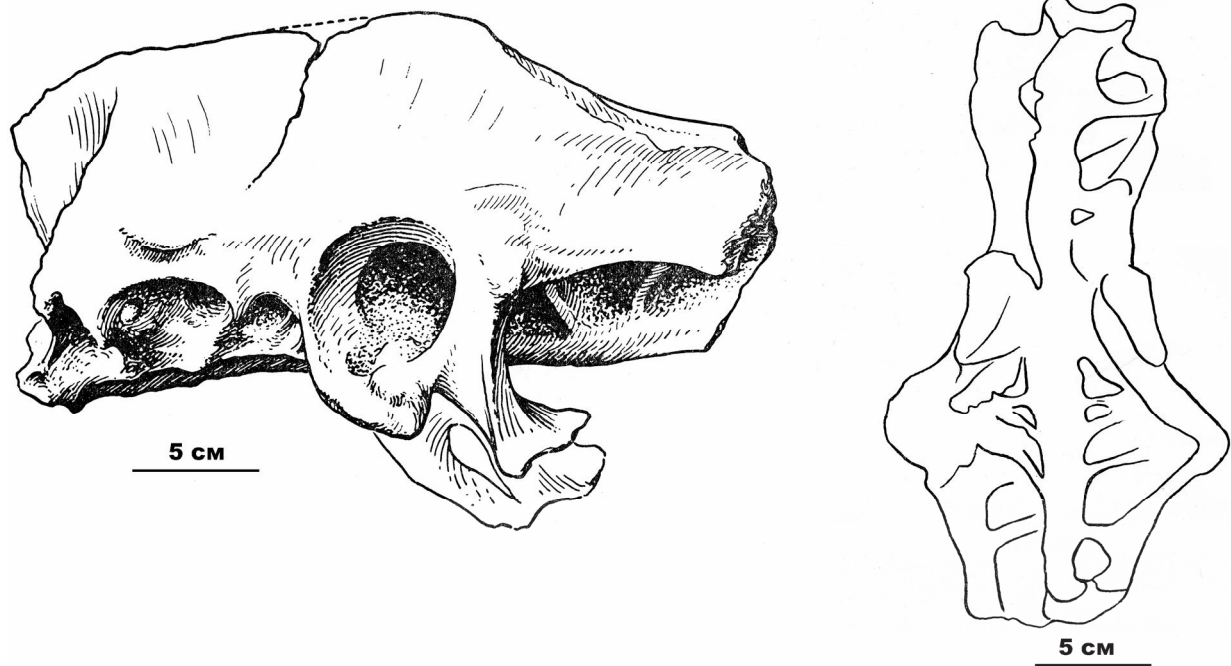


Рис. 53. *Struthio transcaucasicus* Burchak-Abramovich et Vekua, 1971. Таз (голотип ИП, №NK-1055): а – с латеральной стороны; б – с вентральной стороны [Burchak-Abramovich, Vekua, 197, fig. 1, 2, с изменениями]; место-нахождение Квабеби, Восточная Грузия; акчагыл, нижний плейстоцен

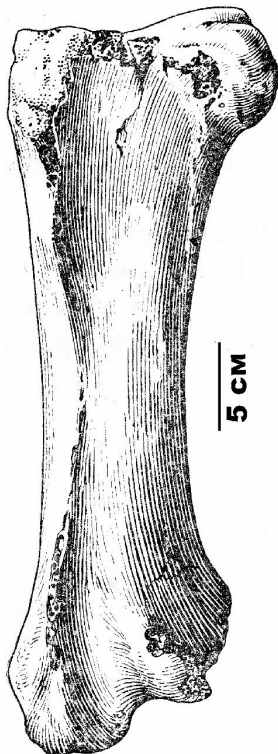


Рис. 54. *Struthio dmanisensis* Burchak-Abramovich et Vekua, 1990. Правая бедренная кость (экземпляр без номера в Институте палеобиологии в Тбилиси) с передней стороны [Бурчак-Абрамович, Векуа, 1990, рис. 1]; местонахождение Дманиси, Восточная Грузия; нижний плейстоцен

уса (скорлупа яиц, а также кости, иногда определенные как *Struthio asiaticus*) известны из многих миоценовых и плиоценовых местонахождений Украины, таких как Малиновка, Юрьевка и Подлесное в Николаевской области, а также Кубанка, Белка, Ильинка, Новоукраинка, Кучурган Долинское, Котловина, Куяльник и Черевичное в Одесской области [Воинственский, 1967]. Достаточно крупный страус известен по многочисленным находкам костей из Одесских катакомб. Бурчак-Абрамович [1953] перечислил серию материалов по этому виду, однако не уточнил место хранения конкретных экземпляров (ИЗ НАН – ныне ННПМ – или Палеонтологический музей Одесского университета). Он отметил, что раннеплиоценовый одесский страус отличается от современного африканского страуса более крупными размерами, но не осмелился отнести его к какому-либо из ископаемых крупных видов. Михайлов [1988, 2012] указал на оологические отличия миоцен-плиоценовых причерноморских страусов от *S. asiaticus*. По предположению Михайлова, этому отдельному виду страусов может принадлежать яйцо, описанное под названием *Struthio chersonensis* [Brandt, 1873]. Тугаринов [1935, с. 82] к *Struthio chersonensis* (Brandt, 1873) отнес позвонок из Павлодара, основываясь на его крупных размерах, сопоставленных с крупными размерами яйца *Struthiolithus chersonensis* Brandt, 1873 из неогена Причерноморья. Для определения систематического поло-

жения одесского и павлодарского страусов требуется специальное исследование.

ПАРВКЛАСС NEOGNATHAE Pycraft, 1900

Диагноз. В черепе только небно-крыловидная дуга соединяется с верхнечелюстной костью швом или синостозом. Костная дуга из небных и крыловидных костей обладает подвижностью: либо за счет подвижного сочленения, либо за счет гибкой зоны. Костное небо приращивается к черепу посредством крыловидно-парасфеноидного сочленения или небно-парасфеноидного сочленения (или обоих одновременно), крыловидно-базиптеригиоидное сочленение может присутствовать.

Состав. Когорты *Galloanseres* Sibley, Ahlquist et Monroe, 1988 и *Neoaves* Sibley et al., 1988.

Замечания. Диагноз парвкласса приводится здесь по Цуси и Лайвизи [Zusi, Livezey, 2006]. Монофилия данной группы поддерживается подавляющим большинством современных филогенетических исследований [Зеленков, 2013; Cracraft, 2013].

Когорта *Galloanseres* Sibley, Ahlquist et Monroe, 1988

Отряд *Odontopterygiformes* Spulski, 1910

Odontopterygiformes: [Spulski, 1910, S. 521; Brodkorb, 1963, p. 262; Harrison, Walker, 1976b, p. 6, 1977, p. 12; Bourdon et al., 2010, p. 4].

Диагноз. Челюсти заужены и удлинены; нижнечелюстной симфиз не сросшийся; на верхней и нижней челюстях развиты костные зубовидные выросты, в промежутках между длинными основными «зубами» располагались два–три коротких выроста; по вентральной поверхности ветвей верхней челюсти проходят продольные канавки, с ямками под нижнечелюстные «зубы»; небные кости заметно опущены вентрально. Грудина узкая, высокая и длинная; на внутренней поверхности грудины в ее краνιαльной части имеется крупная впадина. Плечевая кость удлинена, диафиз прямой; головка плечевой кости, дорсальный и вентральный бугорки лежат практически в одной плоскости; пекторальный гребень имеет квадратные очертания и далеко сдвинут дистально; головка плечевой кости при виде с проксимальной стороны вытянута диагонально; большой бугорок развит на стержне на уровне проксимального конца пекторального гребня; биципитальный гребень почти не развит. Кости задних конеч-

ностей короткие. Кости посткраниального скелета легкие и очень тонкостенные. Размеры от средних до гигантских, с размахом крыльев до 5–6 м.

Состав. Семейство *Pelagornithidae* Fürbringer, 1888, поздний палеоцен – поздний плиоцен; практически всеветно.

Замечания. С момента открытия ложнозубых птиц их родственные отношения определились в отрядах буревестникообразных (*Procellariiformes*) или пеликанообразных (*Pelecaniformes*), но затем в основном были приняты среди последних в ранге подотряда *Odontopterygia* [Olson, 1985; Feduccia, 1999]. Кладистический анализ новых материалов из верхнего палеоцена – нижнего эоцена Марокко, среди которых имелись как хорошей сохранности черепные остатки, так и кости посткраниального скелета, прежде плохо известные, заставил Э. Бурдон [Bourdon, 2005, 2011] заключить, что ложнозубые (*Odontopterygiformes*) находятся в сестринских отношениях с гусеобразными (*Anseriformes*). Ложнозубые, действительно, демонстрируют некоторое сходство с гусеобразными, но при этом они не имеют многих важных синапоморфий *Galloanseres* и в лучшем случае могут оказаться сестринской группой по отношению к современным *Galloanseres*. Однако даже включение *Odontopterygiformes* в состав *Galloanseres* остается под вопросом; не исключено, что в действительности ложнозубые птицы занимают базальное положение по отношению ко всем современным неогнатным птицам [Mayr, 2009a, 2011b; Mayr et al., 2008]. Подобное базальное филогенетическое положение могло бы объяснить сходство ложнозубых птиц одновременно с представителями *Galloanseres* и *Neoaves*.

Ложнозубые птицы довольно разнообразны морфологически. Очевидно, в составе отряда следует выделять два семейства, *Pelagornithidae* и *Odontopterygidae*, различия между которыми заметно превосходят семейственные для современных птиц. Тем не менее здесь мы следуем общепринятой практике [Bourdon et al., 2010] объединять всех ложнозубых в составе одного семейства ввиду разрозненности остатков, известных для многих представителей данной группы.

На территории прежнего СССР ложнозубые птицы были впервые найдены в олигоцене Азербайджана [Асланова, Бурчак-Абрамович, 1982; Aslanova, Burchak-Abramovich, 1999]. Позднее их открыли в палеоцене Казахстана (*Pelagornis tshulensis*) и в эоцене Узбекистана (*Odontopteryx* sp.) [Аверьянов и др., 1991]. Затем А.В. Пантелеев [2002, 2008] сообщил о находках ложнозубых птиц в среднеэоценовых отложениях полуострова Мангышлак в Казахстане (*Pseudodontornis adayi* Panteleyev, 2002 nomen nudum и *Odontopteryx mangystaukus* Panteleyev, 2002

nomem nudum). Недавно остатки ложнозубых были также найдены в среднем эоцене Восточной Украины [Mayr, Zvonok, 2011, 2012].

Семейство Pelagornithidae Fürbringer, 1888

Pelagornithidae: [Fürbringer, 1888, S. 1162; Дементьев, 1964, с. 686; Brodkorb, 1964, p. 263; Harrison, Walker, 1976b, p. 29; Olson, 1984, p. 219, 1985, p. 194; Walsh, Hume, 2001, p. 486; González-Barba et al., 2002, p. 723; Mlíkovský, 2002, p. 81; Rincón, Stucci, 2003, p. 73; Chávez et al., 2007, p. 179; Mayr, 2008b, p. 1108; Mayr et al., 2008, p. 764, 2013, p. 923; Mouter-Chauviré, Geraads, 2008, p. 174; Bourdon et al., 2010, p. 4; Mayr, Smith, 2010, p. 366; Mayr, Rubilar-Rogers, 2010, p. 1314; Boessenecker, Smith, 2011, p. 654; Bourdon, Cappetta, 2012, p. 965; Fitzgerald et al., 2012, p. 971; Mayr, Zvonok, 2011, p. 1348, 2012, p. 915; Ksepka, 2014].

Odontopterygidae: [Lydekker, 1891, p. 57; Дементьев, 1964, с. 685; Brodkorb, 1964, p. 262; Harrison, Walker, 1976b, p. 6].

Cyphornithidae: [Wetmore, 1928, p. 4; Дементьев, 1964, с. 686; Brodkorb, 1964, p. 264].

Pseudodontornithidae: [Lambrecht, 1933, S. 305; Дементьев, 1964, с. 685; Brodkorb, 1964, p. 262; Harrison, Walker, 1976b, p. 15; Harrison, 1985, p. 24].

Dasornithidae: [Harrison, Walker, 1976b, p. 24].

Типовой род – *Pelagornis* Lartet, 1857.

Диагноз. См. диагноз отряда.

Состав. Роды *Pseudodontornis* Lambrecht, 1933, возраст неизвестен, ?Бразилия, поздний палеоцен Казахстана, ранний эоцен Англии, поздний олигоцен Южной Каролины (США) и миоцен или плиоцен Новой Зеландии; *Odontopteryx* Owen, 1873, поздний палеоцен – ранний эоцен Марокко, ранний эоцен Англии, средний эоцен Мексики, Украины и ?Узбекистана; *Macrodonopteryx* Harrison et Walker, 1976, ранний эоцен Англии, а также предположительно средний эоцен Бельгии; *Dasornis* Owen, 1870, ранний эоцен Англии, а также предположительно средний эоцен Бельгии и средний эоцен Украины; *Gigantornis* Andrews, 1916, средний эоцен Нигерии и Того; *Asiavis* Nesson, 1986, эоцен Узбекистана; *Lutodontopteryx* Mayr et Zvonok, 2012, эоцен Украины; *Palaeochenoides* Shufeldt, 1916, поздний олигоцен Южной Каролины, США; *Tympanonesiotes* Hopson, 1964, поздний олигоцен Южной Каролины, США; *Caspidontornis* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1982, средний олигоцен Азербайджана; *Cyphornis* Cope, 1894, точный возраст неизвестен, эоцен или ранний миоцен Британской Колумбии, Канада; *Pelagornis* Lartet, 1857, поздний олигоцен Южной Каролины, США; ранний и средний миоцен Франции, Португалии и США (Орегон, Северная Каро-

лина, Мэриленд и Вирджиния), поздний миоцен Чили и США (Калифорния), поздний миоцен – ранний плиоцен Австралии; ранний плиоцен США (Северная Каролина), поздний плиоцен Марокко.

Замечания. Современные авторы [Bourdon et al., 2010; Mayr, Rubilar-Rogers, 2010; Mayr et al., 2013] относят неогеновых представителей семейства к одному роду, *Pelagornis*.

Род *Dasornis* Owen, 1870

Dasornis: [Owen, 1870, p. 145; Lydekker, 1891, p. 359; Lambrecht, 1933, S. 578; Brodkorb, 1967, p. 142; Harrison, Walker, 1976b, p. 24; 1977, p. 19; Mlíkovský, 2002, p. 82; Mayr, 2008b, p. 1108; Bourdon et al., 2010, p. 4 (partim); Mayr, Zvonok, 2011, p. 1348].

Odontopteryx: [Owen, 1873, p. 511; Lydekker, 1891, p. 57; Spulski, 1910, p. 507; Lambrecht, 1933, S. 304; Brodkorb, 1963, p. 262; Harrison, Walker, 1976b, p. 6; Аверьянов и др., 1991, с. 7; Bocheński, 1997, p. 300; Warheit, 2002, p. 41; Mlíkovský, 2002, p. 81].

Argillornis: [Owen, 1878, p. 124; Lydekker, 1891, p. 47; Lambrecht, 1933, p. 282; Brodkorb, 1963, p. 248; Harrison, Walker, 1976b, p. 26, 1977, p. 19; Goedert, 1989, p. 940; Bocheński, 1997, p. 300; Warheit, 2002, p. 41; Mlíkovský, 2002, p. 83].

Macrodonopteryx: [Harrison, Walker, 1976b, p. 12].

Neptuniavis: [Harrison, Walker, 1977, p. 9; Bocheński, 1997, p. 298; Warheit, 2002, p. 47; Mlíkovský, 2002, p. 78].

Типовой вид – *Lithornis emuinus* Bowerbank, 1854.

Диагноз. Череп широкий при виде сверху; короткий и дорсовентрально высокий. Мозговая полость маленькая. Межглазничное пространство узкое, расширяется в области слезной кости. Шов между носовыми и лобными костями поперечный и крутой. Надглазничная впадина отсутствует. Борозда обонятельного нерва узка и изогнута. Глазницы имеют крупные размеры. Заглазничный отросток с тупой вершиной, височная яма слаборазвита. Большое затылочное отверстие субквадратной формы. Основание парасфеноида имеет не крупные размеры, треугольную форму с выдающимися назад латеральными углами. Рострум парасфеноида короткий, в поперечном сечении приблизительно треугольный с широкой вентральной поверхностью и выпуклыми боковыми поверхностями; латеральные поверхности рострума парасфеноида сходятся дорсально в направлении основания межглазничной перегородки. Сочленовные поверхности для парасфеноида на крыловидных костях расположены на ножке и удлиненные.

Видовой состав. *D. emuinus* (Bowerbank, 1854), поздний палеоцен и ранний эоцен Марокко; ранний эоцен Англии; средний эоцен Бельгии; *D. toliapica*

(Owen, 1873), поздний палеоцен – ранний эоцен Марокко, ранний эоцен Англии; *D. abdoun* Bourdon 2010, ранний эоцен Марокко.

Замечания. Данный род включает очень крупных и средних по размеру ложнозубых птиц. Ранние исследователи [Lydekker, 1891; Lambrecht, 1933; Brodtkorb, 1967] помещали *Dasornis* в семейство Gastornithidae, и только К. Харрисон и С. Уокер [Harrison, Walker, 1976b, 1977] распознали в *Dasornis* ложнозубую птицу. Учитывая определенное сходство ложнозубых с гусеобразными [Bourdon, 2005, 2011], отнесение *Dasornis* к Gastornithidae не кажется удивительным. Диагноз рода, приведенный здесь, основан на диагнозе Харрисона и Уокера [Harrison, Walker, 1977] с учетом новых материалов [Mayr, 2008b; Bourdon et al., 2010]. Э. Бурдон [Bourdon et al., 2010; см. также Bourdon, Carretta, 2012] включила в род *Dasornis* более мелкую (размером с альбатроса) ложнозубую птицу *Odontopteryx toliapica* Owen, 1873; такое номенклатурное решение не было поддержано Г. Майром сначала [Mayr, Zvonok, 2011], но было принято им позднее [Mayr, Zvonok, 2012].

Dasornis sp.

?*Dasornis* sp.: [Mayr, Zvonok, 2011, p. 1348, text-figs. 2, 3].

Экз. SMF Av 526, ростральная порция левой зубной кости; экз. SMF Av 527, ростральная порция правой зубной кости с рядом костных фрагментов; экз. SMF Av 528, левая лучевая кость без проксимального конца; экз. SMF Av529, дистальная часть левого тибиятарзуса; экз. SMF Av 530, фрагмент диафиза правого тибиятарзуса; экз. SMF Av 531, фаланга стопы; все из местонахождения Иково (Новопсков), Луганская обл., Украина; нижний лютет, средний эоцен.

Замечания. Отнесение материалов по крупной ложнозубой птице из местонахождения Иково к одному виду *Dasornis* предварительно, поскольку кости несколько отличаются по относительным размерам. Описание см. [Mayr, Zvonok, 2011].

Род *Pseudodontornis* Lambrecht, 1933

Pseudodontornis: [Lambrecht, 1933, S. 305; Brodtkorb, 1963, p. 262; Harrison, Walker, 1976b, p. 15; Harrison, 1985, p. 24; Mlíkovský, 2002, p. 82].

Типовой вид – *Odontopteryx longirostris* Spulski, 1910.

Диагноз. Верхняя челюсть высока и изогнута. «Зубы» широки в основании, крупные по размеру, разделены невысокими бугорками.

Видовой состав. *P. tenuirostris* Harrison et Walker, 1976, поздний палеоцен Англии; *P. tshulensis* Averianov et al., 1991, поздний палеоцен Казахста-

на; *P. longidentata* Harrison et Walker, 1976, ранний эоцен Англии; *P. longirostris* (Spulski, 1910), возраст неизвестен, ?Бразилия, ранний эоцен Англии, поздний олигоцен Южной Каролины, США; *P. stirtoni* Howard et Water, 1969, поздний плиоцен Новой Зеландии.

Pseudodontornis tshulensis Averianov, Panteleyev, Potapova et Nesson, 1991
Табл. IV, фиг. 18

Pseudodontornis tshulensis: [Аверьянов и др., 1991, с. 6, рис. 1; Аверьянов, 1999, с. 27].

Голотип – ЗИН, РО № 4294, фрагмент ?правой зубной кости; местонахождение Джилга I, Сарыагашский р-н, Южно-Казахстанская обл., Казахстан; верхний палеоцен (ланден).

Материал. Голотип.

Диагноз. Между основными костными «зубами» расположены невысокие бугорки. Наружная борозда на зубной кости глубокая. Вентральный край зубной кости слабоволнистый.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Принадлежность данного экземпляра к Pelagornithidae безусловна, но ввиду крайней фрагментарности образца, на котором сохранилось основание только от одного большого «зуба», отнесение его к роду *Pseudodontornis* требует подтверждения. Майр [Mayr, Zvonok, 2011] считает, что данный вид может быть отнесен к роду *Dasornis*.

Род *Caspiodontornis* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1982

Caspiodontornis: [Асланова, Бурчак-Абрамович, 1982, с. 410; Aslanova, Burchak-Abramovich, 1999, p. 424].

Типовой вид – *Caspiodontornis kobystanicus* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1982.

Диагноз. На нижней и верхней челюстях между крупными в основном вертикально стоящими «зубами» расположено по три зубовидных выроста, из которых средний наибольший равен 1/2–1/3 высоты крупных «зубов», а выросты перед ним и сзади его крошечные. Предположительно второй крупный «зуб» верхней челюсти наклонен вперед под углом 45°, остальные «зубы» ориентированы вертикально. «Зубы» верхней челюсти мельче и тупее. Размеры «зубов» уменьшаются в каудальном направлении. Предчелюстной симфиз выгнутый, на вентральной стороне передней части симфиза проходит глубокая борозда. Узкие голоринальные носовые отверстия располагаются в бороздах, направленных вниз вдоль боковых сторон верхней челюсти. Крыловидные кости широки и довольно коротки.

Видовой состав. *C. kobystanicus* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1982, средний олигоцен Азербайджана.

Замечания. Майр [Mayr, 2009; Mayr, Zvonok, 2011] считает, что *Caspidotornis* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1982, может быть младшим синонимом *Guguschia* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1968, описанной по костям плечевого пояса и крыла из местонахождения Перекишкюль. Систематическое положение *Guguschia* требует специального подтверждения (см. ниже).

Caspidotornis kobystanicus Aslanova et Burchak-Abramovich, 1982

Caspidotornis kobystanicus: [Асланова, Бурчак-Абрамович, 1982, с. 410, рис. 1, 2; Aslanova, Burchak-Abramovich, 1999, p. 423, 427, figs. 1–4; Mayr, 2009a, p. 58].

Голотип – ЕИМ, №А-2/11-78, фрагментарный череп с нижней челюстью; местонахождение Перекишкюль, Апшеронский п-ов, Азербайджан; майкопская свита, олигоцен.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Асланова, Бурчак-Абрамович, 1982, с. 409; Aslanova, Burchak-Abramovich, 1999, p. 425].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В статье 1982 г. по *C. kobystanicus* местом хранения голотипа назван Институт геологии АН Азербайджана. По статье 1999 г. таковым стал Музей естественной истории им. Г. Зардаби (ЕИМ) в г. Баку, Азербайджан, с тем же коллекционным номером.

Род *Asiavis* Nesso, 1986

Asiavis: [Несов, 1986, с. 36; 1992, с. 35; Nesso, 1992a, p. 473; Аверьянов, 1999, с. 10; Panteleyev, 2000, с. 351].

Типовой вид – *Asiavis phosphatica* Nesso, 1986.

Диагноз. Поперечное сечение большой метакarpалии овально, уплощено дорсовентрально. Сухожильная борозда широка и достигает дистального конца карпометакарпуса, перед которым резко расширяется. Небольшой пологий гребень на краниальной стороне в дистальной части большой метакarpалии подходит к шероховатости на конце метакarpалии. Дистальный симфиз карпометакарпуса широкий и длинный. Профиль сочленовной фасетки большого пальца близок к квадратному. Дистальная часть малой метакarpалии широка и плоска.

Видовой состав. Типовой вид из позднего эоцена Узбекистана.

Замечания. Систематическое положение *Asiavis* первоначально определялось среди Gruiformes [Несов, 1986]. Позднее высказывалось мнение о возмож-

ности принадлежности *Asiavis* к ложнозубым птицам (Pelagornithidae) [Аверьянов и др., 1991; Nesso, 1992a] или к Anatidae [Panteleyev, 2000]. Однако *Asiavis* отличается от всех Anatidae и схож с Pelagornithidae морфологией сухожильной борозды на дорсальной поверхности карпометакарпуса и смещением сочленовной фасетки малого пальца крыла дорсально относительно краниокаудальной оси дистального эпифиза. В то же время от других Pelagornithidae *Asiavis* отличается субквадратной фасеткой большого пальца крыла при виде с дистальной стороны.

Asiavis phosphatica Nesso, 1986

Табл. XIII, фиг. 13–15

Asiavis phosphatica: [Несов, 1986, с. 37, рис. 2, фиг. 14; 1992, с. 35; Nesso, 1992a, p. 473, fig. 6 А–С; Аверьянов, 1999, с. 10; Panteleyev, 2000, с. 352].

Голотип – ЗИН, РО № 3440, фрагмент левого карпометакарпуса; местонахождение Ташкура, Навоийский вилоят, Узбекистан; верхи среднего эоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Размеры крупные.

Замечания. Ориентировочная длина карпометакарпуса 140–150 мм, поперечное сечение большой метакarpалии в середине диафиза 8.0 × 10.4 мм.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Lutetodontopteryx* Mayr et Zvonok, 2012

Lutetodontopteryx: [Mayr, Zvonok, 2012, p. 915].

Типовой вид. *Lutetodontopteryx tethyensis* Mayr et Zvonok, 2012.

Диагноз. Предчелюстной симфиз без поперечной борозды непосредственно перед кончиком; зубные выросты узки и наклонены рострально; головка плечевой кости нависает над краниальной поверхностью плечевой кости; карпометакарпус короткий; стержень тарзометатарзуса медиолатерально узкий; гипотарзус с двумя бороздами; блок метатарзалии II выдается далеко дистально, его латеральная часть достигает уровня борозды на блоке метатарзалии IV.

Видовой состав. Типовой вид из среднего эоцена Украины.

Замечания. При первоописании рода *Lutetodontopteryx* [Mayr, Zvonok, 2012] был приведен только дифференциальный диагноз, на основе которого нами был сформулирован приведенный выше диагноз.

Lutetodontopteryx tethyensis Mayr et Zvonok, 2012
Табл. XIII, фиг. 1–12

cf. *Odontopteryx toliapica*: [Mayr, Zvonok, 2011, p. 1351, text-figs. 2, 4].

Lutetodontopteryx tethyensis: [Mayr, Zvonok, 2012, p. 915, figs. 1–4; Горобец, Звонок, 2013].

Голотип – SMF Av 553a+b, проксимальный и дистальный фрагменты правого тарзометатарзуса; местонахождение Иково (Новопсков), Луганская обл., Украина; нижний лютет, средний эоцен.

Материал. Экз. SMF Av 554, кончик роострума верхнечелюстной кости; экз. SMF Av 532, фрагмент верхней челюсти; экз. SMF Av 533, 555, 556a+b, 557, 558, фрагменты нижних челюстей; экз. SMF Av 559, практически целая левая квадратная кость; экз. SMF Av 560, правая квадратная кость; экз. SMF Av 534, четвертый шейный позвонок; экз. SMF Av 536, 561–564, фрагменты коракоидов; экз. SMF Av 537, 565, 566, 591, фрагменты лопаток; экз. SMF Av 535, неполная вилочка; экз. SMF Av 538, неполная левая плечевая кость; экз. SMF Av 567a+b, переломленная правая плечевая кость; экз. SMF Av 542, дистальный фрагмент правой локтевой кости; экз. SMF Av 568, проксимальный фрагмент левой локтевой кости; экз. SMF Av 569, дистальный фрагмент левой локтевой кости; экз. SMF Av 570, 571, проксимальные фрагменты лучевых костей; экз. SMF Av 539, 540, 572, 573, фрагменты карпометакарпусов; экз. SMF Av 574, 575, правая и левая проксимальные фаланги большого пальца крыла; экз. SMF Av 541, дистальный фрагмент проксимальной фаланги большого пальца левого крыла; SMF Av 576a+b, сломанная правая бедренная кость; экз. SMF Av 577, стержень правой бедренной кости; экз. SMF Av 578a+b, левый тибиятарзус; экз. SMF Av 579, стержень левого тибиятарзуса; экз. SMF Av 543, 581, фрагменты тарзометатарзусов; экз. SMF Av 544, 580, дистальные фрагменты тарзометатарзусов; экз. SMF Av 582, фаланга стопы; местонахождение Иково (Новопсков), Луганская обл., Украина; нижний лютет, средний эоцен.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Mayr, Zvonok, 2012].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В первоначальном описании материалы по данному виду были предварительно отнесены к *Odontopteryx toliapica* из раннего эоцена Англии [Mayr, Zvonok, 2011].

Pelagornithidae gen. indet. 1

Табл. XIII, фиг. 16, 17

Odontopteryx sp.: [Аверьянов и др., 1991, с. 7, рис. 1, фиг. 1, 2].

Экз. ЗИН, РО №№ 4295 и 4296, фрагменты челюстей с несколькими костными зубовидными вы-

ростами; местонахождение Джерой II, Бухарская обл., Узбекистан; средний–верхний эоцен.

Замечания. У данных экземпляров зубовидные выросты скорее всего были направлены вперед. Между большими «зубами» располагались средний и маленький. Направленность зубов вперед характерна для имевших сходные размеры *Dasornis toliapica* и *Lutetodontopteryx tethyensis*, но для обоих таксонов не характерно наличие довольно высоких промежуточных костных зубовидных выростов.

Pelagornithidae gen. indet. 2

?Anserimorf: [Nesov, 1992a, p. 473, fig. 5].

Экз. ЗИН, РО № 3480, дистальный фрагмент правой локтевой кости; местонахождение Джилга I, Сарыагашский р-н, Южно-Казахстанская обл., Казахстан; верхний палеоцен (ланден).

Замечания. Э. Бурдон [Bourdon et al., 2010] отметила, что данный образец принадлежит ложнозубой птице.

Pelagornithidae gen. indet. 3

Табл. XIII, фиг. 19–21

?*Dasornis* sp./?*Gigantornis* sp.: [Mayr, Zvonok, 2012, p. 915, fig. 5A–D].

Экз. SMF Av 583, краниальный фрагмент грудины; местонахождение Иково (Новопсков), Луганская обл., Украина; нижний лютет, средний эоцен.

Замечания. Возможно, данный образец принадлежит *Dasornis* sp. из того же местонахождения [Mayr, Zvonok, 2012].

Отряд Anseriformes Vigors, 1825

Семейство Presbyornithidae Wetmore, 1926

Presbyornithidae: [Wetmore, 1926, p. 396; Brodkorb, 1967, p. 200; Feduccia, McGrew, 1974, p. 60; Olson, 1985, p. 171; 1994, p. 429; Benson, 1999, p. 254; Ericson, 2000, p. 3; Kurochkin, 2000, p. 551; Kurochkin et al., 2002, p. 3 (partim); Mayr, 2009a, p. 51; Kurochkin, Dyke, 2010, p. 377].

Nautilornithidae: [Wetmore, 1926, p. 394; Brodkorb, 1967, p. 213].

Nautilornithinae: [Lambrecht, 1933, S. 549 (partim)].

Presbyornithinae: [Lambrecht, 1933, S. 533].

Telmabatidae: [Howard, 1955, p. 23].

Типовой род – *Presbyornis* Wetmore, 1926.

Диагноз. Клюв «утиного типа», с развитым цецильным аппаратом. Расстояние между передним краем глазницы и костными ноздрями заметно меньше длины глазницы. Слезная кость небольшого размера и не слита с другими костями черепа. Заглазничный отросток короткий; височные ямы хорошо раз-

виты. Небные кости при виде с латеральной стороны лежат на уровне скуловой дуги или выступают вентральнее ее. В квадратной кости присутствует базиорбитальное пневматическое отверстие; глазнично-котилярный гребень заходит на корпус квадратной кости; крыловидные суставные поверхности отдельные; глазничный отросток широк и закруглен на конце. Сложный крестец не слит с костями таза. Грудина имеет две пары каудальных вырезок. Акромиальный отросток лопатки очень длинный и заостренный. Латеральный отросток коракоида крупный; отверстие надкоракоидного нерва присутствует; лопаточная суставная поверхность очень глубока. Дорсальная пневматическая впадина не развита, вентральная неглубокая и не имеет пневматического отверстия; дорсальный бугорок хорошо развит. Каудальный гребень в проксимальной части стержня плечевой кости хорошо выражен; отпечаток плечевой мышцы глубокий и с четкими краями; отчетливый дорсальный надмышечковый отросток отсутствует. Сухожильная борозда на дорсальной стороне большой метакарпалии широка и достигает дистального конца карпометакарпуса, перед которым резко расширяется; небольшой пологий гребень на краниальной стороне в дистальной части большой метакарпалии подходит к шероховатости на конце метакарпалии; дистальный симфиз карпометакарпуса широкий и длинный; профиль сочленовой фasetки большого пальца крыла близок к квадратному. Задние конечности длинные. Кнemiальные гребни тибiotарзуса большие. Первый палец стопы хорошо развит. Передние пальцы стопы соединены небольшими перепонками.

Состав. Роды *Teviornis* Kurochkin et al., 2002, поздний мел Монголии; *Presbyornis* Wetmore, 1926, поздний палеоцен – ?ранний олигоцен США и ранний эоцен Монголии; *Telmabates* Howard, 1955, ранний эоцен Аргентины.

Замечания. Диагноз семейства [Ericson, 2000] включал только указание на наличие у пресбиорнитид челюстного аппарата утиного типа и длинных конечностей. Здесь мы приводим более детальный диагноз, основанный на изучении оригинальных материалов и по данным основных публикаций [Howard, 1955; Feduccia, 1976; Olson, Feduccia, 1980a; Ericson, 2000; Kurochkin et al., 2002; Elzanowski, Stidham, 2010; Kurochkin, Dyke, 2010].

Предполагалось, что *Headonornis hantoniensis* (Lydekker, 1891) из позднего эоцена Англии также может быть отнесен к пресбиорнитидам или даже быть младшим синонимом рода *Presbyornis* [Dyke, 2001; Kurochkin et al., 2002]. Однако для голотипа *H. hantoniensis* характерны робустные очертания, не характерные для пресбиорнитид. Морфология плечевой кости (в частности, крупная головка), позже

отнесенной к этому виду [Harrison, Walker, 1976c], также не позволяет включать род *Headonornis* в Presbyornithidae. Й. Мликовски [Mlíkovský, 2002] отнес *Headonornis* к Anseranatidae.

Филогенетическое положение пресбиорнитид требует обсуждения. Первоначально представители данного семейства, характеризующиеся удлинёнными задними конечностями, были описаны как представители отрядов Charadriiformes и Phoenicopteriformes [Wetmore, 1926; Howard, 1955]. Находка черепов этих птиц, которые оказались вполне «утиными» [Feduccia, McGrew, 1974], заставила сблизать пресбиорнитид с гусеобразными. При этом в первых работах пресбиорнитид еще не помещали в отряд Anseriformes [Olson, Feduccia, 1980a]. Кладистический анализ [Ericson, 1997; Livezey, 1997] поместил пресбиорнитид в Anseriformes в качестве сестринской группы к современному семейству Anatidae. В то же время для пресбиорнитид характерно множество примитивных признаков, заставляющих помещать их в основание филогенетического ствола, ведущего ко всем ныне живущим гусеобразным [Feduccia, 1976; Olson, Feduccia, 1980a; Elzanowski, Stidham, 2010; Зеленков, 2011в, г; Elzanowski, 2014].

Отнесение рода *Teviornis* к этому семейству требует подтверждения.

Род *Teviornis* Kurochkin, Dyke et Karhu, 2002

Teviornis: [Kurochkin et al., 2002, p. 3].

Типовой вид – *Teviornis gobiensis* Kurochkin et al., 2002; верхний мел Монголии.

Диагноз. Дорсальный надмышечковый бугорок плечевой кости сильно выступает проксимально. Вентральная пястная ямка карпометакарпуса заметно протягивается краниокаудально. Проксимальная часть малой метакарпалии шире в дорсовентральном и краниокаудальном направлениях, чем ее дистальная часть. Суставная поверхность для малого пальца крыла на малой метакарпалии разделена краниокаудальной бороздой на две обособленные фasetки. Дистальная часть сочленовой поверхности для большого пальца крыла на большой метакарпалии расширена дистально, ее вентральная часть продвинута в направлении бугорка для отхождения *m. abductor dig. majoris*.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Монголии.

Teviornis gobiensis Kurochkin, Dyke et Karhu, 2002

Рис. 55

Teviornis gobiensis: [Kurochkin et al., 2002, p. 3, fig. 2, 3; Clarke, Norell, 2004, p. 9; Mayr, 2009a, p. 52].

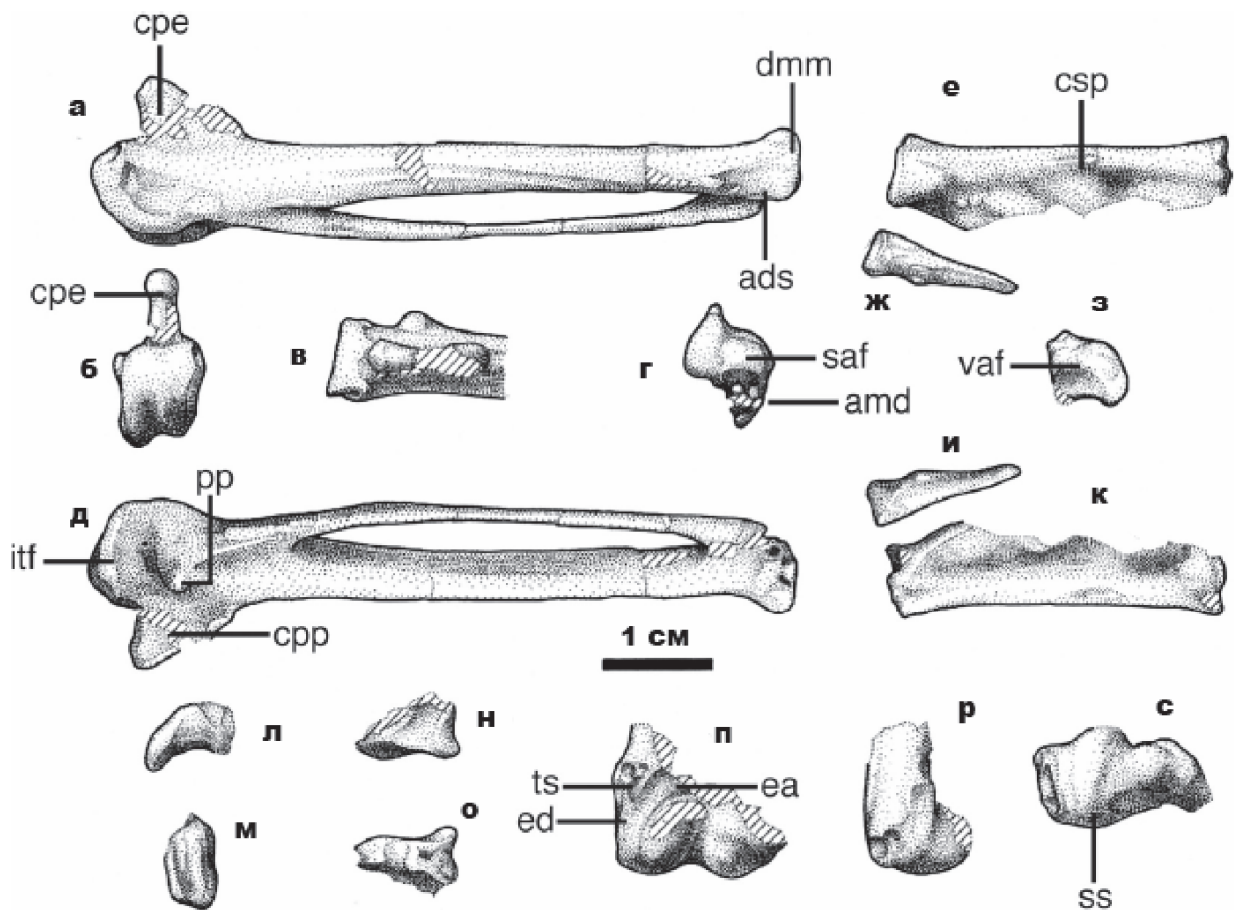


Рис. 55. *Teviornis gobiensis* Kurochkin et al., 2002. Фрагменты скелета (голотип ПИН, №4499/1): а–г – правый карпометакарпус с дорсальной (а), проксимальной (б), краниальной (в), каудальной (г) и вентральной (д) сторон; е, з, к – правая базальная фаланга большого пальца кисти с дорсальной (е), проксимальной (з) и дистальной (к) сторон; ж, и – правая базальная фаланга малого пальца кисти с дорсальной (ж) и вентральной (и) сторон; л, н – локтевая кость запястья с дорсальной (л) и каудальной (н) сторон; м, о – лучевая кость запястья с краниальной (м) и каудальной (о) сторон; п–с – фрагмент дистального эпифиза правой плечевой кости с краниальной (п), дорсальной (р) и дистальной (с) сторон [Kurochkin et al., 2002, fig. 3]; местонахождение Гурилын-Цав, Монголия; верхний мел (маастрихт).

Обозначения: ads – дистальная часть сухожильной борозды; adm – сочленовная поверхность малого пальца кисти; dmm – дистальное расширение большой метакarpалии; cpe – краниальный край переднего пястного отростка; crr – зона, расположенная краниальнее гороховидного отростка; csp – краниальная часть базальной фаланги; ea – углубление между дорсальным мышцелком и дорсальным надмышцелковым бугорком; ed – дорсальный надмышцелок; fit – вентральная пястная ямка; pp – гороховидный отросток; saf – выступающая дистально порция сочленовной поверхности большого пальца кисти; ss – дорсальная триципитальная борозда; ts – дорсальный надмышцелковый бугорок; vaf – вентральная сочленовная поверхность базальной фаланги большого пальца крыла

Голотип – ПИН, № 4499/1, фрагмент дистального эпифиза правой плечевой кости, лучевые и локтевые кости запястья, полный правый карпометакарпус, первая фаланга большого пальца и фаланга малого пальца правой кисти; местонахождение Гурилын-Цав, северо-западная часть Южно-Гобийского аймака; нэмэгэтинская свита, верхний мел (маастрихт).

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Kurochkin et al., 2002, p. 6].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Кларк и Норелл [Clarke, Norell, 2004] высказали сомнения относительно принадлежности *Teviornis* к Presbyornithidae, обоснованные ограниченностью материалов и дискуссионной плезиоморфностью признаков, на основании которых эти материалы были отнесены к семейству Presbyornithidae и отряду Anseriformes. Этот вывод поддержал Майр [Mayr, 2009a]. *Teviornis* был отнесен к Anseriformes на основании отсутствия краниокаудальной изогнутости карпометакарпуса [Kurochkin

et al., 2002] – признака, диагностичного для отряда согласно Б. Лайвизи [Livezey, 1997]. Кларк и Норрелль отметили, что прямой карпометакarpus также характерен для базальных курообразных Gallinuloididae и палеогнат Lithornithiformes [Clarke, Norrell, 2004], и поэтому, очевидно, представляет примитивное состояние для Neornithes, что не позволяет использовать этот признак для установления систематической принадлежности *Teviornis*. Карпометакarpus Gallinuloididae, хотя и прямой, как у гусеобразных, все же демонстрирует ряд сходств с Galliformes: высокий и характерным образом ориентированный передний пястный отросток, укороченный и краниокаудально высокий проксимальный эпифиз, слабо закругленная суставная поверхность лучевой кости, краниокаудально высокая симфизная часть [Mayr, 2006a]. По всем этим признакам *Teviornis* отличается от Gallinuloididae и сходен с Anseriformes. Еще меньше общих черт у *Teviornis* с Lithornithiformes, карпометакarpus которых короче, все же несколько изогнут и имеет короткий и широкий проксимальный эпифиз, а также удлиненный и краниокаудально высокий дистальный эпифиз [Houde, 1988]. Таким образом, отнесение *Teviornis* к филогенетическому стволу гусеобразных кажется несомненным, однако семейственное положение этой формы требует подтверждения.

Род *Presbyornis* Wetmore, 1926

Presbyornis: [Wetmore, 1926, p. 396; Lambrecht, 1933, S. 533; Brodkorb, 1967, p. 200; Feduccia, McGrew, 1974, p. 60; Feduccia, 1999, p. 210; Olson, Feduccia, 1980a, p. 9; Olson, 1985, p. 171, 1994, p. 429; Benson, 1999, p. 254; Ericson, 2000, p. 7; Kurochkin, Dyke, 2010, p. 377].

Nautilornis: [Wetmore, 1926, p. 392; Brodkorb, 1967, p. 213; Lambrecht, 1933, S. 549].

Coltonia: [Hardy, 1959, p. 106; Brodkorb, 1967, p. 200].

Типовой вид – *Presbyornis pervetus* Wetmore, 1926; нижний эоцен США.

Диагноз. Поверхность лобных костей непосредственно каудальнее глазницы ровная. Сложный крестец включает три поясничных позвонка. Отпечаток грудинно-коракоидной мышцы на дорсальной поверхности коракоида мелок. Дорсальный надмышечковый бугорок плечевой кости не сдвинут проксимально; отпечаток *m. pronator superficialis* выступает заметно проксимальнее, чем отпечаток вентральной коллатеральной связки. Отчетливый крупный бугорок на краниальной поверхности лучевой кости непосредственно проксимальнее сочленовой поверхности для лучевой кости запястья отсутствует. Вентральная пястная ямка карпометакarpуса име-

ет субокруглую форму; гороховидный отросток расположен на уровне большой метакарпалии. Краниальная межмышечная линия бедренной кости не отделима от вертельного гребня.

Видовой состав. *P. isoni* Olson, 1994, поздний палеоцен США; *P. pervetus* Wetmore, 1926, ранний эоцен США; *P. recurvirostra* (Hardy, 1959), ранний эоцен США; *P. mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, ранний эоцен Монголии.

Замечания. Диагноз рода, предложенный П. Эриксоном [Ericson, 2000], дополнен нами с учетом отличий от монгольского рода *Teviornis*.

Presbyornis mongoliensis Kurochkin et Dyke, 2010

Табл. XIV, фиг. 14–16

Presbyornis mongoliensis: [Kurochkin et Dyke, 2010, p. 377, figs. 3, 4].

Голотип – ПИН, №3104/607, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса; местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия; пачка Бумбан, наранбулакская свита, нижний эоцен.

Паратипы – ПИН, №№ 3104/24, 69, 229, 601, 684, дистальные концы левых тарзометатарзусов; ПИН, №№ 3104/6, 115, 716, дистальные концы правых тарзометатарзусов; типовое местонахождение, пачки жигден и бумбан.

Материал. Голотип и паратипы.

Диагноз. Блок метатарзалии III почти симметричен. Блок метатарзалии II расположен в одной плоскости с диафизом. Дистальное сосудистое отверстие находится проксимальнее основания блока метатарзалии II.

Распространение. Типовое местонахождение, пачки жигден и бумбан, верхний палеоцен и нижний эоцен.

Presbyornis sp.

Табл. XIV, фиг. 1–13

Presbyornis sp.: [Kurochkin et Dyke, 2010, p. 378, figs. 6–17; Elzanowski, 2014].

Экз. ПИН, №№ 3104/208 и 209, квадратные кости; ПИН, №№ 3104/196 и 689, краниальные части грудин; ПИН, №№ 3104/75, 181, 509, 510, 639 и 682, симфизные части вилок; ПИН, №№ 3104/75, 181, 509, 510, 639 и 682, правые коракоиды без грудинных концов; ПИН, №№ 3104/46 и 47, левые коракоиды без грудинных концов; ПИН, №№ 3104/53, 56, 104, 108, 119, 122, 136, 210, 402, 485, 492, 495, 611, 617, и 618, краниальные части левых коракоидов; ПИН, №№ 3104/112, 493, 666 и 668, краниальные концы левых коракоидов; ПИН, №№ 3104/112, 493, 666 и 668, краниальные части правых коракоидов; ПИН, №№ 3104/73, 107, 117, 118, 158, 504, 614 и 711, краниальные части правых лопаток; ПИН, №№ 3104/

100, 120, 163, 164, 507, 681 и 693, краниальные части левых лопаток; ПИН, №№ 3104/48 и 55, проксимальные эпифизы левых плечевых костей; ПИН, №№ 3104/148, 603 и 686, дистальные эпифизы левых плечевых костей; ПИН, №№ 3104/106, 109, 126, 542, 604, 680, 687 и 688, дистальные части правых плечевых костей; ПИН, №№ 3104/77, 168, 690 и 718, дистальные концы левых лучевых костей; ПИН, №№ 3104/81, дистальный конец левой лучевой кости; ПИН, №№ 3104/390, 521, 522, 524, 525, 729, 721, 723 и 724, проксимальные части правых лучевых костей; ПИН, №№ 3104/50, 540 и 732, дистальные концы левых локтевых костей; ПИН, №№ 3104/159, 68, 627, 692 и 712, проксимальные концы левых карпометакарпусов; ПИН, №№ 3104/135 и 141, проксимальные концы правых карпометакарпусов; ПИН, №№ 3104/31, 79, 85, 140, 569, 612 и 658, дистальные концы правых карпометакарпусов; ПИН, №№ 3104/101 и 702, полные первые фаланги большого пальца крыла; ПИН, №№ 3104/160, 170, 197, 646, 694, 695, 696, 697, 703 и 707, фрагментарные первые фаланги большого пальца крыла; ПИН, №№ 3104/178 и 515, проксимальные части правых бедренных костей; ПИН, № 3104/211, дистальная часть правой бедренной кости; ПИН, №№ 3104/98 и 605, дистальные части правых тибиятарзусов; все из местонахождения Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия; пачка Бумбан, наранбулакская свита, нижний эоцен.

Замечания. Остатки пресбиорнитид – одни из самых многочисленных среди птиц в палеогеновых разрезах местонахождения Цаган-Хушу. Поскольку все они встречаются в расчлененном состоянии, связать их все или даже часть в составе одного вида затруднительно [Kurochkin, Dyke, 2010]. По тарзометатарзусам описан *P. mongoliensis*, а все остальные материалы отнесены к *Presbyornis* sp. Тем не менее среди них наблюдается значительная размерная и структурная изменчивость (в частности, в строении квадратной кости), отражающая не только возможный половой диморфизм, но и, несомненно, различия между видами [Kurochkin, Dyke, 2010; Elzanowski, 2014].

Семейство Anatidae Vigors, 1825

Подсемейство Dendrocheninae Livezey et Martin, 1988

Род *Mionetta* Livezey et Martin, 1988

Mionetta: [Livezey, Martin, 1988, p. 208].

Типовой вид – *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863.

Диагноз. В плечевой кости, каудальный гребень стержня ориентирован на дорсальный бугорок; дорсальный бугорок субтреугольный и заметно выдается относительно каудальной поверхности кости; головка плечевой кости нависает над дорсальной порцией пневматической впадины; пневматическая впадина не пневматизирована; дорсальная поверхность пекторального гребня явно вогнутая; расстояние между вентральным надмышцелковым бугорком и дорсальным мышцелком не меньше, чем ширина вентрального надмышцелкового бугорка; дорсальный надмышцелковый отросток отсутствует.

Видовой состав. *M. blanchardi* (Milne-Edwards, 1863), поздний олигоцен и ранний миоцен Франции, ранний и средний миоцен Германии и Чехии, а также средний миоцен Румынии; см. [Зеленков, 2012a]; *M. natator* (Milne-Edwards, 1867), поздний олигоцен Франции, ранний миоцен Франции и Чехии, средний миоцен Германии и предположительно поздний миоцен Молдовы; *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868), ранний и средний миоцен Франции, Германии и Чехии.

Замечания. Представители рода *Mionetta* – одни из самых обычных ископаемых птиц в ранне- и среднемиоценовых отложениях Западной и Центральной Европы. Эти плохо приспособленные к нырянию [Worthy, Lee, 2008] утиные, по-видимому, занимали экологическую нишу современных речных уток рода *Anas*. На рубеже олигоцена и миоцена представители рода *Mionetta* претерпели адаптивную радиацию, и в раннемиоценовых отложениях Франции одновременно присутствуют остатки как минимум четырех видов, один из которых (мельче, чем *M. blanchardi*) до сих пор остается неназванным. Иногда считается, что *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868) представляет собой всего лишь крупных особей *M. blanchardi* [Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002]. Тем не менее для *M. consorbina* характерны морфологические отличия [Cheneval, 1983b; Mourer-Chauviré, 2008], что позволяет считать этот вид валидным. *M. blanchardi* из среднего миоцена Германии [Göhlich, 2002] отличается морфологически от раннемиоценовых форм и скорее всего представляет отдельный вид.

Мликовский [Mlíkovský, 2002] также включил в род *Mionetta* крупную утиную птицу *Anas robusta* (Milne-Edwards, 1868), известную из среднего миоцена Франции, отметив сходство этого вида с современными Dendrocygninae [Mlíkovský, 2002]. Мы, вслед за Ж. Шеневалем [Cheneval, 2000], относим *Anas robusta* к ископаемому роду *Anserobranta*, включаемому в подсемейство Tadorninae [Зеленков, 2013б].

Систематическое положение *Mionetta* и подсемейства Dendrocheninae в целом остается дискусси-

онным. Шеневаль [Cheneval, 1983b] переместил европейские виды, ныне помещаемые в род *Mionetta*, в род *Dendrochen*, известный к тому времени из раннего миоцена Северной Америки. Род *Dendrochen* Шеневаль, в свою очередь, отнес к современному подсемейству свистящих уток *Dendrocygninae* [Cheneval, 1983b], что было принято и Мликовским [Mlíkovský, 2002]. Однако сближение *Dendrocygninae* и *Dendrochen* основано на признаках, примитивных для всех утиных. На этом основании Лайвизи и Мартин [Livezey, Martin, 1988] выделили в род *Mionetta* европейские виды, которые они вместе с североамериканским *Dendrochen* отнесли к отдельному подсемейству *Dendrocheninae*. Уорти [Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009] провел кладистический анализ, в результате которого род *Mionetta* оказался членом *Oxyurinae*. В то же время *Mionetta* отличается от других олигоцен-раннемиоценовых *Oxyurinae* и на этом основании не включен здесь в данное подсемейство.

Приведенный выше диагноз основан на диагнозе рода, предложенном Б. Лайвизи и Л. Мартином [Livezey, Martin, 1988] с учетом наших данных, а также по [Worthy et al., 2007; Worthy, Lee, 2008]. Мы приводим только диагноз по плечевой кости, наиболее изученному и диагностичному элементу скелета. Отличия в строении других элементов, в частности карпометакарпуса [Livezey, Martin, 1988], требуют подтверждения.

Mionetta natator (Milne-Edwards, 1867)

Anas natator: [Milne-Edwards, 1867, p. 148, pl. 25, fig. 21-22; Lydekker, 1891, p. 120; Lambrecht, 1933, S. 357, fig. 122].

Querquedula natator: [Brodkorb, 1962, p. 157; 1964, p. 223].

Dendrochen natator: [Cheneval, 1983b, p. 93, pl. 1, fig. 3; Kessler, 1992, p. 50].

Mionetta natator: [Livezey, Martin, 1988, p. 208; Bocheński, 1997, p. 304; Mlíkovský, 2002, p. 111].

Лектотип – MNHN, № Av-6428, левая локтевая кость; местонахождение Сан-Жеран-ле-Пьи, Франция; нижний миоцен. Выделен [Storer, 1956, p. 422].

Материал. Экз. LPUB, № 273/3, дистальный фрагмент правой плечевой кости; экз. LPUB, № 274/4, полная правая локтевая кость; местонахождение Кишинев, в черте г. Кишинев, Молдова; средний сармат, низы верхнего миоцена.

Диагноз. Дорсальный мышцелок плечевой кости узкий; локтевая ямка неглубокая. Дорсальный мышцелок локтевой кости притупленный и широкий. Пястный бугорок имеет тупую вершину.

Распространение. Поздний олигоцен и ранний миоцен Франции; ранний миоцен Чехии; средний

миоцен Германии и предположительно начало позднего миоцена Молдовы.

Замечания. Отнесение к этому виду экземпляра из Молдовы сомнительно ввиду заметно более молодого возраста находки по сравнению со всеми остальными известными [Mlíkovský, 2002]. Изображенный экземпляра в оригинальном описании не приведен.

Подсемейство *Anserinae* Vigors, 1825

Триба *Cygnini* Cracraft, 2013

Род *Cygnavus* Lambrecht, 1931

Cygnavus: [Lambrecht, 1931a, S. 3; 1933, S. 381; Brodkorb, 1964, p. 208; 1971, p. 175; Курочкин, 1968б, с. 94; Mlíkovský, Švec, 1986, p. 262; Mlíkovský, 2002, p. 111].

Типовой вид – *Cygnavus senckenbergi* Lambrecht, 1931.

Диагноз. Вертельный гребень бедренной кости слабо развит, вертел развит сильно. Дистальный эпифиз тибиотарзуса слабо отклонен медиально; надсухожильный мостик очень мощный – широкий и толстый, и его дорсолатеральный край погружен каудально; расстояние между краниальным краем медиального мышцелка и выходным отверстием разгибательного канала очень небольшое; вырезка между мышцелками узка.

Видовой состав. *C. formosus* Kurochkin, 1968, ранний олигоцен Восточного Казахстана; *C. senckenbergi* Lambrecht, 1931, ранний миоцен Германии.

Замечания. Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] подтвердили статус *Cygnavus* как самостоятельного рода, отличающегося от современного *Cygnus* Bechstein, 1803. В то же время систематическое положение рода *Cygnavus* внутри *Anatidae* требует подтверждения. Высказывались предположения [Stidham, Ni, 2014], что *Cygnavus* может относиться к ископаемому подсемейству *Romainvillinae*, в котором были крупные (с гуся) представители. Однако тибиотарзус *Cygnavus formosus* очень сильно отличается морфологически от тибиотарзуса *Saintandrea chenoïdes* из позднего олигодена Франции, относимого к *Romainvillinae* [Mayr, De Pietri, 2013].

Cygnavus formosus Kurochkin, 1968

Табл. XIV, фиг. 17–19

Cygnavus formosus: [Курочкин, 1968б, с. 95, рис. 2; Brodkorb, 1971, p. 175; Mlíkovský, Švec, 1986, p. 262; Mlíkovský, 2002, p. 111; Mayr, 2009a, p. 55].

Голотип – ПИН, № 2432/36, дистальный эпифиз правого тибиотарзуса; местонахождение Жонгиз-Шоки, западнее одноименной сопки, юго-восток Зай-

санской котловины, Восточный Казахстан; аксыирская свита, верхний эоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дистальный эпифиз незначительно отогнут медиально относительно продольной оси стержня. Угол между стержнем кости и латеральным мыщелком тупой. Латеральный мыщелок массивен, медиальный – изящнее и выдается краниально за уровень латерального. Очертания вырезки между мыщелками угловаты. Разгибательный канал глубокий и широкий, медиальная сторона выводного отверстия канала близко подходит к медиальному мыщелку. Отпечаток *lig. intercondylaris* вдаётся в латеральную поверхность медиального мыщелка, как у *C. cygnus* и *C. columbianus*, но не у *C. olor* и *C. atratus*. Широковатости в местах отхождения связок на боковых поверхностях мыщелков (бугорки медиальной и латеральной коллатеральных связок) расположены заметно дистально, краниальнее и дистальнее от них развиты глубокие надмышцелковые ямки.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] подтвердили таксономическую принадлежность *C. formosus* к *Cygnavus*, в чем, однако, сомневается Майр, ввиду плохой сохранности типового вида этого рода [Maуr, 2009a, p. 55].

Род *Cygnus* Bechstein, 1803

Cygnus: [Brodkorb, 1964, p. 209; Johnsgard, 1979, p. 431; del Hoyo et al., 1992, p. 577; Mlíkovský, 2002, p. 113; Степанян, 2003, с. 60; Dickinson, Remsen, 2013, p. 9].

Cygnanser: [Brodkorb, 1964, p. 210].

Olor: [Brodkorb, 1964, p. 211].

Типовой вид – *Anas olor* Gmelin, 1789, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Шесть современных видов; ископаемые: *C. atavus* (Fraas, 1870), средний миоцен Германии; *C. csakvarensis* Lambrecht, 1933, поздний миоцен Венгрии, США; *C. mariae* Bickart, 1990, поздний миоцен США; *C. pristinus* Kurochkin, 1985, поздний миоцен и ранний плиоцен Монголии; *C. verae* Voev, 2000, ранний плиоцен Болгарии; *C. hibbardi* Brodkorb, 1958, ранний плейстоцен США; *C. paloregonus* Cope, 1878, плейстоцен США; *C. falconeri* Parker, 1865 и *C. equitum* Bate, 1916, поздний плейстоцен Мальты; *C. lacustris* (De Vis, 1905), поздний плейстоцен Австралии; *C. sumnerensis* (Forbes, 1889), плейстоцен-голоцен Новой Зеландии и о-вов Чатем.

Cygnus pristinus Kurochkin, 1971

Табл. XIV, фиг. 20-24

Cygnus pristinus: [Курочкин, 1971, с. 60, рис. 2; 1976, с. 55, рис. 3–5; 1985, с. 28, рис. 8, 9, табл. IV, фиг. 4–12; Zelenkov, 2013a, p. 155., fig. 2].

Cygnus olor: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 264].

Голотип – ПИН, № 2614/25, дистальный эпифиз левой лучевой кости с частью диафиза; местонахождение Хунг-Хурэ, к югу от оз. Улан-Нур, Увэр-Хангайский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Паратипы – ПИН, № 2614/30, дистальный эпифиз левой лучевой кости; ПИН, №№ 2614/115 и 3222/25, дистальные эпифизы правой лучевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип; паратипы; экз. ПИН, № 2614/108, дистальный эпифиз правой плечевой кости, местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3222/19, дистальный эпифиз левой плечевой кости, Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/23, проксимальный эпифиз правой лучевой кости, Хиргис-Нур 2, нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; дистальные эпифизы локтевой кости, экз. ПИН, № 2614/109, Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен и экз. ПИН, № 2737/391, местонахождение Дзагсо-Хаирхан 1, Кобдосский аймак, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, №№ 3222/23, 38, проксимальные эпифизы правых карпометакарпусов, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3222/457, проксимальный эпифиз правого карпометакарпуса, местонахождение Хиргис-Нур 2, нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен, и левого карпометакарпуса, экз. ПИН, № 3222/671, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний плиоцен; экз. ПИН, № 3222/40 и № 3222/41, дистальные эпифизы правых карпометакарпусов, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; краниальные эпифизы правых коракоидов: экз. ПИН, № 3222/32, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен, № 3222/667, местонахождение Хиргис-Нур 2, нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен и экз. ПИН, № 3222/456, местонахождение Хиргис-Нур 2, нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3222/390, местонахождение Дзагсо-Хаирхан 1, Кобдосский аймак, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 3222/53, кау-

дальный фрагмент правого коракоида, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; краниальные концы лопаток, экз. ПИН, №№ 2614/27 и 111, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен, экз. ПИН, № 3222/6, местонахождение Хиргис-Нур 2, нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/26, первая фаланга большого пальца левой кисти, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/116, левая гороховидная кость, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/70, дистальный эпифиз правого тибиятарзуса, местонахождение Чоно-Хариах 1, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 3222/54, средний блок правого тарзометатарзуса, местонахождение Хиргис-Нур 2, нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/32, третья фаланга IV пальца левой лапы, экз. ПИН, № 2614/113, третья фаланга III пальца левой лапы, экз. ПИН, № 2614/117, четвертая фаланга IV пальца правой лапы, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3222/599, первая фаланга IV пальца левой лапы, местонахождение Хиргис-Нур 1, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/73, вторая фаланга III пальца левой лапы, местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Дистальная часть стержня лучевой кости уплощена и расширена. Дорсальное ребро дистальной части стержня и эпифиза утолщено и притуплено. Вентральный сухожильный бугорок занимает большую площадь и сильно поднят над каудальной поверхностью эпифиза; суставная поверхность для лучевой кости запястья заметно выступает над дорсальным ребром стержня. Наиболее дистальная вершина эпифиза лучевой кости притупленная.

Распространение. Местонахождения Хунг-Хурэ в Долине Озер в Центральной Монголии, Хиргис-Нур 1, Хиргис-Нур 2, Дзагсо-Хаирхан 1 и Чоно-Хариах в Котловине Больших Озер в Западной Монголии. Остатки *C. pristinus* встречаются в нижней (верхний миоцен) и верхней (верхний миоцен и нижний плиоцен) подсвитах свиты хиргис-нур. В местонахождении Хиргис-Нур 2 остатки *C. pristinus* появляются в основной части нижней подсвиты от уровня 21 и залегают до уровня 60, будучи наиболее многочисленными на уровне 50–55.

Замечания. Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] свели *C. pristinus* в синонимы современного *C. olor*, основываясь на малой диагностичности Лу-

чевой кости и на сходстве в размерах. Но еще ранее было показано [Курочкин, 1985, с. 29, табл. 5], что размеры не могут служить основанием для видовой диагностики среди лебедей, хотя *C. pristinus* являлся одним из самых крупных среди них. *Cygnus pristinus* действительно схож с современным *C. olor* по ряду признаков, однако по некоторым особенностям стоит ближе к *C. cygnus*. Поэтому миоцен-плиоценовый монгольский лебедь никак не мог представлять современного *C. olor*, что было подтверждено позднее [Mouger-Chauviré, 2004; Zelenkov, 2013a].

Cygnus olor bergmanni Serebrovsky, 1941

Cygnus olor bergmanni: [Серебровский, 1941б, с. 474; Дементьев, 1964, с. 691, рис. 700; Серебровский, 1948, с. 32, рис. 16].

Cygnus olor: [Brodkorb, 1964, p. 233].

Голотип – ЕИМ, № 320, частично разрушенный таз; местонахождение Бинагады, в черте г. Баку, Азербайджан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дорсальные части каудальных концов седалищных костей выступают каудально дальше, чем их вентральные части. Задняя часть таза опущена вентрально. В состав синсакума, каудальнее от уровня вертлужной впадины, входит 10 позвонков. Крупнее, чем современные подвиды *C. olor*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Cygnus sp.

Cygnus sp.: [Курочкин, 1976, с. 58; 1985, с. 34, рис. 10].

Экз. ПИН, №№ 3222/598 и 678, фрагменты правых лопаток, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/101, фрагмент проксимального эпифиза левого карпометакарпуса, местонахождение Дзабхан, Кобдосский аймак, нижний плиоцен; экз. ПИН, №№ 3222/24 и 39, фрагменты проксимальных эпифизов правых карпометакарпусов и экз. ПИН, № 3222/13 – левого карпометакарпуса, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, №№ 2614/22, 2614/102, 3222/44 и 3222/45, гороховидные кости, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, №№ 2614/112 и 3222/27, фрагменты дистального эпифиза правого и левого тибиятарзусов, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3378/46, фрагмент проксимального эпифиза правого тарзометатарзуса, местонахождение Чоно-Хариах, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 2737/410, 8-й шейный позвонок, местонахождение Хиргис-Нур 3, пачка А, верхний миоцен.

Замечания. Некоторые остатки крупного лебедя слишком фрагментарны, частично разрушены или выпадают из общего размерного ряда *C. pristinus*, так что их можно идентифицировать только до уровня *Sygnus* sp. Другие отличаются мелким размером, что указывает на присутствие в позднем миоцене и раннем плиоцене Западной Монголии еще одного некрупного лебедя, помимо *C. pristinus*.

Триба *Anserini* Vigors, 1825

Род *Bonibernicla* Kurochkin, 1985

Bonibernicla: [Курочкин, 1985, с. 39; Зеленков, 2012б, с. 60].

Типовой вид – *Bonibernicla ponderosa* Kurochkin, 1985.

Диагноз. В плечевой кости локтевая ямка глубока и образует дистально ступеньку перед выходом на вентральный мышцелок. С краниальной стороны выемка между дорсальным и вентральным мышцелками узкая. Каудодистальный угол сгибательного отростка заострен. Проксимальная из двух ямок на дорсальном надмышцелковом бугорке заметно глубже. Поверхность отпечатка вентральной коллатеральной связки ориентирована немного дистально на общей вентральной плоскости эпифиза, форма этого отпечатка округлая и вытянутая небольшим овалом вдоль оси кости, вентральный край отпечатка идет параллельно вентрокаудальному ребру вентрального надмышцелка. Отпечаток крепления сухожилия *m. pronator superficialis* дистальным краем находится на уровне проксимальной вершины вентрального надмышцелкового бугорка. Отпечаток отхождения сухожилия *m. pronator superficialis* расположен на 1/3 ширины вентральной плоскости эпифиза ближе к краниальному краю. Выемка между дорсальным мышцелком и дорсальным надмышцелком глубока.

Видовой состав. Типовой вид из позднего миоцена Монголии и Аризоны (США).

Замечания. Данный род был помещен в пеганковых (*Tadorninae*) при первоописании [Курочкин, 1985]. Переизучение голотипа *B. ponderosa* показало, что данная форма представляет собой мелкого гуся, сходного с современными казарками рода *Branta* [Зеленков, 2012б]. *Bonibernicla* отличается от современных *Branta* строением плечевой кости (которая довольно однообразно устроена у гусиных), однако точное филогенетическое положение этого рода по отношению к современным *Branta* требует специального исследования.

Bonibernicla ponderosa Kurochkin, 1985

Табл. XIV, фиг. 25, 26

Bonibernicla ponderosa: [Курочкин, 1985, с. 41, рис. 14, табл. III, фиг. 8, 9; Зеленков, 2012б, с. 61, табл. X, фиг. 2].

Branta woolfendeni: [Bickart, 1990, p. 28, fig. 6].

Голотип – ПИН, № 3378/50, дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Курочкин, 1985; Зеленков, 2012б].

Распространение. Поздний миоцен Западной Монголии и Аризоны (США).

Замечания. Было показано, что описанные из позднего миоцена США казарка *Branta woolfendeni* и *Bonibernicla ponderosa* представляют один вид [Зеленков, 2012б].

Род *Heteroanser* Zelenkov, 2012

Heteroanser: [Зеленков, 2012б, p. 59].

Типовой вид – *Heterochen vicinus* Kurochkin, 1976.

Диагноз. В тарзометатарзусе дорсальная ямка очень глубокая, с умеренно крутой проксимальной и крутой медиальной стенками, медиальная стенка утоньшена; проксимальные питательные отверстия на дорсальной стороне сближены, расстояние между ними меньше, чем длина самих отверстий; медиальный гребень гипотарзуса укорочен, практически не выдается дистально относительно двух центральных гребней.

Видовой состав. Типовой вид из позднего миоцена Монголии.

Heteroanser vicinus (Kurochkin, 1976)

Табл. XV, фиг. 1–4

Heterochen vicinus: [Курочкин, 1976, с. 60; 1985, с. 37, рис. 13, табл. II, фиг. 7, 8].

Anser vicinus: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 265].

Heteroanser vicinus: [Зеленков, 2012б, с. 60, табл. X, фиг. 1].

Голотип – ПИН, № 2614/110, проксимальный эпифиз правого тарзометатарзуса с частью стержня; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода. Описание см. [Курочкин, 1976, 1985; Зеленков, 2012б].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Вид *Heteroanser vicinus* описан по проксимальному фрагменту тарзометатарзуса, который заметно отличается от такового всех современных гусей. Первоначально он был отнесен к ископаемому роду *Heterochen*, известному из неогена Северной Америки [Short, 1982], но позже был выделен в отдельный род [Зеленков, 2012б]. Из верхнемиоценовых слоев местонахождения Хиргис-Нур 2 по фрагментам плечевой кости и коракоидам [Курочкин, 1985; Зеленков, 2012б] также известен сходный по размерам крупный гусь *Anser liskunae*, демонстрирующий эволюционно более продвинутую морфологию, сходную с современными белыми гусями [Зеленков, 2012б]. В то же время не исключено, что *Heteroanser vicinus* и *Anser liskunae* представляют один вид; в таком случае наблюдаемая разница в строении элементов скелета может объясняться мозаичностью эволюции.

Род *Anser* Brisson, 1760

Anser: [Lambrecht, 1933, S. 367; Brodtkorb, 1964, p. 212 (partim); Johnsgard, 1979, p. 434; Курочкин, 1985, с. 35, 92; del Hoyo et al., 1992, p. 581; Mlíkovský, 2002, p. 116; Степанян, 2003, с. 55; Dickinson, Rensen, 2013, p. 10].

Типовой вид – *Anas anser* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 10 современных видов. Ископаемые: *A. scaldi* (Van Beneden, 1872), поздний миоцен Бельгии; *A. arenosus* Bickart, 1990, поздний миоцен США; *A. arizonae* Bickart, 1990, поздний миоцен, США; *A. thraceiensis* Burchak-Abramovich et Nikolov, 1984, поздний миоцен или ранний плиоцен Болгарии; *A. devjatkini* Kurochkin, 1971, ранний плиоцен Монголии; *A. liskunae* Kurochkin, 1976, ранний плиоцен Монголии; *A. tchikoicus* Kurochkin, 1985, поздний плиоцен России; *A. pressus* Wetmore, 1933, поздний плиоцен США; *A. thompsoni* Martin et Mengel, 1980, поздний плиоцен США; *A. pressus* (Wetmore, 1933), ранний плейстоцен США; *A. azerbaijhanicus* Serebrovsky, 1940, поздний плейстоцен Азербайджана; *Anser djuktaiensis* Zelenkov et Kurochkin, 2014, поздний плейстоцен Якутии.

Замечания. Из плейстоцена Венгрии был указан крупный гусь, названный *A. subanser* Jánossy, 1982, но это название употребляется без описания или изображения и поэтому должно считаться *nomen nudum* [Mlíkovský, 2002]. Этот крупный гусь может быть конспецифичен *A. azerbaijhanicus* или *A. djuktaiensis* [Зеленков, Курочкин, 2005; Зеленков, 2008; Зеленков, Курочкин, 2014].

Anser devjatkini Kurochkin, 1971

Табл. XV, фиг. 5–7

Anser devjatkini: [Курочкин, 1971, с. 64, рис. 3; 1976, с. 58; Курочкин, 1985, с. 35, рис. 11, табл. III, фиг. 1; Mlíkovský, Švec, 1986, p. 264; Зеленков, 2012б, с. 62, табл. X, фиг. 3–6].

Голотип – ПИН, № 2614/28, дистальный эпифиз правого тибиотарзуса; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Паратип – ПИН, № 3222/42, дистальная половина левого тибиотарзуса; типовое местонахождение; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип; паратип; экз. ПИН, № 3222/726, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; типовое местонахождение; экз. ПИН, № 3378/124, дистальный эпифиз правой плечевой кости, местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Западная Монголия, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Выходное отверстие разгибательного канала расширено медиолатерально; крыло эпифиза, расположенное медиальнее канала, заужено; эпифиз при виде с дистальной стороны расширен медиолатерально и невысок.

Распространение. Поздний миоцен и ранний плиоцен местонахождений Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах в Западной Монголии.

Замечание. Предварительные результаты филогенетического исследования неогеновых гусей показали, что характерное для *A. devjatkini* смешение признаков современных гусей и казарок может свидетельствовать о его базальном положении по отношению к современным родам *Anser* и *Branta* [Волкова, Зеленков, 2013б].

Anser tchikoicus Kurochkin, 1985

Табл. XV, фиг. 11

Anser tchikoicus: [Курочкин, 1985, с. 92, рис. 45].

Голотип – ИЗК, № 2476, полный левый карпометакарпус; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ИЗК, № 2480, фрагмент дистального эпифиза левой плечевой кости; экз. ИЗК, № 2479, дистальный эпифиз левой локтевой кости; ИЗК, № 2482, дистальная половина левой лучевой кости; экз. ИЗК, № 2477, первая фаланга большого пальца левой кисти; экз. ИЗК, № 2481, фаланга пальца крылышка; экз. ИЗК, № 2478, фрагмент грудины. Все кости из типового местонахождения и, скорее всего, принадлежат одной особи.

Диагноз. Окружность каудального ребра сочленованной поверхности для локтевой кости на карпометакарпусе имеет пологую дугу. Суставная поверхность малого пальца крыла «утоплена» проксимально и в дистальном направлении не доходит до уровня сочленованной фасетки большого пальца крыла. Краниальное ребро сочленованной фасетки большого пальца крыла поднято дорсально. Размеры с современного *A. fabalis*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Anser azerbaijanicus Serebrovsky, 1940

Anser azerbaijanicus: [Серебровский, 1940а, с. 766, рис. 1 А; 1940б, с. 72; 1948 с. 30, рис. 13; Brodtkorb, 1964, p. 213].

Голотип – ЕИМ, № L 84, неполный череп; местонахождение Бинагады, в черте г. Баку, Азербайджан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип; экз. без номера, левый карпометакарпус, типовое местонахождение.

Диагноз. Лобные кости над глазницами заметно выпуклы. В каудальной части глазницы у места схождения лобной, чешуйчатой и теменной костей имеется заметное углубление. Основание черепа массивно. Базиптеригоидные отростки сдвинуты рострально. Размеры очень крупные.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В первоописании [Серебровский, 1940а] кроме крупных размеров приведены четыре признака, характеризующие *A. azerbaijanicus* в сравнении с современными *Anser* и включенные здесь в диагноз. Но проверить их состояние не представляется возможным. Статус данного вида требует уточнения. Современное место хранения голотипа неизвестно.

Anser djuktaiensis Zelenkov et Kurochkin, 2014
Табл. XVI, фиг. 1–8

Anser sp.: [Зеленков, Курочкин, 2005, с. 128; Зеленков, 2008б, с. 15; Zelenkov et al., 2008, p. 221].

Anser djuktaiensis: [Зеленков, Курочкин, 2014, с. 71, табл. XII, фиг. 1–5].

Голотип – ПИН, № 2859/703, полный правый коракоид; местонахождение Дюктайская пещера на р. Дюктай, Республика Саха-Якутия, Россия; верхний плейстоцен или, возможно, голоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2859/702, левый коракоид; экз. ПИН, № 2859/595, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/688, дистальный эпифиз левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/689, дистальный эпифиз левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/686, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/695, проксимальный фрагмент левой

локтевой кости; экз. ПИН, № 2859/696, дистальный фрагмент левой локтевой кости; экз. ПИН, № 2859/717, дистальный фрагмент левой лучевой кости; экз. ПИН, № 2859/450, правая полная лопатка – все из типового местонахождения; верхний плейстоцен и, возможно, голоцен.

Диагноз. Коракоид робустный, с массивными краниальным эпифизом и диафизом, плечевая суставная поверхность расширена дорсовентрально, трехкостный бугорок также расширен дорсовентрально и сжат краниокаудально, каудальный край (навес) этого бугорка ровный, вентральная порция грудинной суставной поверхности имеет субовальные очертания, ее латеральный край относительно притуплен, латеральный край дорсальной грудинной суставной поверхности более или менее овальный. Размеры очень крупные (крупнее современно-го *Anser anser*).

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Дюктайский гусь – не единственный крупный гусь, известный из позднего плейстоцена. *Anser azerbaijanicus* из позднеплейстоценового местонахождения Бинагады в Азербайджане, описанный на основании крупных размеров по черепу и карпометакарпусу [Серебровский, 1940а, б, 1948], может представлять тот же таксон, но, к сожалению, эти остатки не сопоставимы с материалами по *A. djuktaiensis*. Очень крупный гусь, превышающий по размерам все современные виды, был также найден в плейстоценовых отложениях Венгрии и некоторых других стран Европы [Jánossy, 1982]. Для этого вида было предложено название *A. subanser* Jánossy, 1982, которое следует считать *nomen nudum* [Mlíkovský, 2002], поскольку ни изображения, ни описания костей не приведены. Размеры *A. azerbaijanicus* и *A. subanser* заметно превышают таковые для современных видов *Anser*, и это служит подтверждением широкого распространения крупных вымерших гусей в плейстоцене (включая поздний) в Северной Евразии.

Anserini incertae sedis

«*Anser*» *liskunae* Kurochkin, 1976
Табл. XV, фиг. 8, 9

Anser liskunae: [Курочкин, 1976, с. 59, рис. 6; Курочкин, 1985, с. 36, рис. 12; Зеленков, 2012б, с. 63, табл. X, фиг. 7].

Olor liskunae: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 263].

Cygnus (Olor) bewickii: [Mlíkovský, 2002, p. 115 (partim)].

Голотип – ПИН, № 2614/105, дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Дзабхан, Кобдосский аймак, Монголия; свита хиргиснур, нижний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. В плечевой кости вентральный надмышцелковый бугорок имеет округлую, немного вытянутую вдоль его продольной оси форму, дорсальный надмышцелок очень крупный. По размерам несколько крупнее современного *A. anser*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Мликовский и Швец переместили этот вид в род *Olor* на основании отличий в строении локтевой ямки и робустной структуре дистального эпифиза плечевой кости [Mlíkovský, Švec, 1986]. Однако отмеченные при этом сходство с *Olor* и отличия от *Anser* либо не соответствуют действительности, либо не могут быть прослежены [Зеленков, 2012б]. Характерной «гусиной» чертой *A. liskunae*, не указанной ранее, можно считать заостренный каудальный край сгибающегося отростка (у лебедей и *Cereopsini* он более плоский, а сам отросток ниже). К.Дж. Бикарт [Bickart, 1990] посчитал, что *Anser liskunae* описан на недиагностичном материале. В действительности, *A. liskunae* отличается от всех гусят сочетанием очень крупных размеров и робустным дорсальным надмышцелком. Оба признака – несомненно, примитивные черты для *Anserini*, так как они характерны для двух последовательных внешних групп (*Cygnini*, *Cereopsini*), а среди *Anserini* крупный дорсальный надмышцелок имеется у примитивного *A. indicus* и более продвинутого *A. cygnoides*. Оба вида в настоящее время населяют Центральную Азию, однако судить о родстве *A. liskunae* и каких-либо современных форм ввиду фрагментарности имеющегося материала преждевременно. Важно, что в качестве индивидуальной вариации крупный дорсальный надмышцелок встречается также и у представителей рода *Branta*. Современные *Anser* и *Branta* практически не могут быть различимы на основании строения дистального эпифиза плечевой кости; в случае с голотипом *A. liskunae* ситуация еще усложняется ввиду плохой сохранности единственного известного экземпляра. Поэтому родовая принадлежность этого крупного раннеплиоценового гуся остается неясной.

При первоописании [Курочкин, 1976] к данному виду был отнесен фрагмент плечевой кости из местонахождения Хиргис-Нур 2 (экз. ПИН, № 3222/18), а при последующей ревизии [Зеленков, 2012б] к *A. liskunae* был отнесен еще и коракоид из того же местонахождения (экз. ПИН, № 2614/158). Эти материалы здесь исключаются из данного вида и рассматриваются как *Anserini gen. indet.*

Anserini gen. indet. 1

Anser sp.: [Логачев и др., 1964, с. 41; Горобец, 2013, с. 71].

Экз. без номера в коллекции ННПМ: симфизная часть вилочки, краниальный фрагмент грудины, проксимальная часть правой локтевой кости, две дистальные части левого карпометакарпуса, две дистальные части правой бедренной кости, дистальная часть правого тибиятарзуса и проксимальный эпифиз левого тибиятарзуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Родовая принадлежность остатков гусей из миоцена Байкала (см. также *Anserini gen. indet.* 2) нуждается в подтверждении.

Anserini gen. indet. 2

Branta sp.: [Логачев и др., 1964, с. 41; Горобец, 2013, с. 71].

Экз. ПИН, № 2614/161, краниальный фрагмент левого коракоида; ПИН, № 2614/165, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; ПИН, № 2614/201, фаланга стопы неполовозрелой птицы, а также экз. без номера в коллекции ННПМ, дистальный эпифиз правой плечевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Anserini gen. indet. 3

Табл. XV, фиг. 10

Anser liskunae (partim): [Курочкин, 1976, с. 59, рис. 6; Курочкин, 1985, с. 36, табл. III, фиг. 10; Зеленков, 2012б, с. 64, табл. X, фиг. 8].

Olor liskunae: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 263].

Cygnus (Olor) bewickii: [Mlíkovský, 2002, p. 115 (partim)].

Экз. ПИН, № 2614/158, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 3222/18 (паратип *Anser liskunae*); дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Замечания. Фрагменты плечевой кости и коракоида из местонахождения Хиргис-Нур 2 были первоначально отнесены к *Anser liskunae* [Курочкин, 1976, 1985; Зеленков, 2012б]. Однако фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 3222/18) отличается от голотипа *A. liskunae* слабо развитым дорсальным надмышцелком, коротким и округлым вентральным надмышцелковым бугорком и несколько меньшими размерами. Таким образом, отнесение данного экземпляра к *Anser liskunae* выглядит неоправданным. В то же время гусь из Хиргис-Нура 2 сходен с *Anser arenosus* Bickart, 1990 из позднего миоцена Аризоны [Bickart, 1990] и может относиться к этому виду.

Anserini gen. indet. 4

Anserinae gen. indet.: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 61].

Экз. ТГПИ, № 7/51, диафиз правого тибиятарзуса; местонахождение Калфа, окрестности с. Новая Калфа, Новоаненский р-н, Молдова; средний Сармат, верхний миоцен.

Замечания. Данный экземпляр больше всего сходен с современным родом *Anser*.

Подсемейство Anatinae Vigors, 1825

Триба Mergini Delacour et Mayr, 1945

Род *Protomelanitta* Zelenkov, 2011

Protomelanitta: [Зеленков, 2011а, с. 74].

Типовой вид – *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011.

Диагноз. Головка плечевой кости с каудальной стороны довольно узкая, ее дистальный край с едва заметной вырезкой; вентральная пневматическая впадина глубокая, но не пневматизированная; дорсальная пневматическая впадина уже вентральной; дорсальный бугорок субтреугольный, с опущенным и несколько вытянутым дистальным краем; вентральный бугорок немассивный, ориентирован проксиокаудально, так что каудальное обрамление вентральной пневматической впадины в каудальном профиле слабоогнутое; на каудальной поверхности едва заметен диафизный гребень, ориентированный на дорсальный бугорок.

Видовой состав. *P. gracilis* Zelenkov, 2011, средний миоцен Западной Монголии.

Замечания. Отнесение данного рода к трибе Mergini предварительно; для подтверждения требуются дополнительные материалы [Зеленков, 2011а]. *Aythya shihuibas* Ноу, 1985 из позднего миоцена Китая была недавно перенесена в род *Protomelanitta* [Зеленков, 2012б], однако изучение оригинального материала показало, что китайский вид, скорее всего, не относится к этому роду и должен быть оставлен в современном роде *Aythya* [Зеленков, 2013б].

Protomelanitta gracilis Zelenkov, 2011

Рис. 56; табл. XVII, фиг. 14

Protomelanitta gracilis: [Зеленков, 2011а, с. 74, рис. 1, табл. 9, фиг. 5, 6, 9, 13].

Голотип – ПИН, № 4869/151, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхи среднего миоцена, свита ошин.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4869/125, дистальный фрагмент правой плечевой кости; экз. ПИН, № 4869/134, практически целый левый тарзометатарзус с разрушенными эпифизами; экз. ПИН, №

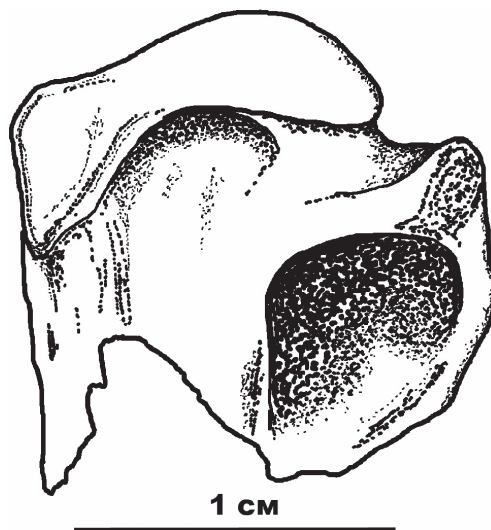


Рис. 56. *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011, голотип ПИН, №4869/151, проксимальный эпифиз левой плечевой кости с каудальной стороны; местонахождение Шарга, Монголия; верхи среднего миоцена

4869/100, дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса с обломанным блоком метатарзалии IV; типовое местонахождение.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Зеленков, 2011а].

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Mergellus* Selby, 1840

Mergellus: [Dickinson, Remsen, 2013, p. 12].

Типовой вид – *Mergus albellus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 1 современный вид. Ископаемый *Mergellus mochanovi* Zelenkov et Kurochkin, 2014, поздний плейстоцен Якутии.

Mergellus mochanovi Zelenkov et Kurochkin, 2014

Табл. XVI, фиг. 9–12

Mergellus sp. nov.: [Зеленков, Курочкин, 2005, с. 128; Зеленков, 2008б, с. 15; Zelenkov et al., 2008, p. 221].

Mergellus mochanovi: [Зеленков, Курочкин, 2014, с. 74; табл. XII, фиг. 6, 7].

Голотип – ПИН, № 2859/342, полный правый тибиятарзус; местонахождение Дюктайская пещера на р. Дюктай, Республика Саха-Якутия, Россия; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2859/440, фрагментарный левый карпометакarpus; экз. ПИН, № 2859/259, полный левый карпометакarpus – типовое местонахождение.

Диагноз. Тибитарзус очень грацильный, стержень тонкий. Отпечаток икроножного мускула на медиальной стороне краниального кнемиального гребня плоский, поверхность отпечатка *lig. collateralis medialis* находится в каудомедиальной плоскости, латеральная и медиальная поверхности медиального мышелка почти параллельны друг другу, вследствие чего межмышцелковая вырезка с краниальной стороны выглядит расширенной и глубокой. Размеры мелкие.

Распространение. Типовое местонахождение.

Mergini gen. indet. 1

Merginae gen. indet.: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 62, табл. II, фиг. 7].

Экз. ТГПИ, № 4/62, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Бужоры, Котовский р-н, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Замечания. По особенностям строения проксимальной части дорсальной поверхности эпифиза и рельефу вентральной поверхности эпифиза ближе всего стоит к современной *Vucephala*.

Mergini gen. indet. 2

Табл. XV, фиг. 12

Somateria sp.: [Курочкин, 1968б, с. 100, рис. 5].

Экз. ПИН, № 1442/313, дистальная треть правой локтевой кости; местонахождение овраг Мын-Сай, к северу от оз. Челкар-Тениз, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита (индрикотериевые слои), нижний олигоцен.

Замечания. Майр [Maug, 2009a, p. 55] высказал сомнение относительно принадлежности данного фрагмента локтевой кости к роду *Somateria*. Для подтверждения систематической принадлежности данного фрагмента мы сравнили его почти со всеми представителями Anatidae. Принадлежность этой птицы к Merginae не вызывает сомнений. Тело эпифиза сжато с боков. Дорсальный мышцелок направлен дорсомедиально, равномерно сужаясь к концу. Вентральный мышцелок расположен под небольшим углом к сагиттальной оси кости, он относительно мощный, но вентрально выступает слабо, отчего гребень мышцелка переходит на диафиз постепенно, без резкого перепада. Межмышцелковая линия проходит по середине дорсальной поверхности стержня локтевой кости, но перед выходом на дорсальный мышцелок отклоняется латерально. В наибольшей степени эпифиз локтевой кости ископаемой утки походит на таковой современных *Somateria* и *Clangula*, сочетая признаки обоих родов. С ними его объединяет строение вентрального мышцелка. Дорсальный мышцелок такой же, как у *Somateria*. Не-

смотря на заметное морфологическое сходство, фрагментарность находки удерживает нас от отнесения ее к роду *Somateria*.

Триба Tadornini Reichenbach, 1849-1850

Род *Anserobranta* Kurochkin et Ganea, 1972

Anserobranta: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 54; Kessler, 1984, p. 525, 1992, p. 52; Cheneval, 1987, p. 140; 2000, p. 326].

Типовой вид – *Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972.

Диагноз. В проксимальном эпифизе локтевой кости отпечаток плечевой мышцы неглубок. Вершина локтевого отростка округла. Сухожильная борозда на дорсальной стороне дистального эпифиза лучевой кости выражена слабо. По границе дорсальной и каудальной поверхностей стреловидной кости нет выраженного гребня. Стержень большой метакарпалии прямой; каудальная сторона основания малой метакарпалии с едва заметной продольной ямкой; дорсальная пястная ямка не образует глубокой выемки в каудальном крае пястного блока; вентральный край пястного блока при переходе на стержень не образует ступеньки. Дорсальная ямка проксимальной фаланги большого пальца крыла разделена на две части почти одинаковой длины, по краниальному и по каудальному краям ее проходят глубокие канавки отпечатков сухожилий. В дистальном эпифизе тарзометатарзуса латеральное ребро блока метатарзалии III больше медиального.

Видовой состав. *A. robusta* (Milne-Edwards, 1868), средний миоцен Франции; *A. tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972, поздний миоцен Молдовы.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002, p. 116] роды *Anserobranta* и *Proanser* свел в синонимы современного рода *Alopochen*, образовав, таким образом, *Alopochen tarabukini* (Kurochkin et Ganea, 1972). Действительно, следует признать, что *Anserobranta* имеет гораздо больше общих признаков с *Alopochen*, представителем подсемейства Tadorninae, чем с настоящими гусями Anserinae. Однако *Anserobranta* отличается от *Alopochen* рядом морфологических особенностей, приведенных выше в переработанном родовом диагнозе.

Anas robusta Milne-Edwards, 1868 из среднего миоцена Франции была предварительно перемещена в род *Anserobranta* Шеневалем [Cheneval, 1987, 2000].

Anserobranta tarabukini Kurochkin et Ganea, 1972
Табл. XV, фиг. 13, 14

Cygnus sp.: [Macarovicí, Oescu, 1941, p. 377, pl. VII, fig. 13].

Anserobranta tarabukini: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 54, рис. 4–8, табл. I, фиг. 5–9, табл. II, фиг. 1–4; Kessler, 1984, p. 525, figs. 19–20; 1992, p. 52, fig. 6; Bocheński, 1997, p. 304].

Alopochen tarabukini: [Mlíkovský, 2002, p. 116].

Голотип – ПИН, № 1713/1722, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; местонахождение г. Кишинев, Молдова; рифовые известняки, средний сармат, верхний миоцен.

Паратипы – ПИН, № 1713/1720, проксимальная часть правого и ПИН, № 1713/1723 (молодая особь), левого карпометакарпусов, местонахождение г. Кишинев; ГИКМ, № 12173/4f, проксимальная часть левого карпометакарпуса, местонахождение Голбочика (в г. Кишиневе); средний сармат, низы верхнего миоцена.

Материал. Голотип; паратипы; экз. ПИН, №№ 1713/1721 и 1725, проксимальные эпифизы правых локтевых костей с частью стержня, местонахождение г. Кишинев; экз. ГИКМ, № 12173/4d, проксимальный эпифиз правой локтевой кости, местонахождение Голбочика; экз. ГИКМ, № 12173/4b, 4c и 4e, дистальный эпифиз правой (№ 12173/4b) и левых локтевых костей, местонахождение Голбочика; экз. ГИКМ, № 12173/4a, полная правая локтевая кость, местонахождение Голбочика; экз. ПИН, № 1713/1726, дистальный фрагмент левой лучевой кости; экз. ПИН, № 1713/1724, первая фаланга II пальца левой кисти; экз. без номера, Ясский университет им. А.И. Кузы (Румыния), левая плечевая кость; все два из типового местонахождения; экз. ГИКМ, № 12173/4g, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса, местонахождение Голбочика; средний сармат, низы верхнего миоцена.

Диагноз. Наружный (медиальный) край лучевой кости вблизи суставной поверхности для лучевой кости запястья практически прямой (заметная выпуклость отсутствует).

Распространение. Местонахождения г. Кишинев и Голбочика, Молдова; конец среднего – начало позднего миоцена, Молдова; местонахождение Крединца, южная Добруджа, Румыния, поздний миоцен.

Замечания. Несмотря на то что *Anas robusta* была помещена в этот род [Cheneval, 1987], отличий от *Anserobranta tarabukini* не отмечалось. В действительности, только один элемент скелета (дистальная часть лучевой кости) известен для обоих видов. На основании этого элемента здесь составлен новый диагноз этого вида. *Anas robusta* имеет сходные размеры, но отличается тем, что наружный

край лучевой кости в своей самой дистальной части заметно выпуклый и его очертание описывает дугу при виде с вентральной стороны.

Род *Proanser* Umanskaya, 1979

Proanser: [Уманская, 1979а, с. 42].

Типовой вид – *Proanser major* Umanskaya, 1979.

Диагноз. В карпометакарпусе при виде с каудальной стороны отсутствует вырезка в дорсальном профиле пястного блока и соответствующая ей ямка на дорсальной поверхности эпифиза. Сочленовная поверхность блока метатарзалии III заостренная при виде с плантарной стороны.

Видовой состав. Типовой вид из позднего миоцена Украины.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002] синонимизировал *Proanser major* Umanskaja, 1979 из верхнего сармата Украины с *Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972 из среднего сармата Молдавии на основании размерного сходства и происхождения из географически и стратиграфически близких местонахождений. Морфологическое сравнение этих форм никогда не проводилось. Тем не менее синонимизация двух видов, а, следовательно, сведение рода *Proanser* в младшие синонимы *Anserobranta* выглядит сомнительным и должно быть основано на морфологическом сравнении. На рубеже валлезия и туролия, что примерно соответствует рубежу среднего и верхнего сармата, произошло существенное изменение фаун утиных [Зеленков, 2013б].

Proanser major демонстрирует ряд черт, которые указывают на его близость пеганковым. В частности, лопатка этого вида не пневматизирована; гребень, начинающийся на медиальной поверхности пястного бугорка, переходит на дорсальный край стержня; дистокаудальнее гороховидного отростка карпометакарпуса располагается отчетливая ямка; блок метатарзалии II тарзометатарзуса не отставлен относительно стержня, при виде с плантарной стороны сочленовная поверхность блока метатарзалии III заостренная. У гусиных все эти признаки демонстрируют иное состояние. Из пеганковых *Proanser*, действительно, схож с *Alopochen*, отличия от которого указаны в приведенном здесь новом диагнозе рода. Отмеченные отличия в строении карпометакарпуса выделяют *Proanser* среди всех современных Tadorninae.

Proanser major Umanskaya, 1979

Табл. XIV, фиг. 27–30

Cygnus sp.: [Воинственский, 1967, с. 11; Mlíkovský, 2002, p. 115].

Proanser major: [Уманская, 1979а, с. 42, рис. 2–5; Bocheński, 1997, p. 304].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 25/1682 (хранится в ННПМ), проксимальный конец правого карпометакарпуса; местонахождение Гребеники, Одесская обл., Украина; верхний сармат, верхний миоцен (терриона MN 11).

Материал. Голотип; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1683, дистальная часть правой локтевой кости; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1687, проксимальная часть правой лучевой кости; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1697, первая фаланга второго пальца крыла; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1684, правая лопатка; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1682, дистальная часть правого тарзометатарзуса; типовое местонахождение. Все материалы хранятся в ННПМ.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Уманская, 1979а].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Из местонахождения Гребеники известно множество костей страуса, несколько остатков урмиорнисов и ряд костей крупной утиной птицы, которые первоначально были указаны как *Sygnus* sp. [Воинственский, 1967], а впоследствии на их основании был установлен вид *Proanser major*. Мликовский [Mlíkovský, 2002] включил эти материалы в свой каталог дважды: как *Sygnus* sp. и как *Proanser major*.

Род *Tadorna* Boie, 1822

Tadorna: [Johnsgard, 1979, p. 449; del Hoyo et al., 1992, p. 591; Mlíkovský, 2002, p. 117; Степанян, 2003, с. 62].

Типовой вид – *Anas tadorna* Linnaeus, 1758 (современный).

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Шесть современных видов. Ископаемый *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985, поздний плиоцен Бурятия, Россия.

Tadorna petrina Kurochkin, 1985

Tadorna petrina: [Курочкин, 1985, с. 94, табл. XV, фиг. 1, 2].

Голотип – ПИН, № 2975/2, фрагментарная ГРУДИНА; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дорсальная ость грудины приподнята, с выемкой посередине. Между боковым краем дорсального выступа и началом дорсального края кораконидной сочленовной поверхности имеется достаточно широкое углубление. Межреберные вырезки глубоки, реберные отростки между ними высоки, замкнуты сверху; в целом ряд реберных вырезок довольно длинный.

Распространение. Типовое местонахождение.

Tadorninae gen. indet. 1

Tadorninae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 77].

Экз. ПИН, № 2614/164, правая лопатка; экз. ПИН, № 2614/204, фрагмент левой лопатки; экз. ПИН № 2614/167, краниальный фрагмент левого коракониды; экз. ПИН, № 2614/172, дистальный фрагмент левой локтевой кости; экз. ПИН, № 2614/202, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Данные материалы могли принадлежать представителю рода *Tadorna*. Описание см. [Зеленков, Мартынович, 2013].

Tadorninae gen. indet. 2

Tadorninae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 78].

Экз. ПИН, №№ 2614/162, 163, два фрагмента правых лопаток; экз. ПИН, № 2614/203, фрагмент левой лопатки; экз. ПИН, № 2614/200, изолированный trochlea metatarsi III; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия, тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Триба Aythyini Delacour et Mayr, 1945

Род *Aythya* Boie, 1822

Aythya: [Brodkorb, 1964, p. 228; Johnsgard, 1979, p. 482; del Hoyo et al., 1992, p. 615; Mlíkovský, 2002, p. 121; Степанян, 2003, с. 71; Dickinson, Remsen, 2013, p. 14].

Типовой вид – *Anas marila* Linnaeus, 1761.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 12 современных видов. Ископаемые: *A. molesta* (Kurochkin, 1985), поздний миоцен и ранний плиоцен Монголии; *A. shihuibas* Hou, 1985, поздний миоцен Китая; *A. spatiosa* Kurochkin, 1976, ранний плиоцен Монголии; *A. magna* Kurochkin, 1985, ранний плиоцен Монголии; *A. australis* Worthy, 2008, плиоцен Австралии.

Замечания. *A. chauvirae* Cheneval, 1987 из среднего миоцена Франции и Румынии [Cheneval, 1987, 2000; Kessler, 1992] не может относиться к данному роду [Worthy et al., 2007]. *A. shihuibas* Hou, 1985 из позднего миоцена Китая была перемещена в род *Protomelanitta* [Зеленков, 2012б], однако позднее была возвращена в род *Aythya* [Зеленков, 2013б].

Aythya molesta (Kurochkin, 1985)

Табл. XV, фиг. 15, 16

Anas molesta: [Курочкин, 1985, с. 46, рис. 19 (partim)].

Aythya molesta: [Зеленков, 2012б, с. 64, табл. XI, фиг. 6, 7].

Голотип – ПИН, № 3222/16, дорсальная половина правого коракоида; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2614/157, фрагмент левой плечевой кости без проксимального эпифиза; экз. ПИН, № 2614/34, проксимальный эпифиз правой плечевой кости; все типовое местонахождение; экз. ПИН, № 3378/108, дистальный фрагмент левого тибиятарзуса, местонахождение Чоно-Хариах 3, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Трехкостный бугорок с хорошо развитой выемкой, дорсальный и вентральный края которой четко оформлены; борозда надкоракоидного мускула с глубокой выемкой. Размером с современную *Aythya nyroca*.

Распространение. Местонахождения Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах 3 в Западной Монголии; свита хиргис-нур, верхний миоцен-нижний плиоцен.

Aythya spatiosa Kurochkin, 1976

Табл. XV, фиг. 17, 18

Aythya spatiosa: [Курочкин, 1976, с. 2, рис. 9; 1985, с. 49, рис. 21, табл. VI, фиг. 1, 2; Mlíkovský, Švec, 1986, р. 265; Зеленков, 2012б, с. 66, табл. XI, фиг. 9, 10].

Голотип – ПИН, №2614/81, дистальная часть правой бедренной кости; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3378/118, дистальный фрагмент левого тибиятарзуса, местонахождение Чоно-Хариах 3, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Малоберцовый блок бедренной кости слабо выражен, при виде с латеральной стороны он почти не закрывает основание берцового гребня; отпечаток латеральной коллатеральной связки приближен к краю малоберцового блока; борозда между малоберцовым блоком и берцовым гребнем практически не выражена; след прикрепления сухожильной петли *m. biceps femoris* приближен к краниальному краю кости и ориентирован параллельно ему; наиболее дистальная вершина латерального мышцелка при виде с латеральной стороны расположена краниальнее, чем каудальный край стержня.

Распространение. Местонахождения Чоно-Хариах и Чоно-Хариах 3 в Западной Монголии; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Aythya magna Kurochkin, 1985

Табл. XV, фиг. 19

Aythya magna: [Курочкин, 1985, с. 49, рис. 22, табл. VII, фиг. 3, 4; Зеленков, 2012б, с. 67, табл. XI, фиг. 11].

Голотип – ПИН, № 222/28, проксимальный эпифиз левой бедренной кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Суставная поверхность противовертела широка и при виде с проксимальной стороны имеет ромбовидный профиль. Шейка бедренной кости утолщена. Вертельный гребень практически не выражен.

Распространение. Типовое местонахождение.

Aythya marila asphaltica Serebrovsky, 1941

Aythya marila asphaltica: [Серебровский, 1941а, с. 474; 1948, с. 29, рис. 11; Дементьев, 1964, с. 690, рис. 698; Brodkorb, 1971, р. 177].

Голотип – ЕИМ, № 281, череп без верхнечелюстного и небного отделов; местонахождение Бинагады, г. Баку, Азербайджан.

Материал. Голотип; дополнительно еще фрагментарный череп (место хранения и номер не указаны) из типового местонахождения.

Диагноз. Фасетки для сочленения с крыловидными костями расположены каудальнее, основание черепа и передняя его часть (ростральнее от глазниц) более узкие, чем у современной *A. marila marila* L., 1761.

Распространение. Типовое местонахождение.

Триба Anatini Leach, 1820

Род *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012

Mioquerquedula: [Зеленков, Курочкин, 2012, с. 90].

Типовой вид – *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012, средний миоцен Монголии.

Диагноз. В коракоиде плоскость вентральной поверхности акрокоракоидного отростка субпараллельна плоскости стернального расширения; поверхность трехкостного бугорка не вогнута, сам бугорок нависает над бороздой надкоракоидного мускула; желоб между прокоракоидным отростком и стержнем коракоида продолжается дистально и переходит на вентральную поверхность кости; на вентральной поверхности стернального расширения развито неглубокое, но хорошо выраженное углубление (отпечаток надкоракоидной мышцы).

Видовой состав. Типовой вид из среднего миоцена Монголии и раннего–среднего миоцена Восточной Сибири.

Замечания. Зеленков и Курочкин [2012] отнесли к данному роду также мелкую утку *A. velox* Milne-Edwards, 1867–1868, известную из среднего миоцена Франции, Германии и Румынии. Изучение типового материала из местонахождения Сансан (Франция) показало, что голотип *A. velox* обладает более типичной для современных уток морфологией: желоб на медиальной поверхности коракоида развит слабо, а отпечаток надкоракоидной мышцы не развит. На этом основании *A. velox* здесь включен в род *Anas*.

Mioquerquedula minutissima Zelenkov et Kurochkin, 2012

Рис. 57. Табл. XV, фиг. 20, 21

Anas sp.: [Логачев и др., 1964, с. 41 (partim)].

Mioquerquedula minutissima: [Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 1з, д, табл. XVII, фиг. 6; Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14, 2013, с. 79; Горобец, 2013, с. 72].

Голотип – ПИН, № 4869/193, полный левый коракоид; местонахождение Шарга («точка 1080 м»), Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2614/181, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 2614/197, дистальный фрагмент левой локтевой кости; а также экз. без номера в коллекции ННПМ: проксимальный эпифиз правой плечевой кости, дистальный эпифиз правого тибіотарзуса; все из местонахождения Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия, тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Зеленков, Курочкин, 2012].

Распространение. Средний миоцен местонахождения Шарга в Западной Монголии и миоцен местонахождения Тагай на о. Ольхон (Байкал).

Mioquerquedula sp. 1

Mioquerquedula sp.: [Зеленков, Курочкин, 2012, с. 94, рис. 1u, табл. XVII, фиг. 2, 4; Зеленков, Маартынович, 2012, с. 14, 2013, с. 80].

Экз. ПИН, № 4869/107, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; экз. ПИН, №№ 4869/71, 143, 189, 192, фрагментарные коракоиды; местонахождение Шарга («точка 1080 м»), Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена; экз. ПИН, № 2614/176, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 2614/179, проксимальный фрагмент правой локтевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон,

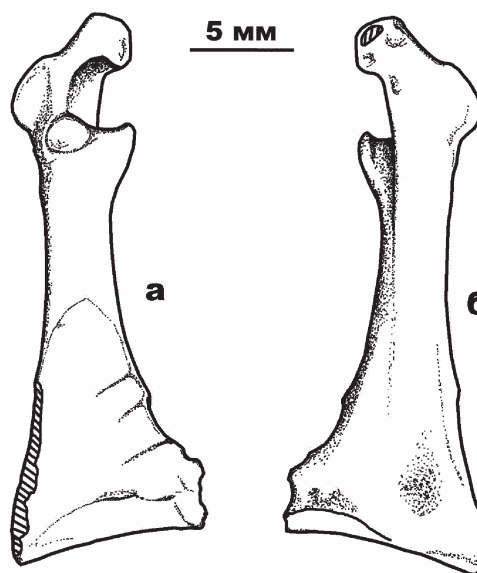


Рис. 57. *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012. Левый коракоид (голотип ПИН, №4869/193): а – с дорсальной, б – с вентральной (б) сторон [Зеленков, Курочкин, 2012, рис. 1, с изменениями]; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Указанные материалы принадлежат мелкой утке, немного превышающей по размерам *Mioquerquedula minutissima*. Кости из Тагая и Шарги могли принадлежать различным видам.

Mioquerquedula sp. 2

Mioquerquedula sp.: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 80].

Экз. ПИН, № 2614/193, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/180, левая лопатка; экз. ПИН, № 2614/182, фрагмент грудины; экз. ПИН, № 2614/198, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Указанные материалы принадлежат неопisanному виду, более мелкому, чем *Mioquerquedula minutissima*.

Род *Anas* Linnaeus, 1758

Anas: [Lambrecht, 1933, S. 356; Brodkorb, 1964, p. 220; Johnsgard, 1979, p. 460; del Hoyo et al., 1992, p. 601; Mlíkovský, 2002, p. 118; Степанян, 2003, с. 64; Dickinson, Remsen, 2013, p. 16].

Mareca: [Dickinson, Remsen, 2013, p. 16].

Sibirionetta: [Dickinson, Remsen, 2013, p. 15].

Spatula: [Dickinson, Remsen, 2013, p. 15].

Типовой вид – *Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 41 современный вид. Ископаемые: *A. velox* Milne-Edwards, 1868, средний миоцен Франции, Германии и Румынии; средний и поздний миоцен Венгрии; *A. saporata* Kurochkin, 1976, средний миоцен Монголии; *A. oeningensis* H. von Meyer, 1865 ?средний миоцен Германии; *A. albae* Jánossy, 1979, средний миоцен Румынии и поздний миоцен Венгрии; *A. pullulans* Brodkorb, 1961, поздний миоцен Орегона, США; *A. greeni* (Brodkorb, 1964), ранний плиоцен Южной Дакоты, США; *A. ogallalae* (Brodkorb, 1962), плиоцен Канзаса, США; *A. bunkerii* (Wetmore, 1944), ранний плиоцен – плейстоцена США и Мексики; *A. submajor* Jánossy, 1979, ранний и поздний плиоцен Венгрии; *Anas ganii* Burchak-Abramovich, Shushpanov et David, 1996, ранний плейстоцен Молдовы; *Anas apscheronica* Burchak-Abramovich, 1958, ранний плейстоцен Азербайджана.

Замечания. Здесь мы следуем традиционному для конца XX – начала XXI вв. пониманию рода *Anas*, включая в него виды, ныне также относимые к родам *Spatula*, *Mareca* и *Sibirionetta*. Наши предварительные исследования показывают, что эти роды различимы на основании части элементов посткраниального скелета, поэтому ископаемые виды, описанные в составе *Anas*, могут быть в будущем отнесены к родам *Spatula*, *Mareca* и *Sibirionetta*.

Anas saporata Kurochkin, 1976

Табл. XV, фиг. 23–25

Anas saporata: [Курочкин, 1976, с. 61, рис. 8; 1985, рис. 18, табл. V, фиг. 1–6 (partim); Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 16, в, табл. XVII, фиг. 3; Горобец, 2013, с. 72].

Dendrocygna saporata: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 262].

Голотип – ПИН, № 2614/95, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Шарга («точка 1080 м»), Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Паратипы – ПИН, №№ 4869/102 и /144, краниальные фрагменты правых коракоидов; типовое местонахождение; экз. без номера в коллекции ННПМ, фрагмент правого коракоида; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Материал. Голотип и паратипы.

Диагноз. В коракоиде, акрокоракоидный отросток заметно сдвинут медиально относительно стержня; отпечаток акрокоракоидной связки расширен, его дорсальный край выгнут дугой; трехкостный бугорок не вогнутый и не разделенный на две час-

ти, при этом он вытянут дорсовентрально и нависает над краниальной частью борозды надкоракоидного мускула, где имеется пневматическое отверстие; на уровне плечевой суставной поверхности вентральная поверхность стержня уплощена, а медиальный край кости заострен; борозда надкоракоидного мускула глубока при виде с дорсолатеральной стороны. Размеры мелкие.

Распространение. Местонахождения Шарга в Гоби-Алтайском аймаке Монголии; конец среднего миоцена.

Замечания. Данный вид может оказаться младшим синонимом *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 из среднего миоцена Западной Европы. При первоописании [Курочкин, 1985] к *A. saporata* были отнесены в качестве паратипов экз. ПИН, №№ 2614/88, 3222/8, 11, 20, 22, 46, 50, 673, 674, 3379/2 из верхнего миоцена и нижнего плиоцена местонахождений Явор 1, Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах в Западной Монголии. Переизучение материалов [Зеленков, Курочкин, 2012] показывает, что к виду *Anas saporata* должны относиться только материалы из местонахождения Шарга. Отнесение к данному виду экземпляра из местонахождения Тагай также требует подтверждения.

Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] перенесли *Anas saporata* в род *Dendrocygna*, но Зеленков и Курочкин [2012] показали необоснованность данного таксономического решения и вернули данный вид в род *Anas*.

Anas ganii Burchak-Abramovich, Shushpanov et David, 1996

Anas ganii: [Бурчак-Абрамович и др., 1996, с. 38, рис. без номера].

Голотип – Музей ископаемых фаунистических комплексов Молдовы Института зоологии АН Республики Молдова, без номера, полная левая плечевая кость; местонахождение Чишмикиой, Вулканештский р-н, Молдова; верхняя тамань, нижний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Проксимальная часть каудальной поверхности диафиза плечевой кости равномерно выпукла. Отпечаток передней коракоидно-плечевой мышцы хорошо выражен в виде узкого поднятия. Головка плечевой кости относительно узка, ее краниальная и каудальная поверхности слабо выпуклы, отчего кажутся параллельными. Отпечаток плечевой мышцы продольно-овальный.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Принадлежность данного экземпляра плечевой кости к роду *Anas*, судя по приведенной фотографии, вызывает сомнения. Материал требует переизучения.

Anas apscheronica Burchak-Abramovich, 1958

Anas apscheronica: [Бурчак-Абрамович, 1958, с. 85, рис. 1; Brodkorb, 1967, p. 110].

Голотип – место хранения не указано, без номера, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение на левом берегу р. Куры, в 5-6 км к северу от с. Еникенд, Сафаралиевский р-н, Азербайджан; апшерон, нижний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Акрокоракоидный отросток укорочен, отпечаток акрокоракоидной связки на нем хорошо выражен. Основание плечевой фасетки низкое. Каудальнее ключичной фасетки имеется маленькая округлая ямочка. Размеры с современную *A. strepera*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Приведенные в оригинальном диагнозе и описании признаки в большинстве своем обычны для всех уток рода *Anas* или отличаются значительной индивидуальной изменчивостью у современных видов, поэтому материал нуждается в дополнительном исследовании.

Anas platyrhynchos palaeoboschas Serebrovsky, 1941
Табл. XV, фиг. 26

Anas platyrhyncha palaeoboschas: [Серебровский, 1941а, с. 473; 1948, с. 23, рис. 1, 2; Дементьев, 1964, с. 690, рис. 699а; Brodkorb, 1964, p. 239].

Голотип – ЕИМ, № 45, череп без верхней челюсти; местонахождение Бинагады, г. Баку, Азербайджан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип; черепа ЕИМ, №№ 24 и 42 (первоначально обозначены как котипы); еще 50 черепов, 10 клювов, 5 вилочек, 3 коракоида, 5 плечевых костей, 2 лучевые, 2 локтевые и 3 карпометакарпальные кости, 1 грудина, 1 бедро и 1 тарзометатарзус (точное место хранения не известно); все из местонахождения Бинагады.

Диагноз. Крупнее современной *Anas platyrhynchos platyrhynchos* L., 1758.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Почти все подвиды бинагадинских птиц были выделены П.В. Серебровским на основании более крупных размеров по сравнению с современными формами фауны СССР, в том числе и данный подвид кряквы. Однако во всех случаях размеры перекрывались. Так, длина черепа от «сочленения собственно черепа с клювом» (от зоны кинетического перегиба) до «наиболее выдающегося назад пункта верхней затылочной кости» у ископаемого подвида 56.4–62.3 мм, у современной формы 55.5–59.5 (6 экз.) [Серебровский, 1941а, с. 473]. Подобная же картина наблюдается и по другим приведенным размерам черепа, а также по размерам вилочки и плечевой кости [Серебровский, 1948, с. 23].

Anas sp. indet. 1
Табл. XVII, фиг. 10

Anas sp.: [Курочкин, 1985, с. 48, рис. 20].

Anas sp. 3 (mag. *A. strepera*): [Зеленков, 2012б, с. 68, табл. XI, фиг. 4, 5].

Экз. ПИН, № 3222/34, краниальный эпифиз левого коракоида; экз. ПИН, № 3222/21, фрагмент краниального эпифиза правого коракоида; экз. ПИН, № 3222/26, проксимальная половина правой лучевой кости; экз. ПИН, № 2614/118, проксимальная половина правого карпометакарпуса; все из местонахождения, Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, № 3378/47, проксимальный эпифиз левой локтевой кости молодого экземпляр, местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен. Экз. ПИН, № 2614/103, симфизная часть вилочки, местонахождение Дзабхан, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. По относительным размерам костей данная форма из верхнего миоцена – нижнего плиоцена свиты хиргис-нур схожа с современной *A. strepera*, однако морфологически практически неотличима от современных уток рода *Anas*.

Anas sp. indet. 2
Табл. XVII, фиг. 11

Anas soporata: [Курочкин, 1985, с. 43, рис. 18, табл. 5, фиг. 5, 6 (partim)].

Anas sp. 1 (cf. *A. pullulans*): [Зеленков, 2012б, с. 67, табл. XI, фиг. 2, 3].

Экз. ПИН, № 3373/2, краниальный фрагмент коракоида; местонахождение Явор 1, Убсунурский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, № 3222/11, фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 3222/8, фрагмент левой лопатки, экз. ПИН, № 3222/50, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3222/22, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, №№ 3222/20, 674, дистальные эпифизы плечевых костей; экз. ПИН, № 3222/673, фрагмент диафиза правой плечевой кости; экз. ПИН, № 3222/46, дистальный фрагмент левой локтевой кости; все из местонахождения Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия, свита хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, №№ 3378/104, 106, проксимальные фрагменты правого и левого карпометакарпусов, местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. Остатки мелкой утки из позднего миоцена – раннего плиоцена Западной Монголии по размерам соответствуют таковым *A. pullulans* из

верхнего миоцена США [Brodkorb, 1961] и *A. albae* из верхнего миоцена Восточной Европы [Jánossy, 1979] и могут относиться к одному из этих видов. Часть материалов была первоначально отнесена к *A. sororata* [Курочкин, 1985], но позднее была исключена из этого вида [Зеленков, Курочкин, 2012].

Anas sp. indet. 3
Табл. XVII, фиг. 12

Anas molesta: [Курочкин, 1985, с. 43, рис. 18, табл. 5, фиг. 5, 6 (partim)].

Anas sp. 2: [Зеленков, 2012б, с. 68, табл. XI, фиг. 8].

Экз. ПИН, № 3378/54, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 3378/121, краниальный фрагмент правого коракоида; все местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен. Экз. ПИН, № 2737/389, краниальный фрагмент лопатки, местонахождение Дзагсо-Хайрхан 4, Убсунурский аймак, Западная Монголия, свита хиргис-нур, нижний плиоцен. Экз. ПИН, № 3222/677, дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Замечания. Часть указанных материалов была отнесена к *Anas molesta* [Курочкин, 1985], но голотип данного вида происходит от нырковой утки [Зеленков, 2012б]. Данная форма по размеру несколько превышает современных *A. querquedula*, а также ископаемых *A. sororata* и *Anas* sp. indet. 2.

Anas sp. indet. 4

Anas sp.: [Kessler, 1984, p. 525, fig. 21–24].

Экз. LPUB № 273/3, правая плечевая кость с разрушенным проксимальным эпифизом, и экз. LPUB, № 273/4, правая локтевая кость; местонахождение Кишинев, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Замечания. Почти полная плечевая кость и полная локтевая кость соответствуют по размерам современной *A. querquedula*, но однообразие устройства этих элементов внутри рода *Anas* не позволяет точнее установить статус этой формы [Kessler, 1984].

Anas sp. indet. 5

Anas sp.: [Пантелеев, 2005, с. 73].

Экз. ЗИН, РО № 7281, правый коракоид; экз. ЗИН, РО №№ 7282, 7287, фрагменты левых коракоидов; экз. ЗИН, РО № 7283, дистальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туроллий, верхний миоцен.

Замечания. Средних размеров речная утка, морфометрически близка современной *A. clupeata*, но отличающаяся от всех современных уток деталями строения коракоида. Эта форма будет описана в качестве отдельного вида, возможно, родственного современной крякве [Zelenkov, Pantalejev, 2014]. Все указания на уток, сходных с современной широконосой, из позднего миоцена Восточной Европы могут относиться к этому виду [Zelenkov, Pantejev, 2014].

Anatini gen. indet. 1

Anatinae gen. indet.: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 61, рис. 9].

Экз. ГИКМ, № 12173/5а, почти полный левый карпометакарпус, но с частично разрушенными эпифизами; местонахождение Голбочика, в черте г. Кишинева, Молдова; средний сармат, верхи среднего – низы верхнего миоцена.

Замечания. По особенностям строения зоны перехода от пястного блока к малой метакарпалии и строению пястного блока больше всего сходен с карпометакарпусом «Cairinini» – *Aix*, *Cairina* и *Chenonetta*.

Anatini gen. indet. 2

Anatinae gen. indet.: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 62, табл. II, фиг. 6].

Экз. ТГПИ, № 7/50, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Калфа, окрестности с. Новая Калфа, Новоаненский р-н, Молдова; средний сармат, низы верхнего миоцена.

Замечания. По рельефу суставной поверхности и строению области слияния большой и малой метакарпалий больше всего сходен с карпометакарпусом современных *Anas*.

Anatini gen. indet. 3

Anatinae indet.: [Пантелеев, 2005, с. 73].

Экз. без номера в коллекции ЗИН, лучевая кость, локтевая кость, гороховидная кость; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туроллий, верхний миоцен.

Замечания. Очень мелкая утка, размером с *A. crecca* [Пантелеев, 2005].

Anatini gen. indet. 4

Anas sp.: [Логачев и др., 1964; Горобец, 2013, с. 71].

Anatini: [Горобец, 2013, с. 72].

Экз. без номера в коллекции ННПМ: фрагмент левого коракоида, проксимальная часть левой лопатки, дистальный эпифиз левой плечевой кости, прок-

симальный эпифиз правой плечевой кости, две проксимальные части левого карпометакарпуса, проксимальный эпифиз левого и дистальный фрагмент правого тибиятарзуса; две дистальные части тарзометатарзуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Anatinae incertae sedis

Род *Chenoanas* Zelenkov, 2012

Chenoanas: [Зеленков, 2012а, с. 74].

Anas (partim): [Lydekker, 1891, p. 114; Paris, 1912, p. 290; Lambrecht, 1933, S. 356; Brodkorb, 1964, p. 220; Cheneval, 1987, p. 142, 2000, p. 329.

Типовой вид – *Chenoanas deserta* Zelenkov, 2012, средний миоцен Монголии.

Диагноз. Высота головки плечевой кости в каудальном профиле по крайней мере в два раза превышает его ширину, дистальный край головки в своей дорсальной части незначительно вогнут и не сильно нависает над дорсальной пневматической ямой; вырезка головки плечевой кости формирует не глубокую, но хорошо заметную вырезку в проксимальном крае кости при виде с краниальной стороны; дорсальный бугорок субтреугольной формы, его проксимальная часть приподнята и находится на одном уровне с головкой, а дистальная половина практически слита с каудальной поверхностью кости или возвышается над ней незначительно; отпечаток крепления *m. coracobrachialis* явственно выраженный; вентральная пневматическая впадина глубокая и хорошо пневматизирована, ее входное отверстие ориентировано дистокаудально; дорсальная поверхность пекторального гребня незначительно вогнута; стержень кости на уровне биципитального гребня треугольный в сечении. По: [Зеленков, 2012а].

Видовой состав. *Ch. deserta* Zelenkov, 2012, средний миоцен Западной Монголии и миоцен Байкала; *Ch. sansaniensis* (Milne-Edwards, 1867), средний миоцен Франции и Австрии.

Замечания. Ранее предполагалось [Зеленков, 2012а], что к этому роду может быть отнесен *Anas sansaniensis* Milne-Edwards, 1867 из среднего миоцена Европы. Исследование оригинального материала из типового местонахождения Сансан показало, что европейский вид, действительно, демонстрирует все диагностические признаки рода и на этом основании включен здесь в *Chenoanas*.

Chenoanas deserta Zelenkov, 2012

Рис. 58; табл. XVII, фиг. 13

Chenoanas deserta: [Зеленков, 2012а, с. 76, рис. 1, 2].

Голотип – ПИН, № 4869/196, проксимальный фрагмент правой плечевой кости, местонахождение

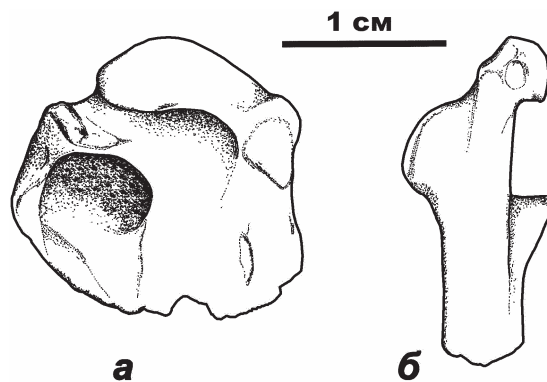


Рис. 58. *Chenoanas deserta* Zelenkov, 2012. Отдельные кости: а – проксимальный фрагмент правой плечевой кости (голотип ПИН, №4869/196) с краниальной стороны, б – краниальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, №4869/57) с вентральной стороны [Зеленков, 2012, рис. 2]; местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

Шарга, Западная Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4869/57, краниальный фрагмент правого коракоида, типовое местонахождение.

Диагноз. Вентральный край головки плечевой кости в краниальном профиле образует острый угол с краниальной поверхностью кости; головка вытянута дорсовентрально в краниальном профиле.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Новый диагноз вида, приведенный здесь, составлен с учетом сравнения типового вида с *Ch. sansaniensis* (Milne-Edwards, 1867), который характеризуется дорсовентрально укороченной головкой и тупым углом, образованным вентральным краем головки плечевой кости с краниальной поверхностью в проксимальном профиле.

Chenoanas sp.

Chenoanas sp.: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 41].

Chenoanas aff. *Ch. deserta*: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 79].

Экз. ПИН, № 2614/176, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/186, фрагмент левой седалищной кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Материал принадлежит неопisanному виду рода.

Род *Aix* Boie, 1828

Aix: [Johnsgard, 1979, p. 457; del Hoyo et al., 1992, p. 598; Степанян, 2003, с. 70; Dickinson, Remsen, 2013, p. 19].

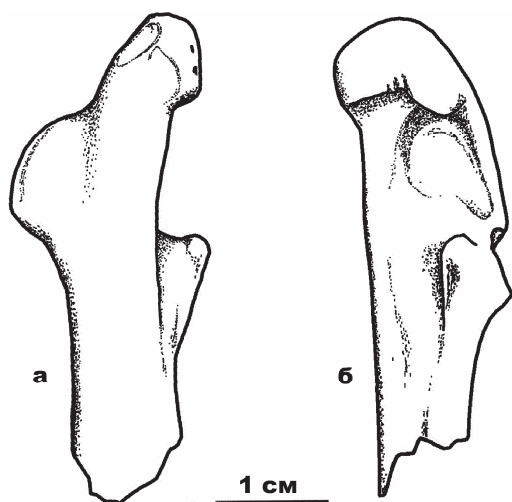


Рис. 59. *Aix praeclara* Zelenkov et Kurochkin, 2012. Правый коракоид (голотип ПИН, №4869/92): а – с вентральной стороны, б – с медиальной стороны [Зеленков, Курочкин, 2012, рис. 1, с изменениями]; местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

Типовой вид – *Anas sponsa* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Два современных вида. Ископаемый *Aix praeclara* Zelenkov et Kurochkin, 2012, средний миоцен Монголии.

Aix praeclara Zelenkov et Kurochkin, 2012
Рис. 59; табл. XVII, фиг. 2–5

Aix praeclara: [Зеленков, Курочкин, 2012, с. 89, рис. 1, Табл. XVII, фиг. 1].

Aix: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Aix aff. *A. praeclara*: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 78].

Голотип – ПИН, № 4869/92, краниальный эпифиз правого коракоида; местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип; паратип, экз. ПИН, № 4869/67, фрагмент краниального эпифиза левого коракоида, типовое местонахождение; экз. ПИН, № 2614/175, дистальная половина правой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/178, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 2614/189, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия, тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Диагноз. Акрокоракоидный отросток удлиннен, отпечаток акрокоракоидной связки лишь незначительно расширяется на своей вершине; медиальная поверхность плечевого бугорка слегка выпукла, его

каудальный край слабо вырезан, борозда надкоракоидного мускула не пневматизирована; при виде с вентральной стороны эпифиз и акрокоракоидный отросток узкие. По: [Зеленков, Курочкин, 2012].

Распространение. Конец среднего миоцена Западной Монголии и миоцен Байкала.

Замечания. Байкальские материалы, возможно, представляют отдельный вид.

Aix sp.

Aix sp.: [Зеленков, 2012б, с. 67, табл. XI, фиг. 1].

Экз. ПИН, № 3378/101, дистальный фрагмент правого тибиятарзуса; местонахождение Чоно-Хариах 1, Кобдосский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Anatidae incertae sedis

«*Anas*» *oligocaena* Tugarinov, 1940
Табл. XVII, фиг. 1

Anas oligocaena: [Тугаринов, 1940б, с. 314, рис. 1; Дементьев, 1964, с. 690, рис. 699б, в].

Dendrochen oligocaena: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 261].

Лектотип – ПИН, № 210/744, дистальные 2/3 правой плечевой кости; местонахождение Акеспе, Северное Приаралье, Кызыл-Ординская обл., Казахстан; аральская свита, нижний миоцен. Выделен [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 261].

Материал. Лектотип.

Диагноз. Вентральная площадка эпифиза на вентральной стороне сгибательного отростка между отпечатками отхождения *m. pronator profundus* и *m. pronator superficialis* широка. Отпечаток отхождения *m. pronator superficialis* приближен к вентральному надмышцелковому бугорку. Площадка на дистальной поверхности эпифиза между мышцелками и дорсальным краем локтевой ямки почти равна диаметру вентрального мышцелка. Очертания вентрального мышцелка овоидные. Дорсальный гребень, ограничивающий дорсальную триципитальную борозду, сдвинут краниально по отношению к вентральному гребню, при взгляде с дистальной стороны. Сгибательный отросток заострен при виде с вентральной стороны. Локтевая ямка широка, с полыми выходами дистально и проксимально. Размеры немного крупнее современной *A. sponsa*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Фрагмент плечевой кости был обозначен в качестве лектотипа *Anas oligocaena* Мликовским и Швецом [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 261]. В первоописании «*Anas*» *oligocaena* была отнесена к роду *Anas* на основании общего сходства с его современными представителями [Тугаринов, 1940б]. Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] пере-

местили ее в трибу *Dendrocygnini*, обосновав это более узким пространством между дорсальным мышцелком и вентральным надмышцелковым бугорком (место отхождения *lig. collaterale ventrale*), чем ширина вентрального надмышцелкового бугорка. Данный признак (по Woolfenden, 1961) служит исключительным отличием *Dendrocygnini* от остальных *Anseriformes*. Действительно, это пространство у *Dendrocygnini* можно принять суженным с учетом выступающей вентропроксимально заостренной вершины дорсального мышцелка, которой нет у остальных *Anseriformes*. Но у экземпляра из Акеспе это пространство определено шире, чем площадка вентрального надмышцелкового бугорка, а вершина дорсального мышцелка не заострена. Более того, на основании широкого отпечатка плечевой мышцы и соответственно более узкого внутреннего гребня, ограничивающего этот отпечаток, «*Anas*» *oligocaena* была помещена чешскими авторами в род *Dendrochen*, известный по одному виду из нижнего миоцена США [Miller, 1944]. Но у «*Anas*» *oligocaena* отпечаток плечевой мышцы достаточно узкий и занимает только около половины ширины дистальной части стержня плечевой кости, а внутренний гребень низок и широк. Кроме того, вентральный мышцелок у «*Anas*» *oligocaena* несколько вытянутый, овоидный (у *Dendrocygnini* и у *Dendrochen* он шаровидный); сгибаемый отросток выступает дистально за уровень вентрального мышцелка (у *Dendrocygnini* и у *Dendrochen* они находятся на одном уровне или даже отросток не достигает его); стержень плечевой кости у «*Anas*» *oligocaena* утолщен, робустен (у *Dendrocygnini* он тонкий и изящный) и округлого сечения в дистальной части (у *Dendrocygnini* стержень уплощен в дистальной части). Таким образом, «*Anas*» *oligocaena* не относится ни к *Dendrocygnini*, ни, тем более, к *Dendrochen* и однозначно относится к *Anatinae*. По части признаков «*Anas*» *oligocaena* сближается с «*Cairinini*», однако однозначное отнесение ее к этой группе и к определенному роду крайне затруднительно на основании одного только дистального фрагмента плечевой кости. Выделение отдельного рода на основании имеющегося материала также неправомерно.

Возраст отложений аральской свиты местонахождения Акеспе (Агыспе), откуда происходит образец, остается дискуссионным. Долгое время считался поздним олигоценом [Вахрамеев, 1949; Бронева и др., 1967], но затем был принят в качестве раннего миоцена [Попов и др., 1993; Lopatin, 2004; Akhmetiev et al., 2005]. Недавние исследования отмечают близость фауны аральской свиты позднеолигоценовым фаунам Центральной Монголии [Bendukidze et al., 2009; Daxner-Höck et al., 2013] и на этом основании снова относят фауну к позднему олигоцену.

В то же время в Монголии не известны фауны, сопоставимые с биозонами MN1-2 (к которым относят аральскую фауну, см. [Lopatin, 2004]), и поэтому в недавней обобщающей сводке по биостратиграфии неогена Азии снова принимается раннемиоценовый возраст фауны Акеспе [Wang et al., 2013].

В типовую серию по *Anas oligocaena*, а затем и по *Dendrochen oligocaena*, были включены фрагменты локтевой кости (экз. ПИН, № 210/745), лучевой кости (экз. ПИН, № 210/746, два фрагмента) и карпометакарпуса (экз. ПИН, № 210/747). Карпометакарпус определенно не относится к *Cairinini* и показывает наибольшее сходство с *Tadornini*, а именно с родом *Tadorna* (при сравнении с *Chloephaga*, *Alopochen* и *Tadorna*). Проксимальный и дистальный фрагменты лучевой кости и дистальный фрагмент локтевой кости ввиду фрагментарности и малой диагностичности этих элементов скелета не могут быть отнесены ни к одному из подсемейств утиных.

Род *Sharganetta* Zelenkov, 2011

Sharganetta: [Зеленков, 2011а, с. 71].

Типовой вид – *Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011.

Диагноз. Головка плечевой кости овальна при виде с каудальной стороны, выступает над дорсальной пневматической впадиной, но не нависает над ней; вырезка плечевой головки формирует дополнительную вырезку в проксимальном профиле кости; вентральная пневматическая впадина глубока, но без пневматического отверстия; дорсальная пневматическая впадина менее широкая, чем вентральная; дорсальный бугорок приподнят над поверхностью кости, субтреуголен, его длина несколько превышает ширину; пекторальный гребень с невогнутой или слабо вогнутой дорсальной поверхностью; вентральный бугорок не массивен, его вершина расположена посередине каудального обрамления вентральной пневматической впадины, это обрамление вогнутое при виде с каудальной стороны; каудальная поверхность кости формирует умеренно выраженный диафизный гребень, ориентированный на дорсальный бугорок.

Видовой состав. Типовой вид из среднего миоцена Монголии.

Замечания. Систематическое положение рода остается неясным. Несомненно, это была довольно примитивная утка, по ряду признаков сходная с раннемиоценовыми *Manuherikia* [Зеленков, 2012а].

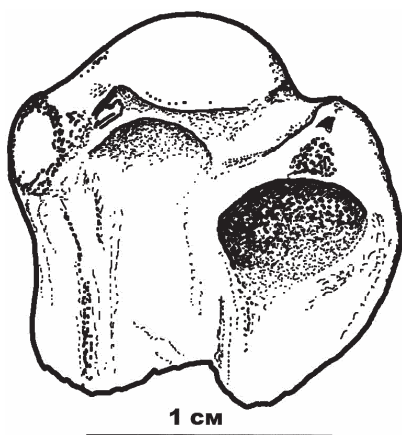


Рис. 60. *Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011. Проксимальный эпифиз левой плечевой кости (голотип ПИН, №4869/195) с каудальной стороны [Зеленков, 2011, рис. 1, с изменениями]; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

Sharganetta mongolica Zelenkov, 2011
Рис. 60; Табл. XVII, фиг. 8, 9

Sharganetta mongolica: [Зеленков, 2011а, с. 72, рис. 1, табл. 9, фиг. 1, 2].

Голотип – ПИН, № 4869/195, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4869/198, дистальный фрагмент левой плечевой кости; типовое местонахождение.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Зеленков, 2011а].

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Nogusunna* Zelenkov, 2011

Nogusunna: [Зеленков, 2011а, с. 73].

Типовой вид – *Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011.

Диагноз. Головка плечевой кости овальна при виде с каудальной стороны, немного нависает над дорсальной пневматической впадиной; вырезка плечевой головки формирует дополнительную вырезку в проксимальном профиле кости; вентральная пневматическая впадина глубока, но не пневматизированная; дорсальная пневматическая впадина немного уже вентральной в своей проксимальной части и заметно сужается дистально, ограниченная дорсально диафизным гребнем; дорсальный бугорок с опущенным дистальным краем, вытянутый, его длина приблизительно в два раза превышает ширину; пекторальный гребень с практически невогнутой дорсальной поверхностью, но с заметным углублением

в середине дорсальной поверхности; вентральный бугорок не массивен; каудальное обрамление вентральной пневматической впадины слабовогнуто при виде с каудальной стороны; каудальная поверхность формирует сильно выраженный диафизный гребень, ориентированный между дорсальным бугорком и головкой плечевой кости.

Видовой состав. Типовой вид из среднего миоцена Монголии.

Замечания. Систематическое положение рода остается неясным.

Nogusunna conflictoides Zelenkov, 2011
Рис. 61; Табл. XVII, фиг. 6, 7

Nogusunna conflictoides: [Зеленков, 2011а, с. 74, рис. 1, табл. 9, фиг. 3, 4].

Голотип – ПИН, № 4869/197, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Шарга, Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4869/23, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН,

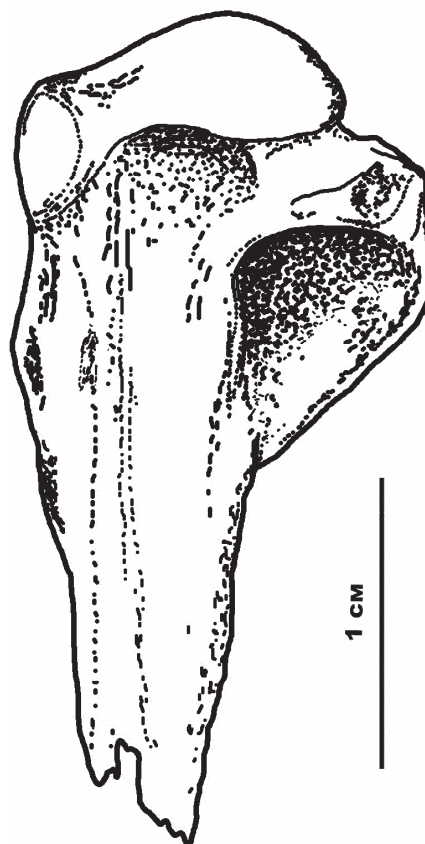


Рис. 61. *Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011. Проксимальный эпифиз левой плечевой кости (голотип ПИН, №4869/197), с каудальной стороны [Зеленков, 2011, рис. 1, с изменениями]; Монголия, местонахождение Шарга; свита ошин, верхи среднего миоцена

№ 4869/199, дистальный фрагмент правой плечевой кости; типовое местонахождение.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Зеленков, 2011а].

Распространение. Типовое местонахождение.

Anatidae subfam. indet. 1

Anatidae gen. indet.: [Зеленков, 2011а, с. 75].

Экз. ПИН, №№ 4869/13, 165, 186, 188, 190, 218, 219, 220, фрагменты коракоидов; экз. ПИН, №№ 4869/24, 61, 203, фрагменты лопаток; экз. ПИН, №№ 4869/6, 72, 210, целая и фрагменты локтевых костей; экз. ПИН, №№ 4869/10, 58, 60, 142, 163, 221, целые и фрагментарные карпометакарпусы; экз. ПИН, № 4869/222, дистальный фрагмент тибииотарзуса; экз. ПИН, №№ 4869/4, 73, 135, 206, фрагменты тарзометатарзусов; все из местонахождения Шарга, Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Замечания. Указанные материалы принадлежат нырковым уткам из местонахождения Шарга: *Protomelanitta gracilis*, *Sharganetta mongolica* и *Nogunsunna conflictoides*. Однако определить, какой элемент принадлежит какому из трех таксонов, не удается. Описание см. [Зеленков, 2011а].

Anatidae subfam. indet. 2

Anserinae gen.: [Курочкин, 1976, с. 61 (partim)].

Tadorninae gen.: [Курочкин, 1985, с. 42, рис. 16 (partim)].

Anatidae gen. indet.: [Зеленков, 2012б, с. 68].

Экз. ПИН, № 2614/71, фрагмент дистального эпифиза левого тарзометатарзуса; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Экз. ПИН, № 3222/5, фрагмент дистального эпифиза левого тарсометатарзуса; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, № 3376/74, дистальный фрагмент лучевой кости; местонахождение Таталы, Кобдосский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. Фрагменты тарзометатарзусов принадлежали представителю Tadorninae или также могут относиться к *Bonibernicla ponderosa*.

Anatidae subfam. indet. 3

Anatidae subfam.: [Курочкин, 1985, с. 42].

Экз. ПИН, № 2615/668, краниальный эпифиз левого коракоида; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Замечания. Экземпляр специфичен округлыми очертаниями ключичной суставной поверхности; размеры несколько крупнее *Anser anser*.

Anatidae subfam. indet. 4

Anatidae subfam.: [Курочкин, 1985, с. 42].

Экз. ПИН, № 3378/53, медиальный фрагмент каудального эпифиза правого коракоида; местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. Для этого экземпляра характерны заостренный медиальный угол и полого проходящее крыло грудинной суставной поверхности на вентральной стороне медиального угла.

Anatidae subfam. indet. 5

Anatidae subfam.: [Курочкин, 1985, с. 42].

Экз. ПИН, № 2614/17, фрагмент левой лопатки; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. По размерам близок к современной *Branta canadensis*.

Anatidae subfam. indet. 6

Anatidae subfam.: [Курочкин, 1985, с. 42–43].

Экз. ПИН, №№ 2614/21 и 3222/597, дистальный и проксимальный фрагменты первой фаланги большого пальца правой кисти; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Замечания. По строению и размерам фрагменты фаланги более всего сходны с современным *Anser caerulescens*.

Anatidae subfam. indet. 7

Anserinae: [Курочкин, 1976, с. 61].

Anatidae subfam.: [Курочкин, 1985, с. 43].

Экз. ПИН, № 2614/106, первая фаланга III пальца лапы; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Anatidae subfam. indet. 8

Anatidae subfam.: [Курочкин, 1985, с. 43].

Экз. ПИН, №№ 3378/51, 3378/52 и 3378/56, фрагментарные шейные позвонки; местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Anatidae subfam. indet. 9

Nycora? sp.: [Логачев и др., 1964, с. 41; Горобец, 2013, с. 71].

Экз. без номера в коллекции ННПМ, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; две дистальные части тарзометатарзуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Первоначально определенный как принадлежащий нырку, данный образец существенно отличается от всех уток [Горобец, 2013].

Anatidae nomina dubia

Anser udabnensis Burchak-Abramovich, 1957

Anser udabnensis: [Бурчак-Абрамович, 1957, с. 655, рис. без номера; Brodkorb, 1971, p. 176].

Экз. без номера, место хранения не обозначено, проксимальная часть правой локтевой кости; местонахождение Удабно, Сагареджинский р-н, Восточная Грузия; верхний сармат, верхний миоцен.

Замечания. Описанный под названием *Anser udabnensis* проксимальный фрагмент локтевой кости [Бурчак-Абрамович, 1957], действительно, кажется, принадлежит какому-то гусю, но обобщенный штриховой рисунок и приведенные диагноз и сравнение не позволяют удостовериться даже в его родовой принадлежности. В связи с этим здесь предлагается рассматривать *Anser udabnensis* как nomen dubium.

Anser eldaricus Burchak-Abramovich et Gadzyev, 1978

Anser eldaricus: [Burchak-Abramovich, Gadzyev, 1978, p. 68, fig. 2A, 4A, pl. XV].

Экз. без номера, (?) Естественно-исторический музей АН Азербайджана, стерильная часть правого коракоида, проксимальная часть правой плечевой кости, фрагменты диафизов локтевой кости и лучевой костей; местонахождение правый берег р. Йора, у подножия хребта Эльдар-Оуги, в 10–15 км на запад от деревни Касаман, Азербайджан, на границе с Грузией; верхний сармат, верхний миоцен.

Замечания. В первоначальном диагнозе [Burchak-Abramovich, Gadzyev, 1978] указано, что каудальная поверхность головки плечевой кости уплощена; проксимодистальная ширина краниальной поверхности головки немного превышает половину проксимодистальной ширины каудальной поверхности головки. Но эти признаки не могут быть диагностическими для видов рода *Anser*. Неопределенность штриховых изображений плечевой кости и коракоида этой формы, а также некачественные фотоизображения заставляют сомневаться в пра-

вильности первоначальной диагностики остатков этой птицы. В связи с этим мы рассматриваем *Anser eldaricus* как nomen dubium.

Отряд Galliformes Temminck, 1820

Семейство Phasianidae Horsfield, 1821

Подсемейство Phasianinae Horsfield, 1821

Триба Pavonini Rafinesque, 1815

Род *Pavo* Linnaeus, 1758

Pavo: [Peters, 1934, p. 133; Mourer-Chauviré, 1989, p. 439; del Hoyo et al., 1994, p. 551; Mlíkovský, 2002, p. 162; Dickinson, Reimsen, 2013, p. 33].

Типовой вид – *Pavo cristatus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Коракоид слегка изогнут. На дорсальной поверхности его диафиза ближе к середине в виде вздутия имеется латеральный гребень. Небольшой гребень проходит по вентральной стороне от плечевого бугорка. Каудальнее лопаточной фасетки развито небольшое утолщение диафиза. Проксимальный эпифиз плечевой кости вздут краниокаудально и сужен дорсовентрально. Вырезка плечевой головки прервана местом отхождения lig. scapulohumerale. Пекторальный гребень не загнут на краниальную сторону. Отпечаток плечевой мышцы обозначен неотчетливо. На краниальной поверхности проксимального эпифиза бедренной кости развиты пневматические отверстия. Головка бедренной кости округла, очень отчетливо отделенная от верхней сочленованной поверхности. В дистальном тибιο-тарзусе латеральный мышцелок поднят выше, чем медиальный. Надсухожильный мостик достаточно большой и горизонтально расположенный. Латеральный гребень гипотарзуса очень слабо развит, но имеет один дополнительный гребешок. В дистальной части диафиз симметрично расширяется в плоскость блоков. Блок метатарзалии III возвышается над передней поверхностью диафиза [Mourer-Chauviré, 1990, 2004].

Видовой состав. Два современных вида; ископаемые: *Pavo archiaci* (Gaudry, 1862), поздний миоцен – ранний плиоцен Греции, Венгрии, Молдавии и Украины, и *Pavo bravardi* (Gervais, 1849), ранний плиоцен – ранний плейстоцен Франции, Греции, Болгарии, Венгрии, Украины и Молдавии.

Замечания. Отнесение к этому современному роду крупных неогеновых и раннеплейстоценовых европейских фазановых требует подтверждения. Род *Pavo* обладает примитивной морфологией среди Phasianinae; не исключено, что ископаемые формы отнесены к этому роду на основании именно примитивных признаков.

Pavo archiaci (Gaudry, 1862)
Табл. XVII, фиг. 22

Phasianus Archiaci: [Gaudry, 1862a, p. 631, pl. 16, figs. 1–5; 1862b, p. 503].

Phasianus archiaci: [Lydekker, 1891, p. 140; Lambrecht, 1933, S. 441; Brodkorb, 1964, p. 319; Bocheński, 1997, p. 310].

Gallus Aesculapii: [Gaudry, 1862a, p. 632, pl. 16, figs. 6–7; 1862b, p. 504].

Gallus aesculapi: [Lydekker, 1891, p. 143; Алексеев, 1915, с. 393, табл. X, фиг. 14, 15, 18; Lambrecht, 1933, S. 443; Тугаринов, 1940в, с. 313; Brodkorb, 1964, p. 318; Jánossy, 1976b, p. 33, pl. 8, fig. 6; 1989, p. 9; Bocheński, 1997, p. 310].

Pavo aesculapi: [Jánossy, 1991, p. 17; Bocheński, 1997, p. 310].

Pavo archiaci: [Mlíkovský, 2002, p. 162].

Синтипы – MNHN, без номеров, краниальный конец правого коракоида, правая локтевая кость, проксимальный конец правой локтевой кости, проксимальный конец правой лучевой кости, правая бедренная кость, проксимальный конец левой бедренной кости, дистальный конец левого тибиятарзуса, дистальный фрагмент правого тибиятарзуса, фаланга пальца лапы; местонахождение Пикерми, Греция; верхний миоцен.

Материал. Экз. ЗИН, РО №№ 6508 и 6509, фрагменты правой и левой сторон таза; катакомбы г. Одессы, Украина; верхний русциний, нижний плиоцен. Коракоид, локтевая кость, карпометакarpus, вторая фаланга большого пальца крыла, тибиятарзус и тарзометатарзус с фалангами, место хранения неизвестно, местонахождение д. Новоелизаветовка, Украина; средний туролий, верхний миоцен.

Диагноз. Примерно в полтора раза мельче современного *Pavo pavo* и также заметно мельче ископаемого *Pavo bravardi*.

Распространение. Поздний миоцен Греции, Венгрии, Молдавии и Украины и ранний плиоцен Украины.

Замечания. Было установлено, что *Gallus aesculapi* относится к роду *Pavo*, при этом он конспецифичен с одновременно описанным *Phasianus archiaci* [Mlíkovský, 2002]. Синонимизация данных двух видов и отнесение их к роду *Pavo* требует подтверждения.

Мликовский [Mlíkovský, 2002] указал в качестве синтипов, помимо сохранившихся материалов, также несколько слепков с оригинальной серии, однако номенклатурным типом могут быть только части животного или естественные слепки [Международный Кодекс..., 2003]. Поэтому из типовой серии мы исключаем слепки черепа, левой плечевой кости и правой плечевой кости, также указанные Мликовским как синтипы.

Pavo bravardi Gervais, 1849
Табл. XVII, фиг. 23

Gallus Bravardi: [Gervais, 1849, p. 220; 1848–1852, p. 238, pl. 51, fig. 1–1a; Milne-Edwards, 1869–1871, p. 250; Depéret, 1890, p. 138, text-fig. 3a, b; Lambrecht, 1933, S. 443, fig. 193H].

Gallus bravardi: [Lydekker, 1891, p. 142; Brodkorb, 1964, p. 318].

Pavo bravardi: [Mourer-Chauviré, 1989, p. 439, text-fig. 1, pl. 50, figs. 1–3, 7, 8; 1990, p. 79, pl. 1, figs. 1–9; 2004, p. S104, figs. 3, 1–6; Bocheński, 1997, p. 310; Boev, 1997b, p. 220; 2001, p. 45, fig. 7; 2002b, p. 110; Boev, Koufos, 2000, p. 72; Mlíkovský, 2002, p. 163].

Pavo moldavicus: [Bocheński, Kurochkin, 1987a, p. 89, pl. XVIII, phot. 13, 14; Bocheński, 1997, p. 310].

Голотип – MNHN, без номера, возможно, утрачен, средняя часть левого тарзометатарзуса со шпорой; местонахождение Ард, департамент Пуи-де-Дом, Франция; нижний виллиний или нижний виллафранк, верхний плиоцен.

Материал. Экз. ПИН, № 2 614/53; вентральная часть левого коракоида; местонахождение Лучешты, Кагульский район, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен.

Диагноз. Тарзометатарзус крупный, промежуточный по размеру между таковыми павлина и курицы. Большая шпора сдвинута более дистально, чем у современных *Pavo*. По медиальной стороне стержня у основания шпоры проходит борозда под сухожилие. Медиальная сторона стеральной части коракоида и медиальный край грудинной суставной поверхности заметно утолщены. Дорсальный гребень грудинной суставной поверхности укорочен и далеко отодвинут от медиального угла.

Распространение. Нижний плиоцен – нижний плейстоцен Франции, нижний плиоцен Греции, Болгарии, Украины и Молдовы.

Замечания. Отнесение данной формы к роду *Pavo* в значительной степени основано на крупных размерах, однако морфологически коракоид из местонахождения Лучешты довольно сильно отличается от таковых современных *Pavo*. Первоначально описанный как *P. moldavicus* Bocheński et Kurochkin, 1987, экземпляр из местонахождения Лучешты был отнесен к *P. bravardi* [Mourer-Chauviré, 1989]. В этой же статье *Gallus bravardi* Gervais, 1849 был перемещен в род *Pavo*. Размеры молдавского экземпляра превышают самые крупные измеренные экземпляры современного *P. muticus* [Bocheński, Kurochkin, 1987a]. По основным размерам тарзометатарзуса *P. bravardi* из нижнеплиоценового местонахождения Серрат-д'ан Вакё в Южной Франции тоже крупнее *P. muticus* [Mourer-Chauviré, 1989, 1990]. Однако используя те же самые доводы в

пользу конспецифичности *P. moldavicus* и *P. bravardi* по размерам стернальной части коракоида, Морер-Шовире [Mouret-Chauviré, 1989] указала, что толщина медиальной части грудинной фасетки у одного из экземпляров *P. muticus* в коллекции парижского Национального музея естественной истории равняется 10.4 и 11.9 мм (у левого и правого коракоидов), при 7.5 мм у молдавского экземпляра. Здесь явно какая-то ошибка, так как по другим данным этот параметр у *P. muticus* варьирует в пределах 6.1–6.5 мм [Bocheński, Kurochkin, 1987a].

Триба Coturnicini Reichenbach, 1848

Род *Tologuica* Zelenkov et Kurochkin, 2009

Tologuica: [Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 87].

Типовой вид – *T. aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009.

Диагноз. Дорсальный и вентральный края плечевой суставной поверхности коракоида идут параллельно, а ее дорсокраниальный угол заострен. Краниальная поверхность отпечатка акрокоракоидной связки явственно выемчатая, при виде с дорсальной стороны его вентральное (краниальное) расширение заметно выступает краниально. Трехкостный бугорок при виде с медиальной стороны сильно расширен в дорсальной части и резко сужен в вентральной. Пневматическое отверстие отсутствует. Некрупный явно выраженный бугорок расположен на дорсальной поверхности, ближе к латеральному краю стернального расширения кости. Медиальный угол острый и довольно тонкий.

Видовой состав. *T. aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009 и *T. karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009, средний миоцен Западной Монголии.

Замечания. Из местонахождения Шарга известны фрагмент грудины, лопатка, несколько фрагментов лучевых костей, карпометакарпусов, тарзометатарзусов, дистальный эпифиз тибиятарзуса, которые также отнесены к роду *Tologuica* на основании размеров и общего сходства с современными *Coturnix* и ископаемыми *Palaeortyx*. В то же время *Tologuica* надежно отличается от *Palaeortyx* деталями строения коракоида и тарзометатарзуса [Зеленков, Курочкин, 2009а].

Филогенетический анализ [Зеленков, 2009] показал, что *Tologuica* близка современным *Coturnix*, однако по некоторым признакам эта форма представляется более отдаленной от современных перепелов, чем плиоценовый род *Plioperdix*.

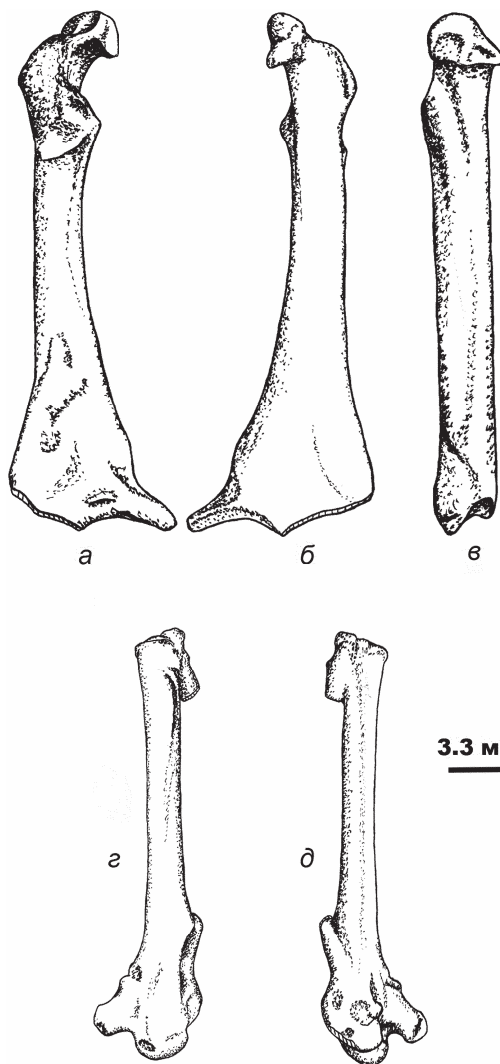


Рис. 62. *Tologuica aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009. Отдельные кости: а–в – левый коракоид (голотип, ПИН, №4869/3) с дорсальной (а), вентральной (б) и медиальной (в) сторон, г, д – правый карпометакарпус (экз. ПИН, № 4869/131) с дорсальной (д) и вентральной (е) сторон [Зеленков, Курочкин, 2009, рис. 1, 2, с изменениями]; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

Tologuica aurorae Zelenkov et Kurochkin, 2009
Рис. 62; табл. XVIII, фиг. 1–5

Tologuica aurorae: [Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 88, рис. 1а, б, д, е, 2а, е, з; табл. XIV, фиг. 1–3].

Голотип – ПИН, № 4869/3, практически целый левый коракоид; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, Монголия; свита ошин, средний миоцен.

Диагноз. Дорсальная часть плечевого бугорка сильно расширена по сравнению с его вентральным концом. Краниальная часть отпечатка акрокорако-

идной связки заметно завернута вентрально. Грудинная суставная поверхность широкая в дорсовентральной проекции, ее профиль при виде с каудальной стороны спрямленный. Общие очертания коракоида утоньшенные и стройные.

Материал. Голотип; экз. ПИН, №№ 4869/128 и 129, фрагменты левых коракоидов; экз. ПИН, № 4869/16, дорсальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 4869/131, правый карпометакарпус; экз. ПИН, № 4869/8, дистальная часть левого тарзометатарзуса; все из типового местонахождения.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Карпометакарпус и тарзометатарзус из типового местонахождения отнесены к *T. auro-rae* на основании общей грацильности (по сравнению с соответствующими элементами *T. karhui*), характерной также и для коракоида данного вида.

Tologuica karhui Zelenkov et Kurochkin, 2009

Рис. 63; табл. XVIII, фиг. 6–11

Tologuica karhui: [Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 89, рис. 1в, г, ж, 2б; табл. XIV, фиг. 4–6].

Голотип – ПИН, № 4869/63, целый левый коракоид; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, Монголия; свита ошин, средний миоцен.

Диагноз. Дорсальная часть плечевого бугорка не сильно расширена по сравнению с его вентральным концом. Краниальная часть отпечатка акрокоракоидной связки немного завернута дорсально. Грудинная суставная поверхность узкая в дорсовентральной проекции, ее профиль при виде с каудальной стороны закругленный. Общие очертания коракоида массивны.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4869/65, фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, №№ 4869/32 и 89, фрагменты левых коракоидов; экз. ПИН, № 4869/121, левый карпометакарпус; экз. ПИН, №4869/157, проксимальная часть левого тарзометатарзуса; экз. ПИН, №4869/74, дистальная часть левого тарзометатарзуса; все из типового местонахождения.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Карпометакарпус и тарзометатарзус несколько массивнее, чем соответствующие элементы *T. aurorae*.

Tologuica sp.

Табл. XVIII, фиг. 12–14

Tologuica sp.: [Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 91, табл. XIV, фиг. 7–9].

Экз. ПИН, № 4869/177, рostrальный фрагмент грудины; экз. ПИН, № 4869/38 краниальная часть правой лопатки; экз. ПИН, № 4869/175, полная пра-

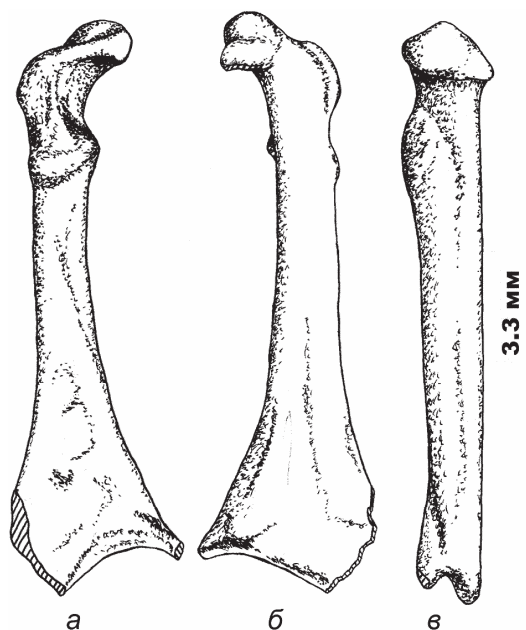


Рис. 63. *Tologuica karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009. Левый коракоид (голотип, ПИН, №4869/63): а – с дорсальной, б – с вентральной, в – с медиальной сторон [Зеленков, Курочкин, 2009, рис. 2, с изменениями]; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

вая лучевая кость; экз. ПИН, № 4869/162, проксимальная часть правой лучевой кости; экз. ПИН №№ 4869/59 и 114, дистальные части левых лучевых костей; экз. ПИН, № 4869/156, дистальный эпифиз левого тибитарзуса; все из местонахождения Шарга.

Замечания. Все экземпляры пропорционально близки по размерам *Tologuica aurorae* и *T. karhui*. Некоторое сходство с современными *Coturnix* и ископаемыми *Palaeortyx* позволяет отнести их к роду *Tologuica*, однако до получения дополнительных материалов по этим элементам скелета невозможно определить, какому из двух видов они принадлежали.

Род *Bantamux* Kurochkin, 1982

Bantamux: [Курочкин, 1982, с. 151; 1985, с. 53; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 84].

Типовой вид – *Bantamux georgicus* Kurochkin, 1982.

Диагноз. Акрокоракоидный отросток практически не выдвинут медиально. Каудальный край плечевого бугорка коракоида неявно вогнут, почти не нависает над sulcus m. supracoracoidei. Отпечаток акрокоракоидной связки плоский, его плоскость обращена краниально, а вентральный край выпуклый. Плечевая суставная поверхность несколько сужена краниально. Борозда надкоракоидного мус-

кула широко раскрыта в медиокаудальном направлении. На вентральной поверхности эпифиза на уровне каудального края плечевой фасетки имеется невысокий бугорок с тупой вершиной. По: [Зеленков, Курочкин, 2009б, с изменениями].

Видовой состав. Типовой вид из позднего миоцена Монголии.

Замечания. Важный диагностический признак *Bantamux* – не выдвинутый медиально, как это характерно для многих фазановых птиц, акрокоракоидный отросток, что указывает на примитивность этой формы. В то же время отнести этот род с уверенностью к Rollulinae (наиболее примитивное подсемейство современных фазановых) также не удастся. Мы предварительно помещаем его в Coturnicini до получения новых материалов по этому таксону.

Bantamux georgicus Kurochkin, 1982
Табл. XIX, фиг. 23–25

Bantamux georgicus: [Курочкин, 1982, с. 152, рис. 2; 1985, с. 55, табл. VII, фиг. 1–3, рис. 25; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 84, табл. IX, фиг. 17].

Голотип – ПИН, № 3222/52; краниальная половина правого коракоида; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009б].

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Alectoris* Kaup, 1829

Alectoris: [Brodkorb, 1964, p. 318; del Hoyo et al., 1994, p. 485; Mlíkovský, 2002, p. 157; Степанян, 2003, с. 159; Dickinson, Rensen, 2013, p. 35].

Типовой вид – *Perdix barbara* Bonnaterte, 1790, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Семь современных видов; ископаемые: *A. pliocaena* Tugarinov, 1940, ранний плиоцен Украины; *A. peii* Hou, 1993, средний плейстоцен Китая.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002] включил в род *Alectoris* современные рода *Tetraogallus* и *Ammoderdix*, а также большой ряд ископаемых – *Palaeocryptonyx*, *Plioperdix*, *Lambrechia*, *Chauvireria* – и часть видов из родов *Palaeoperdix*, *Palaeortyx* и *Francolinus*. Для ряда форм было показано, что их отнесение к *Alectoris* необоснованно [Зеленков, Курочкин, 2009б; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Göhlich, Pavia, 2008; Sanches-Marco, 2009; Pavia et al., 2012]. Для других – требуется подтверждение.

Из раннего миоцена Германии был описан *Alectoris bavaria* Ballmann, 1969. Изучение типового материала *A. bavaria* показало, что эта форма существенно отличается от современных *Alectoris* в строении проксимального тарзометатарзуса [Зеленков, 2014], и поэтому ее систематическое положение остается неясным. Систематическое положение *A. pliocaena* Tugarinov, 1940 из раннего плиоцена Украины также требует подтверждения.

Alectoris pliocaena Tugarinov, 1940

Alectoris pliocaena: [Тугаринов, 1940в, с. 311, рис. 1; Mlíkovský, 2002, p. 169].

Синтипы – ИЗ НАНУ, № 6940, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; ИЗ НАНУ, № 6941, правая локтевая кость без проксимального эпифиза; местонахождение Одесские катакомбы, Одесская область, Украина; ранний плиоцен.

Диагноз. Карпометакарпус и локтевая кость крупнее, чем у современных представителей рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Тугаринов [Тугаринов, 1940в] в первоописании вида не привел диагноза, но отметил, что ископаемый таксон отличается крупными размерами и массивностью. При этом структурных отличий Тугариновым отмечено не было.

Место хранения материалов не известно.

Alectoris graeca mediterranea Mourer-Chauviré, 1975

Alectoris graeca mediterranea: [Mourer-Chauviré, 1975, p. 98, pl. 10, figs. 6, 7, 9, 11; Потапова, Барышников, 1993, с. 50, рис. 1, фиг. 10–11; Baryshnikov, Potapova, 1995, p. 247; Mlíkovský, 2002, p. 161].

Gallus karabachensis: [Бурчак-Абрамович, Алиев, 1989, с. 76].

Alectoris (graeca) mediterranea: [Potapova, 2000, p. 25].

Alectoris graeca: [Mlíkovský, 2002, p. 161].

Голотип – Национальный музей доисторической истории, Лез Эзи-де-Тайак, Франция, CD66-B-4019, левый тарзометатарзус; местонахождение Сэн-Эстив-Жансон, Франция; средний плейстоцен.

Материал. Экз. ЗИН, без номеров, проксимальный и дистальный фрагменты плечевой кости, проксимальный фрагмент карпометакарпуса, первая фаланга II пальца лапы; пещера Треугольная, Карачаево-Черкесия, Россия, нижний палеолит, ашель, плейстоцен; экз. Азербайджанского государственного медицинского института, без номера, левый тарзометатарзус; Азыхская пещера, Гадрутский район, Азербайджан, нижний палеолит, ашель, плейстоцен.

Диагноз. Медиальный гребень в проксимальной части тарзометатарзуса развит сильнее, чем у современной формы. По: [Mouger-Chauviré, 1975].

Распространение. Плейстоцен Франции, Италии, Греции, Азербайджана и Карачаево-Черкесии (Россия) [Mlíkovský, 2002].

Замечания. *Gallus karabachensis* Burchak-Abramovich et Aliev, 1989 был описан по тарзометатарзусу в качестве нового вида. Г.Ф. Барышников и О.Р. Потапова [Baryshnikov, Potarova, 1995] предположили его принадлежность к *Alectoris graeca mediterranea*. Экземпляр переизучен О.Р. Потаповой [Potarova, 2000], утвердившей его принадлежность к *Alectoris graeca mediterranea*. Ранее остатки плейстоценового средиземноморского кеклика были определены из пещеры Треугольная на Северном Кавказе [Потапова, Барышников, 1993; Baryshnikov, Potarova, 1995].

Род *Plioperdix* Kretzoi, 1955

Ammoperdix: [Тугаринов, 1940в, с. 311; Brodtkorb, 1964, p. 318].

Pliogallus: [Тугаринов, 1940в, с. 312].

Plioperdix: [Kretzoi, 1955, S. 367; Brodtkorb, 1964, p. 317; Курочкин, 1985, с. 97; Vocheňski, Kurochkin, 1987a, p. 83; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 80; Mouger-Chauviré, Geraads, 2010, p. 168].

Alectoris: [Mlíkovský, 2002, p. 157 (partim)].

Типовой вид – *Ammoperdix ponticus* Tugarinov, 1940.

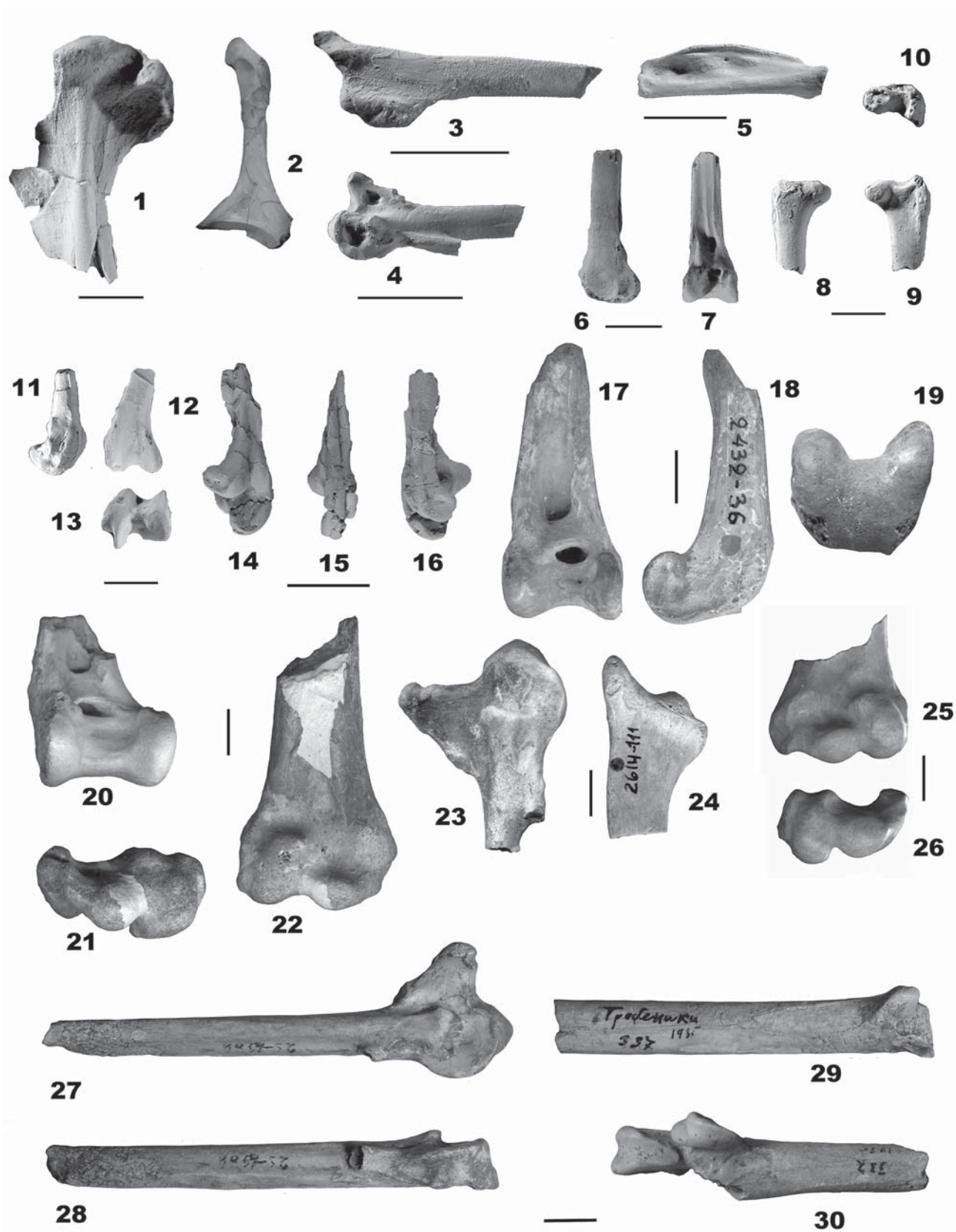
Диагноз. В коракоеиде трехкостный бугорок с ровным каудальным краем и не нависает над бороздой надкоракоеидного мускула. Плечевая суставная поверхность не сужена дорсально. Пневматическое отверстие отсутствует. В проксимальном эпифизе плечевой кости высокий пекторальный гребень выходит на эпифиз крутой ступенькой. Дорсальная граница пневматической впадины опускается до шероховатости *m. latissimus dorsi*. В дистальном эпифизе плечевой кости вентральный надмышцелок заострен дистально. Отпечаток вентральной коллатеральной связки и дорсальный надмышцелковый бугорок не выступают соответственно дорсально и медиально. В карпометакарпусе межпястный отросток развит слабо. Малая метакарпalia тонкая, не выступающая углом каудально и не выдающаяся дистально за уровень сочленовной фасетки большого пальца крыла. На вентральной поверхности карпометакарпуса у основания имеется хорошо выраженная ямка. Проксимальный эпифиз бедренной кости не имеет поднятого дорсокраниального крыла вертела, латеральная поверхность эпифиза не расширена краниокаудально. Дистальный эпифиз тибииотарзуса расширен поперечно, ме-

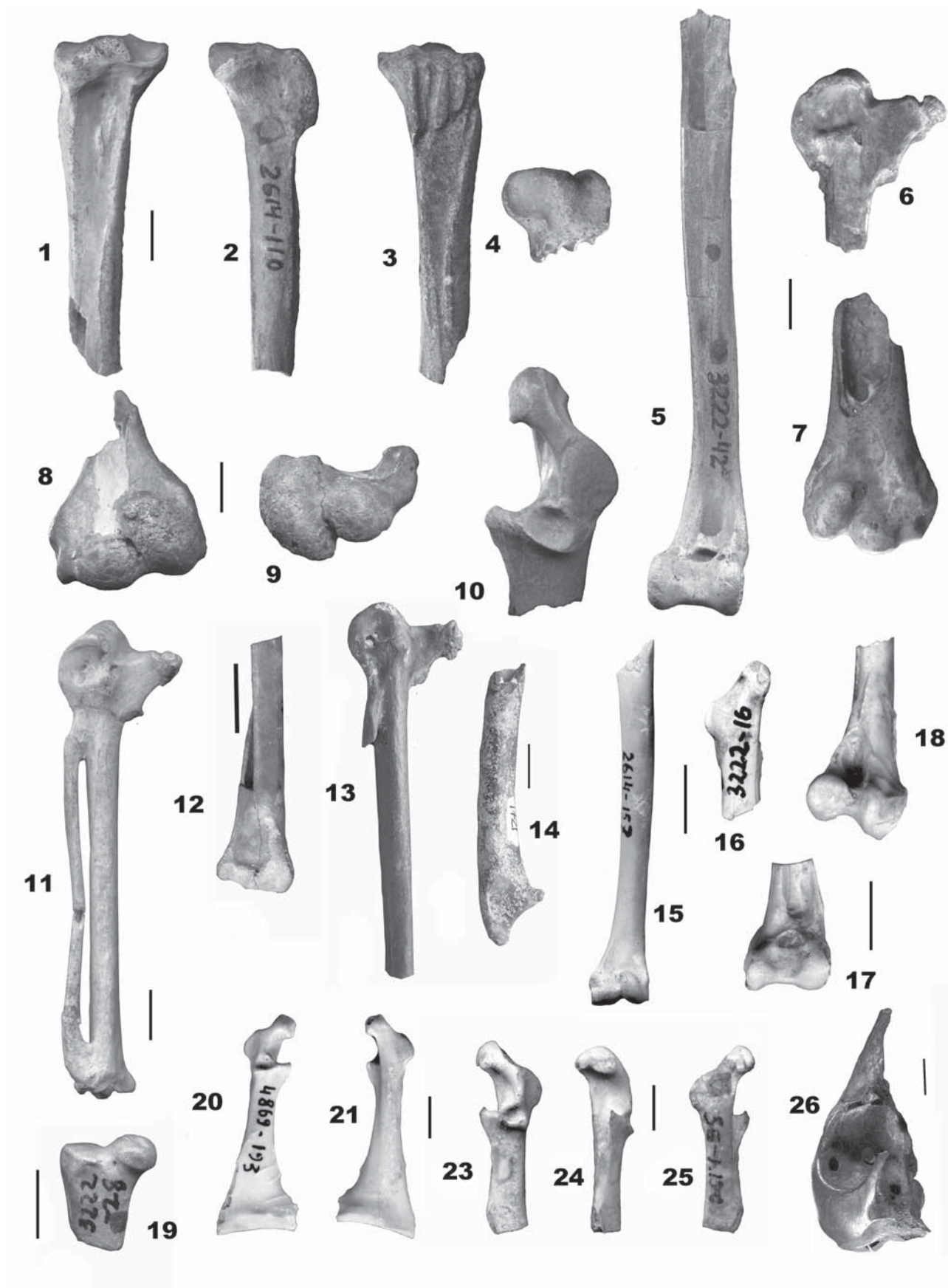
диальный мышцелок отставлен медиально так, что вырезка между мышцелками расширена. Диафиз тарзометатарзуса в поперечном сечении почти квадратный, его боковые стороны заметно сужаются каудально. Бугорок в проксимодорсальном углу медиальной парагипотарзальной ямки развит очень слабо, вырезка между медиальной суставной ямкой и межсуставным выступом отсутствует. Блоки метатарзалий тесно сближены. Блок метатарзалии III выдвинут дистально, при виде с медиальной стороны его проксимальный край располагается заметно дистальнее дистального края блока метатарзалии II. Блок метатарзалии II опущен плантарно практически на всю высоту блока.

Видовой состав. *P. hungarica* (Jánossy, 1991), поздний миоцен Венгрии и Юга Европейской части России; *P. pontica* (Tugarinov, 1940), ранний плиоцен – ранний плейстоцен юга Украины и Молдавии и верхний плиоцен Забайкалья (Россия) и Северной Монголии; *P. africana* Mouger-Chauviré et Geraads, 2010, поздний плиоцен Марокко.

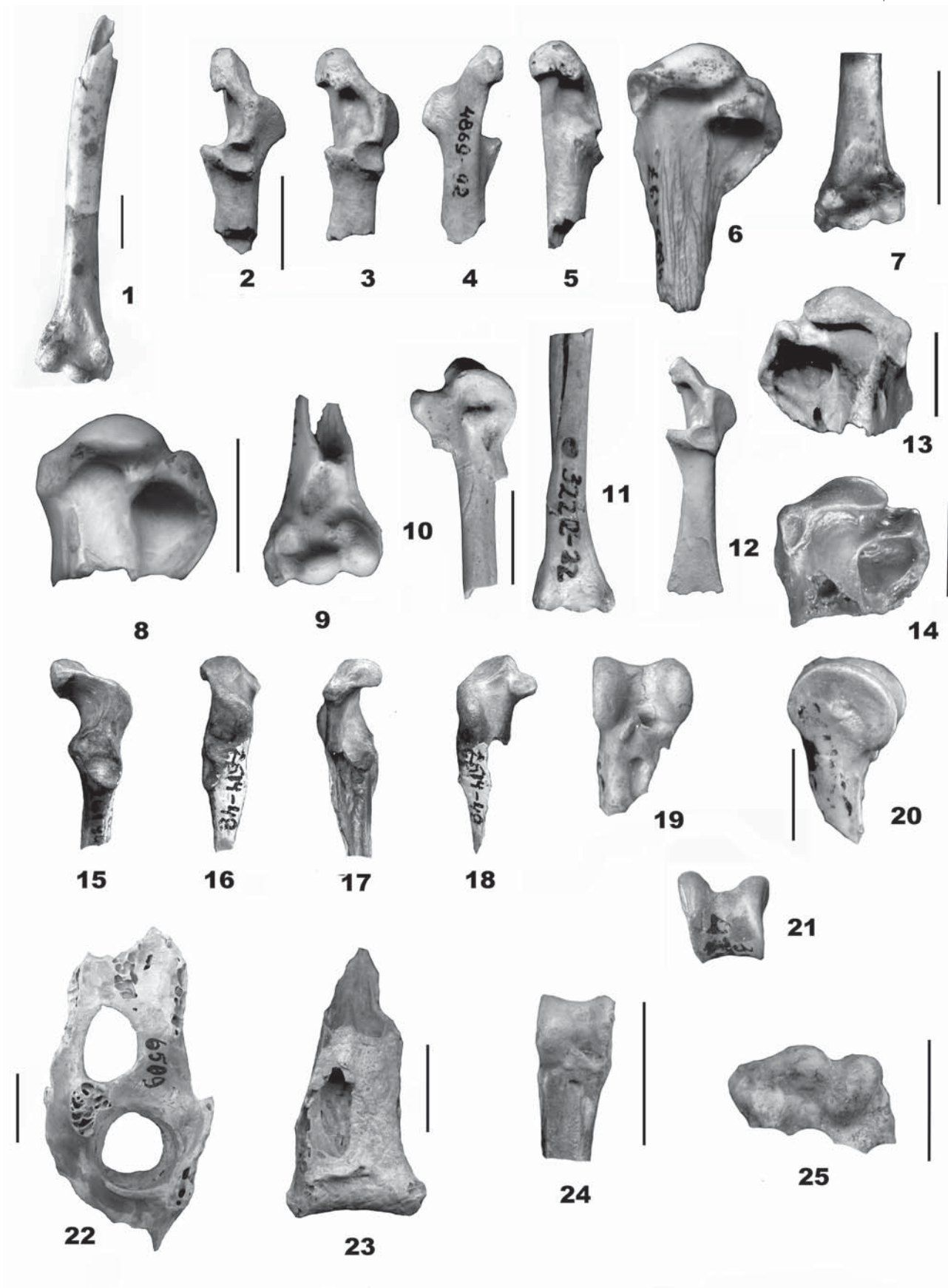
Замечания. Родовое название *Plioperdix* было предложено М. Кретцоем [Kretzoi, 1955] для *Pliogallus coturinoides* Tugarinov, 1940, поскольку название *Pliogallus* оказалось преокупированным [Gaillard, 1939]. Название *Plioperdix coturinoides* использовалось многими авторами и, в частности, употреблено в каталоге П. Бродкорба [Brodtkorb, 1964]. Позднее было показано, что *Ammoperdix ponticus* и *Plioperdix coturinoides* представляют один вид, названный по приоритету *Plioperdix ponticus* [Курочкин, 1985]. Однако кости, описанные К. Гейяром [Gaillard, 1939] в качестве двух видов *Pliogallus*, как выяснилось, принадлежали современной домашней курице [Jánossy, 1976], поэтому И. Мликовский [Mlíkovský, 2002] отнес *Plioperdix* в младшие синонимы *Pliogallus*. Но в этой ситуации *Pliogallus* должен отойти в синонимы *Gallus*, а название *Plioperdix* должно быть сохранено.

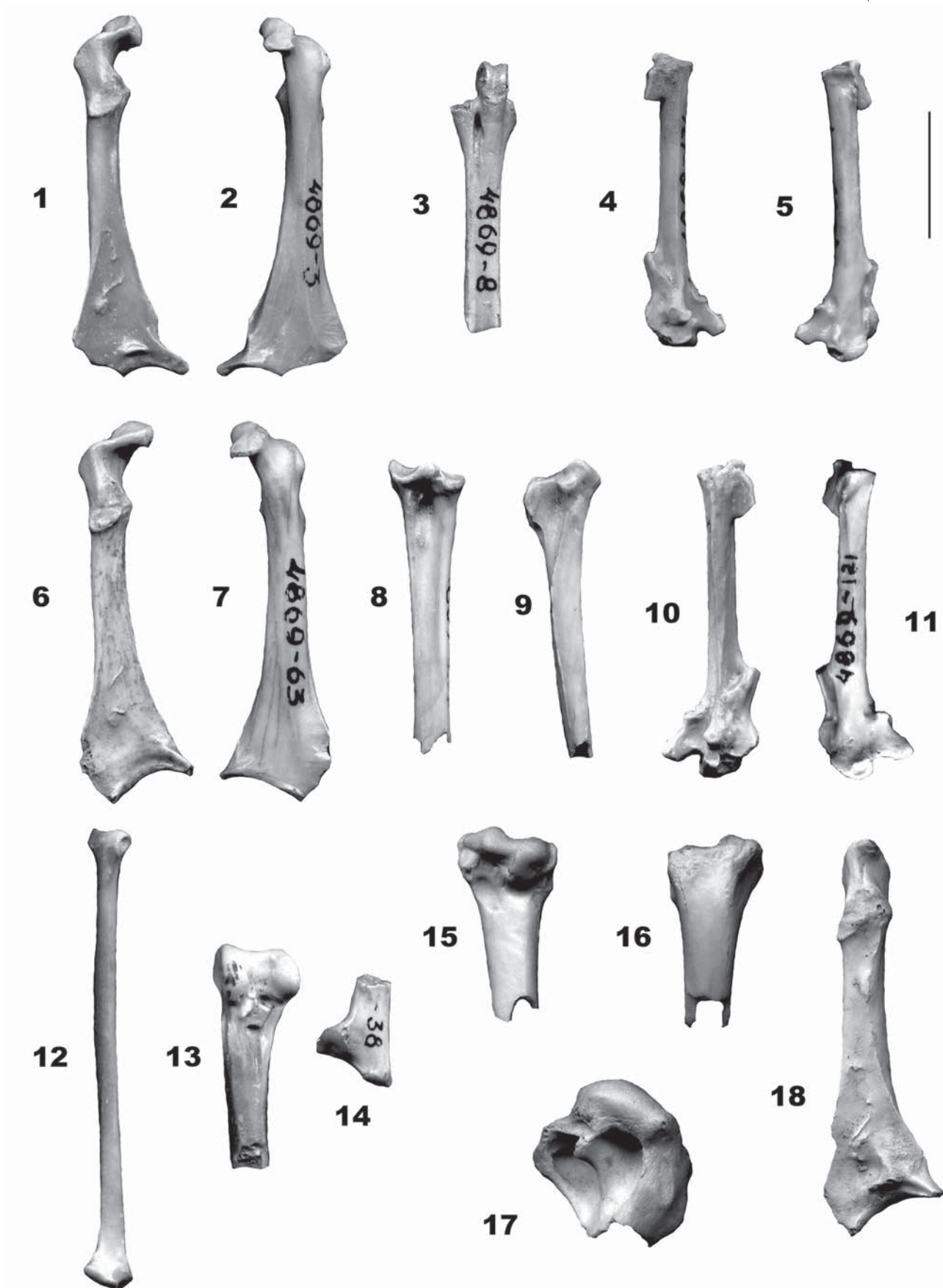
Мликовский [Mlíkovský, 2002] синонимизировал *Plioperdix ponticus* с *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892, включив его в состав современного рода *Alectoris* и отметив отличия представителей данной группы от других членов семейства. К *Alectoris donnezani* он также отнес ряд мелких плиоценовых и плейстоценовых фазановых, в том числе *Franco-linus capeki* Lambrecht, 1933 и *Chauvireria balcanica* Voev, 1997. По нашим данным, *Alectoris* сильно отличается остеологически от других фазановых, в том числе и от *Chauvireria*, *Plioperdix* и *Palaeocryptonyx*. Как было показано [Курочкин, Зеленков, 2009б], *Plioperdix* практически по всем элементам скелета надежно отличается от указанных родов, в особенности от *Alectoris*. Таким образом, данный номенклатурный акт можно считать необоснован-













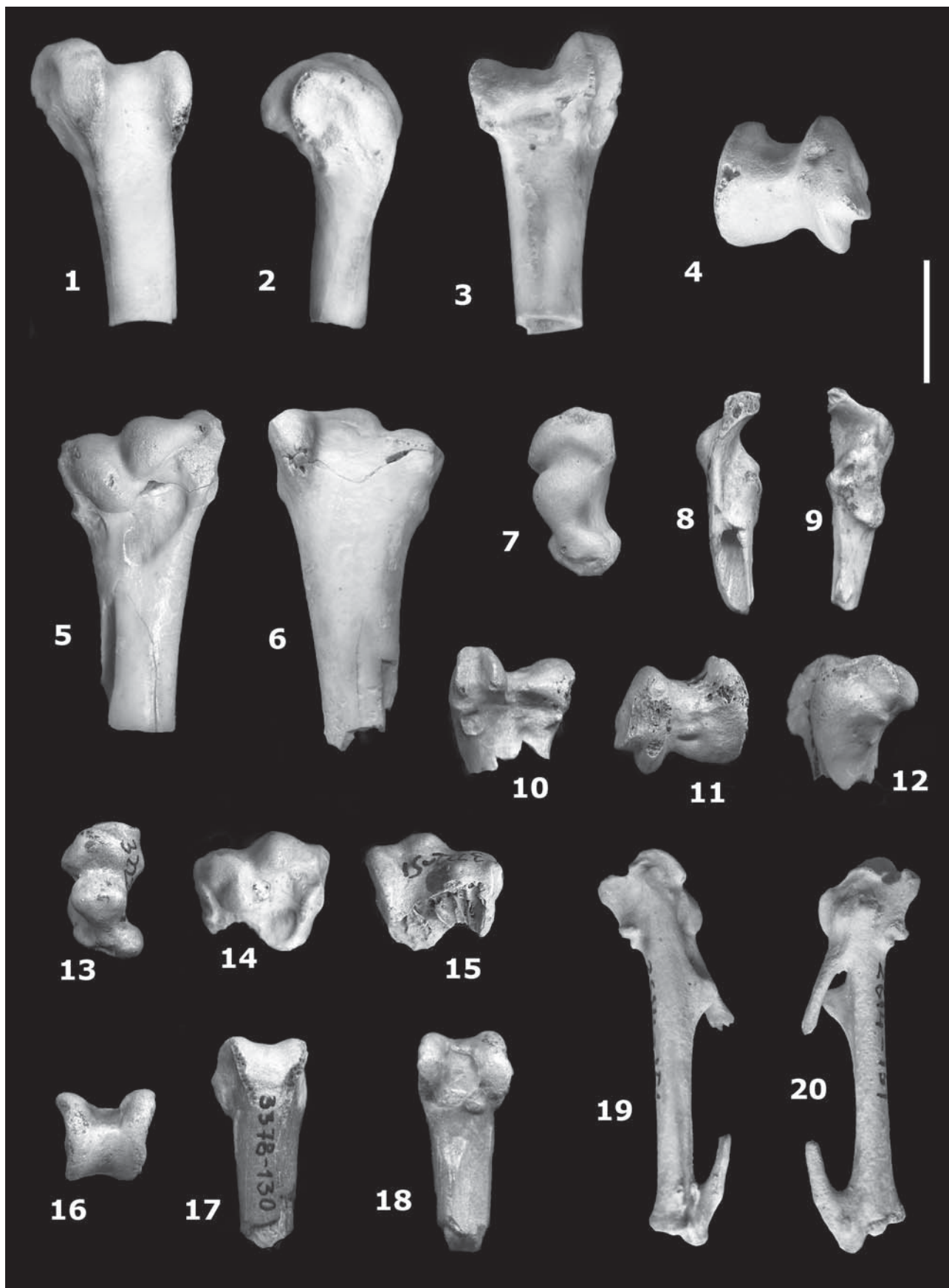


Таблица XIV. Фиг. 1–13. *Presbyornis* sp.; 1 – экз. ПИН, №3104/48, проксимальный фрагмент левой плечевой кости с каудальной стороны; 2 – экз. ПИН, № 3104/102, правый коракоид с дорсальной стороны; 3 – экз. ПИН, № 3104/4, левая лопатка с латеральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 3104/627, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса с вентральной стороны; 5 – экз. ПИН, № 3104/667, правая проксимальная фаланга большого пальца крыла с дорсальной стороны; 6, 7 – экз. ПИН, № 3104/605, дистальный фрагмент правого тибіотарзуса: 6 – с латеральной стороны, 7 – с краниальной стороны; 8–10, экз. ПИН, № 3104/515, проксимальный фрагмент левой бедренной кости: 8 – с каудальной стороны, 9 – с краниальной стороны, 10 – с проксимальной стороны; 11–13, экз. ПИН, № 3104/211, дистальный фрагмент правой бедренной кости: 11 – с латеральной стороны, 12 – с краниальной стороны, 13 – с дистальной стороны; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; нижний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 14–16. *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010; голотип ПИН, № 3104/607, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса: 14 – с медиальной стороны, 15 – с дорсальной стороны, 16 – с латеральной стороны; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; нижний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 17–19. *Cygnavus formosus* Kurochkin, 1968; голотип ПИН, № 2432/36, дистальный эпифиз правого тибіотарзуса: 17 – с краниальной стороны, 18 – с медиальной стороны, 19 – с дистальной стороны; местонахождение Жонгиз-Шоки, Восточный Казахстан; нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 20–24. *Cygnus pristinus* Kurochkin, 1971; 20 – экз. ПИН, № 2614/70, дистальный фрагмент правого тибіотарзуса с краниальной стороны; 21, 22 – экз. ПИН, № 2614/108, дистальный фрагмент правой плечевой кости: 21 – с краниальной стороны, 22 – с дистальной стороны; 23 – экз. ПИН, № 2614/111, краниальный фрагмент левой лопатки с латеральной стороны, 24 – экз. ПИН, № 2614/159, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса с вентральной стороны; местонахождения Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен – нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 25, 26. *Bonibernicla ponderosa* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 3378/50, дистальный эпифиз левой плечевой кости: 25 – с краниальной стороны, 26 – с дистальной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 27–30. *Proanser major* Umanskaya, 1979; 27, 28 – голотип ИЗ НАНУ, № 25/1682, проксимальный конец правого карпометакарпуса: 27 – с вентральной стороны, 28 – с каудальной стороны; 29 – экз. ИЗ НАНУ, № 25/1683, дистальная часть правой локтевой кости с медиальной стороны; 30 – экз. ИЗ НАНУ, № 25/1682, дистальная часть правого тарзометатарзуса с вентральной стороны; местонахождение Гребеники, Украина; верхний сармат, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XV. Фиг. 1–4. *Heteroanser vicinus* (Kurochkin, 1976); голотип ПИН, № 2614/110, проксимальный фрагмент правого тарзометатарзуса: 1 – с краниальной стороны, 2 – с медиальной стороны, 3 – с плантарной стороны, 4 – с проксимальной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 5–7. *Anser devjatkini* Kurochkin, 1971; 5 – экз. ПИН, № 3222/42, дистальная половина левого тибіотарзуса с краниальной стороны; 6 – экз. ПИН, № 3222/726, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса с вентральной стороны; 7 – экз. ПИН, № 3378/124, дистальный фрагмент правой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождения Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен – нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 8, 9. *Anser liskunae* Kurochkin, 1976; 8, 9 – голотип ПИН, № 2614/105, дистальный фрагмент левой плечевой кости: 8 – с краниальной стороны, 9 – с дистальной стороны; местонахождение Дзобхан; Западная Монголия, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 10. *Anserini* gen. indet.: экз. ПИН, № 2614/158, краниальный фрагмент правого коракоида с дорсальной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2; Западная Монголия, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 11. *Anser tchikoicus* Kurochkin, 1985; голотип ИЗК, № 2476, полный левый карпометакарпус с вентральной стороны; местонахождение Береговая, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 12. *Mergini* gen. indet.; экз. ПИН, № 1442/313, дистальная треть правой локтевой кости с вентрокраниальной стороны; местонахождение овраг Мын-Сай, Центральный Казахстан; нижний олигоцен. Масштаб 1 см.

Фиг. 13, 14. *Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972; 13 – голотип ПИН, № 1713/1722, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса с вентральной стороны, 14 – экз. ПИН, № 1713/1721, проксимальный фрагмент правой локтевой кости с вентральной стороны; местонахождение г. Кишинев, Молдова; верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15, 16. *Aythya molesta* (Kurochkin, 1985); 15 – экз. ПИН, № 2614/157, фрагмент левой плечевой кости без проксимального эпифиза с краниальной стороны, 16 – голотип ПИН, № 3222/16, дорсальная половина правого коракоида с вентральной стороны; местонахождения Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах 3, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 17, 18. *Aythya spatiosa* Kurochkin, 1976; 17 – экз. ПИН, № 3378/118, дистальный фрагмент левого тибиятарзуса с краниальной стороны; 18 – голотип ПИН, № 2614/81, дистальная часть правой бедренной кости с каудальной стороны; местонахождения Чоно-Хариах 1 и 3, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 19. *Aythya magna* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 222/28, проксимальный эпифиз левой бедренной кости с вентральной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 20, 21. *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012; голотип ПИН, № 4869/193, полный левый коракоид: 21 – с дорсальной стороны, 22 – с вентральной стороны; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 23–25. *Anas saporata* Kurochkin, 1976; голотип ПИН, № 2614/95, краниальная половина правого коракоида: 23 – с дорсальной стороны, 24 – с медиальной стороны; 25 – с вентральной стороны; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 26. *Anas platyrhynchos palaeboschas* Serebrovsky, 1941; голотип ЕИМ, № 45, череп без верхней челюсти сбоку; местонахождение Бинагады, г. Баку, Азербайджан; верхний плейстоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XVI. Фиг. 1–8. *Anser djuktaiensis* Zelenkov et Kurochkin, 2014: 1–4 – голотип ПИН, № 2859/703, правый коракоид: 1 – с вентральной стороны, 2 – с дорсальной стороны, 3 – с латеральной стороны, 4 – с медиальной стороны; 5 – экз. ПИН, № 2859/695, проксимальный фрагмент левой локтевой кости с вентральной стороны; 6 – экз. ПИН, № 2859/595, проксимальный фрагмент левой плечевой кости с каудальной стороны; 7 – экз. ПИН, № 2859/689, дистальный фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны; 8 – экз. ПИН, № 2859/450, правая лопатка с латеральной стороны; местонахождение Дюктайская пещера, Восточная Якутия; верхний плейстоцен или голоцен. Масштаб – 2 см.

Фиг. 9–12. *Mergellus mochanovi* Zelenkov et Kurochkin, 2014: 9, 10 – экз. ПИН, № 2859/259, левый карпометакарпус: 9 – с вентральной стороны, 10 – с дорсальной стороны; 11, 12 – голотип ПИН, № 2859/342, правый тибиятарзус: 11 – с дорсальной стороны, 12 – с вентральной стороны; местонахождение Дюктайская пещера, Восточная Якутия; верхний плейстоцен или голоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XVII. Фиг. 1. «*Anas*» *oligocaena* Tugarinov, 1940; голотип ПИН, № 210/744, дистальный фрагмент правой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение Агыспе, Казахстан; аральская свита, нижний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 2–5. *Aix praeclara* Zelenkov et Kurochkin, 2012; голотип ПИН, № 4869/92, краниальный эпифиз правого коракоида: 2 – с дорсальной стороны, 3 – с дорсомедиальной стороны, 4 – с медиальной стороны, 5 – с вентральной стороны; местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 6, 7. *Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011; 6 – голотип ПИН, № 4869/197, проксимальный эпифиз левой плечевой кости с каудальной стороны, 7 – экз. ПИН, № 4869/23, дистальный фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 8, 9. *Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011; 8 – голотип ПИН, № 4869/195, проксимальный эпифиз левой плечевой кости с каудальной стороны, 9 – экз. ПИН, № 4869/198, дистальный фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 10. *Anas* sp. indet.; экз. ПИН, № 2614/118, проксимальная половина правого карпометакарпуса с вентральной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 11. *Anas* sp. indet.; экз. ПИН, № 3222/22, дистальный фрагмент левой плечевой кости с каудальной стороны; местонахождения Хиргис-Нур 2, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 12. *Anas* sp. indet.; экз. ПИН, № 3378/121, краниальный фрагмент правого коракоида с дорсальной стороны; местонахождение Чоно-Хариах 2, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 13. *Chenoanas deserta* Zelenkov, 2012; голотип ПИН, № 4869/196, проксимальный фрагмент правой плечевой кости с каудальной стороны, местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 14. *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011; голотип ПИН, № 4869/151, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Шарга, Западная Монголия; верхи среднего миоцена, свита ошин. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15–21. *Perdix inferna* (Kurochkin, 1985); 1–4 – экз. ПИН № 2614/48, краниальная половина правого коракоида: 1 – с дорсальной стороны, 2 – с латеральной стороны, 3 – с медиальной стороны, 4 – с вентральной стороны; местонахождение Этулия, Молдова; нижний плиоцен; 5–7 – голотип ПИН, № 3831/425, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса: 5 – с краниальной стороны, 6 – с медиальной стороны, 7 – с дистальной стороны; местонахождение Шамар, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 22. *Pavo archiaci* (Gaudry, 1862); экз. ЗИН, РО № 6509, фрагмент таза; местонахождение катакомбы г. Одессы, Украина; нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 23. *Pavo bravardi* Gervais, 1849; экз. ПИН, № 2614/53; каудальная часть левого коракоида с дорсальной стороны; местонахождение Лучешты, Молдова; нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 24. *Palaeorallus alienus* Kurochkin, 1968; экз. ПИН, № 475/1786, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса с краниальной стороны; местонахождение Татал-Гол, Монголия; нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 25. *Gobhierax edax* Kurochkin, 1968; экз. ПИН, № 475/1784, дистальный эпифиз плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение Татал-Гол, Монголия; нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XVIII. Фиг. 1–5. *Tologuica aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009; 1, 2 – голотип ПИН, № 4869/3, левый коракоид: 1 – с дорсальной стороны, 2 – с вентральной стороны; 3 – экз. ПИН, № 4869/8, дистальная часть левого тарзометатарзуса с дорсальной стороны; 4, 5 – экз. ПИН, № 4869/131, правый карпометакарпус: 4 – с вентральной стороны, 5 – с дорсальной стороны; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак; Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 6–11. *Tologuica karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009; 6, 7, голотип ПИН, № 4869/63, левый коракоид: 6 – с дорсальной стороны, 7 – с вентральной стороны; 8, 9 – экз. ПИН, № 4869/157, проксимальная часть левого тарзометатарзуса: 8 – с дорсальной стороны, 9 – с медиальной стороны; 10, 11 – экз. ПИН, № 4869/121, левый карпометакарпус: 10 – с вентральной стороны, 11 – с дорсальной стороны; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 12–14. *Tologuica* sp.; 12 – экз. ПИН, № 4869/175, правая лучевая кость с дорсальной стороны; 13 – экз. ПИН, № 4869/156, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса с дорсальной стороны; 14 – экз. ПИН, № 4869/38, фрагмент правой лопатки с латеральной стороны; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15–18. *Phasianidae* gen. indet.; 10 – экз. ПИН, № 4869/180, дистальный эпифиз правой плечевой кости: 10а – с краниальной стороны, 10б – с каудальной стороны; 11 – экз. ПИН, № 4869/182, проксимальный эпифиз правой плечевой кости с каудальной стороны; 12 – экз. ПИН, № 4869/178, правый коракоид с дорсальной стороны; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Таблица XIX. Фиг. 1–8. *Perdix margaritae* Kurochkin, 1985; 1, 2 – экз. ПИН, № 3381/435, левый карпометакарпус: 1 – с вентральной стороны, 2 – с дорсальной стороны; 3 – экз. ПИН, № 3381/431, дистальный эпифиз левой бедренной кости с вентральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 3381/425, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса с дорсальной стороны; 5 – экз. ПИН, № 3381/436, дистальный эпифиз левой локтевой кости с вентральной стороны. Местонахождение Шамар, Монголия; верхний плиоцен; 6 – экз. ПИН, № 2975/98, дорсальный эпифиз правого коракоида с дорсальной стороны; 7, 8 – голотип ПИН, № 2975/101, проксимальная часть правой плечевой кости: 7 – с каудальной стороны, 8 – с краниальной стороны. Местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 9–22. *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): 9, голотип, ИЗ НАН Украины, № 6489; правый тарзометатарзус с дорсальной стороны; катакомбы г. Одессы, Украина; нижний плиоцен; 10 – экз. ПИН, № 2614/59, проксимальный эпифиз правой плечевой кости с каудальной стороны; местонахождения Этулия, Молдова; нижний плиоцен; 11–13 – экз. ПИН, № 2975/96, дистальный эпифиз левой плечевой кости: 11 – с каудальной стороны, 12 – с краниальной стороны, 13 – с дистальной стороны; 14, 15 – экз. ПИН, № 2975/120, проксимальный эпифиз левого коракоида: 14 – с вентральной стороны, 15 – с дорсальной стороны; 16, 17 – экз. ПИН, № 2975/106, левый карпометакарпус: 16 – с дорсальной стороны, 17 – с вентральной стороны. Местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия;

верхний плиоцен. 18 – экз. ПИН, № 3381/440, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса с дорсальной стороны; 19 – экз. ПИН, № 3381/441, проксимальный фрагмент левой бедренной кости с вентральной стороны; 20 – экз. ПИН, № 3381/450 дистальный фрагмент правой локтевой кости с вентральной стороны; 21 – экз. ПИН, № 3381/456, левая первая фаланга большого пальца кисти. Местонахождение Шамар, Монголия; верхний плиоцен; 22 – экз. ПИН, № 2975/124, проксимальный эпифиз левой бедренной кости с вентральной стороны; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; верхний плиоцен. Местонахождение Шамар, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 23–25. *Bantamyx georgicus* Kurochkin, 1982; голотип ПИН, № 3222/52, краниальная часть правого коракоида: 23 – с дорсальной стороны, 24 – с латеральной стороны, 25 – с медиальной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 26. Phasianidae gen. indet.; экз. ПИН, № 3381/458, фрагмент левого коракоида с дорсальной стороны; местонахождение Шамар, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 27. Phasianidae gen. indet.; экз. ПИН, № 2614/148, дистальный эпифиз левой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение Улан-Тологой, Монголия; свита лу, нижний миоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XX. Фиг. 1–7. *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010; 1–4 – экз. ПИН, № 2614/150, дистальный эпифиз правой бедренной кости: 1 – с краниальной стороны, 2 – с латеральной стороны, 3 – с каудальной стороны, 4 – с дистальной стороны; 5–7 – голотип ПИН, № 2614/149, дистальный эпифиз левой плечевой кости: 5 – с краниальной стороны, 6 – с каудальной стороны, 7 – с дистальной стороны; местонахождение Наран-Булак, Убсунурский аймак, Монголия; свита ?ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 8–20. *Syrmaticus kozlovae* Kurochkin, 1985; 8–9 – экз. ПИН, № 2614/85, проксимальная часть правого коракоида: 8 – с медиальной стороны, 9 – с дорсальной стороны; 10–12 – экз. ПИН, № 3378/116, дистальный эпифиз правой бедренной кости: 10 – с дистальной стороны, 11 – с медиальной стороны, 12 – с каудальной стороны; Монголия, местонахождение Чоно-Хариах 1, нижний плиоцен; 13–15 – голотип ПИН, № 3222/51, дистальный эпифиз левой плечевой кости: 13 – с дистальной стороны, 14 – с краниальной стороны, 15 – с каудальной стороны; Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2, верхний миоцен; 16–18 – экз. ПИН, № 3378/130, дистальный эпифиз правого тибиятарзуса: 16 – с каудальной стороны, 17 – с краниальной стороны, 18 – с дистальной стороны; 19–20 – экз. ПИН, № 2614/151, левый карпометакарпус: 19 – с дорсальной стороны, 20 – с вентральной стороны; Монголия, местонахождение Чоно-Хариах 2, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

ным, как и включение Мликовским [Mlíkovský, 2002] рода *Palaeortyx* в *Coturnix* [Göhlich, Mouget-Chauviré, 2005]. По ряду продвинутых признаков род *Plioperdix* сближается с современным родом *Coturnix* и, по-видимому, является сестринским таксоном к перепелам [Zelenkov, Panteleyev, 2014].

Ранее Мликовский [Mlíkovský, 1995] включил *Francolinus capeki*, *F. minor* Jánossy, 1974 и *F. subfranco-linus* Jánossy, 1976 в род *Plioperdix*. Данное заключение также представляется необоснованным. В частности, *F. capeki* имеет характерное для рода *Francolinus* строение дистального эпифиза плечевой кости, сильно изогнутую малую метакарпалию и ряд других особенностей, позволяющих оставить этот вид в составе рода *Francolinus*.

Диагноз рода приведен здесь с учетом отличий *Plioperdix pontica* от *P. africana*. Однако отнесение *P. africana* к данному роду остается под вопросом. Несмотря на сходство в строении плечевой кости, африканская форма отличается от евразийской такими существенными признаками, как отсутствие отчетливой ямки на вентральной поверхности малой метакарпалии в ее дистальной части; развитые парагипотарзальные ямки тарзометатарзуса; выходящий на медиальной поверхности гипотарзуса гипотарзальный канал [Mouget-Chauviré, Geraads, 2010]. *Palaeocryptonyx hungaricus*, первоначально описанный из позднего миоцена Венгрии, был включен в род *Plioperdix* [Zelenkov, Panteleyev, 2014].

Plioperdix hungarica (Jánossy, 1991)

Palaeocryptonyx hungaricus: [Jánossy, 1991, p. 14, fig. 8].

Phasianidae, sp. 2: [Пантелеев, 2005, с. 73].

Plioperdix hungarica: [Zelenkov, Panteleyev, 2014, p. 3, fig. 2a, b, j, l, m, n].

Голотип – Институт геологии и геофизики Венгрии, левая плечевая кость; местонахождение Полгарди 5; верхний плиоцен.

Материал. Экз. ЗИН, РО № 7344, фрагментарная спинная кость; экз. ЗИН, РО № 7348, симфизный фрагмент вилочки; экз. ЗИН, РО №№ 7315, 7335, 7337, 7338, 7350, 7359, неполные правые коракоиды; экз. ЗИН, РО №№ 7333, 7334, 7336, 7351, 7352, 7354, 7356, 7358, 7312, неполные левые коракоиды; экз. ЗИН, РО № 7345, фрагмент правой лопатки; экз. ЗИН, РО № 7346, фрагмент левой лопатки; ЭКЗ. ЗИН, РО № 7343, фрагмент правого тарзометатарзуса; все из местонахождения Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролий, верхний миоцен.

Диагноз. Коракоид имеет медиолатерально суженный, но дорсовентрально расширенный стержень; вырезка в каудальном обрамлении акрокоракоидного отростка хорошо выражена; на медиаль-

ной поверхности трехкостного бугорка развито мелкое, но хорошо заметное продолговатое углубление. Размеры мелкие (немного крупнее *Coturnix coturnix*). Описание см. [Zelenkov, Panteleyev, 2014].

Распространение. Поздний миоцен (туролий) Венгрии и юга Европейской части России.

Замечания. Диагноз вида был переработан нами [Zelenkov, Panteleyev, 2014] по причине перемещения данного вида в род *Plioperdix*. *P. hungarica* немного мельче *Plioperdix pontica* [Пантелеев, 2005], но демонстрирует все основные признаки этого рода [Zelenkov, Panteleyev, 2014].

Plioperdix pontica (Tugarinov, 1940)

Табл. XIX, фиг. 9–22

Amtooperdix ponticus: [Тугаринов, 1940в, с. 311, рис. 2; Дементьев, 1964, с. 674, рис. 677; Brodtkorb, 1964, с. 318].

Pliogallus coturinooides: [Тугаринов, 1940в, с. 312, рис. 3; Воинственский, 1967, с. 18].

Plioperdix coturinooides: [Дементьев, 1964, с. 674, рис. 675; Brodtkorb, 1964, с. 317; Bocheński, 1997, p. 310].

Plioperdix ponticus: [Курочкин, 1985, с. 100, табл. XV, фиг. 7–13, рис. 47; Bocheński, Kurochkin, 1987a, с. 84, табл. XVIII, фиг. 1–12; Bocheński, 1997, p. 310; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 83, табл. IX, фиг. 7–16].

Alectoris donnezani: [Mlíkovský, 2002, с. 159 (partim)].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 6489; правый тарзометатарзус; катакомбы г. Одессы, Украина; нижний плиоцен.

Материал. Голотип. Материалы, представляющие типовую серию *Pliogallus coturinooides*: экз. ИЗ НАНУ, № 6478, правый коракоид, экз. ИЗ НАНУ, №№ 6483, 6485, правая и левая локтевые кости; экз. НАНУ, № 6478, правая лучевая кость; экз. ИЗ НАНУ, №№ 6479, 6481, левые карпометакарпусы – типовое местонахождение (Одесские катакомбы), ранний плиоцен.

Дополнительные материалы без коллекционных номеров, указанные М.А. Воинственным [1967] (современное место хранения неизвестно). Из типового местонахождения: 3 коракоида, 2 плечевых костей, 4 локтевых костей, 2 карпометакарпуса, 1 бедренная кость, 2 тарзометатарзуса. Из местонахождения Кучурган, Одесская обл., Украина, нижний плиоцен: правый коракоид, левый тарзометатарзус. Из местонахождения Соколовский карьер (Кривой Рог, Украина), ?плиоцен: правая плечевая кость.

Из местонахождения Войничево, Одесская обл., Украина; нижний плиоцен: экз. ПИН, № 2614/145, дистальный эпифиз левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/138, дистальный эпифиз правого тарзомета-

тарзуса. Из местонахождения Котловина, Одесская обл., Украина; нижний плиоцен: экз. ПИН, № 2614/137, проксимальный эпифиз правого карпометакарпуса; экз. ПИН, №№ 2614/63 и 64, левые тарзометатарзусы.

Из местонахождения Этулия, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен: экз. ПИН, №№ 2614/51, 62, 66, дистальные эпифизы левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/59, проксимальный эпифиз правой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/50, дистальная часть правого карпометакарпуса. Из местонахождения Чишмикиой, Вулканештский район, Молдова; верхняя тамань, нижний плейстоцен: экз. ПИН, № 2614/146, правый тарзометатарзус с разрушенным проксимальным эпифизом.

Из местонахождения Береговая, Республика Бурятия, Россия, верхний плиоцен: экз. ПИН, № 2975/96, дистальный эпифиз левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2975/132, дистальный эпифиз правой плечевой кости; экз. ПИН, № 2975/106, левый карпометакарпус; экз. ПИН, № 2975/107, правый карпометакарпус без проксимального эпифиза; экз. ПИН, №№ 2975/120, 122, краниальные эпифизы левого и правого коракоидов; экз. ПИН, №№ 2975/124–126 проксимальные эпифизы бедренных костей; экз. ПИН, № 2975/119, дистальный эпифиз левого тибiotарзуса; экз. ПИН, № 2975/112, дистальный эпифиз правого тарзометатарзуса.

Из местонахождения Шамар, Селенгинский аймак, Монголия, верхний плиоцен: экз. ПИН, №№ 3381/446 и 452, стернальные фрагменты левых коракоидов; экз. ПИН, № 338/453, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, №№ 3381/450 и 454, дистальные фрагменты правых локтевых костей; экз. ПИН, № 3381/449, левый карпометакарпус; экз. ПИН, №№ 3381/445 и 457, проксимальные фрагменты правых карпометакарпусов; экз. ПИН, № 3381/442 и 455, проксимальные фрагменты левых карпометакарпусов; экз. ПИН, № 3381/447, дистальный фрагмент левого карпометакарпуса; экз. ПИН, № 3381/456, первая фаланга большого пальца левой кисти; экз. ПИН, № 3381/441, проксимальный фрагмент левой бедренной кости; экз. ПИН, №№ 3381/439 и 451 дистальные эпифизы правых тибiotарзусов; экз. ПИН, №№ 3381/440, 444 и 448, дистальные эпифизы левых тибiotарзусов; экз. ПИН, № 3381/443, дистальный эпифиз правого тарзометатарзуса.

Диагноз. На вентральной поверхности малой метатарпалии в ее дистальной части развита отчетливая ямка; парагипотарзальные ямки тарзометатарзуса не развиты; гипотарзальный канал выходит в дистальной части гипотарзуса. Описание см. [Ку-

рочкин, 1985; Bocheński, Kurochkin, 1987a; Зеленков, Курочкин, 2009б].

Распространение. Ранний плиоцен – ранний плейстоцен юга Украины и Молдовы; местонахождение Береговая в Забайкалье и местонахождение Шамар, Северная Монголия; чикойская свита, поздний плиоцен.

Замечания. Материалы из типового местонахождения (за исключением голотипа, который хранится в ПИН), очевидно, утеряны [Курочкин, 1985]. М.А. Воинственский [1967, с. 18] отметил наличие остатков данного вида среди сборов из местонахождения Кржыжановка (Украина, верхний плиоцен), но при этом конкретные материалы не указал. Место хранения других упомянутых Воинственным костей не известно: возможно, что часть из них хранится в ННПМ, но однозначно сопоставить упомянутые им материалы с неописанными образцами в коллекции ННПМ не представляется возможным.

Plioperdix pontica отмечен в каталоге ископаемых птиц Польши [Bocheński et al., 2012], однако в данном случае речь идет о находках двух ископаемых видов, первоначально описанных в составе рода *Francolinus*.

Триба *Perdicini* Blyth, 1833

Род *Perdix* Brisson, 1760

Perdix: [Peters, 1934, p. 87; Brodkorb, 1964, p. 320; del Hoyo et al., 1994, p. 505; Mlíkovský, 2002, p. 165; Степанян, 2003, с. 162; Dickinson, Remsen, 2013, p. 48].

Типовой вид – *Tetrao perdix* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Три современных вида. Ископаемые: *P. inferna* (Kurochkin, 1985), ранний плиоцен Молдавии и поздний плиоцен Монголии; *P. margaritae* Kurochkin, 1985, поздний плиоцен России (Забайкалье) и Монголии.

Замечания. Еще один ископаемый вид этого рода, *Perdix palaeoperdix* Mouger-Chauviré, 1975, был описан из нижнего и среднего плейстоцена нескольких местонахождений Франции и затем был установлен из Испании, Болгарии и Турции [Mouger-Chauviré, 1975; Mlíkovský, 2002]. С территории России к этому виду были отнесены ряд костей из нижнего палеолита пещеры Треугольная в Карачаево-Черкесии [Потапова, Барышников, 1993; Barushnikov, Potapova, 1995]. Все современные исследователи [Mlíkovský, 2002; Sánchez Marco, 2007, 2009; Stewart, 2007; Potts, 2012] считают *Perdix palaeoperdix* младшим синонимом современного вида *Perdix perdix*.

Perdix inferna (Kurochkin, 1985)

Табл. XVII, фиг. 15–21

Lophura inferna: [Курочкин, 1985, с. 90, табл. XI, фиг. 6, 7, рис. 43].

Phasianus etuliensis: [Bocheński, Kurochkin, 1987a, p. 91, fig. 5, pl. XVIII, phot. 15–16; Bocheński, 1997, p. 310].

Pavo bravardi: [Mlíkovský, 2002, p. 163].

Phasianidae gen. indet.: [Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85].

Голотип – ПИН, № 3831/425, дистальный эпифиз левого тибиярзуса; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН № 2614/48, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Этулия, Вулканештский район, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен.

Диагноз. Надсухожильный мостик узкий (его проксимодистальная ширина примерно равна ширине выходного отверстия разгибательного канала). Размеры крупные, заметно крупнее, чем у *Perdix perdix*.

Распространение. Ранний плиоцен Молдовы и поздний плиоцен Северной Монголии.

Замечания. *Phasianus etuliensis* необоснованно был синонимизирован с *Pavo bravardi* Gervais, 1849 [Mlíkovský, 2002]. Его коракоид в два раза меньше такового *Pavo bravardi*, имеются определенные отличия в морфологии лопаточной фасетки и акро-коракоида [Mouget-Chauvigné, 2004]. Также плечевая суставная поверхность вытянута краниокаудально и низка, будучи укороченной и высокой у *Pavo*.

В связи с этими разночтениями нами проведен новый анализ морфологии данного экземпляра, который привел к заключению о его принадлежности к роду *Perdix*. Апоморфии рода *Perdix*, на основании которых он отличается от всех других фазановых: расположение хорошо выделяющегося отпечатка сухожилия *m. biceps brachii* на вентральной поверхности акрокоракоида (он выдвинут медиально относительно стержня кости) и краниокаудально узкий трехкостный бугорок.

Тибиярзус из местонахождения Шамар первоначально был описан в качестве голотипа *Lophura inferna* Kurochkin, 1985, однако его отнесение к роду *Lophura* было показано необоснованным [Зеленков, Курочкин, 2009б]. Также было отмечено, что данный экземпляр сходен с тибиярзусами современных представителей рода *Perdix*, от которых он отличался крупными размерами [Зеленков, Курочкин, 2009б]. Находка крупного вида рода *Perdix* в местонахождении Этулия подтверждает отнесение тибиярзуса из Шамара к данному роду. Сходство фаун птиц раннего плиоцена Восточной Европы и

позднего плиоцена Центральной Азии уже было отмечено ранее, когда в верхнеплиоценовых отложениях Забайкалья был найден *Plioperdix ponticus* [Курочкин, 1985].

Perdix margaritae Kurochkin, 1985

Табл. XIX, фиг. 1–8

Perdix margaritae: [Курочкин, 1985, с. 95, рис. 46, табл. XV, фиг. 3, 4; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 79, табл. IX, фиг. 1–6].

Голотип – ПИН, № 2975/101, проксимальная половина правой плечевой кости; местонахождение Береговая, Бичуринский р-н, Республика Бурятия, Россия; верхний плиоцен, чикойская свита.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2975/98, краниальный эпифиз правого коракоида; экз. ПИН, № 2975/137, дистальный эпифиз правого бедра; экз. ПИН, № 2975/146, краниальная часть правой лопатки; все из типового местонахождения. Из позднеплиоценового местонахождения Шамар, Монголия: экз. ПИН, № 3381/434, фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 3381/459, дистальный эпифиз левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3381/436, дистальный эпифиз левой локтевой кости; экз. ПИН, № 3381/438, дистальный фрагмент правой лучевой кости; экз. ПИН, № 3381/432, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; экз. ПИН, № 3381/433, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; экз. ПИН, № 3381/435, левый карпометакарпус; экз. ПИН, № 3381/437, дистальный фрагмент левого карпометакарпуса; экз. ПИН, № 3381/431, дистальный эпифиз левого бедра; экз. ПИН, № 3381/430, проксимальный эпифиз правого бедра.

Диагноз. Пневматическая впадина занимает около половины пространства между ее дорсальным гребнем и краниальным краем эпифиза, вентральной стороной впадина приближена к этому гребню. Костная перемычка между пневматической впадиной и вырезкой головки сравнительно тонкая. Ямка, располагающаяся на краниальной поверхности вентральнее проксимального края пекторального гребня, хорошо выражена. Медиальный угол лопаточной фасетки коракоида заострен. Участок эпифиза лопатки между акромионом и гленоидом утоньшен, углубление на латеральной поверхности эпифиза, располагающееся краниальнее гленоида, глубоковыемчато. В карпометакарпусе межпостный отросток сдвинут более дистально, передний пястный отросток высокий. Дистально-каудальный угол малоберцового блока бедренной кости закруглен, подколенная ямка расширена.

Распространение. Типовое местонахождение и местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Монголия; поздний плиоцен, чикойская свита.

Замечания. В обзоре позднекайнозойских фазановых Иберийского полуострова А. Санчез Марко [Sánchez Marco, 2009] высказал предположение, что данный вид может не относиться к роду *Perdix*, поскольку плечевая кость *P. margaritae* имеет глубокую и узкую дорсальную пневматическую впадину, узкое пневматическое отверстие и расположенную на дистальном продолжении дорсального гребня пневматической впадины шероховатость *m. latissimus dorsi* [Курочкин, 1985]. Узкая и глубокая пневматическая впадина характерна для *P. dauurica*, при этом у *P. margaritae* она все же значительно мельче, чем у *Alectoris*, *Ammoperdix*, *Rollulus* и *Arborophila*. Другие отмеченные признаки подвержены индивидуальной изменчивости у представителей рода *Perdix*. В целом, хотя *P. margaritae* и демонстрирует некоторые отличия от двух других современных видов (скелетов *P. hodgsoniae* исследовано не было), отнести его к другому известному современному или ископаемому роду фазановых не удастся.

Триба Gallini Brehm, 1831 Род *Miogallus* Lambrecht, 1933

Phasianus: [Milne-Edwards, 1869–1871, p. 239 (partim); Lydekker, 1891, p. 140 (partim); Paris, 1912, p. 296 (partim); Ennouchi, 1930, p. 85].

Miophasianus: [Lambrecht, 1933, S. 439; Gaillard, 1939, p. 58; Villata, Crusofont Pairó, 1950, p. 147; Brodtkorb, 1952, p. 175; 1964, p. 314; Villata, 1963, p. 271; Ballmann, 1969b, p. 174; Bocheński, 1987, p. 71; Cheneval, 2000, p. 350; Göhlich, 2002, p. 178]. (Nomen nudum).

Palaeoperdix: [Курочкин, 1985, с. 86; Cheneval, 2000, p. 347 (partim); Sánchez Marco, 2006, p. 253; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85].

Miogallus: [Lambrecht, 1933, S. 442; Mlíkovský, 2002, p. 156; 2003, p. 111; Göhlich, Gross, 2014, p. 42].

Типовой вид – *Phasianus altus* Milne-Edwards, 1869.

Диагноз. В тарзометатарзусе каналы гипотарзуса не замкнуты; блок метатарзалии IV удлиннен. В карпометакарпусе симфиз метакарпалий высок; передний пястный отросток сильно развит. Стержень бедренной кости менее изогнут, чем у современного рода *Phasianus*. По: [Lambrecht, 1933], с изменениями.

Видовой состав. *M. altus* (Milne-Edwards, 1869), конец раннего миоцена – поздний миоцен Западной и Центральной Европы; *M. medius* (Milne-Edwards, 1869), средний и поздний миоцен Испании и Франции; средний миоцен Польши и Турции; поздний миоцен Венгрии.

Замечания. В миоценовых отложениях Европы довольно обычны остатки относительно крупных

фазановых птиц, обычно относимых к роду *Miophasianus*. Однако это родовое название, предложенное после 1930 г. [Lambrecht, 1933], не считается пригодным, поскольку для данного рода не был фиксирован типовой вид [Mlíkovský, 2002]. Одно только обозначение типового вида в последующем [Brodtkorb, 1952] не делает название пригодным. Мликовский [Mlíkovský, 2002] отметил, что *Miogallus longaevus* (Ammon, 1918) из среднего миоцена Германии также представляет собой довольно крупного фазана и на этом основании отнес все виды, ранее включавшиеся в состав рода *Miophasianus*, к роду *Miogallus*. При этом все виды рода Мликовский посчитал младшими синонимами *Miogallus altus* (Milne-Edwards, 1869). Правомерность синонимизации *M. altus* и *M. longaevus* (а следовательно, и отнесение крупных европейских фазанов к *Miogallus*) требует специального исследования.

Вероятнее всего, *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869 стоит выделить в отдельный род, однако данное действие сделало бы таксономию неогеновых фазановых еще более запутанной, поэтому мы оставляем вид *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869 в составе рода *Miogallus* (“*Miophasianus*”).

Miogallus sp.

Palaeoperdix sp.: [Курочкин, 1985, с. 87, рис. 41, табл. XIII, фиг. 11, 12; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85].

Palaeoperdix longipes: [Cheneval, 2000, p. 347].

Экз. ИЗКаз, № 3245/61-П, проксимальная половина левого тарзометатарзуса; местонахождение Гусиный перелет, Павлодар, Казахстан; низы павлодарской свиты, верхний миоцен.

Замечания. Экземпляр первоначально был отнесен к роду *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869 [Курочкин, 1985]. Однако типовой вид *Palaeoperdix longipes* Milne-Edwards, 1869 недавно был признан младшим синонимом *Palaeortyx phasianoides* Milne-Edwards, 1871, и таким образом, род *Palaeoperdix* был сведен в младшие синонимы рода *Palaeortyx* [Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005]. Два других описанных в составе этого рода вида, *Palaeoperdix sansaniensis* Milne-Edwards, 1869 и *Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards, 1869, также были признаны невалидными [Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005].

Ж. Шеневаль [Cheneval, 2000] отнес экземпляр из Павлодара к *P. longipes* Milne-Edwards, 1871. Однако *P. longipes* заметно крупнее: ширина проксимального эпифиза у образцов из Сансана 8.2–9.6 мм, у тарзометатарзуса из Павлодара 6.1 мм. При этом У. Гёхлих и С. Морер-Шовире [Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005] посчитали *Palaeoperdix longipes* младшим синонимом *Palaeortyx phasianoides* Milne-Edwards, 1871.

Род *Gallus* Brisson, 1760

Gallus: [Peters, 1934, p. 118; del Hoyo et al., 1994, p. 529; Mlíkovský, 2002, p. 163; Dickinson, Remsen, 2013, p. 41].

Типовой вид – *Phasianus gallus* L., 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Четыре современных вида. Ископаемые: *G. beremendensis* Jánossy, 1976, поздний плиоцен Венгрии; *G. europaeus* Harrison, 1978, плейстоцен Великобритании; *G. moldovicus* Burchak, Ganea et Shushpanov, 1993, ранний плейстоцен Молдавии; *G. dmanisiensis* Bedukidze et Burtchak, 2001, ранний плейстоцен Грузии.

Замечания. Впервые сведения о находках вероятных диких кур в плейстоцене Европы, в частности на Украине, были опубликованы в 1959 г. [Воинственский, 1959б; Воинственский, Уманьска, 1959]. Позднее сообщения о костных остатках кур из плиоценовых и плейстоценовых отложений появились с территории Молдавии, Крыма, Кавказа, Болгарии, Венгрии, Франции, Турции, Израиля и даже Московской области [Марисова, Татаринов, 1962; Воинственский, 1963; Марисова, 1963; Бурчак-Абрамович, 1966а, б; Ганя, 1965а, б; Татаринов, Бачинский, 1968; Бурчак-Абрамович, Бендукидзе, 1971; Mourer-Chauviré, 1975; Jánossy, 1976; Bocheński, 1982; Бурчак-Абрамович, Алиев, 1989; Burchak-Abramovich, 1972; Turgberg, 1998]. Три упомянутых выше ископаемых вида кур нуждаются в таксономической ревизии. В частности, их отнесение к роду *Gallus* требует подтверждения. Еще один вид, *G. karabachensis* Burchak-Abramovich et Aliev, 1989, описанный из позднего плейстоцена Азербайджана, по размерам сходен с *Alectoris graeca mediterranea* [Baryshnikov, Potapova, 1995] и должен считаться младшим синонимом этой формы [Potapova, 2000].

Gallus moldovicus Burchak, Ganea et Shushpanov, 1993

Gallus moldovicus: [Бурчак-Абрамович и др., 1993, с. 45, рис. без номера].

Голотип – Отдел палеозоологии Института зоологии АН РМ, без номера, левый тарзометатарзус; местонахождение Чишмикиой, Вулкэнештский район, Молдова; верхняя тамань, нижний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дистальная дорсальная поверхность диафиза слабовыпуклая, по ее середине проходит нечеткая мелкая бороздка, которая дистально постепенно уклоняется латерально и сливается с бороздой сухожилия мускула-разгибателя IV пальца; блок мегатарзалии II шарообразной формы и довольно выпуклый.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Ископаемая раннеплейстоценовая курица была также обнаружена в местонахождении Дманиси в Грузии [см. Vekua, 2013].

Триба Phasianini Horsfield, 1821

Род *Syrmaticus* Wagler, 1832

Syrmaticus: [Peters, 1934, p. 128; del Hoyo et al., 1994, p. 540; Dickinson, Remsen, 2013, p. 42].

Типовой вид – *Phasianus reevesi* J.E. Gray, 1829, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Пять современных видов. Ископаемый вид *S. kozlovae* Kurochkin, 1985, поздний миоцен и ранний плиоцен Монголии.

Syrmaticus kozlovae Kurochkin, 1985

Табл. XX, фиг. 8–20

Phasianinae gen.: [Курочкин, 1976, с. 64, рис. 11].

Alectoris sp.: [Курочкин, 1985, с. 52 (partim)].

Syrmaticus kozlovae: [Курочкин, 1985, с. 55, рис. 26, табл. VII, фиг. 4; Зеленков, Курочкин, 2010, с. 81, табл. XII, фиг. 3–7; рис. 3а].

Голотип – ПИН, № 3222/51, дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; пачка «А», свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2614/85, проксимальный фрагмент правого коракоида, местонахождение Чоно-Хариах 1, свита хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 2614/151, левый карпометакарпус, местонахождение Чоно-Хариах 2, свита хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 3378/115, проксимальная часть левого карпометакарпуса, местонахождение Чоно-Хариах 1, свита хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 3378/116, дистальная часть правой бедренной кости, местонахождение Чоно-Хариах 2, свита хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 3378/130, дистальный эпифиз правого тибиотарзуса, местонахождение Чоно-Хариах 2, свита хиргис-нур, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 3378/67, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса, местонахождение Чоно-Хариах 2, свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. В плечевой кости дорсальный мышелок с отчетливым перегибом, заметным при виде с краниальной стороны. Вентральный надмышелок слабо выдается вентрально. Вентральная триципитальная борозда узкая. Сгибательный отросток немного выдвинут дистально, не достигая дистального края дорсального мышелка, плоскость сгибательного отростка расположена под прямым углом к плоскости эпифиза. В карпометакарпусе передний

пястный отросток заметно наклонен вентрально. Медиальный мыщелок бедренной кости короток, эпифиз узок. Вершина медиального мыщелка тибиотарзуса слабо сдвинута проксимально при виде с медиальной стороны. В тарзометатарзусе блок метатарзалии II заметно сдвинут плантарно, дистальный край этого блока не доходит до основания блока метатарзалии III.

Распространение. Местонахождения Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах 1 и 2, соответственно в Убсунурском и Кобдосском аймаках Монголии; поздний миоцен и ранний плиоцен.

Замечания. Кроме голотипа, к *S. kozlovae* на основании относительных размеров и сходства с современными представителями рода отнесены фрагменты коракоида, карпометакарпусов, бедра, тибиотарзуса и тарзометатарзуса из местонахождений Чоно-Хариах 1 и 2. Дистальный эпифиз тарзометатарзуса, экз. ПИН, № 3378/67, первоначально был отнесен к роду *Alectoris* [Курочкин, 1985], но переизучение этого образца выявило его сходство с *Syrmaticus* [Зеленков, Курочкин, 2010].

Род *Lophogallus* Zelenkov et Kurochkin, 2010

Lophogallus: [Зеленков, Курочкин, 2010, с. 79].

Типовой вид – *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010.

Диагноз. Дорсальный мыщелок плечевой кости не сужен проксимально и не имеет перегиба при виде с краниальной стороны. Дорсальный надмыщелок сдвинут каудально и практически не выдается дорсально за уровень поверхности диафиза. Локтевая ямка узка при виде с дистальной стороны, с мелкой вентральной частью. Дистальный край отпечатка плечевой мышцы придвинут близко к отпечатку *m. pronator superficialis*. Сгибательный отросток практически не выдвинут дистально.

Видовой состав. Типовой вид из среднего миоцена Монголии.

Lophogallus naranbulakensis Zelenkov et Kurochkin, 2010

Табл. XX, фиг. 1–7

Lophogallus naranbulakensis: [Зеленков, Курочкин, 2010, с. 81, табл. XII, фиг. 1, 2, рис. 1а, д, рис. 2].

Голотип – ПИН, № 2614/149, дистальная часть левой плечевой кости; местонахождение Наран-Булак, сомон Наран-Булак, Убсунурский аймак, Монголия; свита ошин, средний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2614/150, дистальный эпифиз левого бедра.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Зеленков, Курочкин, 2010].

Распространение. Типовое местонахождение.

Phasianidae gen. indet. 1

Phasianidae gen. indet. 1: [Зеленков, Курочкин, 2010, с. 83].

Экз. ПИН, № 3222/727, проксимальная часть левого карпометакарпуса; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; уровень 40–43, свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Замечания. Карпометакарпус немного более крупный, чем таковой у *Syrmaticus kozlovae* и современного *Phasianus colchicus*. Надежно отличается от обоих родов [Зеленков, Курочкин, 2010].

Phasianidae gen. indet. 2

Phasianidae gen. indet. 2: [Зеленков, Курочкин, 2010, с. 84].

Экз. ПИН, № 4869/185, симфизная часть вилочки; местонахождение Шарга («высота 1080»), Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби; свита ошин, средний миоцен.

Замечания. Фрагмент принадлежит фазановой птице размером с *Gallus gallus* и не может быть определен до рода. Данная находка подтверждает, что в среднем миоцене, помимо мелких форм, в Центральной Азии уже существовали относительно крупные фазановые птицы.

Phasianidae gen. indet. 3

Alectoris sp.: [Курочкин, 1976, с. 63, рис. 10; 1985, с. 52, рис. 24 (partim)].

Phasianidae gen. indet. 3: [Зеленков, Курочкин, 2010, с. 84].

Экз. ПИН, №2614/83, дистальный эпифиз правого тибиотарзуса; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; слои 23–24, верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Phasianidae gen. indet. 4

Табл. XVIII, фиг. 15–18

Phasianidae gen. indet.: [Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 91, табл. XIV, фиг. 10–12].

Экземпляры правых плечевых костей, ПИН: №№ 4869/180, 184, дистальные эпифизы; ПИН, № 4869/182, проксимальный эпифиз; ПИН, № 4869/183, диафиз; экз. ПИН, №№ 4 869/178, 179, правые коракоиды, местонахождение Шарга, Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, средний миоцен.

Замечания. Правые коракоиды, экз. ПИН, №№ 4869/178 и 179 сходны с коракоидами *Tologuica* из этого же местонахождения, но несколько крупнее. По размерам они хорошо соответствуют фрагментарным плечевым костям, экз. ПИН, №№ 4869/180, 182, 183 и 184, и тибиотарзусу, экз. ПИН, № 4869/

181. Эти остатки происходят от формы, отличия которой от *Palaeortyx*, *Palaeocryptonyx* и *Plioperdix* предполагают ее возможную близость к *Tologuica*. Данная форма несколько крупнее *T. aurorae* и *T. karhui*, но фрагментарность и плохая сохранность материала позволяют диагностировать ее только как Phasianidae gen. indet.

Phasianidae gen. indet. 5

Табл. XIX, фиг. 26

Phasianidae gen. indet.: [Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85, табл. IX, фиг. 18].

Экз. ПИН, № 3381/458, фрагмент левого коракоида; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Отличается от коракоидов *Plioperdix ponticus* меньшим размером. Родовая принадлежность этого коракоида остается неясной, поскольку не сохранился его краниальный конец, диагностически важный у фазановых птиц. Возможно, он мог принадлежать другому виду рода *Plioperdix*.

Phasianidae gen. indet. 6

Табл. XIX, фиг. 27

Phasianidae gen. indet.: [Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85, табл. IX, фиг. 19].

Экз. ПИН, № 2614/148, дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Улан-Тологой, Убурхангайский аймак, Монголия; свита лу, нижний миоцен.

Замечания. Данный экземпляр представляет самую древнюю на сегодняшний день находку Phasianidae в Азии [Зеленков, Курочкин, 2009б].

Phasianidae gen. indet. 7

Phasianidae sp. 1: [Пантелеев, 2005, с. 73].

Экз. без номера в коллекции Зоологического института РАН, тарзометатарзус; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролоий, верхний миоцен.

Замечания. Немного крупнее современного *Coturnix coturnix* [Пантелеев, 2005].

Phasianidae gen. indet. 8

Galliformes indet.: [Пантелеев, 2005, с. 73].

Экз. без номера в коллекции Зоологического института РАН, тарзометатарзус; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролоий, верхний миоцен.

Замечания. Очень мелкая фазановая птица [Пантелеев, 2005].

Phasianidae gen. indet. 9

Anser sp.: [Ганя, Курочкин, 1967, с. 107].

Экз. ПИН, № 225/687, дистальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Косякинский карьер, окрестности г. Ставрополя, близ балки Грушевой; нижний плиоцен, нижний русциний.

Phasianidae gen. indet. 11

Phasianidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Phasianidae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 81].

Экз. ПИН, № 2614/183, проксимальный фрагмент левой локтевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Phasianidae gen. indet. 12

Phasianidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Phasianidae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 81].

Экз. ПИН, № 2614/185, четвертая фаланга четвертого пальца стопы; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Phasianidae nomina dubia

Rustaviornis georgicus Burchak-Abramovich et Meladze, 1972

Rustaviornis georgicus: [Burchak-Abramovich, Meladze, 1972, p. 374, pl. XX].

Экз. без номера, место хранения не указано; дистальный фрагмент левого тибиотарзуса; ущелье реки Тават-Дере, гора Яглуджы, правый берег р. Кура напротив г. Рустави, Грузия; мэотис, верхний миоцен.

Замечания. Дистальный фрагмент тибиотарзуса, описанный как *Rustaviornis georgicus*, по мнению Бурчака-Абрамовича и Меладзе, сочетает в себе признаки фазановых и тетеревиных [Burchak-Abramovich, Meladze, 1972]. Данная находка могла бы свидетельствовать о евроазиатском происхождении тетеревиных птиц. Тем не менее для всех тетеревиных характерен специфическим образом устроенный латеральный мышелок тибиотарзуса. У всех птиц этого семейства он обрезан с проксимальной стороны, чего, судя по фотографиям, не наблюдается у *Rustaviornis*; кроме того, у образца из Грузии иначе, чем у тетеревиных, устроена латеральная поверхность дистального эпифиза. При этом указанный тибиотарзус демонстрирует очень глубокую по отношению к общей высоте эпифиза межмышечковую вырезку (при виде с дистальной стороны). По-видимому, *Rustaviornis* может представлять специализированную форму Phasianidae, но оснований

сближать его с Tetraonidae, а тем более относить к этому семейству, нет. Приведенный в первоописании диагноз не позволяет отличать *Rustaviornis* от других фазановых, особенно учитывая однообразное строение этого элемента скелета у представителей данной группы. Таким образом, таксономический статус данной формы остается неясным, материал требует переизучения, но, по всей видимости, утрачен.

Galliformes nomina dubia
Palaeorallus alienus Kurochkin, 1968
Табл. XVII, фиг. 24

Palaeorallus alienus: [Курочкин, 1968а, с. 329, рис. 4; Brodkorb, 1971, p. 181; Stascraft, 1973, p. 37].

Экз. ПИН, № 475/1786, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса с частью стержня; местонахождение Татал-Гол, 50 км на север от горы Бага-Богдо, западная часть Долины Озер, Увэр-Хангайский аймак, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен.

Замечания. *Palaeorallus alienus* был описан в составе семейства Rallidae. Дж. Крэкcraft [Stascraft, 1973] заметил, что он не относится к пастушкам, и предположил, что данный фрагмент, возможно, происходит от фазановой птицы. Настоящая ревизия показала его принадлежность к отряду Galliformes. Установить точное семейственное положение данного тибиятарзуса не представляется возможным, поскольку дистальная часть тибиятарзуса сходным образом устроена у Paraortygidae и базальных Phasianidae из рода *Palaeortyx* [Mourer-Chauviré, 1992a].

Gobhierax edax Kurochkin, 1968
Табл. XVII, фиг. 25

Gobhierax edax: [Курочкин, 1968а, с. 327, рис. 3; Brodkorb, 1971, p. 179; Mayr, 2009a, p. 160].

Экз. ПИН, № 475/1784, дистальный эпифиз плечевой кости; местонахождение Татал-Гол, 50 км на север от горы Бага-Богдо, западная часть Долины Озер, Увэр-Хангайский аймак, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен.

Замечания. Фрагмент дистального эпифиза плечевой кости был первоначально описан в составе семейства ястребиных, но несомненно принадлежит курообразной птице (в частности, для этого экземпляра характерен типичным для Galliformes образом выдвинутый дистально вентральный мышцелок). В то же время крайняя фрагментарность образца наряду с однообразием строения дистального эпифиза плечевой кости у курообразных не позволяет с уверенностью отнести этот экземпляр к одному из семейств.

Galliformes indet.

Galliformes: [Hwang et al., 2010, p. 1642].

Экз. ISMD-VP-10, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия; пачка бумбан, наранбулакская свита, нижний эоцен.

Galloanseres incertae sedis

Род *Guguschia* Aslanova et Burchak-Abramovich,
1968

Guguschia: [Aslanova, Burchak-Abramovich, 1968, p. 326; Brodkorb, 1971, p. 176].

Типовой вид – *Guguschia nailiae* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1968.

Диагноз. Вентральный надмышцелок плечевой кости слабо выступает вентрально; дорсальные мышцелок и надмышцелок сильно выступают дорсально за уровень дорсальной поверхности диафиза; отпечаток плечевой мышцы глубок; мышцелки сильно выдаются краниально; межмышцелковая вырезка глубока. Плечевая суставная поверхность коракоида немного вогнута и овальна. Суставная поверхность для сочленения с коракоидом лопатки большой площади, латеральная поверхность краниальной части корпуса лопатки плоская.

Видовой состав. Типовой вид из олигоцена Азербайджана.

Замечания. С. Асланова и Н.И. Бурчак-Абрамович [Aslanova, Burchak-Abramovich, 1968] отнесли *Guguschia* к подсемейству Cygninae в составе отряда Anseriformes. А. Лушар с соавторами [Louchart et al., 2005a] показали, что *Guguschia* не относится к лебедям, а по некоторым признакам плечевой кости сходна с примитивными утиными *Cygnopterus*. Майр [Mayr, 2009a] предполагает, что *Guguschia* может быть старшим синонимом ложнозубой птицы *Caspiodontornis kobystanicus* Aslanova et Burchak-Abramovich, 1982, описанной из этого же местонахождения. Таким образом, для установления отрядной принадлежности *Guguschia* требуется дополнительное исследование.

Guguschia nailiae Aslanova et Burchak-Abramovich,
1968

Guguschia nailiae: [Aslanova, Burchak-Abramovich, 1968, p. 326, fig. 1, pl. XI – XIV; Brodkorb, 1971, p. 176; Mayr, 2009a, p. 55].

Голотип – ЕИМ, без номера, сильно деформированные сочлененные кости левого крыла и плечевого пояса (плечевая, неполные лучевая и локтевая, коракоид и проксимальная часть лопатки); местонахождение Перекишкюль, северо-запад Апшерон-

ского полуострова, Азербайджан; майкопская свита, олигоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Aslanova, Burchak-Abramovich, 1968].

Распространение. Типовое местонахождение.

Когорта *Neoaves* Sibley et al., 1988

Надотряд *Phoenicopterimorphae*
Cracraft, 2013

Отряд *Phoenicopteriformes* Sharpe,
1891

Семейство *Palaelodidae* Stejneger, 1885

Palaelodontidae: [Stejneger, 1885].

Palaelodidae: [Fürbringer, 1888; Brodtkorb, 1961, p. 172; 1963, p. 274; Švec, 1981, p. 48; Cheneval, 1983a, p. 180; 1984, p. 90; Alvarenga, 1990, p. 340; Cheneval, Escuille, 1992, p. 211; Bocheński, 1997, p. 303; Noriega, 1995, p. 144; Baird, Vickers-Rich, 1998, p. 137; Gál et al., 2000, p. 53; Mayr, Smith, 2002, p. 141; Mourer-Chauviré et al., 2004, p. 305; Mourer-Chauviré et al., 2008, p. 154; Noriega, Agnolin, 2008, p. 278; Worthy et al., 2010, p. 79; Kessler, János, 2012, p. 71; Zelenkov, 2013b, p. 1324].

Phoenicopteridae: [Lambrecht, 1933, p. 338 (partim); Miller, 1944, p. 86; Mlíkovský, 2002, p. 103 (partim); Agnolin, 2009, p. 24].

Типовой род – *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863.

Диагноз. Кости конечностей удлинены, грацильны. В черепе отпечатки носовых желез глубоки, не ограничены латеральным гребнем; височные ямы крупные и глубокие; предчелюстные кости короткие, с округлой вершиной; клюв прямой, робустный, слабозаострен. В тибиярзусе латеральный апофиз округлый и выпуклый, расположен латеральнее надсухожильного мостика и отодвинут как от латерального края кости, так и от межмышцелковой вырезки; межмышцелковая вырезка глубока, расширяется проксимально; разгибательная борозда расположена в центре стержня; надсухожильный мостик короткий и отделен от медиального края кости гребнем; дистальные края мышцелков с отчетливыми вырезками, латеральный мышцелок уже медиального. Эпифизы тарзометатарзуса заметно расширены по отношению к стержню; гипотарзус столбчатый, с тремя бороздами (которые могут замыкаться) и одним каналом; блоки метатарзалий сближены, блок метатарзалии II опущен плантарно.

Состав. Роды *Adelalopus* Mayr et Smith, 2002, ранний олигоцен Бельгии; *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863, поздний олигоцен – средний миоцен Западной

и Центральной Европы, миоцен и плиоцен Северной Америки, средний миоцен Монголии, поздний олигоцен – ранний миоцен Бразилии, поздний миоцен Аргентины, олигоцен–миоцен и плейстоцен Австралии, ранний миоцен Новой Зеландии.

Замечания. Диагноз семейства *Palaelodidae* не был разработан ранее, во многом из-за того, что ранние исследователи (А. Мильн-Эдвардс, А. Ламбрехт) относили этих птиц к семейству фламинговых. Приведенный выше диагноз учитывает новые находки и составлен на основании изучения оригинального материала, с учетом данных из [Cheneval, Escuille, 1992; Mayr, Smith, 2002; Worthy et al., 2010].

Систематика и таксономия палелодид остаются слабо проработанными; нет устоявшихся представлений о числе валидных родов. Так, род *Megapalaelodus* А.Н. Миллер, 1944 был установлен на основании отличий в строении дистальной части тарзометатарзуса для крупного вида *M. connectens* А.Н. Миллер, 1944, описанного из раннего миоцена Северной Америки. К этому же таксону были отнесены другие материалы (тибиярзус, коракоид) из позднего миоцена Северной Америки [L. Miller, 1950, 1952] – при этом прямое сравнение с типовым экземпляром было невозможно. Позднее [Cheneval, 1983a] к этому роду был отнесен самый крупный из европейских миоценовых видов, *Palaelodus goliath* Milne-Edwards, 1868. Изучение оригинальных материалов показало, что признаки дистальной части тарзометатарзуса у *P. goliath* демонстрируют промежуточное состояние между *M. connectens* и видами рода *Palaelodus*. Дистальный фрагмент тарзометатарзуса, отнесенный к *Megapalaelodus peiranoi* Agnolin, 2009, несомненно, не принадлежит фламингообразным, поэтому данный вид не может служить для доказательства существования еще одного рода палелодид в неогеновое время. Плиоценовый североамериканский *Megapalaelodus opsignus* Brodtkorb, 1961, отнесенный к этому роду условно (ввиду невозможности сравнения с типовым материалом), действительно, отличается от раннемиоценовых европейских мелких *Palaelodus*, но при этом сходен с *P. goliath* лишь строением гипотарзуса. Учитывая наблюдаемые размах изменчивости и комбинаторику признаков, мы считаем род *Megapalaelodus* А.Н. Миллер, 1944 младшим синонимом рода *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863.

Представители семейства неясного систематического положения известны также из раннего олигоцена Египта [Rasmussen et al., 1987].

Род *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863

Palaelodus: [Milne-Edwards, 1863, p. 158; 1868, p. 58; Fraas, 1870, p. 49; Lydekker, 1891, p. 81; Lam-

brecht, 1933, S. 338; Brodkorb, 1963, p. 274; Rothausen, 1966, S. 26; Martini, 1974, p. 138; Olson, Feduccia, 1980b, p. 45; Švec, 1981, p. 48; Cheneval, 1983a, p. 180; Alvarenga, 1990, p. 340; Cheneval, Escuille, 1992, p. 211; Bocheński, 1997, p. 303; Baird, Vickers-Rich, 1998, p. 137; Gál et al., 2000, p. 53; Mourer-Chauviré et al., 2004, p. 305; Noriega, Agnolin, 2008, p. 278; Worthy et al., 2010, p. 79; Kessler, János, 2012, p. 71; Zelenkov, 2013b, p. 1324].

Megapalaelodus: [A.H. Miller, 1944, p. 86; L. Miller, 1950, p. 69; 1952, p. 296; Brodkorb, 1961, p. 173; 1963, p. 276; Cheneval, 1983a, p. 185; Noriega, 1995, p. 144; Mourer-Chauviré et al., 2008, p. 154; Noriega, Agnolin, 2008, p. 278; Agnolin, 2009, p. 24].

Типовой вид – *Palaelodus ambiguus* Milne-Edwards, 1863.

Диагноз. Стержень тарзометатарзуса медиолатерально сжат; дистальное питательное отверстие не увеличено; дистальный межкостный канал полностью замкнут.

Видовой состав. *P. ambiguus* Milne-Edwards, 1863, *P. crassipes* Milne-Edwards, 1863, *P. gracilipes* Milne-Edwards, 1863, все – поздний олигоцен–средний миоцен Западной и Центральной Европы; *P. pledgei* Baird et Vickers-Rich, 1998, олигоцен–миоцен Австралии; *P. wilsoni* Baird, Vickers-Rich, 1998, олигоцен–миоцен и плейстоцен Австралии; *P. minutus* Milne-Edwards, 1863, ранний миоцен Западной и Центральной Европы; *P. goliath* Milne-Edwards, 1863, ранний и средний миоцен Западной Европы; *P. connectens* (A.H. Miller, 1944), ранний миоцен Северной Америки; *P. aotearoa* Worthy, Tennyson, Archer et Scofield, 2010, ранний миоцен Новой Зеландии; *P. kurochkini* Zelenkov, 2013, средний миоцен Монголии; *P. peiranoi* (Agnolin, 2009), поздний миоцен Аргентины; *P. opsigonus* (Brodkorb, 1961), плиоцен Северной Америки.

Замечания. Диагнозы рода, приводимые раними авторами (например, [Lambrecht, 1933]) не учитывали отличий от других представителей семейства. Здесь мы приводим новый диагноз рода, основанный на отличиях от валидного рода *Adelalopus*.

Форма, сходная с *Palaelodus ambiguus*, была отмечена в олигоцен–миоцене Бразилии и в позднем миоцене–плиоцене Аргентины [Alvarenga, 1990; Noriega, Agnolin, 2008].

Palaelodus kurochkini Zelenkov, 2013

Табл. XXI, фиг. 24, 25

Palaelodus kurochkini: [Zelenkov, 2013b, p. 1324, fig. 1].

Голотип – ПИН, № 4869/233, дистальный фрагмент правого тибіотарзуса; местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита Ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип; ПИН, № 4869/1, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; ПИН, № 4869/234, фрагмент проксимальной фаланги большого пальца крыла; ПИН, № 4869/94, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса.

Диагноз. На краниальной поверхности дистального эпифиза тибіотарзуса имеется мелкая, но четкая ямка, расположенная латеральнее латерального апофиза; медиальный край надсухожильного мостика без характерной для других палеодид борозды. По: [Zelenkov, 2013b].

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Phoenicopteridae Bonaparte, 1831

Род *Agnopterus* Milne-Edwards, 1867

Agnopterus: [Milne-Edwards, 1867, p. 83; Lydekker, 1891, p. 95; 1893, p. 833; Gaillard, 1908, p. 140; Lambrecht, 1933, S. 333; Wetmore, 1960, p. 25; Brodkorb, 1963, p. 271; Brunet, 1970, p. 18; Alvarenga, 1990, p. 339; Mayr, 2009a, p. 106; Zelenkov, 2013b, p. 1326].

Cygnopterus: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 266; Mlíkovský, 2002, p. 112].

Типовой вид – *Agnopterus laurillardi* Milne-Edwards, 1867.

Диагноз. В тибіотарзусе выходное отверстие гибательного канала имеет округлые очертания; латеральный апофиз развит слабо, в дистальной части редуцирован; надсухожильный мостик узкий; латеральный мышцелок при виде с краниальной стороны не заужен; края медиального мышцелка и медиального гребня тибіального блока при виде с дистальной стороны формируют четко выраженный перегиб; вырезка тибіального блока неглубокая, сам блок довольно узкий; медиальный мышцелок при виде с дистальной стороны относительно широкий.

Видовой состав. *A. laurillardi* Milne-Edwards, 1868, поздний эоцен Франции; *A. hantoniensis* Lydekker, 1891 поздний эоцен и ранний олигоцен Англии; *A. turgaiensis* Tugarinov, 1940, поздний олигоцен Казахстана; *A. sicki* Alvarenga, 1990, поздний олигоцен – ранний миоцен Бразилии.

Замечания. Ламбрехт [Lambrecht, 1933] выделил *Agnopterus* в отдельное семейство Agnopteridae в составе фламингообразных, которое принималось большинством последующих исследователей. Мликовский [Mlíkovský, 2002] отнес *Agnopterus laurillardi* к Cariamidae, сведя в младшие синонимы рода *Agnopterus* роды *Orthocnemus* и *Idiornis*. Ранее Олсон и Федучья [Olson, Feduccia, 1980b] отметили, что голотип *Agnopterus laurillardi* не содержит диагностических признаков и таким образом не может быть с уверенностью отнесен к фламинго. Позднее Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] некорректно процитировали это замечание, отметив, что Ол-

сон и Федучья будто бы показали, что *Agnopterus laurillardi* не относится к фламинго. Тибготарзус *Agnopterus laurillardi*, действительно, несколько напоминает таковой современных и ископаемых Cariamidae при виде с краниальной стороны, однако при виде с дистальной стороны он демонстрирует характерный для фламингообразных суженный тиббиальный блок и отставленный медиально от него медиальный мыщелок. Таким образом, отнесение *Agnopterus laurillardi* к фламингообразным кажется несомненным. *Agnopterus laurillardi*, *A. sicki* и *A. turgaiensis*, несомненно, не могут быть отнесены Palaelodidae и, очевидно, представляют родственные формы. Помещение в данный род *A. hantoniensis* следует считать предварительным.

Мы помещаем *Agnopterus* в современное семейство Phoenicopteridae, однако находка более полных материалов может подтвердить валидность семейства Agnopteridae. От Palaelodidae данный род отличается расширенным латеральным мыщелком (у Palaelodidae он апоморфно утоньшен). Приведенный выше диагноз рода учитывает отличия *Agnopterus* от современных Phoenicopteridae и ископаемых Palaelodidae.

Agnopterus turgaiensis Tugarinov, 1940
Табл. XXII, фиг. 2–4

Agnopterus turgaiensis: [Тугаринов, 1940б, с. 315, фиг. 2; Brodkorb, 1963, p. 271; Дементьев, 1964, с. 688, рис. 696; Mlíkovský, Švec, 1986, p. 266; Mayr, 2009a, p. 107; Zelenkov, 2013b, p. 1327].

Голотип – ПИН, № 1401/205, дистальный фрагмент левого тибготарзуса; местонахождение оз. Челкар-Тениз, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита (индрикотериевые слои), нижний олигоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Диафиз утоньшен, медиальный мыщелок отставлен заметно медиально относительно диафиза; тиббиальный блок и его вырезка при виде с дистальной стороны узкие.

Распространение. Типовое местонахождение.

Phoenicopteriformes incertae sedis

«*Cygnopterus*» *lambrechtii* Kurochkin, 1968
Табл. XXII, фиг. 5, 6

Cygnopterus lambrechtii: [Курочкин, 1968б, с. 92; Brodkorb, 1971, p. 175; Zelenkov, 2013b, p. 1327].

Agnopterus turgaiensis: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 266]

Голотип – ПИН, № 1399/123, фрагмент дистального эпифиза левой плечевой кости; местонахождение овраг Кур-Сай, к северу от оз. Челкар-Тен-

гиз, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита (индрикотериевые слои), нижний олигоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дистальная часть плечевой кости расширена дорсовентрально; вентральный надмышцелковый бугорок и вентральный триципитальный желоб очень слабо развиты; дистальная поверхность дорсального мыщелка выпуклая; отпечаток плечевой мышцы отодвинут от вентрального надмышцелкового бугорка.

Замечания. Дистальный фрагмент плечевой кости из местонахождения Кур-Сай первоначально был описан в роде *Cygnopterus* [Курочкин, 1968б] в составе гусеобразных. Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] отвергли принадлежность *Cygnopterus lambrechtii* к Anseriformes и отнесли эту форму к Phoenicopteridae в качестве синонима *Agnopterus turgaiensis* Tugarinov, 1940 на основании одинакового геологического возраста, соседства местонахождений и сходных размеров. Тем не менее относительные размеры *C. lambrechtii* приблизительно в полтора раза превышают таковые *A. turgaiensis*.

Данный экземпляр имеет не очень хорошую сохранность, и его точное систематическое положение остается под вопросом. Общей морфологией плечевая кость сходна с таковой Gruidae и Phoenicopteridae. Мы относим ее к фламингообразным на основании присутствия хорошо выраженной локтевой ямки (отсутствует у Gruidae), сдвинутого дорсально отпечатка плечевой мышцы (распространяется вентрально у Gruidae) и хорошо выраженной вырезки между мыщелками (слабо выражена у Gruidae). В то же время данную плечевую кость не удастся отнести к семействам Phoenicopteridae и Palaelodidae. Вероятно, данный образец может относиться к *Agnopterus* или родственной форме. Дистальный фрагмент плечевой кости из раннего олигоцена Англии, предположительно принадлежавший *Agnopterus* (экз. BNMH A 5105), проиллюстрированный в работе Майра [Mayr, 2009a], демонстрирует определенное сходство с плечевой костью из Кур-Сай.

Первоначальный диагноз этого вида был основан на сравнении с гусеобразными и поэтому не валиден. Здесь приведен новый диагноз, основанный на сравнении этой формы с современными и ископаемыми фламингообразными [Zelenkov, 2013b].

Отряд Podicipediformes Fürbringer, 1888

Семейство Podicipedidae Bonaparte, 1831

Род *Podiceps* Latham, 1787

Podiceps: [Lambrecht, 1933, S. 262; Brodkorb, 1963, p. 227; Storer, 1979, p. 148; del Hoyo et al., 1992, p. 192; Mlíkovský, 2002, p. 85; Степанян, 2003, с. 17; Dickinson, Remsen, 2013, p. 51].

Типовой вид – *Colymbus cristatus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Девять современных видов. Ископаемые: *P. miocenicus* Kessler, 1984, поздний миоцен Молдовы; *P. solidus* Kurochkin, 1985, ранний плиоцен Монголии; *P. pisanus* (Portis, 1888), плиоцен Италии; *P. parvus* Shufeldt, 1915, плиоцен-плейстоцен США; *P. subparvus* Miller et Bowman, 1958, Калифорния (США); *P. discors* Murrau, 1967, плиоцен США; *P. arndti* Chandler, 1990, поздний плиоцен Калифорнии (США); *P. csarnotanus* Kessler, 2009, поздний плиоцен Венгрии.

Замечания. Таксономический статус ископаемых представителей рода нуждается в ревизии. Й. Мликовский [Mlíkovský, 2002] синонимизировал *P. pisanus* с современной *P. auritus* на основании одних только размеров, что выглядит безосновательным. Мелкие поганки, сходные морфометрически и остеологически с современными *P. auritus* и *P. nigricollis*, очевидно, были широко распространены в Северном полушарии, начиная с позднего миоцена. Находка в миоцене Монголии *P. solidus*, проявляющей сходство одновременно с обоими вышеупомянутыми современными видами, свидетельствует о возможности существования отдельной формы или нескольких форм мелких поганок в позднем неогене.

Miobaptus walteri Švec, 1982 из раннего миоцена Чехии был перенесен в род *Podiceps* [Mlíkovský, 2002] безосновательно, на что указывает сравнение, приведенное в первоописании и новые материалы по этому таксону из миоцена Прибайкалья. *Thiornis sociata* Navás, 1922 из низов верхнего миоцена Испании был включен в современный род *Podiceps* [Olson, 1995], однако строение таза указывает на близость этой поганки современным *Tachybaptus* и близкородственным родам [Ksepka et al., 2013].

Podiceps miocenicus Kessler, 1984

Podiceps miocenicus: [Kessler, 1984, p. 523, figs. 13, 14; Mlíkovský, 2002, p. 85].

Podiceps miocaenus: [Bocheński, 1997, p. 297].

Голотип – LPUI, № 61 MS, проксимальный и дистальный фрагменты правой плечевой кости; мес-

тонахождение Кишинев, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Головка плечевой кости широкая; отпечаток плечевой мышцы и вентральный надмышцелковый бугорок выражены слабо; дорсальный мышцелок слабоизогнут. Размеры крупнее таковых у современной *P. cristatus*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Материал требует переизучения, и оригинальный диагноз требует доработки.

Podiceps solidus Kurochkin, 1985

Табл. XXII, фиг. 1

Podiceps solidus: [Курочкин, 1985, с. 16, рис. 3, табл. I, фиг. 3, 4; Zelenkov, 2013a, p. 158, fig. 3].

Голотип – ПИН, № 3222/37; дистальный эпифиз правой плечевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвета свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3378/113, правый коракоид; местонахождение Чоно-Хариах 1, Кобдосский аймак, Монголия; экз. ПИН, № 3378/98, дистальный фрагмент левого тибготарзуса; экз. ПИН, № 3378/96, дистальный фрагмент левого тарзозметатарзуса молодой птицы; оба из местонахождения Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвета свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Дистальная часть диафиза постепенно расширяется перед переходом в эпифиз. Вентральный надмышцелковый бугорок имеет мелкие размеры. Отпечаток плечевой мышцы небольшой глубины, но занимает большую площадь как по ширине, так и по длине. Продольная ось вентрального мышцелка ориентирована в дистально-краниальном направлении. Дорсальный участок локтевой ямки врезан неглубоко. Размеры с современную *P. nigricollis*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. *Podiceps solidus* – не крупная поганка, сочетающая признаки современных *P. auritus* и *P. nigricollis*. Валидность этого вида была подтверждена с привлечением новых материалов из плиоцена Монголии [Zelenkov, 2013a].

Podicipedidae gen. indet.

Podicipedidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Podicipedidae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 82].

Ardeidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Ardeidae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 82].

Экз. ПИН, № 2614/170, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/190, прок-

симальный и дистальный фрагменты левого карпо-метакарпуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия, тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Морфологически данные фрагменты отличаются от таковых у представителей современных родов и, по-видимому, относятся к роду *Miobaptus*. Фрагмент плечевой кости особенно сильно отличается от современных поганок и поэтому первоначально ошибочно был отнесен к цаплям.

Надотряд *Phaethontimorphae* Cracraft, 2013

Отряд *Phaethontiformes* Christidis et Boles, 2008

Семейство *Prophaethontidae* Harrison et Walker, 1976

Prophaethontidae: [Harrison, Walker, 1976a, p. 28; 1977, p. 21; Bourdon et al., 2005, p. 159; 2008, p. 750; Maug, 2009a, p. 84].

Диагноз. Осевого череп имеет практически одинаковую ширину от роstralного края и на протяжении всей межглазничной области; область между слезными костями сильно выпукла; роstralный край чешуйчатой кости, примыкающий к скуловому отростку и задней поверхности глазницы, удлинен; вблизи края скулового отростка имеется латерально направленный тонкий выступ; вентральный край затылочной поверхности удлинен; роstralная часть слуховой трубы латерально раскрыта; глазнично-мозговые незарращения средних размеров и сливаются с отверстием обонятельного нерва. Нижняя челюсть удлинена, практически прямая, равномерно изгибается по направлению к симфизу; резкий гребень медиальнее дорсальной кромки отсутствует. В коракоиде ключичная суставная поверхность (трехкостный бугорок) гладкая, латеромедиально узкая, дорсовентрально удлинена и несколько нависает над бороздой надкоракоидного мускула; медиальный край непосредственно над медиальным углом выпуклый. В плечевой кости дорсальный бугорок сливается с головкой, головка плечевой кости дорсовентрально узка и выступает краниально; пекторальный гребень хорошо развит и равномерно изогнут; вентральный гребень пневматической впадины равномерно выпуклый и далеко продолжается дистально на стержень кости; плечевое утолщение гладкое, округлое, очень крупное и выступающее; отпечаток коракоидно-плечевой мышцы неясный; дорсальный надмышцелок слабо развит или отсутствует. Стержень бедренной кости прямой;

вертельный гребень плохо развит в своей проксимальной части и удлинен краниально.

Состав. Роды *Lithoptila* Bourdon, 2005, поздний палеоцен и ранний эоцен Марокко; *Zhylgaia* Nessonov, 1988, поздний палеоцен Казахстана; *Prophaethon* Andrews, 1899, ранний эоцен Англии; *Phaethusavis* Bourdon, 2008, ранний эоцен Марокко.

Замечания. В основу приведенного диагноза положен диагноз Бурдон с соавторами [Bourdon et al., 2008] с учетом краниологических особенностей профаэтонтид [Bourdon et al., 2005]. Монофилия *Prophaethontidae* остается под вопросом [Bourdon et al., 2005; Smith, 2010].

Род *Zhylgaia* Nessonov, 1988

Zhylgaia: [Несов, 1988, с. 118; Nessonov, 1992a, p. 473; Аверьянов, 1999, с. 33].

Типовой вид – *Zhylgaia aestiflua* Nessonov, 1988.

Диагноз. Вентральное обрамление отпечатка плечевой мышцы узкое; поднятие между вентральным мышцелком и вентральным надмышцелком при виде с краниальной стороны узкое.

Видовой состав. *Zh. aestiflua* Nessonov, 1988, поздний палеоцен Казахстана.

Замечания. Первоначально данный род классифицировался в составе отряда *Charadriiformes* [Несов, 1988; Nessonov, 1992a], поскольку проксимальная часть плечевой кости отчасти сходна с таковой меловых «*Graculavidae*» и палеогеновых *Presbyornithidae* (оба семейства первоначально также помещали в *Charadriiformes*). В то же время для *Zhylgaia* характерна очень широкая вырезка плечевой кости, неразвитый биципитальный гребень и очень длинный пекторальный гребень, что не характерно для *Presbyornithidae* и «*Graculavidae*». Бурдон с соавторами [Bourdon et al., 2008] убедительно показали, что *Zhylgaia* относится к ископаемому семейству *Prophaethontidae*. Приведенный здесь диагноз переработан с учетом отличий *Zhylgaia* от *Lithoptila*. Указанные признаки позволяют отличать *Zhylgaia* от *Lithoptila*, однако, скорее всего, *Lithoptila* следует считать младшим синонимом рода *Zhylgaia* [Bourdon et al., 2008]. Приведенный здесь диагноз переработан по сравнению с оригинальным с учетом отнесения этой формы к фаэтонообразным.

Zhylgaia aestiflua Nessonov, 1988

Табл. XXI, фиг. 3–7

Zhylgaia aestiflua: [Несов, 1988, с. 118, рис. 2, фиг. 1, 2, 4; Nessonov, 1992a, p. 473, fig. 5C-I; Аверьянов, 1999, с. 33; Bourdon et al., 2008, p. 758].

Голотип – ЗИН, РО № 3468, проксимальная и дистальная части левой плечевой кости; местона-

хождение Джилга, Чимкентский р-н, Казахстан; верхний палеоцен (ланден).

Материал. Голотип; экз. ЗИН РО № 3485, дистальный эпифиз плечевой кости; все из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, 1988, с. 118].

Распространение. Типовое местонахождение.

Надотряд Aequornithes Mayr, 2011

Отряд Gaviiformes Wetmore et Miller, 1926

Семейство Gaviidae Allen, 1897

Род *Colymboides* Milne-Edwards, 1867-1871

Colymboides: [Milne-Edwards, 1867, p. 297; Lydekker, 1891, p. 192; Lambrecht, 1933, S. 261; Storer, 1956, p. 425; Brodtkorb, 1963, p. 222; Harrison, Walker, 1976c, p. 326; Švec, 1980, p. 378; Cheneval, 1984, p. 40; Mayr, Smith, 2002, p. 140; Mlíkovský, 2002, p. 63; Mayr, 2004, p. 282; 2009a, p. 75; 2009c, p. 248].

Hydrornis: [Milne-Edwards, 1868, p. 362].

Dyspetornis: [Oberholser, 1905, p. 61].

Megagallinula: [Курочкин, 1968б, с. 96; Brodtkorb, 1971, p. 182; Stacraft, 1973, p. 38; Mayr, 2009a, p. 98].

Типовой вид – *Colymboides minutus* Milne-Edwards, 1867–1871.

Диагноз. Вентральная порция дистального эпифиза плечевой кости несущественно выдается вентрально; сама плечевая кость мощная. Вентральная суставная ямка локтевой кости округлая; дорсальный край дорсальной суставной ямки умеренно уже вентрального края; пястный бугорок крупный. Размеры существенно мельче, чем у *Gavia*.

Видовой состав. *C. anglicus* Lydekker, 1891, поздний эоцен Англии; *C. harundinea* (Kurochkin, 1968), ранний олигоцен Казахстана; *C. minutus* Milne-Edwards, 1867–1871, ранний миоцен Франции и Чехии; *C. belgicus* Mayr et Smith, 2002, ранний Олигоцен Бельгии; *C. metzleri* Mayr, 2004, ранний Олигоцен Германии и Бельгии.

Замечания. Диагноз этого рода мелких палеоген-неогеновых гагар до настоящего времени не разработан. В обобщающей работе Шеневаля [Cheneval, 1984] цитируется описание Лидеккера [Lydekker, 1891], содержащее лишь замечание о промежуточной морфологии костей в сравнении с современными гагарами и поганками. Более поздние авторы диагноза для рода не приводят, руководствуясь лишь мелкими размерами представителей этого рода. Приведенный здесь диагноз предварителен и должен быть дополнен специальными исследованиями палеогеновых гагар.

Colymboides harundinea (Kurochkin, 1968)

Табл. XIV, фиг. 15, 16

Megagallinula harundinea: [Курочкин, 1968б, с. 97, рис. 3; Stacraft, 1973, p. 38; Mayr, 2009a, p. 98].

Голотип – ПИН, № 1399/122, проксимальная половина левой локтевой кости; местонахождение – овраг Кур-Сай, к северу от оз. Челкар-Тениз, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита (индрикотериевые слои), нижний олигоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вентральная суставная ямка субовальной формы; ее сочленовная поверхность распространяется несколько дорсокаудально на межсуставной гребень. Дорсальная суставная ямка не уступает вентральной по дорсовентральной ширине. Размеры средние, в полтора раза мельче современной *Gavia stellata*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Дж. Крэккрафт [Stacraft, 1973] исключил *Megagallinula harundinea* из семейства Rallidae, в составе которого этот таксон первоначально описан. С таким решением согласился Майр [Mayr, 2009a]. В действительности, для *Megagallinula harundinea* характерен укороченный локтевой отросток, глубокий щелевидный отпечаток плечевой мышцы и не сдвинутое вентрально ребро на каудальной поверхности кости – признаки, характеризующие гагарообразных, и отсутствующие у пастушковых. В то же время *Megagallinula harundinea* отличается от современных представителей Gaviidae рядом морфологических деталей, что послужило причиной отнесения этого вида к пастушковым. При этом данный вид сходен с мелкими палеоген-неогеновыми гагарами из рода *Colymboides*. *C. harundinea* по размерам близка *C. belgicus* из раннего олигодена Бельгии [Mayr, Smith, 2002], однако прямое сравнение с европейской формой, описанной по другим элементам скелета, невозможно. Родовой статус *C. harundinea* может быть изменен после ревизии мелких ископаемых гагар.

Оригинальный диагноз данного вида [Курочкин, 1968б] был основан на сравнении с современными пастушками, поэтому здесь приводится полностью обновленный диагноз.

Род *Colymbiculus* Mayr et Zvonok, 2011

Colymbiculus: [Mayr, Zvonok, 2011, p. 1354; 2012, p. 921].

Типовой вид – *Colymbiculus udovichenkoi* Mayr et Zvonok, 2011.

Диагноз. Вентральная порция дистального эпифиза плечевой кости сильно выдается вентрально, сама плечевая кость короткая и с крупным проксимальным эпифизом; пекторальный гребень круп-

ный и выступает дорсально. Пястный бугорок локтевой кости мелкий. Кнемидальные гребни тибиятарзуса слабо вытянуты проксимально. Размеры очень мелкие.

Видовой состав. Типовой вид из среднего эоцена Украины.

Colymbiculus udovichenkoi Maug et Zvonok, 2011
Табл. XXI, фиг. 26, 27

Colymbiculus udovichenkoi: [Maug, Zvonok, 2011, p. 1354, text-fig. 5; 2012, p. 921, fig. 6; Горобец, Звонюк, 2012, с. 52; Maug et al., 2013b, p. 11, fig. 1].

Голотип – SMF Av 545, левая плечевая кость без проксимального эпифиза; местонахождение Иково (Новопсков), Луганская обл., Украина; нижний людет, средний эоцен.

Материал. Голотип; экз. SMF Av 546, дистальная половина правой плечевой кости; экз. SMF Av 547, правая плечевая кость без эпифизов; экз. SMF Av 584, левая плечевая кость; экз. SMF Av 585, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; экз. SMF Av 586, левая плечевая кость без проксимального эпифиза; экз. SMF Av 548, правая локтевая кость; экз. SMF Av 587, левая локтевая кость; экз. SMF Av 549, левая локтевая кость без локтевого отростка; экз. SMF Av 550, дистальный фрагмент правой лучевой кости; экз. без номера в коллекции ННПМ, карпометакарпус; экз. SMF Av 551, 588, 589, фрагментарные левые тибиятарзусы; SMF Av 592, левый тарзометатарзус; все из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Maug, Zvonok, 2011, 2012; Maug et al., 2013b].

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Gavia* Forster, 1788

Gavia: [Brodkorb, 1963, p. 223; Storer, 1979, p. 135; del Hoyo et al., 1992, p. 171; Mlíkovský, 2002, p. 63; Степанян, 2003, с. 13; Dickinson, Rensen, 2013, p. 169].

Типовой вид – *Colymbus Immer* Brünnich, 1764, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Пять современных видов. Ископаемые: *G. egeriana* Švec, 1982, ранний миоцен Чехии и предварительно средний миоцен Восточного побережья США; *G. schultzi* Mlíkovský, 1998, средний миоцен Австрии; *G. brodkorbi* Howard, 1978, поздний миоцен Калифорнии (США); *G. paradoxa* Umanskaja, 1981, поздний миоцен Украины; *G. moldavica* Kessler, 1984, поздний миоцен Молдавии; *G. palaeodytes* Wetmore, 1940, поздний миоцен – ранний плиоцен Восточного побережья США; *G. concinna* Wetmore, 1943, поздний миоцен – ранний плиоцен Восточного побережья США; *G. howardae*

Brodkorb, 1953, весь плиоцен Калифорнии (США); *G. fortis* Olson et Rasmussen, 2001, ранний плиоцен Северной Каролины (США).

Gavia moldavica Kessler, 1984

Gavia moldavica: [Kessler, 1984, p. 522, figs. 1–12; Bocheński, 1997, p. 297; Mlíkovský, 2002, p. 64].

Голотип – LPUB, № 273/1, проксимальный эпифиз правого карпометакарпуса; местонахождение г. Кишинев, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. LPUB, № 273/2, фрагментарная проксимальная половина левой плечевой кости; экз. LPUI, № 61 MS, дистальная часть левой плечевой кости; LPUI, № 62 MS, дистальный фрагмент левой локтевой кости; LPUI, № 64 MS, проксимальная часть правой локтевой кости; LPUI, № 62 MS, полная левая лучевая кость; все из типового местонахождения.

Диагноз. Дорсальная пястная ямка карпометакарпуса неглубока, дорсальная вырезка хорошо выражена, вентральная пястная ямка округла. Отпечаток плечевого мускула на плечевой кости отчетливой овальной формы, вентральный мышелок расширен. Локтевой отросток локтевой кости заострен, вентральный мышелок треугольной формы, слегка закруглен. Размеры заметно мельче таковых у современных видов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В перечне материалов и в подписях к иллюстрациям дистальный фрагмент левой локтевой кости и полная левая лучевая кость даны под одним номером 62 MS.

Gavia paradoxa Umanskaja, 1981

Рис. 64

Gavia paradoxa: [Уманская, 1981, с. 17, рис. 1а, б, в; Bocheński, 1997, p. 297; Mlíkovský, 2002, p. 64].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 45-4043 (хранится в ННПМ), проксимальный эпифиз левой локтевой кости; местонахождение хутор Черевичный, Беляевский р-н, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Поверхность дорсальной суставной ямки расположена к поперечной плоскости диафиза под углом 45°; след прикрепления двуглавой мышцы плеча в виде гребня отходит от вентральной суставной ямки и продолжается по стержню далеко дистально; поперечное сечение стержня на уровне дистального завершения данного гребня правильно треугольное; поверхности суставных ямок сжаты дорсовентрально и расходятся под углом около 70°; лучевая вырезка очень глубока.

Распространение. Типовое местонахождение.

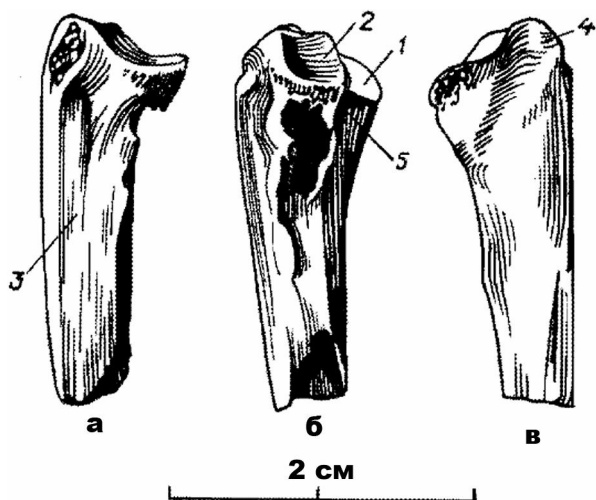


Рис. 64. *Gavia paradoxa* Umanskaya, 1981. Проксимальный эпифиз левой локтевой кости (голотип ИЗ НАНУ, №45-4043): а – с вентральной, б – с кранио-вентральной, в – с каудальной сторон [Уманская, 1981, рис. 1]; местонахождение хутор Черевичный, Украина; верхний миоцен

Обозначения: 1 – дорсальная суставная ямка; 2 – вентральная суставная ямка; 3 – бугорок двуглавой мышцы; 4 – локтевой отросток; 5 – лучевая вырезка

Отряд Procellariiformes Fürbringer, 1888

Семейство Procellariidae Boie, 1826

Род *Eopuffinus* Nesson, 1986

Eopuffinus: [Несов, 1986, с. 35; 1992, с. 32; Nesson, 1992a, p. 473; Аверьянов, 1999, с. 14].

Типовой вид – *Eopuffinus kazakhstanensis* Nesson, 1986.

Диагноз. Лобные кости резко сужаются рострально над серединой глазниц, заметная сагиттальная борозда между ними углубляется рострально. Выемки для солевых желез относительно узкие, расширяющиеся каудально. С внутренней стороны лобных костей имеются глубокие впадины для обонятельных луковиц.

Видовой состав. Типовой вид из позднего палеоцена Казахстана.

Eopuffinus kazakhstanensis Nesson, 1986

Табл. XXI, фиг. 19, 20

Eopuffinus kazakhstanensis: [Несов, 1986, с. 36, рис. 2, фиг. 13; 1992, с. 32; Nesson, 1992a, p. 473, fig. 5 A-B; Аверьянов, 1999, с. 14; Мауг, 2009a, p. 77].

Голотип – ЗИН, РО № 3439, лобные кости; местонахождение Джилга I, Чимкентская обл., Казахстан; верхний палеоцен, ланден.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, 1986].

Распространение. Типовое местонахождение.

Procellariiformes incertae sedis

Род *Murunkus* Panteleyev et Nesson, 1993

Murunkus: [Пантелеев, Несов, 1993, с. 100; Аверьянов, 1999, с. 23].

Типовой вид – *Murunkus subitus* Panteleyev et Nesson, 1993.

Диагноз. Межпаястный промежуток относительно широк. Проксимальная часть малой метакарпалии утолщена, дистальная сильно утоньшена. Краниальная пястная ямка уплощена. Суставная поверхность локтевой кости низка. Сухожильная борозда проходит по краниальному краю большой метакарпалии.

Видовой состав. Типовой вид из среднего эоцена Узбекистана.

Замечания. При первоописании *Murunkus* был отнесен к Diomedeidae. Но карпометакарпус представителей этого семейства отличается от остальных буревестникообразных узким межпаястным промежутком и отсутствием гороховидного отростка, развитого у *M. subitus*. Поэтому отнесение *Murunkus* к альбатросам не может быть поддержано, хотя его место среди Procellariiformes кажется достаточно обоснованным.

Майр [Maug, 2009a] предположил, что *Murunkus* может относиться к ископаемому семейству трубконосых Diomedeoididae, однако данное предположение не было поддержано [Di Pietri et al., 2010]. От Diomedeoididae *Murunkus* отличается морфологией большого пястного отростка и менее выступающим краниально отростком на дистальном конце большой метакарпалии [Di Pietri et al., 2010].

Murunkus subitus Panteleyev et Nesson, 1993

Табл. XXI, фиг. 1, 2

Murunkus subitus: [Пантелеев, Несов, 1993, с. 100, рис. 2; Аверьянов, 1999, с. 23].

Голотип – ЗИН, РО № 5113, полный правый карпометакарпус; местонахождение Джерой II, Навоийский вилоят, Узбекистан; верхи среднего эоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Пантелеев, Несов, 1993, с. 102].

Распространение. Типовое местонахождение.

Отряд Pelecaniformes Sharpe, 1891

Семейство Pelecanidae Vigors, 1825

Род *Pelecanus* Linnaeus, 1758

Pelecanus: [Brodkorb, 1963, p. 265; Dourst, Mougin, 1979, p. 188; del Hoyo et al., 1992, p. 309; Mlíkovský, 2002, p. 87; Степанян, 2003, с. 28; Dickinson, Remsen, 2013, p. 183].

Типовой вид – *Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Восемь современных видов. Ископаемые: *P. tirarensis* A. Miller, 1966, миоцен Австралии; *P. odessanus* Widhalm, 1886, поздний миоцен Украины; *P. cautleyi* Davis, 1880, ранний плиоцен Индии; *P. sivalensis* Davis, 1880, ранний и поздний плиоцен Индии; *P. schreiberi* Olson, 1999, ранний плиоцен США; *P. halieus* Wetmore, 1933, поздний плиоцен США; *P. cadimurka* Rich et Van Tets, 1981, поздний плиоцен Австралии; *P. aethiopicus* Harrison et Walker, 1976, ранний плейстоцен Танзании; *P. halieus* Wetmore, 1933, ранний плейстоцен США.

Замечания. *Pelecanus* cf. *sivalensis* указан из позднего миоцена Пакистана [Harrison, Walker, 1982].

Pelecanus odessanus Widhalm, 1886

Рис. 65

Pelecanus odessanus: [Widhalm, 1886, S. 6, pl. 5, figs. 1–4; Lambrecht, 1933, p. 279; Brodkorb, 1963, p. 266; Vocheňski, 1997, p. 299; Olson, 1999, p. 508; Mlíkovský, 2002, p. 87].

Pelecanus odessanus fossilis: [Дементьев, 1964, с. 697].

Pelecanus odessanus fossilis: [Воинственский, 1967, с. 14].

Лектотип – без номера, место хранения неизвестно, правый тарзометатарзус; местонахождение Новая Слободка в окрестностях (ныне в черте) г. Одессы, Украина; поздний миоцен. Выделен [Mlíkovský, 2002].

Паралектотип – без номера, место хранения неизвестно, левый коракоид с разрушенными концами; местонахождение Новая Слободка, г. Одесса, Украина; поздний миоцен. Выделен [Mlíkovský, 2002].

Материал. Лектотип и паратип.

Диагноз. Тарзометатарзус на 25 % длиннее, чем у современного *P. crispus*, и на 10 % длиннее, чем у *P. onocrotalus*. В целом тарзометатарзус выглядит робустнее, чем у современных пеликанов, но гипотарзус выражен слабее, чем у раннемиоценового *Mioplecanus gracilis* из Франции и современного *P. philippensis*.

Распространение. Поздний миоцен и, возможно, ранний плиоцен Украины.

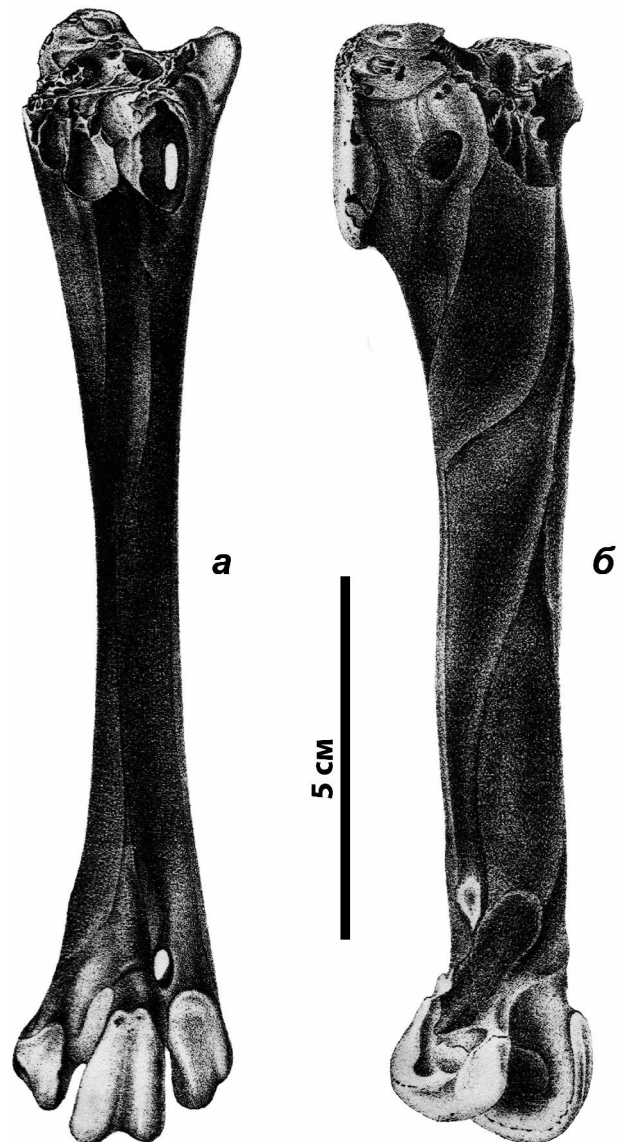


Рис. 65. *Pelecanus odessanus* Widhalm, 1886. Правый тарзометатарзус (лектотип без номера, место хранения неизвестно): а – с вентральной, б – с латеральной [Widhalm, 1886, pl. 5]; местонахождение Новая Слободка, Украина; верхний миоцен

Замечания. П. Бродкорб посчитал автором биномиального названия К. Ламбрехта [Lambrecht, 1933], как первого ревизирующего, поскольку, по его мнению, Ж. Видгельм не использовал биномиальную номенклатуру [Brodkorb, 1963]. Более правильной кажется точка зрения С. Олсона [Olson, 1999], показавшего, что Видгельм использовал слово «fossilis» (без курсива, в отличие от других частей предпологаемого биномена) как указание на то, что форма была ископаемой, и, таким образом, не подразумевал включать его в общее название. Д.В. Соболев [2004] отмечает присутствие *Pelecanus odessanus* в нижнеплиоценовых отложениях Украины, од-

нако не приводит информации о конкретных местонахождениях и экземплярах.

Pelecanus crispus palaeocrispus Serebrovsky, 1941

Pelecanus crispus palaeocrispus: [Серебровский, 1941а, с. 474; 1948, с. 34, рис. 18; Brodtkorb, 1963, р. 267; Дементьев, 1964, с. 697].

Голотип – ЕИМ, без номера, шейный позвонок; местонахождение Бинагады, в черте г. Баку, Азербайджан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Размеры очень крупные.

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Fregatidae Garrad, 1891

Подсемейство Limnofregatinae Olson, 1977

Limnofregatinae: [Olson, 1977a, р. 2; Olson, Mat-suoka, 2005, р. 2].

Диагноз. Предчелюстной симфиз неявно сжат дорсовентрально и умеренно загнут на кончике; костные ноздри открываются в длинной щели; предчелюстной симфиз только в полтора раза длиннее основания черепа. Вилочка не слита с грудиной и коракоидом. Лопаточная суставная поверхность коракоида вогнутая; сочленение с коракоидом на лопатке выпуклое. Задний край грудины с четырьмя вырезками. Лобковые кости равномерные по ширине. Пекторальный гребень плечевой кости без заостренной вершины; биципитальный гребень редуцирован, не продолжается дистально на стержень. Крыло приблизительно на 12 % короче, чем у Fregatinae, задняя конечность длиннее, тарзометатарзус составляет 19 % общей длины задней конечности. Скелет слабо пневматизирован, мелкие пневматические отверстия присутствуют только на плечевой и бедренной костях.

Состав. Роды *Limnofregata* Olson, 1977, ранний эоцен, Вайоминг (США); *Volgavis* Nessov et Yarkov, 1989, поздний мел или ранний палеоцен Волгоградской области (Россия).

Род *Volgavis* Nessov et Yarkov, 1989

Volgavis: [Несов, Ярков, 1989, с. 83; Несов, 1992, с. 29; Nessov, 1992a, р. 473; Несов, 1995, с. 130; Аверьянов, 1999, с. 31; Kurochkin, 2000, р. 551].

Типовой вид – *Volgavis marina* Nessov et Yarkov, 1989.

Диагноз. Симфизная часть нижней челюсти заметно отогнута вентрально. Посередине латеральной поверхности зубной кости проходит неглубокая борозда с мелкими отверстиями для нервов и сосудов в краниальной половине длины кости. В

середине медиальной поверхности кости имеется узкое удлинненное отверстие меккелева хряща. Медиальная поверхность роstralной половины зубной кости ровная. Дорсальная кромка зубной кости в краниальных 2/3 ее длины заострена. Крупные отверстия для нервов имеются на латеральных поверхностях симфизного отдела, каудальнее мелкие отверстия выходят в неглубокой борозде.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела или раннего палеоцена Волгоградской обл. России.

Замечания. Первоначально родственные отношения *Volgavis* предполагались среди чайковых из Charadriiformes, хотя и учитывалась возможность родственных связей с фрегатовыми из Pelecaniformes или с буревестниковыми из Procellariiformes [Несов, Ярков, 1989]. Позднее было высказано определенное решение о принадлежности *Volgavis* к Limnofregatinae – ископаемому подсемейству фрегатовых, описанному по полному скелету из эоцена штата Вайоминг США [Olson, 1977b]. Возраст находки до сих пор окончательно не ясен. Первоначальное заключение о позднемаастрихтском возрасте отложений на основании фауны акул [Несов, Ярков, 1989; Nessov, 199a] позднее было подвергнуто сомнению и возраст стал определяться датским ярусом палеоцена [Несов, 1995].

Volgavis marina Nessov et Yarkov, 1989

Табл. XXI, фиг. 8–11

Volgavis marina: [Несов, Ярков, 1989, с. 83, рис. 1, фиг. 1; Несов, 1992, с. 29; Nessov, 1992a, р. 473, фиг. 4 М–U; Несов, 1995, с. 130; Bocheński, 1997, р. 317; Аверьянов, 1999, с. 31; Kurochkin, 2000, р. 551].

Голотип – ЗИН, РО № 3638, фрагментарная нижняя челюсть; местонахождение Малая Ивановка, Дубовский р-н, Волгоградская обл., Россия; верхний мел – палеоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, Ярков, 1989].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Длина правой ветви сохранившейся части нижней челюсти волгависа 80.2 мм, таким образом, это была птица довольно крупных размеров, приблизительно с современную *Larus argentatus*.

Семейство Phalacrocoracidae Bonaparte, 1854

Род *Limicorallus* Kurochkin, 1968

Graculus: [Milne-Edwards, 1863, р. 161, 1222; 1867, vol. I, р. 263].

Oligocorax: [Lambrecht, 1931b, р. 80; 1933, р. 290; nomen nudum, т.к. не обозначен типовой вид; Brod-

korb, 1952, p. 175; Mayr, 2001, p. 330; Mourer-Chauviré, 2008, p. 151].

Phalacrocorax: [Brodkorb, 1963, p. 250; Cheneval, 1984, p. 53; Mlíkovský, 2002, p. 71].

Limicorallus: [Курочкин, 1968б, с. 98; Brodkorb, 1971, p. 181].

Nectornis: [Cheneval, 1984, p. 56].

Типовой вид – *Limicorallus saiensis* Kurochkin, 1968.

Диагноз. В плечевой кости биципитальный гребень завершается дистально резким уступом. Локтевая ямка плечевой кости полого выходит на крааниальную поверхность эпифиза в проксимальном направлении. Две ямки отхождения *m. flexor dig. superficialis* и *m. pronator profundus* на вентральной поверхности вентрального надмышцелка расположены по дорсовентральной оси. След отхождения *m. pronator superficialis* занимает середину вентральной поверхности на дорсальном надмышцелке. Вентральный надмышцелковый бугорок овальной формы, его проксимальная вершина не заострена. Отпечаток плечевой мышцы ограничен с вентральной стороны невысоким гребнем. Вентральный и дорсальный надмышцелки выделяются слабо. Дистальный эпифиз плечевой кости незначительно расширен по отношению к ширине дистальной части диафиза. Бугристость *m. latissimus dorsi* прямая, занимает середину вентральной поверхности стержня плечевой кости.

Видовой состав. *L. littoralis* (Milne-Edwards, 1867), ранний миоцен Франции, Германии и Чехии; *L. saiensis* Kurochkin, 1968, ранний олигоцен Казахстана.

Замечания. Первоначально *Limicorallus saiensis* был описан в составе семейства Rallidae отряда журавлеобразных [Курочкин, 1968б]. Крэккрафт [Cracraft, 1973] в ревизии ископаемых журавлеобразных мировой фауны отверг такую семейственную принадлежность *Limicorallus saiensis* и предположил, что он относится к Anatidae. Затем Мликовский и Швец [Mlíkovský, Švec, 1986] в обзоре третичных гусеобразных Азии отнесли этот вид к роду *Phalacrocorax*. Майр [Mayr, 2009b] оставил его в роде *Limicorallus* (?), но уже в семействе Phalacrocoracidae, поместив на основе мелких размеров в этот род также *Limicorallus* (?) *carbunculus*, описанный по единственному тарзометатарзусу из раннего миоцена Германии. Позднее из того же Майнцского бассейна Германии стала известна дистальная часть плечевой кости, что позволило синонимизировать *L. carbunculus* с *Borvocarbo* cf. *guilloti* Mourer-Chauviré, Berthet et Hugueneu, 2004 [Mayr, 2010]. В этой статье Майр поместил фотоизображение дистальной части плечевой кости *L. saiensis* (Fig. 1 C), но кость представлена на нем в искаженном виде, с непропорционально расширенным диафизом и округлой (вместо овальной) формой дорсального мышцелка.

Раннемиоценовый баклан *Graculus littoralis* был помещен в отдельный политипичный род *Oligocorax* Лямбрехтом [Lambrecht, 1933], однако данное родовое название, предложенное после 1930 г., не может считаться пригодным, поскольку для него не указан типовой вид [Международный кодекс..., 2004]. Обозначение типового вида [Brodkorb, 1952] для непригодного таксона не имеет номенклатурного смысла, поэтому для данного рода мы принимаем название *Limicorallus*.

Limicorallus отличается от *Phalacrocorax* и *Borvocarbo* пологим проксимальным выходом из локтевой ямки на каудальную поверхность, который у двух последних и у *Nectornis* представлен резкой ступенькой. Две ямки отхождения *m. flexor dig. superficialis* и *m. pronator profundus* на вентральной поверхности вентрального надмышцелка, расположенные у *Limicorallus* по краииокаудальной оси, у *Phalacrocorax* ориентированы дорсальной ямкой косо проксимально. След отхождения *m. pronator superficialis*, занимающий у *Limicorallus* середину вентральной поверхности диафиза, у *Phalacrocorax* приближен к дорсальному краю. Отпечаток плечевой мышцы у *Limicorallus* двучленный с узким проксимальным отпечатком, приближенным к дорсальному краю диафиза; как и у *Phalacrocorax*, но у *Borvocarbo* и у *Nectornis* этот отпечаток выражен только широким дистальным участком. Вентральный надмышцелковый бугорок имеет у *Limicorallus* овальную форму с округлой проксимальной вершиной, но у *Phalacrocorax*, *Nectornis* и у *Borvocarbo* вершина бугорка заостренная. См. также [Mayr, 2001].

Бродкорб [Brodkorb, 1963] отнес всех европейских представителей рода *Graculus* Мильн-Эдвардса [Milne-Edwards, 1863, 1867] к роду *Phalacrocorax*. Шеневаль [Cheneval, 1984] выделил *G. miocanus* в род *Nectornis*, что признал Мликовский [Mlíkovský, 2002]. В то же время Шеневаль [Cheneval, 1984] отметил, что *G. littoralis* отличается от видов родов *Phalacrocorax* и *Nectornis* крутым завершением биципитального гребня, почти параллельной ориентацией дорсального мышцелка к продольной оси диафиза и сравнительно небольшой шириной дистального эпифиза плечевой кости. Эти признаки и другие, указанные в родовом диагнозе, заставляют признать родовую самостоятельность *Limicorallus*.

Limicorallus saiensis Kurochkin, 1968

Табл. XXI, фиг. 14

Limicorallus saiensis: [Курочкин, 1968б, с. 99, рис. 4; Brodkorb, 1971, p. 181; Cracraft, 1973, p. 39; Olson, 1977b, p. 373].

Phalacrocorax saiensis: [Mlíkovský, Švec, 1986, p. 267].

Голотип – ПИН, № 1442/262, дистальная половина левой плечевой кости; местонахождение овраг Мын-Сай, к северу от оз. Челкар-Тениз, Центральный Казахстан; челкарнуруинская свита (индрико-териевые слои), нижний олигоцен.

Диагноз. Вентральный мышцелок ориентирован косо по отношению к продольной оси кости. Вентральный надмышцелок не выступает дистально за дистальный край вентрального мышцелка.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Структура дистального эпифиза плечевой кости, выражающаяся в первую очередь в сжатом дорсовентрально дистальном эпифизе, закругленной вершине вентрального надмышцелкового бугорка, пологом выходе локтевой ямки проксимально и характере локализации ямок на поверхностях надмышцелков, позволяет отнести *L. saiensis* к одному роду с *Graculus littoralis*.

Род *Microcarbo* Bonaparte, 1856

Microcarbo: [Dickinson, Remsen, 2013, p. 195].

Типовой вид – *Pelecanus pygmaeus* Pallas, 1773, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Пять современных видов. Ископаемые: *M. ibericus* Villata, 1963, поздний миоцен Испании; *M. lautus* Kurochkin et Ganea, 1972, поздний миоцен Молдовы.

Замечания. Независимые исследования на основании морфологических [Siegel-Causey, 1988; Worthy, 2011] и молекулярных [Kennedy et al., 2000] данных подтвердили монофилию рода *Microcarbo*, включающего мелких современных бакланов. Бакланы этого рода формируют кладу, сестринскую по отношению к остальным ныне живущим представителям семейства [Siegel-Causey, 1988; Kennedy et al., 2000; Worthy, 2011].

Для бедренной кости *Phalacrocorax lautus* и современных *Microcarbo* характерен тонкий и стройный стержень бедренной кости (робустный у *Phalacrocorax*). *Phalacrocorax ibericus* Villata, 1963 из позднего миоцена Испании также имеет мелкие размеры, не характерные для остальных бакланов, и на этом основании отнесен здесь к этому роду.

Microcarbo lautus (Kurochkin et Ganea, 1972)

Рис. 66

Phalacrocorax lautus: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 47, рис. 1, 2, табл. I, фиг. 1–3; Kessler, 1984, p. 524, figs. 15–18; Bocheński, 1997, p. 298; Mlíkovský, 2002, p. 72].

Голотип – ГИКМ, № 12173/3с, проксимальная половина правой бедренной кости; местонахождение Голбочика в черте г. Кишинева, Молдова; ниж-

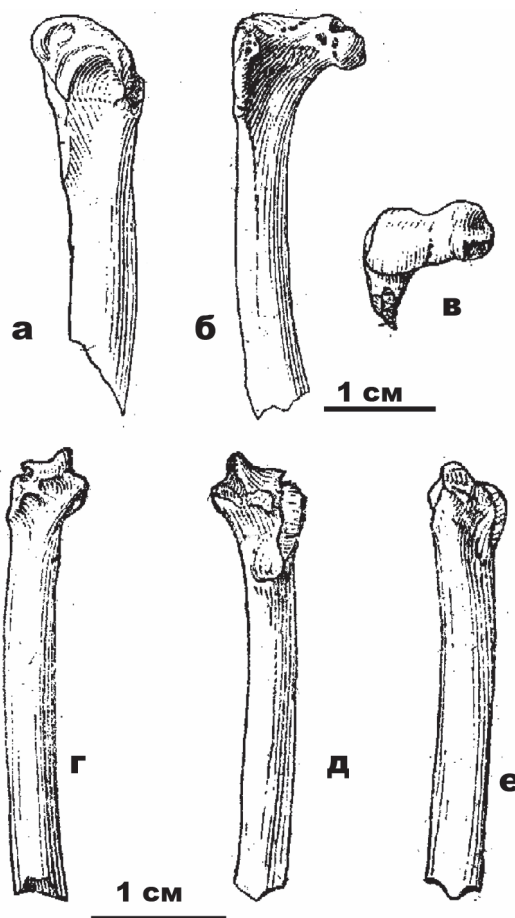


Рис. 66. *Microcarbo lautus* (Kurochkin et Ganea, 1972). Фрагменты скелета: а–в – проксимальная половина правой бедренной кости (голотип ГИКМ, №12173/3с) с латеральной (а), дорсальной (б) и проксимальной (в) сторон, г–е – дистальный фрагмент левой локтевой кости (экз. ГИКМ, №12173/3б) с вентральной (г), дорсальной (д) и краниальной (е) сторон [Курочкин, Ганя, 1972, рис. 1, 2, с изменениями]; местонахождение Голбочика, Республика Молдова; средний сармат, верхи среднего – низы верхнего миоцена

ний горизонт среднего сармата, верхи среднего – низы верхнего миоцена.

Материал. Голотип; экз. ГИКМ, №№ 12173/3а и 3б, две дистальные половины левых локтевых костей с эпифизами из этого же местонахождения; экз. LPUI, № 63 MS, левый коракоид; местонахождение г. Кишинев, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Диагноз. Суставная поверхность противовертела и латеральная сторона эпифиза бедра сходятся под углом 90°. Краниальный край вертела, переходящий на стержень бедра, тонкий, изящный и составляет приблизительно 1/3 ширины эпифиза с латеральной стороны. Суставная поверхность противовертела и краниальная часть вертела разделены

неглубокой вырезкой. Шейка бедренной кости короткая и толстая, поэтому ямка между головой и краниальным гребнем вертела выглядит почти как равносторонний треугольник. Депрессия на латеральном крае вертела (место фиксации *m. obturator internus*) занимает половину ширины вертела. Вытянутый по длине стержня отпечаток *m. piriformis p. iliofemoralis* начинается после дистального окончания краниального гребня вертела. На длину этого отпечатка дистальнее оставлен еще один отпечаток в месте фиксации *m. piriformis p. caudofemoralis*, выраженный округлым бугорком на каудолатеральном крае стержня.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Строение дистальных эпифизов локтевых костей у бакланов очень сходно. Их можно различить только на основе конфигурации лучевой ямки, которая или имеет округлую форму, или вытянута и полого переходит на стержень и проксимальный отросток вентрального мышцелка, или отделена от прилегающей поверхности стержня отчетливым валиком. Последний план строения ямки характерен для *M. lautus*, а из современных бакланов – только для *M. pygmaeus*. Но от *M. pygmaeus* и от раннемиоценового *Nectornis miocaenus* (Milne-Edwards, 1867) *M. lautus* отличается деталями строения дорсального мышцелка: наиболее выступающий дистально участок этого мышцелка у *M. lautus* острее, а межмышцелковая сочленовная поверхность переходит от вентрального мышцелка к выступающей дистально части дорсального мышцелка по более крутой линии. Основываясь на относительных размерах и одинаковом геологическом возрасте, Е. Кесслер [Kessler, 1984] отнес к этому виду корактоид. Ранее отнесенный к этому виду экз. LPUI, № 65 MS, проксимальная часть правого карпометакарпуса [Kessler, 1984], позднее стал голотипом *Branta minor* [Kessler, Gal, 1996].

Приведенный здесь диагноз уточнен по сравнению с оригинальным.

Род *Phalacrocorax* Brisson, 1760

Phalacrocorax: [Lydekker, 1891, p. 50; Lambrecht, 1933, S. 294; Brodkorb, 1963, p. 250 (partim); Dourst, Mougin, 1979, p. 188; del Hoyo et al., 1992, p. 343; Mlíkovský, 2002, p. 71 (partim); Степанян, 2003, с. 31; Dickinson, Remsen, p. 196].

Australocorax: [Lambrecht, 1933, S. 293].

Miocorax: [Lambrecht, 1933, S. 291].

Paracorax: [Lambrecht, 1933, S. 292].

Pliocarbo: [Тугаринов, 1940а, с. 205; Brodkorb, 1963, p. 254; Дементьев, 1964, с. 687; Bocheński, 1997, p. 299].

Типовой вид – *Pelecanus carbo* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 26 современных или вымерших в историческое время видов. Ископаемые: *Ph. intermedius* (Milne-Edwards, 1867), ранний миоцен Франции, Чехии и Германии, средний миоцен Австрии; *Phalacrocorax marinavis* Shufeldt, 1915, ранний миоцен США; *Ph. anatolicus* Mourer-Chauviré, 1978, средний миоцен Турции; *Ph. longipes* Tugarinov, 1940, поздний миоцен Украины; *Ph. serdicensis* Burchak-Abramovich et Nikolov, 1984, поздний миоцен Болгарии; *Ph. femoralis* L. Miller, 1929, поздний миоцен США; *Ph. kennelli* Howard, 1949, средний плиоцен США; *Ph. wetmorei* Brodkorb, 1955, поздний миоцен США; *Ph. mongoliensis* Kurochkin, 1971, ранний плиоцен Монголии; *Ph. reliquus* Kurochkin, 1976, поздний миоцен и ранний плиоцен Монголии; *Ph. leptopus* Brodkorb, 1961, поздний миоцен – плиоцен США; *Ph. idahensis* (Marsh, 1870), поздний миоцен – плейстоцен США; *Ph. destefanii* Regalia, 1902, средний плиоцен Италии; *Ph. kennelli* Howard, 1949, плиоцен США; *Ph. goletensis* Howard, 1965, ?средний плиоцен Мексики; *Ph. filyawi* Emslie, 1995, поздний плиоцен США; *Ph. kumeyaay* Chandler, 1990, поздний плиоцен США; *Ph. rogersi* Howard, 1932, поздний плиоцен – ?ранний плейстоцен США; *Ph. chapalensis* Alvarez, 1977, поздний плиоцен – ранний плейстоцен Мексики; *Ph. macer* Brodkorb, 1958, ранний плейстоцен США; *Ph. macropus* (Cope, 1878), средний плейстоцен США.

Phalacrocorax longipes (Tugarinov, 1940)

Табл. XXI, фиг. 12, 13

Pliocarbo longipes: [Тугаринов, 1940а, с. 205, рис. 1, 2; Brodkorb, 1963, p. 254; Дементьев, 1964, с. 687, рис. 693; Воинственский, 1967, с. 14; Бурчак-Абрамович, Николов, 1984, с. 24; Bocheński, 1997, p. 299].

Phalacrocorax longipes: [Mlíkovský, 2002, p. 72].

Лектотип – ПИН, № 228/2, правый тарзометатарзус; местонахождение Шкодова Гора (окрестности Слободки, ныне в черте г. Одессы), Украина; поздний миоцен. Выделен [Brodkorb, 1963].

Материал. Лектотип; экз. ПИН, № 228/1, правая бедренная кость; типовое местонахождение.

Диагноз. Ямка на дорсальной поверхности у основания блока метатарзалии III маленькая и неглубокая; блоки метатарзалий III и IV узкие и удлинённые дистально; блок метатарзалии III выступает дистально за уровень концов двух других блоков. В целом весь тарзометатарзус грацилен и удлинён. Размеры очень крупные (немного крупнее *Ph. carbo*).

Замечания. Данный вид был первоначально описан в составе отдельного рода *Pliocarbo*. Мликовский [Mlíkovský, 2002] свел *Pliocarbo* в синонимы

Phalacrocorax, обосновав тем, что, по заключению Бурчака-Абрамовича и Николова [Бурчак-Абрамович, Николов, 1984], это типичный *Phalacrocorax*, отличающийся от *Phalacrocorax carbo* только большим размером. Данное замечание первоначально было высказано М.А. Воинственским [1967, с. 14], который тем не менее формально этот вид в род *Phalacrocorax* не возвратил.

Тугаринов [1940а] отметил несколько специфических признаков тарзометатарзуса (межблоковая вырезка глубокая, разгибательная борозда неглубокая, массивность, стройность и непропорционально большая длина тарзометатарзуса в целом), характеризующих *Pliocarbo longipes*. Изучение новых материалов по этому виду, хранящихся в ННПМ (в том числе ранее неизвестных элементов: коракоид, плечевая кость, тибiotарзус), показало, что практически все эти морфологические особенности, характерные для *Ph. longipes*, наблюдаются у всех или некоторых экземпляров современных видов рода *Phalacrocorax*. Единственным признаком в строении тарзометатарзуса, отличающим *Ph. longipes* от современных видов (помимо размеров), является отсутствие ямки на дорсальной части блока III пальца проксимальнее сочленованной поверхности. Таким образом, мы согласны с мнением М.А. Воинственского [1967], что хотя видовая самостоятельность этой формы не вызывает сомнений, отнесение ее к отдельному роду представляется неоправданным.

В первоописании Тугаринов типового материала не выделял. Позднее тарзометатарзус № 228/2 был обозначен лектотипом [Brodkorb, 1963]. Бедренная кость № 228/1 была выделена в качестве паралектотипа [Mlíkovský, 2002] ошибочно, поскольку в первоописании Тугаринов относил ее к *P. longipes* лишь условно [Тугаринов, 1940а, с. 207]. Позже Воинственский [1967] отнес к *P. longipes* костные остатки бакланов из «ряда [плиоценовых] местонахождений на юге Украины, в том числе из одесских катакомб», однако не привел более точных данных ни о материалах, ни о местонахождениях. То же самое относится и к работе Соболева [2004].

Первые бакланы из неогена окрестностей Одессы были описаны в 1886 г., при этом было выделено три формы: *Haliaeaus fossiles* var. *odessana major*, *Haliaeaus fossiles* var. *odessana media* и *Haliaeaus fossiles* var. *odessana minor* [Widhalm, 1886]. Однако ни одно из этих трех названий не может считаться пригодным, так как не удовлетворяет биномиальной номенклатуре, не выделены типы, а материалы не имеют номеров и утеряны. Тарзометатарзус *Haliaeaus fossiles* var. *odessana major* по рисунку очень подобен таковому *Pliocarbo longipes*, что отметил и Тугаринов [1940а], написав, что он «совершенно тождествен с изображением, даваемым Widhalm'ом» (с. 206). Их

тарзометатарзусы одинаковы по размерам, представляя самых крупных из всех известных ископаемых и современных бакланов. Однако тарзометатарзус самого крупного баклана Видгельма все же отличается на рисунке от *P. longipes* большей массивностью, более широким стержнем и более узким блоком метатарзалии IV. При этом остается неясным, являются ли эти отличия действительными.

Phalacrocorax mongoliensis Kurochkin, 1971

Табл. XXI, фиг. 15, 16

Phalacrocorax mongoliensis: [Курочкин, 1971, с. 59, рис. 1; 1985, с. 22, рис. 5, табл. I, фиг. 5, 6].

Голотип – ПИН, № 2614/29; дистальный эпифиз левой бедренной кости; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Медиальный мышцелок выглядит сжатым краниокаудально. Плантарная часть сочленованной поверхности медиального мышцелка уплощена. Медиальный надмышцелковый гребень представлен слабовыраженной бугристостью, развивающейся по медиальному краю каудальной части диафиза. Дистальная часть медиальной стороны диафиза, непосредственно над медиальным надмышцелком, имеет прямоугольные очертания, потому что краниальные и каудальные стороны диафиза идут параллельно. Надмышцелковая область в дистальной части диафиза на латерокаудальном его ребре в месте фиксации сухожильной петли (*ansa m. iliofibularis*) имеет слабовыраженное углубление с покатыми краями. Межмышцелковая борозда в своей каудодистальной части довольно узкая и имеет здесь хорошо выраженные сближенные ямки в местах отхождения *lig. sp. sciatum craniale*. Отпечаток крепления сухожилия *m. tibialis cranialis* довольно слабо развит и расположен на краниодистальном участке латерального мышцелка. В целом латеральный мышцелок ненамного мощнее медиального.

Распространение. Типовое местонахождение.

Phalacrocorax reliquus Kurochkin, 1976

Табл. XXI, фиг. 17, 18

Phalacrocorax reliquus: [Курочкин, 1976, с. 52, рис. 1; 1985, с. 18, рис. 4, табл. II, фиг. 1–4].

Голотип – ПИН, № 2614/74; дистальный эпифиз правой плечевой кости; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Паратип – ПИН, № 3222/36, дистальная половина левой плечевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип и паратип; экз. ПИН, № 3222/35, фрагмент проксимального эпифиза правой плечевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Вершина дорсального мыщелка утоншена и сильно завернута вентрально, поэтому в краниальной проекции значительная часть дорсального надмыщелка оказывается открытой. На внутренней части эпифиза вершина дорсального мыщелка прослеживается в виде хорошо выраженного поперечного валика. Вентральный мыщелок в дистальной проекции значительно (приблизительно на 1/5 его диаметра) выдается краниально за уровень дорсального мыщелка. Локтевая ямка неглубокая. Стигматальный отросток имеет форму почти прямоугольной площадки, дистальная его вершина укорочена и слабо выражена. Проксимальный край вентрального надмыщелкового бугорка имеет заостренную форму и весь бугорок вытянут вдоль продольной оси кости. Размеры с современных *Ph. pelagicus* и *Ph. auritus*.

Распространение. Местонахождения Чоно-Хариах и Хиргис-Нур 2 в Западной Монголии; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен и нижний плиоцен.

Отряд Ardeiformes Wagler, 1831

Семейство Ardeidae Vigors, 1825

Род *Ardeagrandsis* Kurochkin et Ganea, 1972

Ardeagrandsis: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 51; Mlíkovský, 2002, p. 68].

Типовой вид — *Ardeagrandsis arborea* Kurochkin et Ganea, 1972.

Диагноз (переработанный). В тарзометатарзусе межсуставной выступ имеет сглаженные очертания и пологий плантарный скат, проксимодистальная высота межсуставного выступа значительно уступает его латеромедиальной ширине. Дорзальная поверхность тарзометатарзуса явственно глубоковывямчатая в своей проксимальной трети, эта выемка ограничена с медиальной стороны хорошо выраженным валиком; дорзальная ямка очень грубокая, с довольно крутой проксимальной стенкой. Медиальный гребень гипотарзуса сдвинут латерально примерно на уровень межсуставного выступа. Латеральный канал гипотарзуса замкнутый. Плантарная борозда гипотарзуса лишена хорошо выраженной латеральной стенки. Выходное отверстие медиальной борозды гипотарзуса открывается примерно на уровне средней части медиального гребня гипотарзуса. Латеральное сосудистое отверстие на плантарной поверхности кости открывается примерно на уров-

не выходного отверстия медиальной борозды гипотарзуса. Медиальная парагипотарзальная ямка хорошо развита; медиальная поверхность медиального гребня гипотарзуса умеренно вогнутая. Дорсальный край кости при виде с латеральной стороны вогнутый в своей проксимальной части (непосредственно дистальнее латеральной суставной ямки) и выпуклый дистальнее.

Видовой состав. Типовой вид из среднего-позднего миоцена Молдовы.

Замечания. При первоописании систематическое положение этой цапли не было определено [Курочкин, Ганя, 1972]. Сравнение с большим числом родов показывает, что для *Ardeagrandsis* характерно сочетание как аутапоморфных, так и различных примитивных и продвинутых признаков. Аутапоморфными чертами *Ardeagrandsis* следует считать заметный проксимальный сдвиг выходного отверстия медиальной борозды гипотарзуса, наличие глубокой дорзальной ямки. Мелкий межсуставной выступ с пологим плантарным скатом характерен для морфологически примитивных современных родов *Cochlearius* и (в меньшей степени) *Tigrisoma*. В то же время для *Ardeagrandsis* характерны латеральный сдвиг гипотарзуса до уровня межсуставного выступа, как у современных *Egretta*, и сильно вытянутый дистально медиальный гребень гипотарзуса, как у *Ardea* и отчасти *Egretta* (продвинутые признаки). Борозда на дорзальной поверхности тарзометатарзуса, оконтуренная с медиальной стороны хорошо выраженным валиком, бывает выражена (хотя и в меньшей степени) у современных *Ardea* и *Egretta*. Наблюдаемое уникальное сочетание признаков проксимального тарзометатарзуса подтверждает валидность данного рода; вероятнее всего, *Ardeagrandsis* представляет форму, родственную современным *Ardea* и *Egretta*.

Ardeagrandsis arborea Kurochkin et Ganea, 1972

Рис. 67

Ardeagrandsis arborea: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 52, рис. 3, табл. I, фиг. 4–5; Bocheński, 1997, p. 301; Mlíkovský, 2002, p. 68].

Голотип – ГИКМ, № 12173/1, проксимальная часть правого тарзометатарзуса; местонахождение Голбочика в черте г. Кишинева, Молдова; низы среднего сармата, верхи среднего – низы верхнего миоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Размеры очень крупные, с современную *Ardea goliath*.

Распространение. Типовое местонахождение.

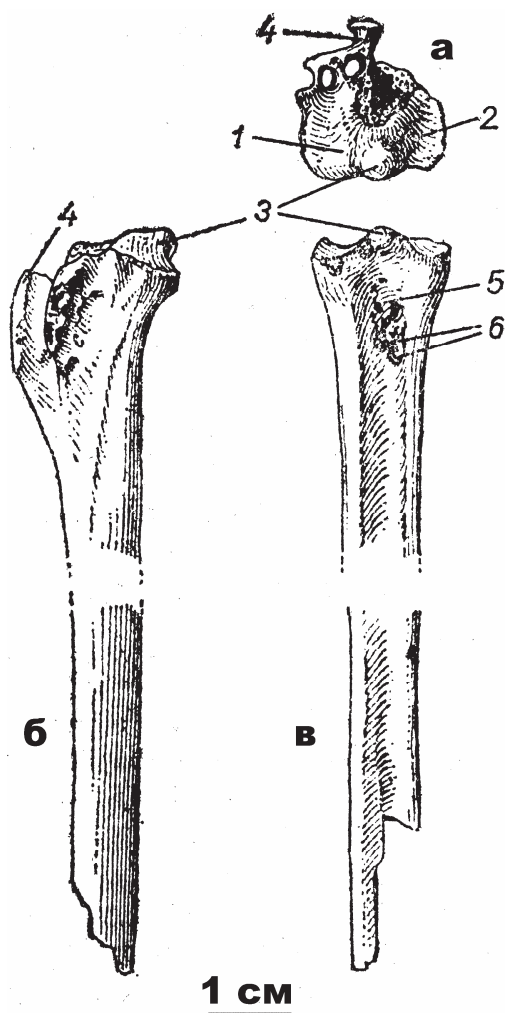


Рис. 67. *Ardeagranda arborea* Kurochkin et Ganea, 1972. Проксимальная часть правого тарзометатарзуса (ГИКМ, №12173/1) [Курочкин, Ганя, 1972, рис. 3]; местонахождение Голбочика, Республика Молдова; низы среднего сармата, верхи среднего – низы верхнего миоцена

Обозначения: 1 – латеральная суставная ямка; 2 – медиальная суставная ямка; 3 – межсуставной выступ; 4 – медиальный гребень гипотарзуса; 5 – дорсальная ямка; 6 – бугристость m. tibialis cranialis

Род *Ardea* Linnaeus, 1758

Ardea: [Brodkorb, 1963, p. 282; Payne, 1979, p. 195; del Hoyo et al., 1992, p. 405; Mlíkovský, 2002, p. 68; Степанян, 2003, с. 43; Dickinson, Remsen, 2013, p. 188].

Типовой вид – *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 12 современных видов; ископаемые: *A. aurelianensis* Milne-Edwards, 1871, ранний миоцен Франции; *Ardea sytchevskayae* Zelenkov, 2011, средний миоцен Монголии; *A. polkensis* Brodorb, 1955, плиоцен США; *A. howardae* Brodorb,

1980, поздний плиоцен Эфиопии; *Ardea bennuides* Noh, 1979, Аравийский полуостров, голоцен.

Замечания. В составе рода *Ardea* было описано множество ископаемых видов, однако многие из них перемещены в другие семейства или даже отряды птиц [Bocheński, 1995].

Ardea sytchevskayae Zelenkov, 2011

Рис. 68; табл. XXII, фиг. 7–14

Ardea sytchevskayae: [Зеленков, 2011б, с. 95, рис. 1, 2].

Голотип – ПИН, № 4869/62, левый коракоид; местонахождение Шарга, урочище Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4869/66, краниальный фрагмент правого коракоида; ПИН, № 4869/78; ПИН, №№ 4869/224 и 226, каудальные фрагменты левых коракоидов; ПИН, № 4869/225, каудальный фрагмент правого коракоида; ПИН, № 4869/78, краниальный фрагмент левой лопатки; ПИН, № 4869/15, проксимальный эпифиз правого карпометакарпуса.

Диагноз. Плечевая суставная поверхность имеет субпрямоугольную форму, ее вентрокраниальный и вентрокаудальный углы практически прямые. При виде с медиальной стороны акрокоракоидный отросток незначительно расширяется краниально. Стержень грацилен и не расширен в своей средней части. Вентральная часть грудинной сочленовной поверхности с заостренным краниальным углом. Отросток на медиальном угле не развит.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Nyctanassa* Stejneger, 1887

Nyctanassa: [Payne, 1979, p. 227; Dickinson, Remsen, 2013, p. 187].

Типовой вид – *Ardea violacea* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Один современный вид. Ископаемый *N. kobdoena* Kurochkin, 1976, поздний миоцен и ранний плиоцен Монголии.

Nyctanassa kobdoena Kurochkin, 1976

Табл. XXII, фиг. 21–23

Nyctanassa kobdoena: [Курочкин, 1976, с. 54, рис. 2; 1985, с. 23, рис. 6, табл. II, фиг. 5, 6; Zelenkov, 2013а, p. 160].

Голотип – ПИН, № 2614/86; дистальный эпифиз правого тарзометатарзуса; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

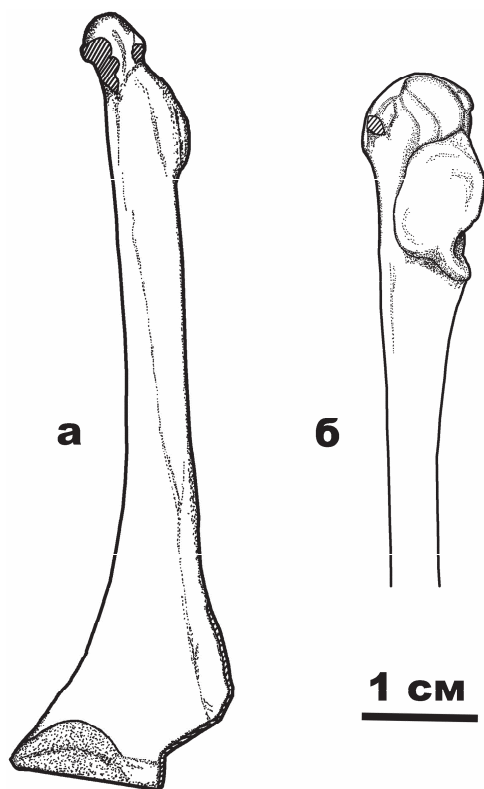


Рис. 68. *Ardea sytchevskayae* Zelenkov, 2011. Левый коракоид (голотип ПИН, №4869/62): а – с вентральной стороны, б – с медиальной стороны [Зеленков, 2011, рис. 1, с изменениями]; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

Материал. Голотип; экз. ПИН, №3222/29, эпифиз левой лопатки; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Диагноз. Акромион лопатки короткий и округлый. Суставная поверхность для сочленения с вилочкой не выражена. Гленоидная суставная поверхность узкая. В тарзометатарзусе, метатарзальные блоки широко раздвинуты. Плоскость блока метатарзалии II, параллельная оси сгибания пальца, расположена под небольшим углом к подобной плоскости блока метатарзалии III. В дистальном направлении блока метатарзалии II немного не доходит до уровня блока метатарзалии III. Плоскости блоков метатарзалий III и IV параллельны. С латеральной стороны блок метатарзалии IV имеет круглую форму. С плантарной стороны блоки метатарзалий II и IV соответственно с медиального края и с латерального края продолжают в проксимальном направлении невысокими гребнями по краям уплощенной части стержня. Дистальное сосудистое отверстие имеет очень маленький размер и щелевидную форму как с дорсальной, так и с плантарной поверхностей. Суставная поверхность метатарзалии

I выражена слабо и расположена от блока метатарзалии II на расстоянии, равном поперечной ширине стержня на уровне фасетки.

Распространение. Местонахождения Чоно-Хариах и Хиргис-Нур 2, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен и нижний плиоцен.

Замечания. Отнесение этого вида к роду *Nyctanassa* остается под вопросом; возможно, мелкую цаплю из позднего миоцена – раннего плиоцена Западной Монголии стоит выделить в отдельный род [Zelenkov, 2013a].

Ardeidae gen. indet. 1

Табл. XXII, фиг. 15–19

Ardeidae gen. indet. (Botaurinae gen. indet.): [Зеленков, 2011б, с. 99, рис. 2].

Экз. ПИН, № 4869/93, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 4869/227, фрагмент коракоида; экз. ПИН, № 4869/70, каудальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 4869/228, каудальный фрагмент коракоида; все из местонахождения Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхи среднего миоцена.

Замечания. Фрагменты коракоидов по размерам сходны с *Ardea sytchevskayae*, но отличаются рядом морфологических деталей и проявляют сходство с современными Botaurinae [Зеленков, 2011б].

Ardeidae gen. indet. 2

Табл. XXII, фиг. 20

Ardeidae gen. indet.: [Зеленков, 2011б, с. 99, рис. 2].

Экз. ПИН, № 4869/141, фрагмент дистального эпифиза левого тарзометатарзуса, и экз. ПИН, № 4869/229, фрагментарный шейный позвонок; оба из местонахождения Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхи среднего миоцена.

Замечания. Происходят от цапли меньшего размера, чем *Ardea sytchevskayae* и Ardeidae gen. indet. 1. Сходна по размерам с современной *Ardea purpurea*.

Ardeidae gen. indet. 3

Ardeidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; Горобец, 2013, с. 69].

Ardeidae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 82].

Экз. ПИН, № 2614/191, каудальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/171, дистальный фрагмент левой локтевой кости; экз. ПИН, № 2614/184, гороховидная кость; экз. без номера в коллекции ННПМ: два краниальных фрагмента левых коракоидов, краниальный фрагмент правого корако-

ида, каудальный фрагмент правого коракоида; все из местонахождения Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Экземпляры принадлежали довольно крупной цапле, морфологически они отличаются от современных родов. Коракоиды из коллекции ННПМ проявляют сходство с современным родом *Nycticorax* [Горобец, 2013].

Отряд Ciconiiformes Garrod, 1874

Семейство Ciconiidae Sundevall, 1836

Род *Leptoptilos* Lesson, 1831

Leptoptilos: [Brodkorb, 1963, p. 289; Kahl, 1979, p. 251; del Hoyo et al., 1992, p. 464; Mlíkovský, 2002, p. 100; Louchart et al., 2005b, p. 560; Dickinson, Remsen, 2013, p. 182].

Leptoptilus: [Lydekker, 1891, p. 62; Sharpe, 1899, p. 191; Зубарева, 1948, с. 114].

Типовой вид – *Ardea dubia* Gmelin, 1789, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Три современных вида; ископаемые: *L. richae* Harrison, 1974, поздний миоцен Туниса; *L. siwalicensis* Harrison, 1974, поздний миоцен Пакистана и плиоцен Индии; *L. falconeri* (Milne-Edwards, 1868), ранний–поздний плиоцен Южной Азии и Северной Африки; *L. pliocenicus* Zubareva, 1948, ранний плиоцен Украины; *L. patagonicus* Noriega et Cladera, 2008, ранний плиоцен Аргентины; *L. titan* Wetmore, 1940, средний–поздний плейстоцен о. Ява, Индонезия.

Замечания. *L. siwalicensis* был описан из позднего плиоцена Индии на основании материалов, первоначально отнесенных к *L. falconeri*. А. Лушар с соавторами [Louchart et al., 2005b] отметили, что диагностические признаки *L. siwalicensis* не позволяют однозначно установить родовую принадлежность данного вида, и предлагают обозначить эту форму как *Leptoptilos/Ephippiorhynchus* sp.

Leptoptilos pliocenicus Zubareva, 1948

Leptoptilus pliocenicus: [Зубарева, 1948, с. 114, рис. 1–6; Дементьев, 1964, с. 688, рис. 695; Brodkorb, 1964, p. 204; Vocheňski, 1997, p. 302].

Leptoptilos pliocenicus: [Mlíkovský, 2002, p. 68].

Leptoptilos cf. *falconeri*: [Louchart et al., 2005b, p. 561].

Синтипы – ИЗ НАНУ, № 8025, фрагмент правой предчелюстной кости; ИЗ НАНУ, № 8026, два фрагмента левой ветви нижней челюсти от одной особи; ИЗ НАНУ, № 7042, небольшой фрагмент правой ветви нижней челюсти; ИЗ НАНУ, № 7042,

правая квадратная кость; ИЗ НАНУ, № 6939, стержень правой плечевой кости; ИЗ НАНУ, № 8060, левый карпометакарпус; ИЗ НАНУ, № 8024, левый тарзометатарзус без проксимального эпифиза; ИЗ НАНУ, № 6502, первая фаланга III пальца лапы; все из местонахождения катакомбы г. Одессы, Украина; ранний плиоцен. Выделены [Mlíkovský, 2002, p. 68].

Материал. Синтипы.

Диагноз. Клюв длиннее и уже, более прямой и высокий, чем у современных *L. crumeniferus* и *L. dubius*. Плечевая кость на 25 % длиннее, чем у современного *L. crumeniferus*. Карпометакарпус более робустный, чем у современных видов, сухожильная борозда глубокая и широкая. Разгибательная борозда тарзометатарзуса глубокая и сужающаяся. Поперечный профиль середины стержня тарзометатарзуса прямоугольный, в отличие от субквадратного у *L. crumeniferus*. (На рис. 5 [Зубарева, 1948] ошибочно обозначены обратные характеристики, что правильно описано в тексте на с. 124.) Дистальное питательное отверстие отставлено проксимальнее, чем у современных видов. Плантарная сторона блока метатарзалии III с параллельными краями. Проксимальная фаланга третьего пальца лапы узкая и удлиненная.

Распространение. Ранний плиоцен Украины.

Замечания. А. Лушар с соавторами [Louchart et al., 2005] провели ревизию материалов всех неогеновых Leptoptilini с территории Евразии и Африки. Они заключили, что в плиоцене в Индии, Северной Африке и на Украине был распространен только один вид марабу – очень крупный *Leptoptilos falconeri* (см. также выше). К этому виду, по их заключениям, возможно, также относятся остатки марабу из Одесских катакомб, описанные В.И. Зубаревой [1948]. Такое заключение требует подтверждения на основе непосредственного сравнения ископаемых материалов.

Род *Ciconia* Brisson, 1760

Ciconia: [Lambrecht, 1933, S. 323; Brodkorb, 1963, p. 289; Kahl, 1979, p. 247; del Hoyo et al., 1992, p. 459; Mlíkovský, 2002, p. 101; Степанян, 2003, с. 49; Boles, 2005, p. 167; Dickinson, Remsen, 2013, p. 417].

Типовой вид – *Ardea ciconia* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Семь современных видов; ископаемые: ?*Ciconia minor* Harrison, 1980, ранний миоцен Кении; *C. louisebolesae* Boles, 2005, ?ранний – средний миоцен Австралии; ?*C. sarmatica* Grigorescu et Kessler, 1977, поздний миоцен Румынии; *C. gaudryi* Lambrecht, 1933, поздний миоцен Греции; *C. lucida* Kurochkin, 1982, поздний миоцен – ранний

плиоцен Монголии; ?*C. kahli* Naarhoff, 1988, ранний плиоцен Южной Африки; *C. stehlini* Jánossy, 1992, поздний плиоцен и ранний плейстоцен Венгрии; *C. maltha* L. Miller, 1910, поздний плиоцен – поздний плейстоцен США и Кубы; *C. nana* (De Vis, 1888), поздний плейстоцен Австралии.

Ciconia lucida Kurochkin, 1982
Табл. XXII, фиг. 24, 25

Ciconia lucida: [Курочкин, 1982, с. 150, рис. 1; 1985, с. 25, рис. 7, табл. III, фиг. 2–7, IV, фиг. 1–3].

Голотип – ПИН, № 3222/15; дистальная часть правого карпометакарпуса; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Паратип – ПИН, № 3222/666; полный правый карпометакарпус; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип; паратип; экз. ПИН, № 3222/56, фрагментарная правая бедренная кость; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3222/600, проксимальная половина первой фаланги III пальца лапы, местонахождение Хиргис-Нур 1, Убсунурский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен или нижний плиоцен; экз. ПИН, № 3222/679, дистальная половина первой фаланги III пальца лапы; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/72, головка правой лопатки; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Дистальная часть карпометакарпуса массивна и расширена за счет широкого симфиза между метакарпалиями. Сухожильные борозды продолжают далеко дистально – до уровня середины симфиза между метакарпалиями. На вентральной поверхности проксимального эпифиза карпометакарпуса между гороховидным отростком и малой метакарпалией проходит неглубокая канавка. Лопастевидный акромион лопатки отогнут латерально. Вертел бедренной кости сжат краниокаудально; продольная ось вертела ориентирована под тупым углом к продольной оси проксимального эпифиза бедра; медиальный надмышечковый гребень неразвит; вырезка коленной чашечки неглубока. Общие размеры превышают размеры всех современных видов рода.

Распространение. Поздний миоцен и ранний плиоцен Западной Монголии.

Надотряд Gruimorphae Cracraft, 2013

Отряд Gruiformes Vigors, 1825

Семейство Eogruidae Wetmore, 1934

Eogruidae: [Wetmore, 1934, p. 3; Cracraft, 1973, p. 71; Курочкин, 1981, с. 61; Olson, 1985, p. 154; Clarke et al., 2005b, p. 5; Mayr, 2009a, p. 102].

Типовой род – *Eogrurus* Wetmore, 1934.

Диагноз. Дистальные края латерального и медиального мышечков тибиятарзуса образуют с фронтальной плоскостью кости почти прямой угол; латеральный апофиз приближен к латеральному краю стержня; латеральная поверхность латерального мышечка почти плоская; переход от диафиза тибиятарзуса к его эпифизу плавный. В тарзометатарзусе три продольных борозды развиты на плантарной поверхности гипотарзуса; дорсальная ямка глубока; дистальное питательное отверстие невелико и расположено в неглубокой борозде; блок метатарзалии III широк и высок; блоки метатарзалий II и IV небольшие, почти одинакового размера и почти не отклонены плантарно; блок метатарзалии II приближен к блоку метатарзалии III и пропорционально уже, чем у других Grues; медиальное крыло на плантарной стороне метатарзалии II не выражено. Фаланги пальцев лапы несколько уплощены и укорочены.

Состав. Роды *Eogrurus* Wetmore, 1934, средний и поздний эоцен Китая, Монголии и Казахстана, средний миоцен Китая; *Sonogrurus* Kurochkin, 1981, ранний олигоцен Монголии.

Замечания. Семейства Eogruidae и Ergilornithidae предложено объединить в Eogruidae на основе частичной редукции или утраты блока метатарзалии II [Clarke et al., 2005b; Mayr, 2009a]. Однако Ergilornithidae характеризуются рядом апоморфий в морфологии гипотарзуса, плантарной поверхности стержня тарзометатарзуса, блоков метатарзалий III и IV, в строении фаланг пальцев лапы и в признаках дистального конца тибиятарзуса (см. диагноз Ergilornithidae). В то же время эти семейства несомненно близкородственны, и все ниже приведенные замечания справедливы как для Eogruidae, так и для Ergilornithidae.

Систематическое положение Eogruidae остается неясным; их помещение в Gruiformes в данной Работе во многом предварительно. Предполагалось [Olson, 1985; и некоторые другие], что эти птицы могут представлять предков современных страусов, однако единственной морфологической поддержкой данной точки зрения можно считать прогрессивную редукцию второй метатарзалии – признака, действительно, уникального среди птиц для Struthionidae и Eogruidae+Ergilornithidae. В то же время подав-

ляющее большинство исследователей привели детальную аргументацию против включения Eogruidae в палеогнат [Cracraft, 1973; Курочкин, 1985; Mayr, 2009]. Кладистический анализ Кларк с соавторами [Clarke et al., 2005b] указал на близость Eogruidae к современным Gruidae и Psophiidae, однако Struthionidae в этот анализ включены не были.

Большинство авторов помещали Eogruidae в состав журавлеобразных, при этом сближая их с современными так называемыми «core-Gruiformes», в которые включают современные семейства Psophiidae, Gruidae, Heliornithidae, Rallidae и Aramidae, а также ископаемые Messelornithidae, Parvigruidae и Geranoididae [Lambrecht, 1933; Wetmore, 1960; Cracraft, 1973; Курочкин, 1985; Mayr, 2009]. При этом ближайшими родственниками Eogruidae часто считаются палеогеновые североамериканские Geranoididae [Wetmore, 1960; Cracraft, 1973; Olson, 1985]. Однако единственным признаком, указывающим на возможное отнесение Eogruidae к «core-Gruiformes», оказывается строение гипотарзуса (с одним закрытым каналом). В то же время для Eogruidae характерны признаки, общие с Cariamiformes: расположенные копланарно блоки метатарзалий, склонность к редукции блока второй метатарзалии и характерное строение мышечков тибиотарзуса. Фрагментарная плечевая кость, относимая к *Ergilornis* [Курочкин, 1981], очень сходна с таковой *Strigogyps minor* (Ameghinornithidae) из палеогена Франции, которого также относят к Cariamiformes [Mouget-Chauvire, 1981; Mayr, 2009]. По строению гипотарзуса Eogruidae сходны с Otidiformes, с которыми они также сближаются по строению медиального мышечка тибиотарзуса. Примечательно, что представители Cariamiformes и Otidiformes ранее включались в состав отряда Gruiformes s.l.

Eogruidae были указаны из раннего эоцена Франции [Laurent et al., 2010, p. 96], однако позже эти находки были отнесены к другому ископаемому семейству журавлеобразных, Geranoididae [Bourdon et al., 2014].

Род *Eogrurus* Wetmore, 1934

Eogrurus: [Wetmore, 1934, p. 3; Cracraft, 1973, p. 71; Курочкин, 1981, с. 62].

Progrurus: [Бендукидзе, 1971, с. 750].

Типовой вид – *Eogrurus aeola* Wetmore, 1934.

Диагноз. Дистальный эпифиз тибиотарзуса более или менее симметричен, каудальная часть эпифиза немного опущена дистально. Латеральная суставная ямка тарзометатарзуса расположена дистальнее медиальной; гипотарзус с проксимальной стороны треугольных очертаний, с заостренным медиальным гребнем, с тремя бороздами по латероплантарной поверхности; разгибательная борозда уг-

лублена и ограничена узкими бортиками с латеральной и медиальной сторон; плантарный гребень диафиза развит незначительно; блоки метатарзалий II и IV заметно редуцированы, они немного сдвинуты плантарно по отношению к блоку метатарзалии III. Основание блока метатарзалии IV сдвинуто дистальнее по отношению к основанию блока метатарзалии II.

Видовой состав. *E. aeola* Wetmore, 1934, средний эоцен Китая и средний–верхний эоцен Южной Монголии; *E. crudus* Kurochkin, 1981, средний–верхний эоцен Центральной Монголии; *E. turanicus* (Bendukidze, 1971), средний–верхний эоцен Восточного Казахстана; *E. wetmorei* Brodkorb, 1967, средний миоцен Китая.

Eogrurus aeola Wetmore, 1934

Табл. XXI, фиг. 21–23

Eogrurus aeola: [Wetmore, 1934, p. 4, figs. 2–3; Курочкин, 1981, с. 62, рис. 1–2; Li et al., 2008, p. 369].

Голотип – AMNH, № 2936, почти полный правый тарзометатарзус; местонахождение Чимни-Бутт, Автономный р-н Внутренняя Монголия, Китай; формация Ирдын Манга, средний эоцен.

Материал. Экз. ПИН, №№ 3107/76, 105, 106, дистальные эпифизы тарзометатарзусов; экз. ПИН, №№ 3107/108–111, первые фаланги III пальца лапы; экз. ПИН, № 3107/107, 7-й или 8-й шейный позвонок; все из местонахождения Хайчин-Ула II, Южно-Гобийский аймак, Монголия; свита хайчин, средний эоцен.

Диагноз. Краниокаудальная высота проксимального эпифиза тарзометатарзуса равна его поперечной ширине; межсуставной выступ умеренно развит и под пологим углом выдается проксимально; канал гипотарзуса замкнут почти до самого его дистального конца; плантарный гребень заострен и занимает проксимальную часть диафиза и переходит на гипотарзус; блоки метатарзалии II и IV небольших размеров; блок метатарзалии III имеет удлиненную форму; крыловидный отросток с плантарной стороны на блоке метатарзалии II слабо развит; дистальное сосудистое отверстие небольшого диаметра и отодвинуто проксимально.

Распространение. Средний эоцен местонахождения Чимни-Бутт, Китай, и средний эоцен местонахождения Хайчин-Ула II, Южная Монголия.

Замечания. Образцы тибиотарзусов и тарзометатарзусов из сборов СКПЭ в Ирдын-Манге (Китай) и из сборов ССМПЭ в Хайчин-Уле II, хранящиеся в коллекции ПИН, ничем не отличаются от оригиналов *E. aeola*. Фаланги III пальца лапы имеют более укороченную, утолщенную и уплощенную форму, чем таковые у современных *Grus*. Плантарная часть сочленовных поверхностей фаланг шире

их передней стороны. Плантарная поверхность проксимального эпифиза фаланги уплощена, желобок для прохождения сухожилий совсем не выражен. Стержень фаланг имеет одинаковую ширину практически по всей длине. В местах фиксации сухожилий на боковых поверхностях дистальных эпифизов фаланг – отчетливые шероховатости. На этих основаниях они относятся к *E. aeola*. Позвонок характеризуется вытянутой формой и утоньшенными пропорциями в сравнении с теми же позвонками у *Grus* и *Balearica*. Тело позвонка сильно сжато с боков.

Eogrus turanicus (Bendukidze, 1971)

Progrus turanicus: [Бендукидзе, 1971, с. 750, рис. 1].

Eogrus turanicus: [Курочкин, 1981, с. 65].

Голотип – Институт палеобиологии АН Грузии, № 3/3, дистальный эпифиз правого тибитарзуса; местонахождение обайлинской фауны на р. Калмакпай, Казахстан; средний–верхний эоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дистальный край латерального мышелка заметно скошен назад; апофиз на внутренней поверхности медиального мышелка хорошо развит.

Распространение. Типовое местонахождение.

Eogrus crudus Kurochkin, 1981

Табл. XXIII, фиг. 1–4

Eogrus crudus: [Курочкин, 1981, с. 64, рис. 3].

Голотип – ПИН, № 3181/11, проксимальная половина правого тарзометатарзуса; местонахождение Холболджи-Нур, Долина Озер, Баян-Хонгорский аймак, Монголия; средний-верхний эоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Краниокаудальная высота проксимального эпифиза тарзометатарзуса больше его поперечной ширины; межсуставной выступ сильно выдается вперед и вверх; гипотарзус мощный; закрытая часть канала гипотарзуса занимает его проксимальную 1/3; поперечная ширина проксимального эпифиза меньше его передне-задней ширины; переход от эпифиза к диафизу плавный и постепенный; плантарный гребень диафиза не имеет продолжения на его проксимальной части, гребень имеет округленные, а не заостренные очертания.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Sonogrus* Kurochkin, 1981

Sonogrus: [Курочкин, 1981, с. 66].

Типовой вид – *Sonogrus gregalis* Kurochkin, 1981.

Диагноз. Дистальный эпифиз тибитарзуса несколько сдвинут медиально по отношению к продольной оси диафиза и уплощен во фронтальной пло-

скости; медиальный мышелок крупнее латерального; латеральный и медиальный края тибияльного блока почти не выдаются дистально, т.е. находятся на одном поперечном уровне с дистальными краями мышелков; выходное отверстие разгибательной борозды овальное; гипотарзус мощный, широкий и заметно выступает плантарно; плантарная поверхность гипотарзуса уплощена; замкнутый канал гипотарзуса открывается в проксимальной 1/4 его общей длины, открытая часть канала расположена медиальнее средней линии на плантарной поверхности эпифиза; вдоль наружного края плантарной поверхности диафиза проходит гребень высотой в 1/5 передне-задней толщины диафиза; разгибательная борозда занимает около половины ширины краниальной поверхности диафиза, латеральный и медиальный края борозды имеют сглаженные очертания; блоки метатарзалий III и IV хорошо развиты; суставные поверхности на плантарной стороне блока метатарзалии IV сходятся постепенно; блок метатарзалии II редуцирован до половины размера блока метатарзалии IV; основания блоков метатарзалии II и IV находятся почти на одном поперечном уровне; переход от диафиза тарзометатарзуса к дистальному эпифизу в виде резкого расширения эпифиза в обе стороны. Стержни и эпифизы фаланг III пальца лапы уплощены дорсовентрально; вентральная сторона эпифизов шире дорсальной; ложбинки в месте прохождения сухожилий по вентральной поверхности фаланг совсем не выражены, эти части фаланг почти плоские; хорошо развиты бугры на боковых поверхностях эпифизов двух первых фаланг в местах фиксации сухожилий.

Видовой состав. Типовой вид из позднего эоцена Монголии.

Sonogrus gregalis Kurochkin, 1981

Табл. XXIII, фиг. 5–11

Sonogrus gregalis: [Курочкин, 1981, с. 66, рис. 4–8].

Голотип – ПИН, № 3110/105, проксимальная половина левого тарзометатарзуса; местонахождение Хоер-Дзан, 70 км на северо-запад от железнодорожной станции Дзамын-Уде, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; нижняя белая толща, свита эргилийн-дзо, верхний эоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, №№ 3110/76, 107–113, 172, дистальные фрагменты тарзометатарзусов; экз. ПИН, №№ 3110/77–85, дистальные фрагменты тибитарзусов; экз. ПИН, №№ 3110/58, 114–122, 124, 127, фаланги III пальца лапы. Все из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Курочкин, 1981].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. При первоописании вида ошибочно упоминаются «паратипы» под номерами ПИН, №№ 3110/101–103, хотя они принадлежат *Ergilornis minor* и корректно указаны в перечне материалов для этого вида [Курочкин, 1981].

Eogruidae gen. indet.

Eogruidae: [Clarke et al., 2005b, fig. 2].

Экз. IGM, № 100/1447, полный правый тарзометатарзус; Монголия, Дорноговь аймак; местонахождение Алаг Цав, 30 км. к югу от сомона Улан Бадрак; пачка севкуль, свита эргилийн-дзо, верхний эоцен.

Замечания. Тарзометатарзус из местонахождения Алаг Цав короче и менее грацильный, чем соответствующий элемент *Eogrurus aeola*. Кроме того, он отличается от *E. aeola* менее вогнутой дорсальной поверхностью и более широким блоком метатарзалии III [Clarke et al., 2005b]. Данный экземпляр проявляет определенное сходство с *Sonogrurus gregalis*, но для установления его точного таксономического статуса необходима ревизия Eogruidae [Clarke et al., 2005b].

Семейство Ergilornithidae Kozlova, 1960

Ergilornithidae: [Козлова, 1960, с. 323; Brodkorb, 1967, р. 154; Курочкин, 1981, с. 70; Olson, 1985, р. 154].

Eogruidae: [Clarke et al., 2005b, p. 5; Mayr, 2009a, p. 102].

Типовой род – *Ergilornis* Kozlova, 1960.

Диагноз. В дистальном эпифизе тибиотарзуса медиальная часть тибиального блока сдвинута дистально; латеральный апофиз находится на средней линии эпифиза; внутренние поверхности латерального и медиального мыщелков выпуклые, вследствие чего просвет вырезки между мыщелками сужен в краниальной части; в дистальной проекции основание и вершина медиального гребня тибиального блока относительно узкие; латеральный гребень тибиального блока опущен дистально по отношению к латеральному мыщелку. Плантарная поверхность гипотарзуса тарзометатарзуса узкая, лишенная продольных канавок; по плантарной поверхности диафиза проходит высокий продольный плантарный гребень; блок метатарзалии II сильно редуцирован; блок метатарзалии III расширенный в дистальном направлении; блок метатарзалии IV отставлен латерально от блока метатарзалии III и выгнут дугой наружу; вырезка между блоками метатарзалий IV и III расположена на одном уровне или сдвинута немного проксимальнее вырезки между блоками метатарзалий II и III. Фаланги пальцев лапы уплощенны и укороченны.

Состав. Роды *Ergilornis* Kozlova, 1960, поздний эоцен Монголии; *Urmiornis* Mesquenet, 1908, ранний миоцен – ранний плиоцен Монголии, Казахстана, Ирана, России, Украины и Молдовы; *Amphipelargus* Lydekker, 1891, поздний миоцен Греции.

Род *Ergilornis* Kozlova, 1960

Ergilornis: [Козлова, 1960, с. 323; Дементьев, 1964, с. 679; Brodkorb, 1967, р. 154; Курочкин, 1981, с. 71].

Proergilornis: [Козлова, 1960, с. 327; Дементьев, 1964, с. 679; Brodkorb, 1967, р. 154].

Типовой вид – *Ergilornis rapidus* Kozlova, 1960.

Диагноз. Кости крыла сильно редуцированы. Проксимальный эпифиз плечевой кости уменьшен, уплощен краниокаудально, лишен выраженных головки и пекторального гребня. В дистальном эпифизе тибиотарзуса краниальная поверхность латерального мыщелка относительно узкая; при виде с дистальной стороны краниальный край латерального мыщелка расположен краниальнее вершины латерального апофиза; проксимальная поверхность латерального мыщелка вогнутая; медиальный мыщелок при виде с краниальной стороны имеет латеральный выступ; краниальная часть вырезки между мыщелками равномерно расширяется при виде с дистальной стороны; основание медиального гребня тибиального блока относительно узкое в дистальном плане; латеральный гребень тибиального блока выдвинут дистально по отношению к дистальному мыщелку; медиальный и латеральный гребни тибиального блока в дистальной проекции образуют тупой угол; расстояние между серединой дистального края надсухожильного мостика и проксимальной частью медиального мыщелка меньше, чем проксимодистальная ширина основания медиального мыщелка; дистальная апертура разгибательного канала расширена медиолатерально. В проксимальном эпифизе тарзометатарзуса очертания медиальной и латеральной суставных ямок овальные краниоплантарно; гипотарзус суженный, почти треугольный в поперечном сечении, с одним большим сухожильным каналом посередине; диафиз тарзометатарзуса медиолатерально уплощенный, скошенный на латеральную сторону и немного выгнут плантарно; поперечное сечение стержня ромбовидное; разгибательная борозда очень неглубокая и простирается вдоль всего стержня; сгибательная борозда также неглубокая, ограничена с латеральной стороны высоким гребнем; блок метатарзалии III немного отведен медиально от продольной оси кости.

Видовой состав. *E. rapidus* Kozlova, 1960 и *E. minor* (Kozlova, 1960), поздний эоцен Монголии.

Замечания. Оригинальный диагноз [Козлова, 1960] был составлен только на основании признаков тар-

зометатарзуса. Измененный диагноз Курочкина [1981] включал также и признаки тибиотарзуса. Здесь мы приводим новый диагноз, основанный, в частности, на сравнении тибиотарзусов эргильорнитид [Карху, 1997].

Ergilornis rapidus Kozlova, 1960

Табл. XXIV, фиг. 1–4

Ergilornis rapidus: [Козлова, 1960, с. 323, рис. 1; Дементьев, 1964, с. 678, рис. 681; Brodtkorb, 1967, p. 154; Курочкин, 1981, с. 71, рис. 9].

Голотип – ПИН, № 473/457, дистальные 2/3 правого тарзометатарзуса; местонахождение Эргилийн-Дзо, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; свита эргилийн-дзо, верхний эоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3110/55, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса; местонахождение Хоер-Дзан, 70 км на северо-запад от ж/д станции Дзамын-Уде, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; верхняя охристая толща, свита эргилийн-дзо, верхний эоцен.

Диагноз. Диафиз тарзометатарзуса толстый и мощный, дистальная его часть краниоплантарно уплощенна; сохраняются только два полноценных метатарзальных блока; блок метатарзалии II представлен лишь рудиментом в виде удлиненного бугорка высотой 1–1.5 мм, расположенным на уровне дистального сосудистого отверстия; между основанием блока метатарзалии III и рудиментом блока метатарзалии II проходит неглубокая выемка; блоки метатарзалий IV и III широко расставлены; блок метатарзалии IV имеет расширенное основание, характерную крючковидную форму и находится почти в одной фронтальной плоскости с блоком метатарзалии III; блок метатарзалии III широкий и укороченный; продольная ось блока метатарзалии III скошена внутрь под углом 50° по отношению к продольной оси кости. Описание см. [Козлова, 1960].

Распространение. Местонахождения Эргилийн-Дзо и Хоер-Дзан, Юго-Восточная Монголия; поздний эоцен.

Ergilornis minor (Kozlova, 1960)

Табл. XXIV, фиг. 7–12

Proergilornis minor: [Козлова, 1960, с. 327, рис. 2; Дементьев, 1964, с. 678, рис. 682; Brodtkorb, 1967, p. 154]

Ergilornis minor: [Курочкин, 1981, с. 73, рис. 10–11].

Голотип – ПИН, № 437/367, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса с частью стержня; местонахождение Эргилийн-Дзо, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; свита эргилийн-дзо, верхний эоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3109/125, полный левый тарзометатарзус; местонахождение Эргилийн-Дзо, Восточно-Гобийский аймак; свита эргилийн-дзо, верхний эоцен; экз. ПИН, №№ 3110/54, 74–75, 88–100, 106, 174, дистальные части тарзометатарзусов; местонахождение Хоер-Дзан, 70 км на северо-запад от ж/д станции Дзамын-Уде, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; нижняя белая толща, свита эргилийн-дзо, верхний эоцен; экз. ПИН, №№ 3110/70–73, 101–104, 175, 183, 184, 210, проксимальные части тарзометатарзусов; местонахождение Хоер-Дзан, 70 км на северо-запад от ж/д станции Дзамын-Уде, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; нижняя белая толща, свита эргилийн-дзо, верхний эоцен.

Диагноз. Диафиз тарзометатарзуса изыщен, удлинен, дистальная его часть округла в поперечном сечении; сохраняются все три метатарзальных блока, но блок метатарзалии II сильно редуцирован до палочковидного выроста длиной 10–12 мм, отставленного плантарно; основание блока метатарзалии IV не расширено, блок приближен к блоку метатарзалии III и в то же время сдвинут плантарно; блок метатарзалии III ориентирован вдоль продольной оси кости, его сочленовная дистальная часть в сравнении с основанием блока расширена незначительно. Описание см. [Козлова, 1960].

Распространение. Местонахождения Эргилийн-Дзо и Хоер-Дзан, Юго-Восточная Монголия; поздний эоцен.

Ergilornis sp.

Рис. 69

Ergilornis sp.: [Курочкин, 1981, с. 75, рис. 12–14].

Экз. ПИН, № 3110/60, проксимальный фрагмент рудиментарной плечевой кости; экз. ПИН, № 3110/163, конечная фаланга большого пальца кисти; экз. ПИН, №№ 3110/64–69, 86, 87, дистальные части тибиотарзусов; экз. ПИН, №№ 3110/61, 126, 128–136, первые фаланги III пальца лапы, экз. ПИН, №№ 3110/62, 125, 137–143, вторые фаланги III пальца лапы; экз. ПИН, №№ 3110/63, 144, 145, третьи фаланги III пальца лапы; экз. ПИН, № 3110/146, вторая фаланга IV пальца лапы; местонахождение Хоер-Дзан, 70 км на северо-запад от ж/д станции Дзамын-Уде, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; нижняя белая толща, свита эргилийн-дзо, верхний эоцен.

Экз. ПИН, № 2435/25, изолированный блок метатарзалии III; местонахождение Кусто, Зайсанская котловина, Восточный Казахстан; кустовская свита, нижний олигоцен.

Замечания. Плечевая кость имеет уплощенную дорсовентрально форму при общих вытянутых очертаниях эпифиза, так что дорсальный бугорок замет-

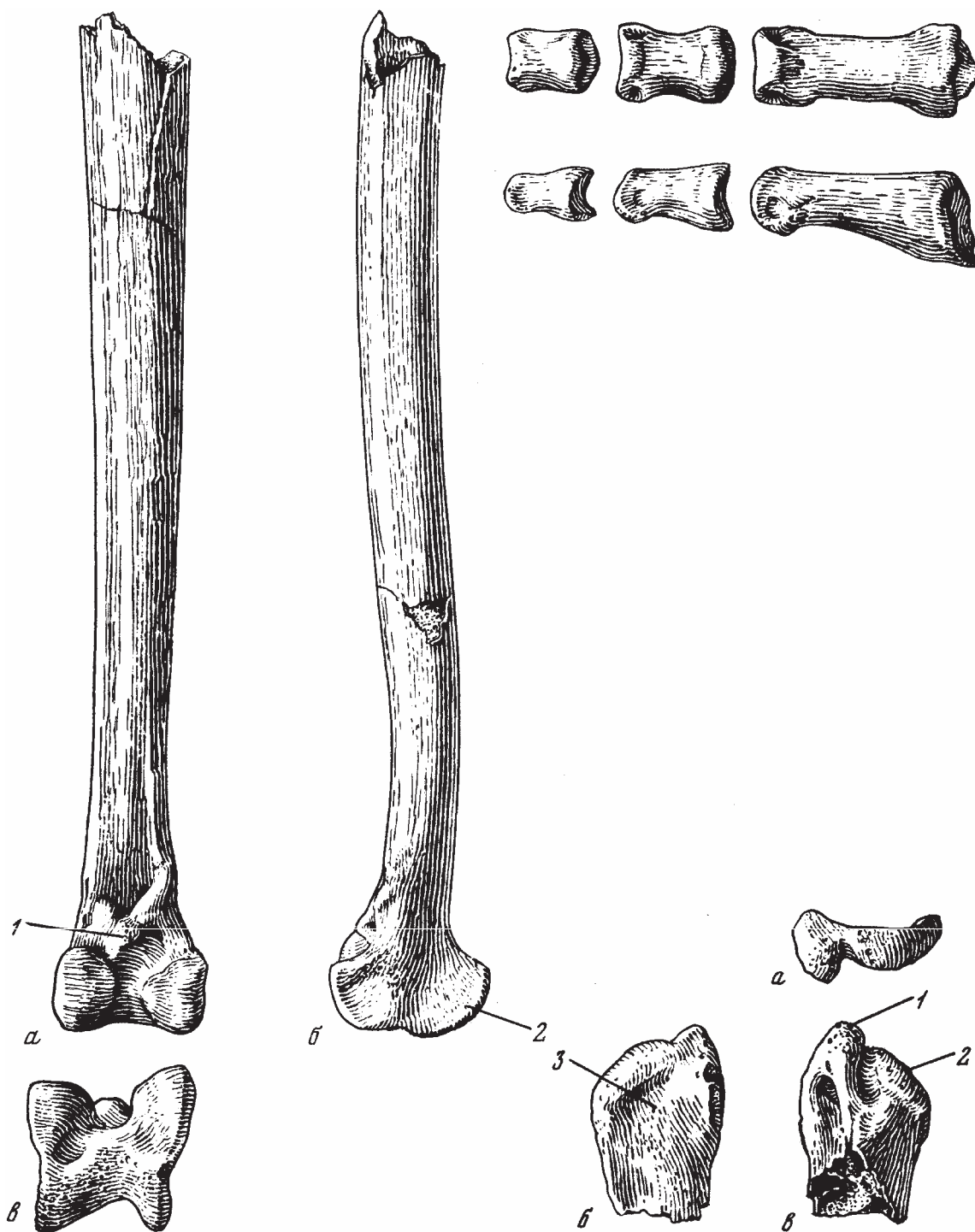


Рис. 69. *Ergilornis* sp. Фрагменты скелета: а-в – правый тибіотарзус (экз. ПИН, №3110/64) с дорсальной (а), медиальной (б) и дистальной (в) сторон; г, д – фаланги третьего пальца стопы (экз. ПИН, №№3110/61-63) с дорсальной (г) стороны и сбоку (д); е-з – проксимальный фрагмент рудиментарной плечевой кости (экз. ПИН, №3110/60) с проксимальной (е), краниальной (ж) и каудальной (з) сторон [Курочкин, 1981, рис. 12]

Обозначения: 1 – медиальный апофиз; 2 – медиальная поверхность медиального мыщелка; 3 – краниальная поверхность плечевой кости; 4 – вентральный бугорок; 5 – головка плечевой кости

но выступает проксимально за уровень головки. Головка опущена дистально и сильно редуцирована. Совершенно отсутствует пекторальный гребень, не

выражена поперечная борозда, слабо развит биципитальный гребень. Фаланга пальца крыла имеет специфически вздутую форму, укороченные пропор-

ции и притупленную дистальную вершину. Основные структурные особенности тибiotарзуса *Ergilornis* sp. сводятся к следующему: эпифиз сильно расширен в стороны по отношению к дистальной части диафиза, весь эпифиз отведен краниально от фронтальной плоскости диафиза, каудальная часть эпифиза опущена дистально, латеральный апофиз расположен у средней линии эпифиза, а не смещен наружу. Фаланги III пальца лапы *Ergilornis* sp. имеют характерно уплощенную дорсовентрально форму, расширенные эпифизы с более широкой плантарной стороной и одинаковую ширину диафизов по всей длине.

Можно предположить, что вышеперечисленные материалы из местонахождения Хоер-Дзан относятся к *E. minor*, поскольку все тарзометатарзусы, собранные в нижней белой толще, принадлежат этому виду. Однако полной достоверности в их определении нет, так как эти элементы скелета неизвестны в сочлененном состоянии, а поэтому они обозначаются только как *Ergilornis* sp. Изолированный блок метатарзалии из местонахождения Кусто также скорее всего принадлежал *E. minor*, но его фрагментарность не позволяет решить этот вопрос окончательно.

Род *Urmiornis* Mécquenem, 1908

Urmiornis: [Mécquenem, 1908, p. 54; 1925, p. 27; Lambrecht, 1933, S. 521; Бурчак-Абрамович, 1951, с. 83; Brodtkorb, 1967, p. 154; Дементьев, 1964, с. 669; Бендукидзе, 1972, с. 741; Stacraft, 1973, p. 74; Уманская, 1973, с. 31; Курочкин, 1981, с. 77; Карху, 1997, с. 107].

Amphipelargus: [Курочкин, 1985, с. 60; Olson, 1985, p. 155; Mlíkovský, 2002, p. 97].

Типовой вид – *Urmiornis maraghanus* Mécquenem, 1925.

Диагноз. Краниальная поверхность латерального мышелка дистального эпифиза тибiotарзуса относительно широка и слабовыпукла; краниальная вершина латерального мышелка находится на уровне вершины латерального апофиза при взгляде с дистальной стороны; вырезка между мышелками за счет внутренних выпуклостей латерального и медиального мышелков незначительно сужена в краниальной части при взгляде с дистальной стороны; расстояние между дистальным краем надсухожильного мостика и проксимальным участком медиального мышелка приблизительно равно ширине основания последнего при взгляде с медиальной стороны; медиальный и латеральный гребни тибiotарзального блока в дистальной проекции образуют тупой угол, при этом крыло латерального гребня заметно увеличено. Гипотарзус тарзометатарзуса имеет од-

ну открытую срединную борозду; разгибательная борозда неглубокая, но отчетливо ограничена гребнями с медиальной и латеральной сторон в проксимальных 2/3 диафиза; сгибательная борозда ясно ограничена гребнем вдоль медиальной стороны; наиболее дистальная часть диафиза уплощена краниоплантарно; блок метатарзалии III находится на одной продольной оси с диафизом; блок метатарзалии IV смещен проксимально, его дистальная сочленовная поверхность расположена почти на одном уровне с основанием сочленовной поверхности блока метатарзалии III; блок метатарзалии II полностью редуцирован.

Видовой состав. *U. brodtkorbi* Karhu, 1997, ранний миоцен Западного Казахстана; *U. maraghanus* Mécquenem, 1925, поздний миоцен Ирана; *U. ukrainus* Kurochkin, 1981, поздний миоцен Украины, Молдовы и Краснодарского края России; *U. orientalis* Kurochkin, 1981, поздний миоцен Восточного Казахстана; *U. dzabghanensis* (Kurochkin, 1985), ранний плиоцен Западной Монголии.

Замечания. К. Харрисон [Harrison, 1981] установил, что *Amphipelargus majori* Lydekker, 1891, из верхнего миоцена Греции, описанный в составе семейства Ciconiidae [Lydekker, 1891], относится к семейству Ergilornithidae и очень сходен с *Urmiornis maraghanus*, с которым может быть конспецифичным. При этом решение о старшинстве названия *Amphipelargus*, 1891 перед *Urmiornis*, 1908 не было принято, но было одновременно реализовано Курочкиным [1985] и Олсоном [Olson, 1985], а позднее поддержано Мликовским [Mlíkovský, 2002]. А.А. Карху [1997] поддержал родство *Amphipelargus* с эргильорнитидами, однако, сравнив детали анатомии тибiotарзуса, подтвердил самостоятельность родов *Amphipelargus* и *Urmiornis*.

Urmiornis ukrainus Kurochkin, 1981

Табл. XXIV, фиг. 1, 2

Urmiornis sp.: [Ласкарев, 1912, с. 41; Бурчак-Абрамович, 1951, с. 84, рис. 1–2; Уманская, 1973, с. 73, рис. без номера].

Urmiornis ukrainus: [Курочкин, 1981, с. 78; Wocheński, 1997, p. 315].

Urmiornis maraghanus: [Бендукидзе, 1972, с. 741, рис. без номера].

Amphipelargus ukrainus: [Mlíkovský, 2002, p. 97].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 25-2589 (хранится в ННПМ), дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса; местонахождение Гребеники, Одесская обл., Украина; верхний миоцен, мзотис.

Материал. Экз. в коллекции Армавирского краеведческого музея, № 3009, два дистальных фрагмента тибiotарзуса, окрестности г. Армавир, Краснодарский край, Россия; армавирская свита, верх-

ний миоцен; экз. ПИН, № 298/1, полный правый тарзометатарзус (слепок); местонахождение Колкотова Балка в окрестностях г. Тирасполя, Молдова; верхний миоцен, мэотис (судьба оригинала этого экземпляра неизвестна); экз. ИЗ НАНУ, № 45-3085 (хранится в ННПМ), дистальный фрагмент правого тибиотарзуса из окрестностей с. Морозовка, Одесская область, Украина; верхний миоцен, мэотис; экз. ИЗ НАНУ, № 25-1696 (хранится в ННПМ), первая фаланга III пальца, и ИЗ НАНУ, № 25-1697, вторая фаланга III пальца и первая фаланга IV пальца лапы (под одним номером значатся две фаланги); местонахождение Гребеники, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Диагноз. Блок метатарзалии III дистально немного расширяется; блок метатарзалии IV средней своей частью немного отведен наружу, а дистальным концом приближен к блоку метатарзалии III.

Распространение. Поздний миоцен Северного Кавказа, Южной Украины и Молдовы.

Замечания. Курочкин [1981] отмечает отличия *U. ukrainus* от *U. maraghanus*, однако валидность *U. ukrainus* требует подтверждения.

Urmioris orientalis Kurochkin, 1981

Рис. 70

Urmioris maraghanus: [Cracraft, 1973, p. 74].

Urmioris sp.: [Kurochkin, 1976, p. 85].

Urmioris orientalis: [Курочкин, 1981, с. 80, рис. 15–19].

Голотип – ПИН, № 2433/467, фрагмент дистального эпифиза правого тибиотарзуса; местонахождение Калмакпай, в 60 км на юго-восток от г. Зайсан, Восточно-Казахстанская обл., Казахстан; карабулакская свита, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2433/469, фрагмент шейного позвонка; экз. ПИН, № 2433/465, дистальный фрагмент тибиотарзуса и проксимальный фрагмент тарзометатарзуса в сочленении; экз. ПИН, № 2432/80, дистальный фрагмент тибиотарзуса; экз. ПИН, № 2433/468, проксимальный фрагмент тарзометатарзуса; экз. ПИН, №№ 2432/81, 2433/1, 473, 478, 479, 480, 493, дистальные фрагменты тарзометатарзусов; экз. ПИН, №№ 2432/82, 2433/2-4, 466, 471, 472, 474, 476, 481-486, фаланги III пальца стопы; экз. ПИН, №№ 2433/470, 475, 477, 487–492, фаланги IV пальца стопы.

Диагноз. Вырезка между мышелками дистального эпифиза тибиотарзуса замкнута спереди выступами мышелков, так что задняя часть этой вырезки шире, чем передняя; выходное отверстие разгибательного канала расположено ближе к внутреннему краю основания эпифиза; ширина вырезки между мышелками с дистальной стороны меньше половины передне-задней ширины медиального мышелка;

ребри тиббиального блока утоньшены и удлинены, медиальный гребень тиббиального блока высоко поднят проксимально; медиальный мышелок опущен дистально; дистальная часть диафиза тибиотарзуса расширена, так что переход от диафиза к эпифизу происходит по пологой кривой.

Распространение. Типовое местонахождение.

Urmioris dzabghanensis (Kurochkin, 1985)

Рис. 71

Amphipelargus dzabghanensis: [Курочкин, 1985, с. 64, рис. 28, 29, табл. VIII, фиг. 1–8 (partim)].

Голотип – ПИН, № 2737/396, дистальная половина правого тибиотарзуса; местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2737/395, дистальный эпифиз левого тибиотарзуса, экз. ПИН, № 2737/392, проксимальный эпифиз правого тарзометатарзуса с частью диафиза; экз. ПИН, №№ 2737/393, 394, дистальные эпифизы левого и правого тарзометатарзусов – соответственно местонахождение Дзагсо-Хаирхан 4, правый берег р. Дзабхан-Гол к юго-востоку от г. Дзагсо-Хайрхан-Обо, Убсунурский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Медиальный гребень тиббиального блока и латеральный апофиз очень мощные, каудальная половина медиального мышелка сильно выдается в дистальном направлении; передне-задний диаметр эпифиза, измеренный через вырезку между мышелками, равен половине передне-заднего диаметра медиального мышелка. Крупнее других видов рода.

Распространение. Нижний плиоцен местонахождений Чоно-Хариах 2 и Дзагсо-Хаирхан 4 в Западной Монголии.

Urmioris brodkorbi Karhu, 1997

Табл. XXIV, фиг. 5, 6

Urmioris brodkorbi: [Карху, 1997, с. 107, рис. 1].

Голотип – ПИН, № 4600/1, дистальный эпифиз левого тибиотарзуса; местонахождение Мынсуалмас, Мангистауская обл., Казахстан; нижний тархан, нижний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4600/2, базальная фаланга III пальца левой лапы, типовое местонахождение; экз. ПИН, № 4516/503, проксимальный фрагмент правого тарзометатарзуса; экз. ПИН, № 4516/504, вторая фаланга IV пальца левой лапы – оба из местонахождения Алтыншокусу, Западный Казахстан; верхняя часть аральской свиты, нижний миоцен.

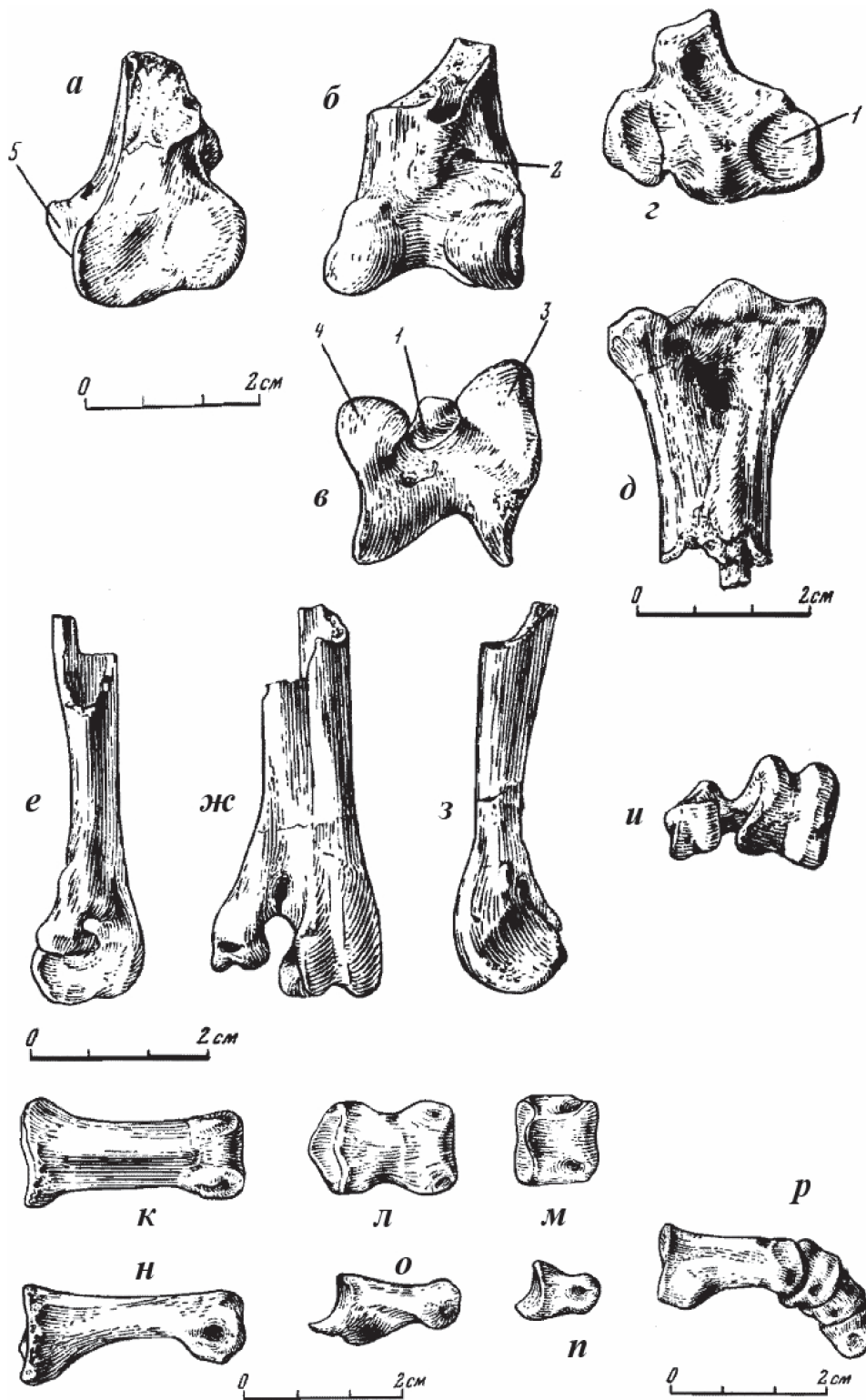


Рис. 70. *Urmiaornis orientalis* Kurochkin, 1981. Фрагменты скелета: а–в – фрагмент дистального эпифиза правого тибиятарзуса (голотип ПИН, №2433/467) с латеральной (а), дорсальной (б) и дистальной (в) сторон, г–д – проксимальный фрагмент тарзометатарзуса (экз. ПИН, №2433/468) с проксимальной (г) и дорсальной (д) сторон, е–и – дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса (экз. ПИН, №2433/1) с латеральной (е), дорсальной (ж), медиальной (з) и дистальной (и) сторон, к–п – фаланги III пальца стопы (экз. ПИН, №№ 2433/2–4) с дорсальной стороны (к–м) и сбоку (н–п), р – фаланги IV пальца стопы (экз. ПИН, №2433/470) сбоку [Курочкин, 1981, рис. 15–19]; местонахождение Калмакпай, Казахстан; карабулакская свита, верхний миоцен

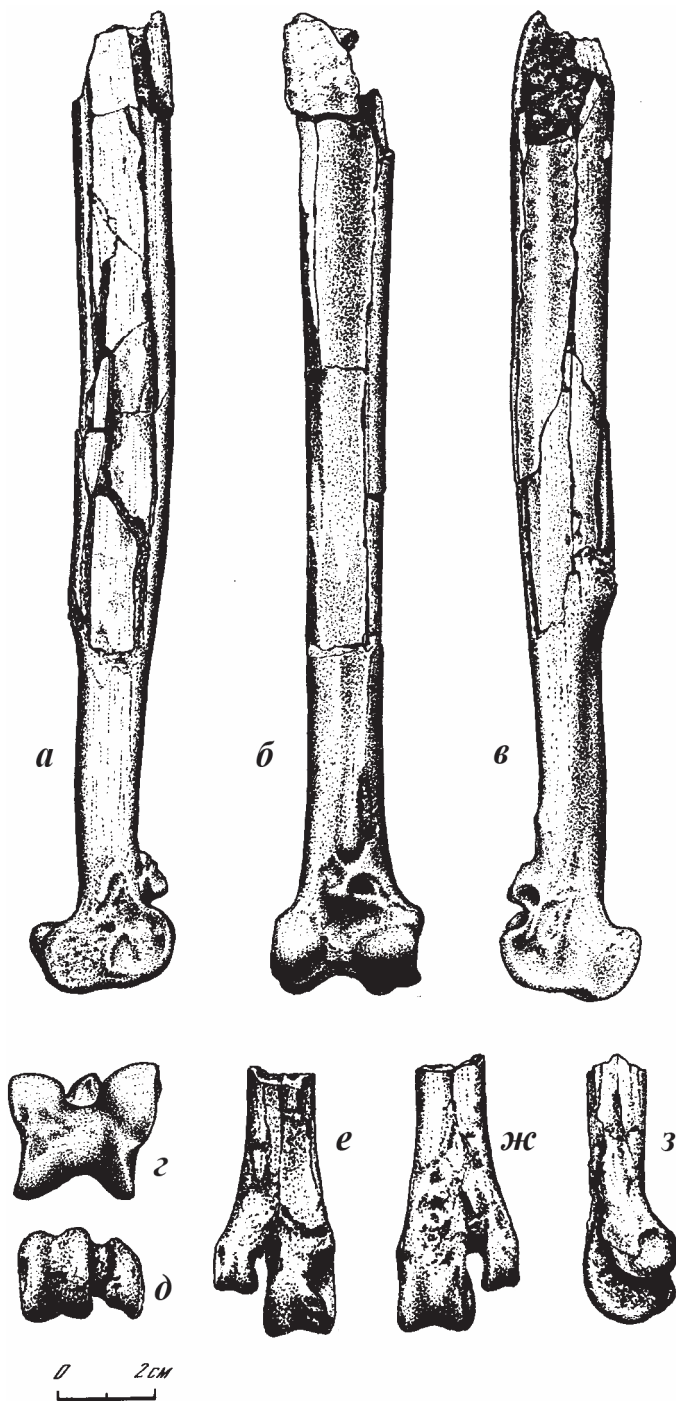


Рис. 71. *Urmioris dzabghanensis* (Kurochkin, 1985). Фрагменты скелета: а–г – дистальная половина правого тибіотарзуса (голотип ПИН, №2737/396) с латеральной (а), дорсальной (б), медиальной (в) и дистальной (г) сторон, д–з – дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса (экз. ПИН, №2737/393) с дистальной (д), плантарной (е), дорсальной (ж) и латеральной (з) сторон [Курочкин, 1985, рис. 28–29]; а–г – местонахождение Чоно-Хариах 2, Западная Монголия, д–з – местонахождение Дзагсо-Хаирхан 4, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен

Диагноз. Ширина вырезки между мыщелками тибіотарзуса меньше медиолатеральной ширины дистальной апертуры разгибательного канала; вырезка между мыщелками при виде с дистальной стороны сужена в краниальной части выступающими в просвет борозды медиальным и латеральным краями латерального медиального мыщелков соответственно.

Распространение. Ранний миоцен Казахстана.

Urmioris sp.

Urmioris sp.: [Курочкин, 1981, с. 82].

Urmioris orientalis: [Курочкин, 1981, с. 80].

Urmioris dzabghanensis: [Курочкин, 1985, с. 64].

Экз. ПИН, № 2413/7471, дистальная половина первой фаланги III пальца, местонахождение Гусиный перелет, г. Павлодар, Восточно-Казахстанская обл., Казахстан; низы павлодарской свиты, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3222/14, третья фаланга III пальца лапы, местонахождение Хиргис-Нур 2, Уб-

сунурский аймак, Западная Монголия; верхняя под- свита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Замечания. Фаланга III пальца лапы из местона- хождения Хиргис-Нур 2 первоначально была вклю- чена в число материалов по *Urmionis orientalis* [Ку- рочкин, 1981], а позднее – в *U. dzabghanensis* [Ку- рочкин, 1985]. Для уточнения систематического по- ложения эргильорнитиды из местонахождения Хир- гис-Нур 2 необходим дополнительный материал.

Дистальная сочленовная поверхность фаланги из местонахождения Павлодар довольно высокая, плантарный гребень ее медиального надмыщелка направлен почти вертикально. Размеры, мм: наи- меньшая высота дистальной сочленовной поверхно- сти 7,2, наибольшая ее ширина 13,1; наименьшая ширина диафиза фаланги 9,4, наименьшая его вы- сота 7,0.

Семейство Gruidae Vigors, 1825

Род *Grus* Brisson, 1760

Grus: [Lydekker, 1891, p. 160; Peters, 1934, p. 150; Brodtkorb, 1967, p. 151; del Hoyo et al., 1996, p. 85; Mlíkovský, 2002, p. 89; Степанян, 2003, с. 173; Dickinson, Remsen, 2013, p. 424].

Типовой вид – *Ardea grus* Linnaeus, 1758, со- временный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Восемь современных видов. Ис- копаемые: *G. pentelici* Gaudry, 1862, поздний мио- цен Венгрии, Греции и Афганистана; *G. conferta* A. Miller et Sibley, 1942, поздний миоцен США; *G. nannodes* Wetmore et Martin, 1930, поздний миоцен – ранний плиоцен США; *G. haydeni* Marsh, 1870, поздний миоцен – ранний плиоцен США; *G. molda- vica* (Kurochkin et Ganea, 1972), поздний миоцен Молдавии; *Grus mongolica* (Kurochkin, 1985), ран- ний плиоцен Монголии; *G. primigenia* Milne-Edwards, 1869, плейстоцен Испании, Франции и Англии, а также голоцен Англии и Германии; *G. melitensis* Lydekker, 1890, поздний плейстоцен Мальты; *G. bo- hatschevi* (Serebrovsky, 1940), поздний плейстоцен Азербайджана.

Замечания. *Grus afghana* Mourer-Chauviré et al., 1985 из верхнего миоцена Афганистана был сведен в младшие синонимы вида *G. pentelici* Мликовским [Mlíkovský, 2002], однако данное таксономическое заключение требует подтверждения, так же как и выполненное этим автором [Mlíkovský, 2002] пере- мещение *Probalearica moldavica* Kurochkin et Ga- nea, 1972 в род *Grus*. *G. melitensis* Lydekker, 1890 из плейстоцена Мальты был синонимизирован с кон- тинентальным видом *G. primigenia* Milne-Edwards, 1869 без каких-либо оснований; см. [Mlíkovský, 2002, p. 92].

Grus bohatschevi (Serebrovsky, 1940)

Sarcogeranus Bohatschevi: [Серебровский, 1940а, с. 767, фиг. 1 Е, F; 1940б, с. 74; Дементьев, 1964, с. 697; Mlíkovský, 2002, с. 91].

Leucogeranus Bohatschevi: [Серебровский, 1941а, с. 475; 1948, с. 43, рис. 35].

Grus leucogeranus bogatshevi: [Дементьев, 1964, с. 678, рис. 680].

Grus bohatschevi: [Brodtkorb, 1967, p. 151].

Голотип – ЕИМ, № R 2, частичный череп; мес- тонахождение Бинагады, в черте г. Баку, Азербай- джан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Над глазами лобные кости заметно выпуклые сужаются в средней части, а рострально расширяются; переход от лобных костей к носовым крестцовой; размеры очень крупные.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002, с. 91] отнес этот вид к *G. primigenia* Milne-Edwards, 1869 из Франции, с которым синонимизировал также *G. melitensis* Lydekker, 1890 с о. Мальта. По всему югу Европы в позднем плейстоцене и голоцене извест- ны остатки крупных журавлей, требующих тоталь- ной ревизии [Stewart, 2007]. Возможно, *G. bohatschevi* относится к одному из ранее описанных видов.

Мликовский [Mlíkovský, 2002, с. 91], заметил, что у Серебровского [1941а] видовое имя написано с ошибкой, что не соответствует действительности, поскольку во всех работах Серебровского видовое название пишется как «*Bohatschevi*». Ошибка в на- писании видового имени (*bohatschevi*) на самом деле допущена Бродкорбом [Brodtkorb, 1967] и повторе- на в работе Мликовского [Mlíkovský, 2002].

Grus moldavica (Kurochkin et Ganea, 1972)

Рис. 72

Probalearica moldavica: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 64, рис. 11, табл II, фиг. 9; Bocheński, 1997, p. 314].

Grus moldavica: [Mlíkovský, 2002, p. 89].

Голотип – ГИКМ, № 12173/6, дистальный эпи- физ левого тибіотарзуса; местонахождение Голбо- чика в черте г. Кишинева, Молдова; среднесармат- ские известняки, нижний стратиграфический уро- вень, верхи среднего – низы верхнего миоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Разгибательная борозда занимает поч- ти всю дорсальную поверхность дистальной части стержня; разгибательный канал и его выходное от- верстие очень сильно сдвинуты медиально; надсу- хожильный мостик неширокий и расположен почти перпендикулярно длинной оси кости; латеральный апофиз заходит дистальным концом дальше уровня дистального края надсухожильного мостика; высту-

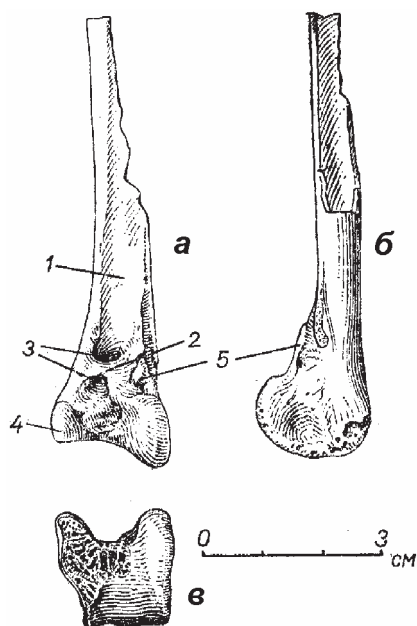


Рис. 72. *Grus moldavica* (Kurochkin et Ganea, 1972). Дистальный эпифиз левого тибіотарзуса (голотип ГИКМ, №12173/6) с краниальной (а), латеральной (б) и дистальной (в) сторон [Курочкин, Ганя, 1972, рис. 11]; местонахождение Голбочика, Молдова; верхи среднего – низы верхнего миоцена

Обозначения: 1 – разгибательная борозда; 2 – надсухожильный мостик; 3 – апертурсы разгибательного канала; 4 – медиальный мыщелок; 5 – наружный апофиз

пающие дорсально части мыщелков находятся на одном уровне; медиальный мыщелок изящный; общая дорсоплантарная высота эпифиза незначительно превышает его боковую ширину.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Систематическое положение данной формы требует подтверждения.

Grus mongolica (Kurochkin, 1985)
Табл. XXV, фиг. 5–8

Probalearica mongolica: [Курочкин, 1985, с. 58, рис. 27, табл. VII, фиг. 5–8].

Grus mongolica: [Zelenkov, 2013a, p. 161, fig. 5].

Голотип – ПИН, № 3378/45, дистальный фрагмент левого тибіотарзуса; местонахождение Чоно-Хариах, Монголия, Кобдосский Аймак; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3222/43, фрагментарный дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса; экз. ПИН, № 3222/670, левая квадратная кость; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия, Убусунурский аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Диагноз. Медиальный мыщелок тибіотарзуса узкий; выходное отверстие разгибательного канала

имеет округлые очертания; отпечаток крепления сухожилия, располагающийся на медиальной стороне краниальной поверхности стержня, укорочен и ко-со ориентирован; тибіальный блок узкий. Размеры крупные (с современного *G. leucogeranus*). По: [Zelenkov, 2013a].

Распространение. Поздний миоцен и ранний плиоцен Западной Монголии.

Замечания. Этот журавль первоначально был помещен в ископаемый род *Probalearica* Lambrecht, 1933 [Курочкин, 1985], который, в свою очередь, был установлен для *Grus problematica* Milne-Edwards, 1871, известного по фрагментам черепа и грудины из верхнего олигоцена – нижнего миоцена Франции. Было показано [Cheneval, Escuillié, 1992; Mouget-Chauviré, 2001], что типовой вид *P. problematica* должен считаться младшим синонимом фламингоподобной птицы *Palaelodus ambiguus* Milne-Edwards, 1863. В то же время морфология тибіотарзуса журавля из неогена Монголии не выходит за пределы изменчивости, характерной для современного рода *Grus* [Zelenkov, 2013a].

Подотряд Ralli Reichenbach, 1849

Семейство Rallidae Rafinesque, 1815

Род *Tertiariaporphyryula* Kurochkin et Ganea, 1972

Tertiariaporphyryula: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 66].

Типовой вид – *Rallus beaumonti* Milne-Edwards, 1869.

Диагноз. Вентральный надмышцелок слабо выдвинут вентрально и сильно выдается дистально, сгибательный отросток узок при виде с вентральной стороны, вентральное обрамление отпечатка плечевой мышцы развито слабо, бугристость, идущая вентрально от дорсального надмышцелкового отростка, хорошо выражена.

Видовой состав. *Tertiariaporphyryula beaumonti* (Milne-Edwards, 1869), средний миоцен Франции; *T. tugarinovi* (Kurochkin, 1980), средний миоцен Монголии.

Замечания. Типовой вид этого рода традиционно включался в неогеновый род *Palaeoaramides*. Однако недавно было показано, что *Rallus beaumonti* не может относиться к роду *Palaeoaramides* [De Pietri, Maug, 2014], поэтому здесь мы используем предложенное Курочкиным родовое название *Tertiariaporphyryula*.

Оригинальный диагноз рода *Tertiariaporphyryula* [Курочкин, Ганя, 1972] не может считаться валидным, поскольку он был составлен с учетом включения в этот род *Tertiariaporphyryula lungi* и на основе признаков тибіотарзуса, который демонстрирует довольно однообразную морфологию у пастушко-

вых. Здесь приведен новый предварительный диагноз рода, основанный на признаках, характеризующих *Tertiariaporphyryula beaumonti* и *T. tugarinovi*. *Tertiariaporphyryula lungi*, первоначально включенный в этот род [Курочкин, Ганя, 1972], здесь выделен в отдельный род.

Tertiariaporphyryula tugarinovi (Kurochkin, 1980)
Табл. XXV, фиг. 25, 26

Palaeoaramides tugarinovi: [Kurochkin, 1980, p. 69, fig. 1, fig. 5a; Курочкин, 1985, с. 66, Табл. VIII, фиг. 3, 4, рис. 30; Mlíkovský, 2002, p. 174].

Голотип – ПИН, № 2614/121, дистальный эпифиз правой плечевой кости; местонахождение Шарга, Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дорсальная триципитальная борозда заметно менее глубокая, чем у *T. beaumonti*; дорсальный надмышцелковый отросток развит сильнее, а дорсальный надмышцелок – слабее. Размеры несколько мельче, чем у *Rallus beaumonti*.

Распространение. Типовое местонахождение и местонахождение Хиргис-Нур 2 в Западной Монголии.

Замечания. Пастушок из местонахождения Шарга был первоначально описан в качестве нового вида в составе рода *Palaeoaramides* [Kurochkin, 1980]. Этот род был создан Ламбрехтом [Lambrecht, 1933] для пастушка *Rallus christyi* Milne-Edwards, 1869, описанного из раннего миоцена Франции. Крэк-рафт [Cracraft, 1973] провел ревизию неогеновых пастушков, в результате которой включил в род *Palaeoaramides* еще два вида: *Rallus beaumonti* Milne-Edwards, 1869 из среднего миоцена Франции и позднемиоценовый *P. minutus* Cracraft, 1973, также с территории Франции. В результате этой ревизии род *Palaeoaramides* превратился в настоящую «мусорную корзину», и лишь недавно было показано, что среднемиоценовый *Rallus beaumonti* не может относиться к этому роду [De Pietri, Maug, 2014]. Еще сомнительнее включение в *Palaeoaramides* мелкого позднемиоценового *P. minutus*.

Курочкиным [1985] были отмечены заметное остеологическое сходство между *P. tugarinovi* и *P. beaumonti* и близость их размеров, на основании чего Ж. Шеневаль [Cheneval, 2000] предположил возможность их синонимии. Однако между двумя формами все же имеются различия [Курочкин, 1985], поэтому здесь подтверждается видовая самостоятельность *P. tugarinovi*.

К *P. tugarinovi* ранее были отнесены также материалы из верхнего миоцена местонахождения Хиргис-Нур 2, что было обусловлено ранними представлениями о близком возрасте этого местонаж-

дения и местонахождения Шарга [Курочкин, 1985]. Теперь известно, что местонахождение Шарга значительно более древнее [см. Зеленков, Курочкин, 2009а], а в фаунах Шарги и Хирис-Нура 2 общих элементов не отмечено [Зеленков, Курочкин, 2011]. По этой причине мы исключаем материалы из Хиргис-Нура 2 из *P. tugarinovi*.

Род *Paraortygometra* Lambrecht, 1933

Paraortygometra: [Lambrecht, 1933, S. 462; Cracraft, 1973, p. 33; Mlíkovský, 2002, p. 174; De Pietri, Maug, 2014, p. 7].

Типовой вид – *Rallus porzanoides* Milne-Edwards, 1869.

Диагноз. В плечевой кости головка нависает над вырезкой головки, вентральная пневматическая впадина глубокая, поперечная борозда округлая; вентральный надмышцелок умеренно выдвинут краиниально; отпечаток плечевой мышцы глубокий; дорсальная триципитальная борозда мелкая. В тарзо-метатарзусе на медиальной стороне гипотарзуса развиты два канала, два желобка развиты на латеральной стороне гипотарзуса; блок метатарзалии II умеренно сдвинут каудально. По: [Cracraft, 1973].

Видовой состав. Типовой вид из раннего миоцена Европы.

Замечания. В. Де Пиетри и Майр [De Pietri, Maug, 2014] привели новый дифференциальный диагноз рода, в который они включили признаки, отличающие *Paraortygometra* только от других олигоценых и раннемиоценовых родов пастушковых.

Paraortygometra sp.

Rallidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Paraortygometra sp. nov.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 83].

Экз. ПИН, № 2614/173, дистальный фрагмент левой плечевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Данный образец принадлежит новому неопisanному виду в составе рода.

Род *Mioporphyrula* Zelenkov, nom. nov.

Tertiariaporphyryula (partim): [Курочкин, Ганя, 1972, с. 66].

Palaeoaramides (partim): [Olson, 1977b, p. 346 (partim); Mlíkovský, 2002, p. 174].

Название рода от «миоцен» и современного рода пастушков *Porphyryula*.

Типовой вид – *Tertiariaporphyryula lungi* Kurochkin et Ganea, 1972.

Диагноз. Межмышцелковая вырезка заметно расширена. Отпечаток дистального сухожилия *m. fibularis brevis* расположен на линии соприкосновения краниальной и латеральной поверхностей дистальной части диафиза, так что отпечаток срезает угловатый край диафиза; выходное отверстие разгибательного канала округлое; бугорок на надсухожильном мостике отсутствует.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Род *Tertiariaporphyru* был выделен Курочкиным и Ганей [1972] для *T. lungi* и *Rallus beaumonti*, при этом именно последний вид был обозначен как типовой. Долгое время *Rallus beaumonti* включался в род *Palaeoaramides*, поэтому родовое название *Tertiariaporphyru* считалось младшим синонимом *Palaeoaramides*. Однако недавно было показано, что *Rallus beaumonti* не может относиться к роду *Palaeoaramides* [De Pietri, Mayr, 2014].

Tertiariaporphyru lungi не может сближаться с *Rallus beaumonti*. Молдавский вид, несомненно, представляет отдельный род, близкий современному роду *Porphyru*. Здесь мы предлагаем для него новое название *Mioporphyru*. *Tertiariaporphyru lungi* не может быть отнесена к роду *Palaeoaramides*, для которого характерна узкая межмышцелковая вырезка, как у подавляющего большинства современных и ископаемых пастушков.

Mioporphyru lungi (Kurochkin et Ganea, 1972),
comb. nov.
Рис. 73

Tertiariaporphyru lungi: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 67, рис. 12, табл. II, фиг. 10].

Palaeoaramides lungi: [Olson, 1977b, p. 346; Vocheňski, 1997, p. 312; Mlíkovský, 2002, p. 175].

Голотип – ТГПИ, № 4/60, дистальная часть правого тибиятарзуса; местонахождение Бужоры, Котовский район, Молдова; низы среднего сармата, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Pastushkinia* Zelenkov, 2013

Pastushkinia: [Zelenkov, 2013a, p. 163].

Типовой вид – *Crex zashigini* Kurochkin, 1980.

Диагноз. Ширина дистального эпифиза плечевой кости более чем в два раза превышает его высоту (краниокаудальную); краниальная поверхность между вентральным надмышцелковым бугорком и дорсальной поверхностью кости отчетливо вогнутая; вентральная триципитальная борозда широкая и мелкая. По [Zelenkov, 2013a].

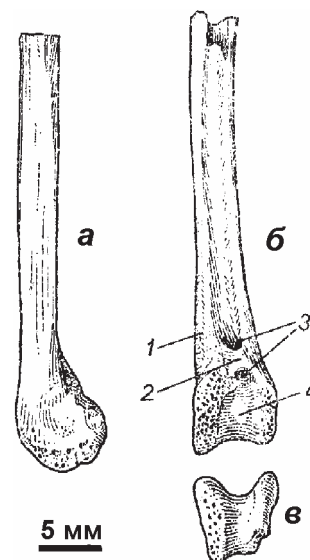


Рис. 73. *Mioporphyru lungi* (Kurochkin et Ganea, 1972). Дистальная часть правого тибиятарзуса (голотип ТГПИ, №4/60) с латеральной (а), краниальной (б) и дистальной (в) сторон [Курочкин, Ганя, 1972, рис. 12]; местонахождение Бужоры, Республика Молдова; низы среднего сармата, верхи среднего – низы верхнего миоцена

Обозначения: 1 – отпечаток *m. peroneus brevis*; 2 – надсухожильный мостик; 3 – апертуры разгибательного канала; 4 – межмышцелковая вырезка

Видовой состав. Типовой вид из раннего плиоцена Монголии.

Pastushkinia zashigini (Kurochkin, 1980)
Табл. XXV, фиг. 27, 28

Crex zashigini: [Kurochkin, 1980, p. 72, fig. 4, 5f; Курочкин, 1985, с. 69, табл. IX, фиг. 1, 2, рис. 31.

Pastushkinia zashigini: [Zelenkov, 2013a, p. 164].

Голотип – ПИН, № 2614/90, дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

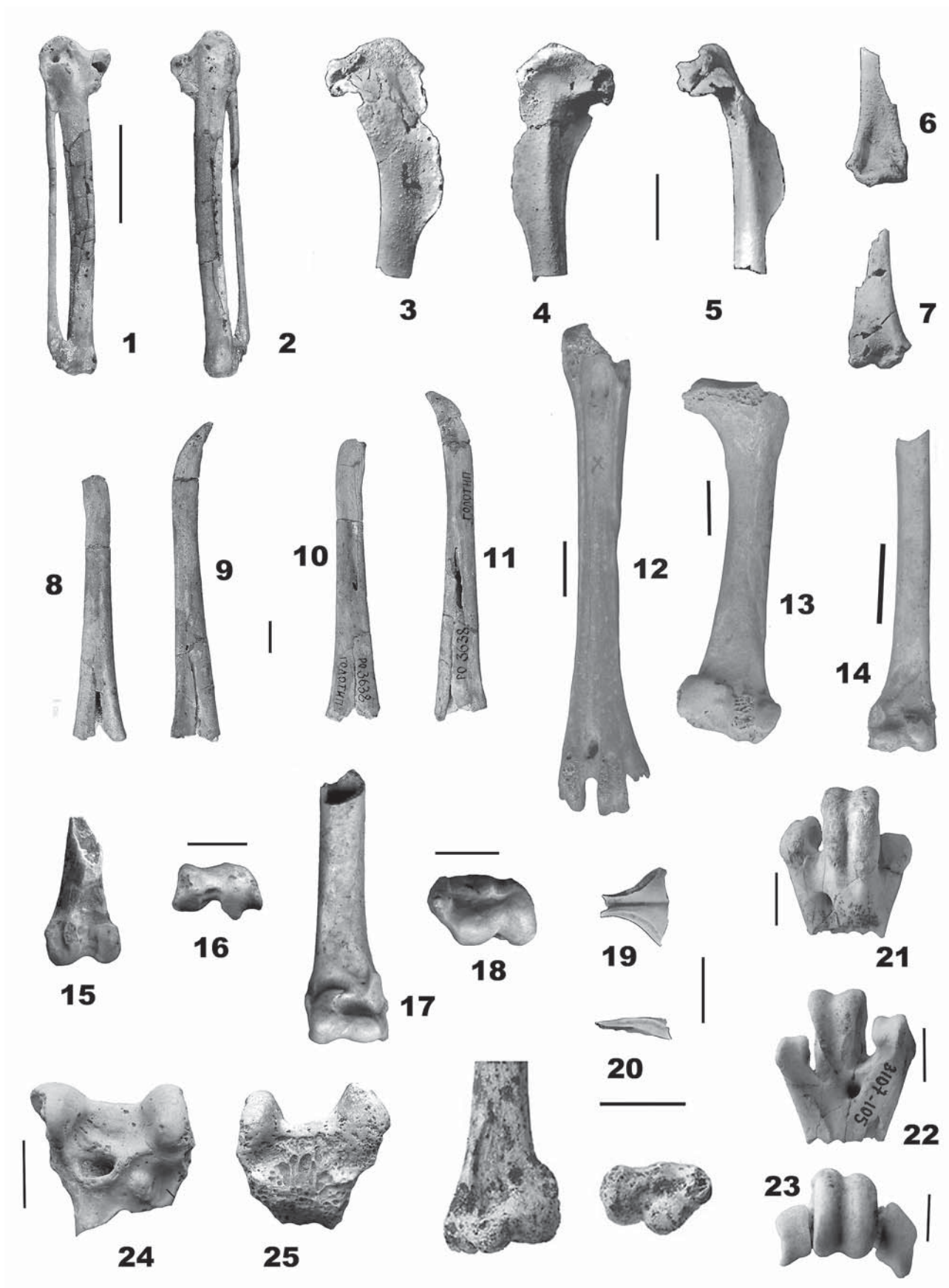
Род *Porzana* Vieillot, 1816

Porzana: [Peters, 1934, p. 182; Olson, 1977b, p. 356; Olson, James, 1991, p. 49; del Hoyo et al., 1996, p. 183; Mlíkovský, 2002, p. 176; Степанян, 2003, с. 178; Steadman, 2006, p. 309; Dickinson, Remsen, 2013, p. 157].

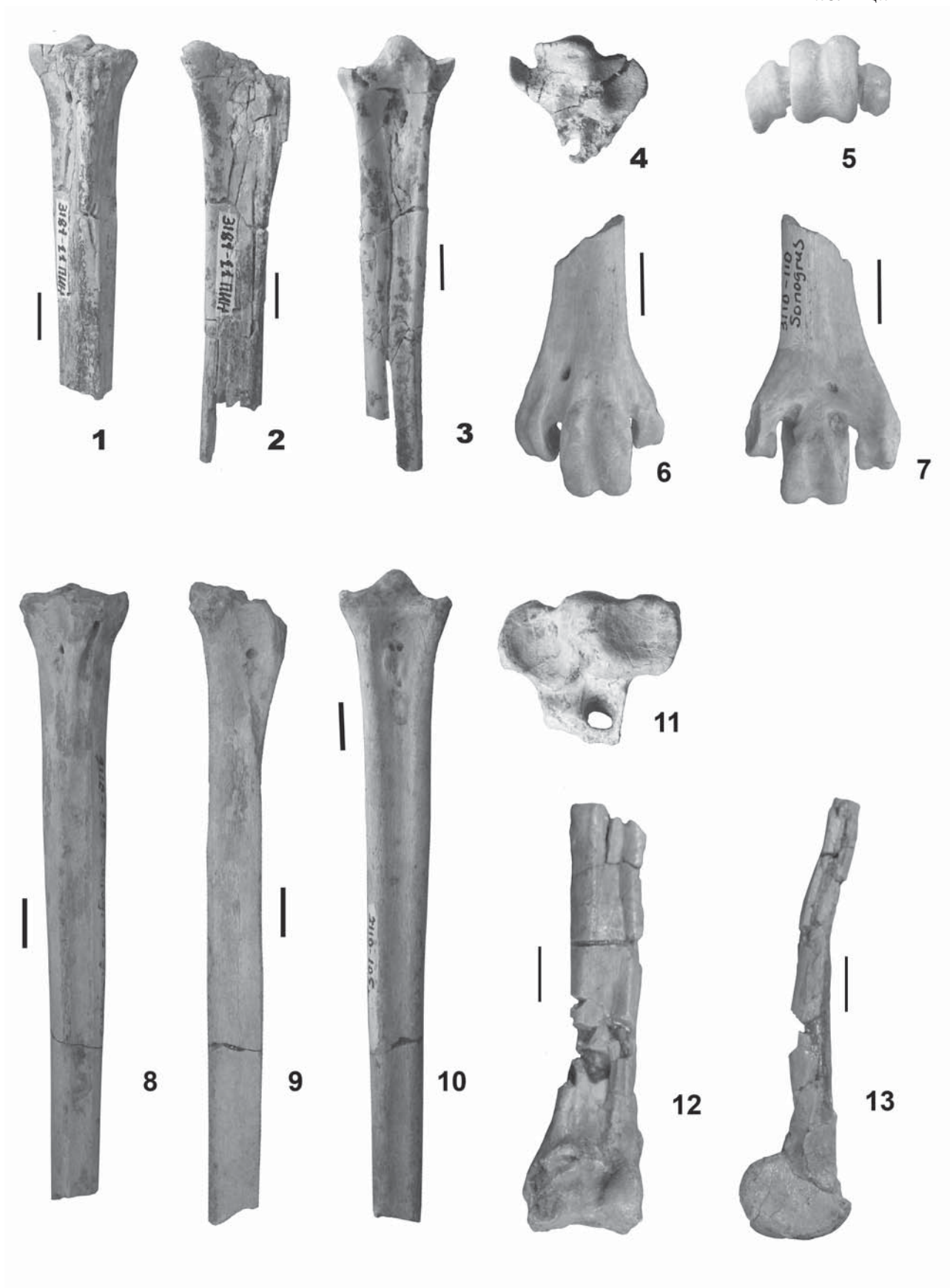
Типовой вид – *Rallus porzana* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Шесть современных видов и около 20 описанных островных видов, вымерших в









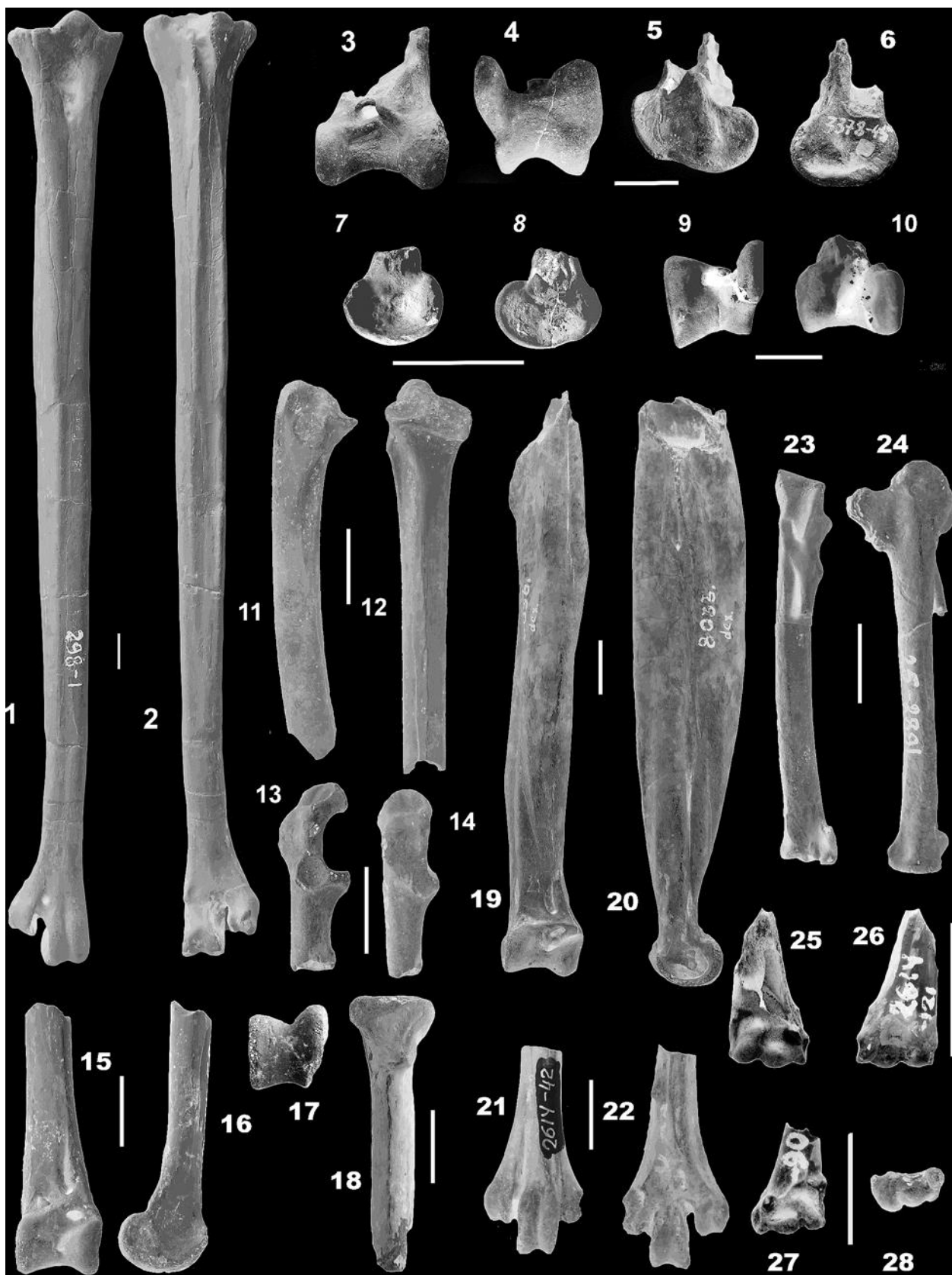


Таблица XXI. Фиг. 1, 2. *Murunkus subitus* Panteleyev et Nesson, 1993; голотип ЗИН, РО № 5113, полный правый карпометакарпус: 1 – с вентральной стороны, 2 – с дорсальной стороны; местонахождение Джерой II, Узбекистан; верхи среднего эоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 3–7. *Zhylgaia aestiflua* Nesson, 1988, голотип ЗИН, РО № 3468 сломанная левая плечевая кость; 3–5 – проксимальная часть: 3 – с краниальной стороны, 4 – с каудальной стороны, 5 – с вентральной стороны; 6, 7 – дистальная часть: 6 – с краниальной стороны, 7 – с каудальной стороны, по: [Nesson, 1992]; местонахождение Джилга, Казахстан; верхний палеоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 8–11. *Volgavis marina* Nesson et Yarkov, 1989; голотип ЗИН, РО № 3638, фрагментарная нижняя челюсть: 8, 10 – правая ветвь: 8 – с латеральной стороны, 10 – с медиальной стороны; 9, 11 – левая ветвь с симфизной частью: 9 – с латеральной стороны, 11 – с медиальной стороны; местонахождение Малая Ивановка, Россия; верхний мел – палеоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 12, 13. *Phalacrocorax longipes* (Tugarinov, 1940); 12 – лектотип ПИН, № 228/2, правый тарзометатарзус с дорсальной стороны; 13 – экз. ПИН, № 228/1, правая бедренная кость с каудальной стороны; местонахождение Новая Слободка, г. Одесса, Украина; поздний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 14. *Limicorallus saiensis* Kurochkin, 1968; голотип ПИН, № 1442/262, дистальная половина левой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение овраг Мын-Сай, Центральный Казахстан; нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15, 16. *Phalacrocorax mongoliensis* Kurochkin, 1971; голотип ПИН, № 2614/29, дистальный эпифиз левой бедренной кости: 15 – с каудальной стороны, 16 – с дистальной стороны; местонахождение Чоно-Хариах, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 17, 18. *Phalacrocorax reliquus* Kurochkin, 1976; голотип ПИН, № 2614/74, дистальный эпифиз правой плечевой кости: 17 – с краниальной стороны, 18 – с дистальной стороны; местонахождение Чоно-Хариах, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 19, 20. *Eopuffinus kazakhstanensis* Nesson, 1986; голотип ЗИН, РО № 3439, лобные кости: 19 – с дорсальной стороны, 20 – с латеральной стороны, по: [Nesson, 1992]; местонахождение Джилга I, Казахстан; верхний палеоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 21–23. *Eogrus aeola* Wetmore, 1934; экз. ПИН, № 3107/105, дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса: 21 – с дорсальной стороны, 22 – с вентральной стороны, 23 – с дистальной стороны; местонахождения Хайчин-Ула II, Южно-Гобийский аймак, Монголия; свита хайчин, средний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 24, 25. *Palaelodus kurochkini* Zelenkov, 2013; голотип ПИН, № 4869/233, дистальный фрагмент правого тибиятарзуса: 24 – с краниальной стороны, 25 – с дистальной стороны; местонахождение Шарга, Западная Монголия; свита Ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 26, 27. *Colymbiculus udovichenkoi* Mayr et Zvonok, 2011; голотип SMF Av 545, левая плечевая кость без проксимального эпифиза: 26 – с краниальной стороны, 27 – с дистальной стороны, по: [Mayr, Zvonok, 2011, 2012]; местонахождение Иково (Новопсков), Украина; нижний лютет, средний эоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XXII. Фиг. 1. *Podiceps solidus* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 3222/37; дистальный эпифиз правой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 2–4. *Agnopterus turgaiensis* Tugarinov, 1940; голотип ПИН, № 1401/205, дистальный фрагмент левого тибиятарзуса: 2 – с дистальной стороны, 3 – с медиальной стороны, 4 – с краниальной стороны; местонахождение оз. Челкар-Тениз, Центральный Казахстан; верхний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 5, 6. “*Cygnopterus*” *lambrechtii* Kurochkin, 1968, голотип ПИН, № 1399/123, фрагмент дистального эпифиза левой плечевой кости: 5 – с краниальной стороны, 6 – с дистальной стороны; местонахождение Кур-Сай, Центральный Казахстан; индрикотериевые слои, нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 7–14. *Ardea sytchevskayae* Zelenkov, 2011; 7, 8 – экз. ПИН, № 4869/15, проксимальный эпифиз правого карпометакарпуса: 7 – с каудальной стороны, 8 – с вентральной стороны; 9, 10 – экз. ПИН, № 4869/78, краниальный фрагмент левой лопатки: 9 – с латеральной стороны, 10 – с медиальной стороны; 11–14 – голотип ПИН, № 4869/62, левый коракоид: 11 – с дорсальной стороны, 12 – с вентральной стороны, 13 – с латеральной стороны, 14 – с медиальной стороны; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15–19. Ardeidae gen. indet.; 15, 16 – экз. ПИН, № 4869/70, каудальный фрагмент левого коракоида: 15 – с дорсальной стороны, 16 – с вентральной стороны; 17–19 – экз. ПИН, № 4869/93, краниальный фрагмент правого коракоида: 17 – с латеральной стороны, 18 – с медиолатеральной стороны, 19 – с вентролатеральной стороны; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 20. *Ardeidae* gen. indet.; ПИН, № 4869/141, фрагмент дистального эпифиза левого тарзометатарзуса с дорсальной стороны; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 21–23. *Nyctanassa kobdoena* Kurochkin, 1976; голотип ПИН, № 2614/86; дистальный эпифиз правого тарзометатарзуса: 21 – с дорсальной стороны, 22 – с вентральной стороны, 23 – с дистальной стороны; местонахождение Чоно-Хариах, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 24, 25. *Ciconia lucida* Kurochkin, 1982; паратип ПИН, № 3222/666, полный правый карпометакарпус: 24 – с вентральной стороны, 25 – с дорсальной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; нижняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XXIII. Фиг. 1–4. *Eogrurus crudus* Kurochkin, 1981; голотип ПИН, № 3181/11, проксимальная половина правого тарзометатарзуса: 1 – с вентральной стороны, 2 – с медиальной стороны, 3 – с дорсальной стороны, 4 – с проксимальной стороны; местонахождение Холболджи-Нур, Монголия; средний–верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 5–11. *Sonogrurus gregalis* Kurochkin, 1981; 5–7 – экз. ПИН, № 3110/110, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса: 5 – с дистальной стороны, 6 – с дорсальной стороны, 7 – с плантарной стороны; 8–11 – голотип ПИН, № 3110/105, проксимальная половина левого тарзометатарзуса: 8 – с плантарной стороны, 9 – с латеральной стороны, 10 – с дорсальной стороны, 11 – с проксимальной стороны; местонахождение Хоер-Дзан, Монголия; свита эргилийн-дзо, верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 12, 13. *Eobalearica tugarinovi* Gureev, 1949; голотип ПИН, № 529/1, дистальная часть левого тибиятарзуса: 21 – с краниальной стороны, 13 – с латеральной стороны; местонахождение Андарак, Кыргызстан; алайские слои, нижний эоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XXIV. Фиг. 1–4. *Ergilornis rapidus* Kozlova, 1960; голотип ПИН, № 473/457, правый тарзометатарзус: 1 – с дорсальной стороны, 2 – с вентральной стороны, 3 – с латеральной стороны; местонахождение Эргилийн-Дзо, Монголия; свита эргилийн-дзо, верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 5, 6. *Urmionis brodkorbi* Karhu, 1997; голотип ПИН, № 4600/1, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса: 5 – с краниальной стороны, 6 – с дистальной стороны; местонахождение Мынсуалмас, Казахстан; нижний тархан, ранний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 7–12. *Ergilornis minor* (Kozlova, 1960); экз. ПИН, № 3109/125, левый тарзометатарзус: 7 – с дистальной стороны, 8 – с проксимальной стороны, 9 – с дорсальной стороны, 10 – с медиальной стороны, 11 – с плантарной стороны, 12 – с латеральной стороны; местонахождение Эргилийн-Дзо, Монголия; свита эргилийн-дзо, верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Таблица XXV. Фиг. 1, 2. *Urmionis ukrainus* Kurochkin, 1981; экз. ПИН, № 298/1, правый тарзометатарзус (слепок): 1 – с дорсальной стороны, 2 – с вентральной стороны; местонахождение Колкотова Балка, Молдова; верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 3–6. *Grus mongolica* (Kurochkin, 1985); голотип ПИН, № 3378/45, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса: 3 – с краниальной стороны, 4 – с дистальной стороны, 5 – с латеральной стороны, 6 – с медиальной стороны; местонахождение Чоно-Хариах, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 7–10. *Eocrex tagusevae* Panteleyev, 2001; голотип ЗИН, РО № 4827, дистальный эпифиз правого тибиятарзуса: 7 – с латеральной стороны, 8 – с медиальной стороны, 9 – с дистальной стороны, 10 – с краниальной стороны; местонахождение разрез Исфара, Таджикистан; сумсарский горизонт, верхний эоцен или олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 11, 12. *Colymboides harundinea* (Kurochkin, 1968); голотип ПИН, № 1399/122, проксимальная половина левой локтевой кости: 11 – с вентральной стороны, 12 – с краниальной стороны; местонахождение Кур-Сай, Центральный Казахстан; индрикотериевые слои, нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 13, 14. *Tetrax paratetrax* (Bocheński et Kurochkin, 1987); голотип ПИН, № 2614/49, краниальный фрагмент левого коракоида: 13 – с дорсолатеральной стороны, 14 – с латеральной стороны; местонахождение Этулия, Республика Молдова; «молдавский руссильон», нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 15–17. *Otis khosatzkii* Bocheński et Kurochkin, 1987; голотип ПИН, № 2614/56, дистальная часть правого тибиятарзуса: 15 – с краниальной стороны, 16 – с медиальной стороны, 17 – с дистальной стороны; местонахождение Этулия, Республика Молдова; «молдавский руссильон», нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 18. *Otis* sp.; экз. ПИН, №2614/57, проксимальная часть правой лучевой кости с дорсальной стороны; местонахождение Чишмекиой, Республика Молдова; «молдавский руссильон», верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 19–22. *Gryzaja odessana* Zubareva, 1939; 19, 20, экз. ИЗ НАНУ, №8033, правый тибиотарзус: 19 – с краниальной стороны; 20 – с латеральной стороны; местонахождение Одесские катакомбы, Украина; нижний плиоцен; 21, 22, экз. ПИН, №2614/42, дистальный эпифиз правого тарзометатарзуса: 21 – с дорсальной стороны, 22 – с плантарной стороны; местонахождение Котловина, Украина; нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 23, 24. *Miootis compactus* Umanskaja, 1979; голотип ИЗ НАНУ, №25/2891, левый карпометакарпус: 23 – с каудальной стороны, 24 – с дорсальной стороны; местонахождение Ново-Эметовка, Украина; поздний мэотис, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 25, 26. *Tertiariaporphyryula tugarinovi* Kurochkin, 1980; экз. ПИН, №2614/121, дистальный эпифиз правой плечевой кости: 25 – с краниальной стороны, 26 – с каудальной стороны; местонахождение Шарга, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 27, 28. *Pastushkinia zzhigini* (Kurochkin, 1980); голотип ПИН, №2614/90; 27 – с краниальной стороны, 28 – с дистальной стороны, дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Чоно-Хариах, Монголия; нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

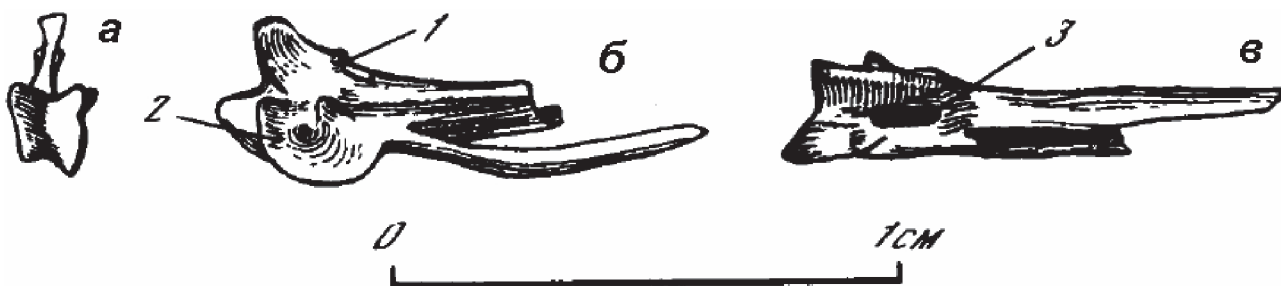


Рис. 74. *Porzana risilla* (Kurochkin, 1980). Проксимальная часть левого карпометакарпуса (голотип ПИН, №2614/100) с проксимальной (а), вентральной (б) и каудальной (в) сторон [Курочкин, 1985, рис. 32]; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

доисторическое и историческое время. Ископаемые: *P. matraensis* Kessler, 2009, средний миоцен Венгрии; *P. risilla* (Kurochkin, 1980), средний миоцен Монголии; *P. estramosi* Jánossy, 1979, средний–поздний миоцен Венгрии; *P. kretzoi* Kessler, 2009, поздний миоцен Венгрии; *P. piercei* Olson et Wingate, 2000, поздний плейстоцен Бермуд.

Замечания. По оценкам Д. Стедмана [Steadman, 2006], в историческое время вымерло от 600 до 1200 видов нелетающих или плохо летающих островных видов пастушков, многие из которых относились к роду *Porzana*. Таким образом, семейство пастушковых может считаться самым богатым семейством современных птиц по числу видов, а род *Porzana* – один из самых богатых (или самый богатый) род.

Porzana risilla (Kurochkin, 1980)

Рис. 74

Rallus risillus: [Kurochkin, 1980, p. 72, figs. 3, 5d, e].

Porzana risilla: [Курочкин, 1985, с. 69; табл. IX, фиг. 8, 9, рис. 32].

Голотип – ПИН, № 2614/100, проксимальная часть левого карпометакарпуса; местонахождение Шарга, Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Гороховидный отросток маленький, узкий и под углом 45° выступает вентрально, расположен на одной продольной оси с краниопроксимальным углом вентральной половины пястного блока; передняя сторона проксимального участка большой метакарпалии полого поднимается к сочленовой фасетке крылышка; дорсовентральный профиль дорсальной половины пястного блока удлиненный и суженный в продольном направлении. Размеры мелкие.

Распространение. Типовое местонахождение.

Rallidae gen. indet. 1

Asio aff. *otus*: [Курочкин, 1985, с. 76, рис. 37].

Экз. ПИН, № 2614/89, ростральная часть грудины; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргиснур, нижний плиоцен.

Замечания. Первоначально фрагмент был отнесен к совам [Курочкин, 1985], однако он определенно принадлежит пастушковой птице, и ближе всего к *Gallinula*.

Rallidae gen. indet. 2

Crex sp.: [Пантелеев, 2005, с. 73].

Экз. без номеров в коллекции ЗИН РАН, плечевая кость, локтевая кость, тарзометатарзус; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролий, верхний миоцен.

Замечания. Данная форма первоначально была отнесена к роду коростелей *Crex* [Пантелеев, 2005]. Систематическое положение данного пастушка требует уточнения.

Rallidae gen. indet. 3

Rallidae indet.: [Пантелеев, 2005, с. 73].

Экз. без номеров в коллекции ЗИН РАН, карпометакарпус, тибиятарзус; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролий, верхний миоцен.

Rallidae gen. indet. 4

Rallidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Rallidae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 83].

Экз. ПИН, № 2614/168, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Rallidae gen. indet. 5

Crex sp.: [Логачев и др., 1964, с. 41].

Rallidae: [Горобец, 2013, с. 70].

Экз. без номера в коллекции ННПМ, дистальные эпифизы левых плечевой и бедренной костей, а также два дистальных эпифиза правых тибиятарзусов; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Rallidae gen. indet. 6

Porzana sp.: [Логачев и др., 1964, с. 41].

Rallidae: [Горобец, 2013, с. 70].

Экз. без номера в коллекции ННПМ, краниальный фрагмент правого коракоида и фрагмент тарзометатарзуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Rallidae gen. indet. 7

Palaeoramides cf. *tugarinovi*: [Kurochkin, 1980, p. 71, fig. 2, fig. 5b, c].

Palaeoramides tugarinovi: [Курочкин, 1985, с. 66, Табл. VIII, фиг. 5-7, рис. 30].

Экз. ПИН, № 3222/55, дорсальная половина правого коракоида и экз. ПИН, № 3222/672, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса из верхнего миоцена местонахождения Хиргис-Нур 2, Монголия.

Замечания. Два фрагмента костей из местонахождения Хиргис-Нур 2 были ранее отнесены к *Palaeoramides* cf. *tugarinovi*, что представляется неправомерным (см. выше).

Gruiformes incertae sedis

Род *Eobalearica* Gureev, 1949

Eobalearica: [Гуреев, 1949, с. 249; Дементьев, 1964, с. 678; Brodkorb, 1967, p. 148; Cracraft, 1973, p. 74].

Типовой вид – *Eobalearica tugarinovi* Gureev, 1949.

Диагноз. В дистальном эпифизе тибиятарзуса выходное отверстие разгибательного канала овальное и приближено к внутреннему краю эпифиза (расстояние между краем эпифиза и медиодистальным краем выхода разгибательного канала немного больше, чем половина ширины выходного отверстия); вырезка между мышелками очень мелкая; латеральный мышелок невысокий, его внутренняя сторона под углом около 50° спускается на дно вырезки между мышелками; ширина медиального мышелка с краниальной стороны, вероятно, была меньше, чем ширина латерального мышелка; плоскости мы-

щелков в краниальной проекции развернуты латерально и медиально.

Видовой состав. Типовой вид из раннего эоцена Кыргызстана.

Замечания. Первоначальное описание (диагноз) *Eobalearica* не содержит диагностических признаков этого рода [Гуреев, 1949]. Попытку Ж. Крэккрафта [Cracraft, 1973] составить ревизованный диагноз следует признать неудачной, так как он ориентировался только на рисунок, в котором дистальный край латерального мышелка показан округлым, но так он эродирован, действительные его очертания неизвестны; передняя сторона этого мышелка определена длинной проксимодистально, а общая структура мышелка – массивной, что не соответствует действительности и сложилось в результате неточного изображения на рисунке. По этим же причинам задняя часть тибияльного блока (*intercondylar sulcus* у Крэккрафта) определена мелкой. Правильно определена только очень небольшая глубина межмышелковой вырезки спереди.

Крэккрафт [Cracraft, 1973] выразил сомнение о принадлежности *Eobalearica* к отряду Gruiformes, что было повторено Майром [Mayr, 2009a]. Здесь подтверждается сходство *Eobalearica* с Gruidae. Причем, как и было указано Гуреевым [1949], этот род показывает наибольшее сходство с современным родом *Balearica* (серьезно отличаясь от *Grus*). Оно заключается в краниально неглубокой вырезке между мышелками, развернутыми краниально под тупым углом внутренними сторонами обоих мышелков, округлом профиле дистального эпифиза (латеральный мышелок и латеральный гребень тибияльного блока) в латеральной проекции, заметном отведении медиально всего дистального эпифиза по отношению к продольной оси стержня. По развернутым краниально внутренним сторонам мышелков и по неглубокой вырезке между мышелками *Eobalearica* сходен с *Palaeogrus*, известным из среднего эоцена верхнего олигоцена Европы. У других азиатских палеогеновых журавлиных (*Eogrus*, *Sonogrus*) вырезка между мышелками узкая и глубокая, с выступающими внутрь внутренними сторонами мышелков, плоскости мышелков почти параллельны между собой, профиль дистального эпифиза в латеральной проекции вытянутый краниокаудально, дистальный эпифиз находится на одной продольной оси со стержнем (не отведен медиально), но выходное отверстие разгибательного канала также приближено к медиальному краю эпифиза, как у *Eogrus* и *Sonogrus*.

Eobalearica отличается от палеогенового рода *Dasornis* (Pelagornithidae) практически полным отсутствием вырезки в дистальном крае кости между мышелками при виде с краниальной стороны (более

или менее хорошо выражена у *Dasornis*), мелким и наклоненным выходным отверстием сухожильного канала (крупное и ориентированное перпендикулярно продольной оси кости у *Dasornis*), низким и широким латеральным мышцелком при виде с дистальной стороны (высокий и более узкий у *Dasornis*), плоской латеральной поверхностью латерального мышцелка (у *Dasornis* на латеральной поверхности латерального мышцелка развита характерная рельефность). См. [Bourdon et al., 2010]. Еще меньшее сходство проявляет *Eobalearica* с неогеновыми представителями пелагорнитид, такими как *Pelagornis* [Maug, Rubilar-Rogers, 2010]. Майр и Звонок [Maug, Zvonok, 2011] иллюстрируют тибиятарзус *Eobalearica* в сравнении с таковыми пелагорнитид, отмечая их сходство – тем не менее иллюстрация в данной работе [Maug, Zvonok, 2011, text-fig. 7] определенно свидетельствует об обратном.

Eobalearica tugarinovi Gureev, 1949
Табл. XXIII, фиг. 12, 13

Eobalearica tugarinovi: [Гуреев, 1949, с. 249, рис. 1; Дементьев, 1964, с. 678, рис. 679; Brodtkorb, 1967, p. 148; Cracraft, 1973, p. 74, fig. 38; Maug, 2009a, p. 103].

Лектотип – ПИН, № 529/1, дистальная часть левого тибиятарзуса; местонахождение Андарак, Баткенская область, Кыргызстан; нижний эоцен, алайские слои.

Материал. Лектотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. А.А. Гуреевым [1949] голотип не был обозначен, так же как и не был указан коллекционный номер экземпляра. Поэтому здесь выделяется лектотип для *Eobalearica tugarinovi* Gureev, 1949. На рис. 38 [Cracraft, 1973] масштаб изображения дан 1 : 1, что почти в два раза превышает действительные размеры этого экземпляра.

Отложения местонахождения Андарак относились к раннему эоцену или палеоцену [Гуреев, 1949]. Последующие исследования определили возраст его отложений как ранний эоцен [Аверьянов, Удовиченко, 1993; Аверьянов, Лопатин, 2005].

Род *Eocrex* Wetmore, 1931

Eocrex: [Wetmore, 1931, p. 107; Cracraft, 1973, p. 11].

Типовой вид – *Eocrex primus* Wetmore, 1931.

Диагноз. Мышцелки дистального эпифиза тибиятарзуса почти параллельны, несколько расходясь в стороны краниально; латеральный мышцелок ровно закруглен с дистальной стороны и выступает на каудальной стороне; надсухожильный мостик рас-

ширен проксимодистально и заметно сужен по отношению к стенкам моста, особенно у латеральной стенки; краниальный конец медиального мышцелка повернут дистально по отношению к латеральному; медиальный мышцелок крупный, уплощенный с дистальной стороны, с небольшой выемкой по дистальному краю; медиальный мышцелок отчетливо округлый с краниальной стороны, переходящий на стержень под углом около 80°; между латеральным мышцелком и наружной стенкой разгибательной борозды развита глубокая ямка (по [Cracraft, 1973]).

Видовой состав. *E. primus* Wetmore, 1931, ранний эоцен Вайоминга, США; *E. tagusevae* Panteleyev, 2001, поздний эоцен – олигоцен? Таджикистана.

Замечания. Для определения систематического положения данной формы внутри отряда журавлеобразных требуется специальное исследование.

Eocrex tagusevae Panteleyev, 2001
Табл. XXV, фиг. 7–10

Eocrex tagusevae: [Пантелеев, 2001, с. 199, рисунок].

Голотип – ЗИН, РО № 4827, дистальный эпифиз правого тибиятарзуса; местонахождение разрез Исфара, окрестности поселка Ханабад, Исфаринский р-н, Согдийская обл., Таджикистан; сумсарский горизонт, верхний эоцен или олигоцен.

Диагноз. Латеральный мышцелок правильной округлой формы с широкой скошенной суставной поверхностью и глубокой латеральной надмышцелковой ямой; медиальный мышцелок с очень узкой суставной поверхностью, на боковой стороне надмышцелковый бугорок и ямка отсутствуют; межмышцелковая вырезка широкая, с бороздой в нижней части.

Материал. Голотип.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Отнесение *E. tagusevae* к роду *Eocrex* вызывает сомнения, поскольку некоторые особенности морфологии его тибиятарзуса противоречат признакам родового диагноза. Так, мышцелки у этого вида расходятся краниально под заметным углом, а у *E. primus* они почти параллельны; у них различается форма медиального мышцелка; профиль межмышцелковой вырезки в дистальной проекции у *E. tagusevae* широкий и приближенно прямоугольный, тогда как у *E. primus* уже и приближенно треугольный. Таким образом, родовая принадлежность таджикской формы нуждается в дополнительном исследовании.

Надотряд Charadriiformes Cracraft,
2013

Отряд Charadriiformes Huxley, 1867

Семейство Charadriidae Vigors, 1825

Подсемейство Vanellinae Bonaparte, 1842

Род *Vanellus* Brisson, 1760

Vanellus: [Peters, 1934 p. 235; Brodkorb, 1967, p. 192; del Hoyo et al., 1996, p. 411; Mlíkovský, 2002, p. 135; Степанян, 2003, с. 200; Dickinson, Remson, 2013, p. 205].

Типовой вид – *Tringa vanellus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 24 современных вида.

Vanellus sp.

Табл. XXVI, фиг. 9, 10

Vanellus cf. *V. leucurus*: [Zelenkov, 2013a; p. 165, fig. 7].

Экз. ПИН, № 3378/107, левый коракоид; местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. Апоморфное сходство однозначно указывает на филогенетическую близость ржанки из раннего плиоцена Монголии к современному *V. leucurus*, но отнесение данного экземпляра к современной форме на основании единственного известного элемента выглядит преждевременным.

Семейство Scolopacidae Vigors, 1825

Подсемейство Numeniinae Gray, 1840

Род *Limosa* Brisson, 1760

Limosa: [Peters, 1934 p. 263; Brodkorb, 1967, p. 185; del Hoyo et al., 1996, p. 501; Mlíkovský, 2002, p. 128; Степанян, 2003, с. 236; Dickinson, Remsen, p. 210].

Типовой вид – *Scolopax limosa* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Четыре современных вида. Искапаемые: *L. vanrossemi* L. Miller, 1925, средний-верхний миоцен США; *L. ossivallis* Brodkorb, 1967, ранний плиоцен США; *L. lacrimosa* Kurochkin, 1985, ранний плиоцен Монголии.

Limosa lacrimosa Kurochkin, 1985

Табл. XXVI, фиг. 1, 2

Limosa lacrimosa: [Курочкин, 1985, с. 71, табл. X, фиг. 1, 2, рис. 33].

Голотип – ПИН, № 2614/82, дистальная часть правой плечевой кости; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дорсальный надмышцелковый отросток утоньшен, заострен и образует с диафизом острый угол; вентральный надмышцелковый бугорок плотно подходит к вентральному мышцелку; каудально-дистальный угол сгибательного отростка закруглен; перемычка с дистального конца между сгибательным отростком и вентральным мышцелком узка и заострена. Боковые ребра дорсальной триципитальной борозды острые и высокие, переходящие на диафиз с заметным изломом.

Распространение. Типовое местонахождение.

Подсемейство Calidrinae Reichenbach, 1849

Род *Mirolia* Ballmann, 2004

Mirolia: [Ballmann, 2004, p. 109].

Типовой вид – *Mirolia brevirostrata* Ballmann, 2004, средний миоцен Германии.

Диагноз. Поперечное сечение дорсальной дуги надклювья на уровне носовой перегородки расширено и уплощено; предчелюстной симфиз слабоуплощен; предчелюстные отростки носовых костей широки, передний край глазницы прямой, задний отросток нижней челюсти короток. Отпечаток крепления m. supracoracoideus на плечевой кости сдвинут проксимально. Дорсальный надмышцелковый отросток тонок. Тарзометатарзус по длине примерно равен плечевой кости. По: [Ballmann, 2004], с изменениями.

Видовой состав. *Mirolia brevirostrata* Ballmann, 2004; *M. dubia* Ballmann, 2004, *M. parvula* Ballmann, 2004, *M. mascalidris* Ballmann, 2004; все средний миоцен Германии.

Замечания. По заключению П. Бальмана [Ballmann, 2004], род *Mirolia* объединяет песочников, морфологически близких современным *Calidris subruficollis* и *C. pugnax* (традиционно выделявшихся в отдельные роды *Philomachus* и *Tryngites*). Таким образом, если следовать широкой трактовке рода *Calidris* [Dickinson, Remsen, 2013], то, возможно, род *Mirolia* следует включить в *Calidris*. *Mirolia mascalidris* помещен в этот род предварительно [Ballmann, 2004].

Mirolia sp.

Scolopacidae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Calidrinae gen. indet: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 84].

Экз. ПИН, № 2614/194, дистальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Род *Calidris* Merrem, 1804

Calidris: [Peters, 1934, p. 280; Brodkorb, 1967, p. 189; del Hoyo et al., 1996, p. 519; Mlíkovský, 2002, p. 127; Степанян, 2003, с. 218; Dickinson, Rensen, 2013, p. 211].

Ereunetes: [Peters, 1934, p. 281; Brodkorb, 1967, p. 189].

Erolia: [Brodkorb, 1967, p. 188; Peters, 1934, p. 282].

Micropalma: [Peters, 1934, p. 287; Brodkorb, 1967, p. 190; del Hoyo et al., 1996, p. 530].

Philomachus: [Peters, 1934, p. 288; Brodkorb, 1967, p. 190; del Hoyo et al., 1996, p. 530; Mlíkovský, 2002, p. 127; Степанян, 2003, с. 217].

Типовой вид – *Tringa canutus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 24 современных вида. Ископаемые: *C. rayi* (Brodkorb, 1963), поздний миоцен Флориды; *C. pacis* (Brodkorb, 1955), *C. penepusilla* (Brodkorb, 1955), оба поздний миоцен – ранний плиоцен Флориды; *C. hesternus* (Wetmore, 1924), плиоцен Аризоны; *C. binagadensis* (Serebrovsky, 1940), поздний плейстоцен Азербайджана.

Замечания. До самого последнего времени песочников разбивали на несколько родов, в составе которых также были описаны все ископаемые виды.

Calidris binagadensis (Serebrovsky, 1940)

Machetes (*Tringa*?) *binagadensis*: [Серебровский, 1940а, с. 767, фиг. 1, С, D].

Machetes binagadensis: [Серебровский, 1940б, с. 73].

Philomachus binagadensis: [Серебровский, 1948, с. 37, рис. 21; Дементьев, 1964, с. 682, рис. 688; Brodkorb, 1967, p. 190].

Голотип – ЕИМ, №С 1, череп; местонахождение Бинагады, Азербайджан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип; экз. ЕИМ, №№ 338–344, 7 экземпляров черепов; экз. ЕИМ, № 345, фрагмент клюва; экз. ЕИМ, №№ 346, 347, нижние челюсти; экз. ЕИМ, №№ 348, 349, локтевые кости; экз. ЕИМ, № 350, тибиятарзус; все из типового местонахождения.

Диагноз. Лобные кости над глазницами относительно заужены. Размеры крупнее современного *C. pugnax*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Таксономический статус данной формы нуждается в уточнении.

Calidris pugnax rhyphaeicus (Potapova, 1990)

Табл. XXVI, фиг. 3, 4

Philomachus pugnax rhyphaeicus: [Потапова, 1990, с. 142, рис. 3, 6; Mlíkovský, 2002, p. 127].

Голотип – ЗИН, РО № 4003, левая плечевая кость; местонахождение Медвежья пещера, верховья р. Печоры, Северный Урал, Россия; поздний палеолит, верхний плейстоцен.

Паратипы – ЗИН, РО №№ 4008–4021, 4027, плечевые кости; местонахождение Медвежья пещера, верховья р. Печоры, Северный Урал; поздний палеолит, верхний плейстоцен.

Материал. Экз. ЗИН, РО №№ 4004–4007, 4028, коракоиды; экз. ЗИН, РО № 4022, лучевая кость; экз. ЗИН, РО №№ 4023–4025, тибиятарзусы; экз. ЗИН, РО № 4026, синсакрум; все из типового местонахождения.

Диагноз. Крупнее современного *Calidris pugnax pugnax* L., 1758.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Структура костей скелета не отличается от таковой рецентного *Calidris pugnax pugnax* L., 1758, представленного в современной фауне только номинативным подвидом. При этом размеры костей ископаемого подвида заметно выходят за пределы таковых современного.

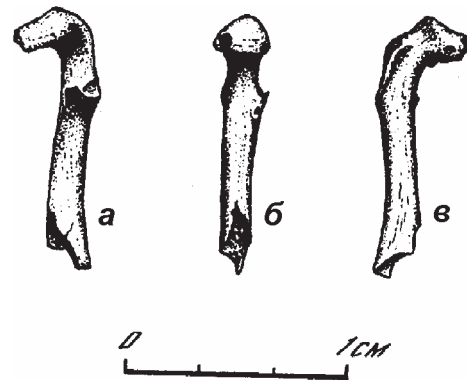


Рис. 75. *Macrorhamphus finitimus* Kurochkin, 1971. Краниальная половина правого коракоида (голотип ПИН, №2614/31) с каудальной (а), медиальной (б) и краниальной (в) сторон [Курочкин, 1985, рис. 35]; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен

Calidrinae nomen dubium
Macrorhamphus finitimus Kurochkin, 1971
Рис. 75

Macrorhamphus finitimus: [Курочкин, 1971, с. 66, рис. 5].

Calidris sp.: [Курочкин, 1985, с. 73, рис. 35, табл. XI, фиг. 5, 6].

Экз. ПИН, № 2614/31, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Замечания. Данный фрагмент коракоида первоначально описан как *Macrorhamphus* (= *Limnodromus*) *finitimus* [Курочкин, 1971], но затем был перемещен в род *Calidris* [Курочкин, 1985]. Фрагментарность образца и общее сходство краниальной части коракоида у *Calidris* не позволяют уверенно диагностировать этот вид.

Подсемейство Scolopacinae Rafinesque, 1815

Род *Limnodromus* Weid, 1833

Limnodromus: [Peters, 1934, p. 272; del Hoyo et al., 1996, p. 498; Степанян, 2003, с. 238; Dickinson, Remsen, 2013, p. 213].

Типовой вид – *Scolopax noveboracensis* Gmelin, 1789 = *Scolopax grisea* Gmelin, 1789, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Три современных вида.

Limnodromus sp.
Рис. 76

Limnodromus sp.: [Курочкин, 1985, с. 102, рис. 48, 49, табл. XIV, фиг. 1–4, 7–10].

Экз. ПИН, № 2975/99, краниальный эпифиз левого коракоида; экз. ПИН, № 2975/121 краниальный эпифиз правого коракоида; экз. ПИН, №№ 2975/9, 104, 105, фрагменты правых лопаток; экз. ПИН, №№ 2975/8, 100, 123, краниальные фрагменты грудин; экз. ПИН, № 2975/3, проксимальная половина левой плечевой кости; экз. ПИН, №№ 2975/102, 133, 134, проксимальные эпифизы левых плечевых костей; экз. ПИН, №№ 2975/6, 131, дистальные эпифизы левых плечевых костей; экз. ПИН, №№ 2975/103, 127–130, дистальные эпифизы правых плечевых костей; экз. ПИН, № 2965/136, проксимальный эпифиз правого карпометакарпуса; экз. ПИН, №№ 2975/97, 113, 115, дистальные эпифизы правых тибиотарзусов; экз. ПИН, №№ 2975/114, 116, дистальные эпифизы левых тибиотарзусов. Все из местонахождения Береговая в Забайкалье, Россия; верхний плиоцен, чикойская свита.

Замечания. Бекасовидный веретенник из местонахождения Береговая по размеру сходен с современным *L. semipalmatus* (Blyth, 1848).

Род *Scolopax* Linnaeus, 1758

Scolopax: [Peters, 1934, p. 278; del Hoyo et al., 1996, p. 489; Mlíkovský, 2002, p. 128; Степанян, 2003, с. 231; Dickinson, Remsen, 2013, p. 213].

Типовой вид – *Scolopax rusticola* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Восемь современных видов. Ископаемые: *S. baranensis* Jánosy, 1979, ранний плиоцен Венгрии; *S. carmesinae* Seguí, 1999, поздний плиоцен Испании.

Scolopax rusticola magna Potapova, 1990
Табл. XXVI, фиг. 5, 6

Scolopax rusticola magna: [Потапова, 1990, с. 143, рис. 3, фиг. 7; Mlíkovský, 2002, p. 128].

Голотип – ЗИН, РО № 4029, левая плечевая кость; местонахождение Медвежья пещера, верхняя р. Печоры, Северный Урал, Россия; поздний палеолит, верхний плейстоцен.

Паратипы – ЗИН, РО №№ 4039–4056, 4077–4099, 4104–4108, плечевые кости; все из типового местонахождения.

Материал. Экз. ЗИН, РО № 4030–4037, 4066–4076, 4102, 4103, коракоиды; экз. ЗИН, РО № 4038, лопатка; экз. ЗИН, РО №№ 4057–4062, 4100–4102, карпометакарпусы; экз. ЗИН, РО №№ 4063–4065, тибиотарзусы; все из типового местонахождения.

Диагноз. Крупнее современного *Scolopax rusticola rusticola*.

Распространение. Типовое местонахождение; пещера Ла Фаж, Франция и о. Крит; верхний плейстоцен.

Замечания. Структура костей скелета не отличается от таковой современного *Scolopax rusticola rusticola* L., 1758, но размеры плечевой кости, карпометакарпуса и тибиотарзуса ископаемого подвида превышают таковые современного.

Подсемейство Tringinae Rafinesque, 1815

Род *Tringa* Bechstein, 1803

Tringa: [Peters, 1934, p. 264; del Hoyo et al., 1996, p. 509; Mlíkovský, 2002, p. 129; Степанян, 2003, с. 208; Dickinson, Remsen, 2013, p. 216].

Типовой вид – *Tringa ochropus* Linnaeus, 1758, современный.

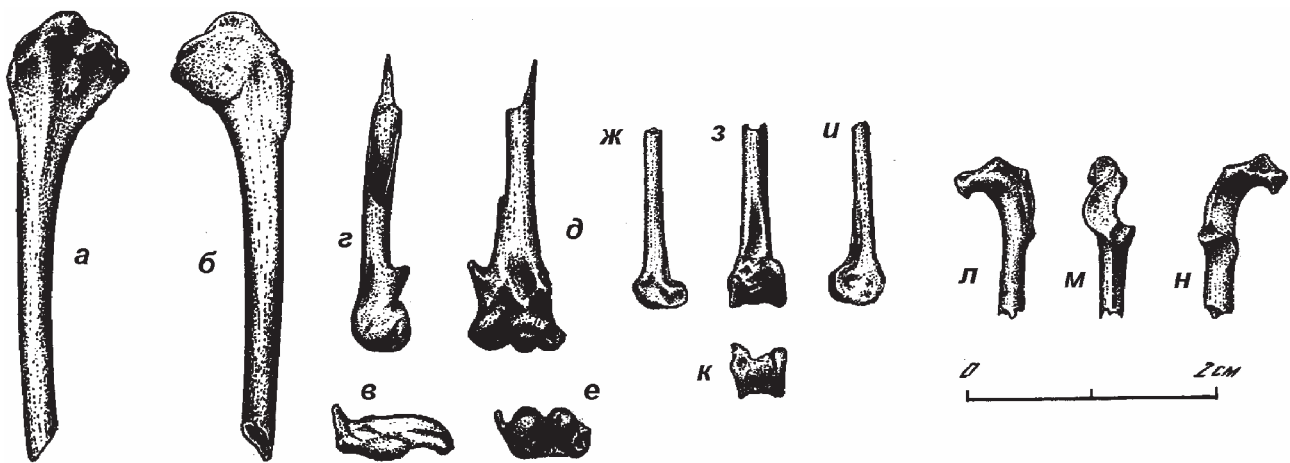


Рис. 76. *Limnodromus* sp. Фрагменты скелета: а–в – проксимальный фрагмент левой плечевой кости (экз. ПИН, №2975/3) с каудальной (а), краниальной (б) и проксимальной (в) сторон, г–е – дистальный фрагмент правой плечевой кости (экз. ПИН, №2975/6) с дорсальной (г), краниальной (д) и дистальной (е) сторон, ж–к – экз. дистальный фрагмент левого тибиятарзуса (ПИН, №2975/115) с медиальной (ж), краниальной (з), латеральной (и) и дистальной (к) сторон, л–н – краниальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, №2975/99) с вентральной (л), латеральной (м) и дорсальной (н) сторон [Курочкин, 1985, рис. 48, 49]; местонахождение Береговая, Россия; верхний плиоцен, чикойская свита

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 13 современных видов. Ископаемые: *T. grivensis* (Ennouchi, 1930), средний миоцен Франции; *T. majori* (Lydekker, 1893), средний миоцен Франции; *T. minor* (Ennouchi, 1930), средний миоцен Франции; *T. grigorescui* Kessler et Gal, 1996, средний миоцен Румынии; *T. scarabellii* (Portis, 1887), поздний миоцен Италии; *Tringa antiqua* Feduccia, 1970, плиоцен США; *T. numenioides* Serebrovsky, 1941, ранний плиоцен Украины; *T. penepusilla* (Brodkorb, 1955), ранний плиоцен США.

Замечания. В этом роде или в составе синонимичных родов было описано несколько палеогеновых, а также ранне- и среднемиоценовых видов. *Totanus edwardsi* (Gaillard, 1908) из эоцена или олигоцена Франции был помещен в Charadriiformes genus incertae sedis Мликовским [Mlíkovský, 2002], что принимается и в этой работе; *Totanus lartetianus* Milne-Edwards, 1863 из раннего миоцена Франции был выделен в отдельный род *Scolopacimilis* De Pietri et Mayr, 2013, а *T. gracilis* Milne-Edwards, 1868, также из раннего миоцена Франции и Германии – в новый род *Parvelorius* De Pietri et Mayr, 2013. Отнесение рода *Scolopacimilis* к семейству Scolopacidae остается под вопросом, а род *Parvelorius* может быть близок современным Limosinae [De Pietri, Mayr, 2012]. Родовая принадлежность остальных среднемиоценовых видов остается под вопросом и требует специального изучения. Мликовский [Mlíkovský, 2002] отнес *T. grivensis* (Ennouchi, 1930), *T. majori* (Lydekker, 1893) и *T. minor* (Ennouchi, 1930) к Charadriiformes incertae sedis.

Tringa numenioides Serebrovsky, 1941

Totanus numenioides: [Серебровский, 1941б, с. 478, фиг. 4; Brodkorb, 1967, p. 187; Mlíkovský, 2002, p. 131].

Tringa numenioides: [Деметьев, 1964, с. 682, рис. 687].

Tringa numenioides: [Bocheňsky, 1997, p. 316].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 6475, левая плечевая кость; местонахождение катакомбы г. Одессы, Украина; нижний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. По деталям строения более всего сходен с современным *Tringa totanus*, но плечевая кость крупнее, хотя и изящнее, с относительно более тонким диафизом.

Распространение. Ранний плиоцен Украины.

Замечания. В современном понимании родовые названия *Totanus* и *Tringa* считаются синонимами. Родовая принадлежность данной формы и диагноз нуждаются в уточнении.

Tringa sp.

Рис. 77

Tringa sp.: [Курочкин, 1985, с. 72, рис. 34, табл. X, фиг. 3, 4].

Экз. ПИН, № 2614/98, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса; местонахождение Шарга, Шаргин-Гоби, Гоби-Алтайский Аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Замечания. По размеру сходен с современным *T. stagnatilis*, но отличается морфологически.

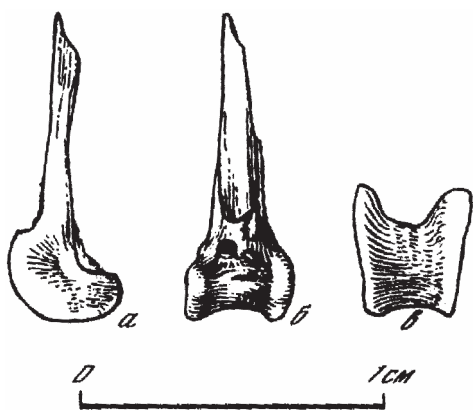


Рис. 77. *Tringa* sp. Дистальный эпифиз левого тибіотарсуса (экз. ПИН, №2614/98) с медиальной (а), краниальной (б) и дистальной (в) сторон [Курочкин, 1985, рис. 34]; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена

Род *Phalaropus* Brisson, 1760

Phalaropus: [Peters, 1934, p. 292; del Hoyo et al., 1996, p. 532; Степанян, 2003, с. 216 (partim); Dickinson, Remsen, 2013, p. 216].

Типовой вид – *Tringa fulicaria* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Два современных вида. Ископаемый *Phalaropus eleonoraе* Kurochkin, 1985, поздний плиоцен России.

Phalaropus eleonoraе Kurochkin, 1985

Табл. XXVI, фиг. 7, 8

Phalaropus eleonoraе: [Курочкин, 1985, с. 104, табл. XIV, фиг. 5, 6].

Голотип – ПИН, № 2975/135, полная левая плечевая кость; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Диагноз. Головка плечевой кости удлинена дорсовентрально; дорсальный бугорок доходит до головки плечевой кости; пневматическая впадина неглубока; дорсальный надмышцелковый отросток имеет не крупные размеры; вентральный надмышцелковый бугорок маленький, гребень, тянущийся от него в проксимальном направлении, тонок; сгибаемый отросток притуплен с дистальной стороны.

Распространение. Типовое местонахождение.

Charadrii nomen dubium

Sterna milneedwardsii Riabinin, 1931

Sterna milneedwardsii: [Рябинин, 1931, с. 276, рис. 1].

Sterna Milne-Edwardsii: [Lambrecht, 1933, S. 545].

Sterna milne-edwardsii: [Brodkorb, 1967, p. 208].

Экз. ЦНИГР музей, № 1/3592, частичный скелет (череп, часть позвоночника, таз, передняя конечность, задняя конечность); местонахождение Киса-тиби, Ахалцыхский район, Грузия; верхний миоцен.

Замечания. Данный экземпляр был первоначально отнесен к роду *Sterna*, что никак не обосновывалось; при этом отмечалось, что он значительно меньше, чем любая современная крачка [Рябинин, 1931]. Однако он никак не может относиться к этому роду, так как имеет длинный и тонкий тарзометатарзус и утолщенные кости предплечья. Скорее всего, данный экземпляр относится к куликам (*Charadrii*). При этом сохранность скелетных элементов не позволяет установить даже семейственное положение данной формы.

Семейство Alcidae Vigors, 1825

Род *Pinguinus* Bonnaterre, 1790

Pinguinus: [Peters, 1934, p. 351; Brodkorb, 1967, p. 218; Dickinson, Remsen, 2013, p. 222].

Alca: [Lydekker, 1891, p. 194; Lambrecht, 1933, S. 551; Mlíkovský, 2002, p. 139 (partim)].

Типовой вид – *Alca impennis* Linnaeus, 1758, вымер в историческое время.

Диагноз. Элементы крыла укороченные. Размеры наиболее крупные в подотряде.

Видовой состав. Только типовой вид, вымерший в историческое время.

Pinguinus impennis (Linnaeus, 1758)

Pinguinus impennis: [Potapova, 1994].

Экз. без номеров; место хранения не указано. Отдельные кости от четырех экземпляров; местонахождение Маяк II, губа Дроздовская, Кольский полуостров, Мурманская обл., Россия; голоцен, около 2000 лет до н.э. [Potapova, 1994].

Семейство Laridae Vigors, 1825

Подсемейство Larinae Rafinesque, 1815

Larinae gen. indet. 1

Larus sp.: [Kessler, 1984, p. 526, figs. 25, 26].

Экз. LPUI, № 62 MS, левая локтевая кость без проксимального эпифиза; местонахождение Кишинев, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Замечания. По строению мышцелков дистального эпифиза локтевой кости имеет много общего с поморниками (*Stercorariidae*) [Kessler, 1984].

Larinae gen. indet. 2
Табл. XXVI, фиг. 11, 12

Larus magn. L. ichthyaetus: [Zelenkov, 2013a, p. 165, fig. 7].

Экз. ПИН, № 3378/133, гороховидная кость; местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. Крупная чайка, размером с современную *Ichthyaetus ichthyaetus* [Zelenkov, 2013a].

Larinae gen. indet. 3
Табл. XXVI, фиг. 13

Larus magn. L. canus: [Zelenkov, 2013a, p. 165, fig. 7].

Экз. ПИН, № 3378/85, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. Средних размеров чайка, размером с современную *Larus canus* [Zelenkov, 2013a].

Charadriiformes fam. indet. 1

Recurvirostridae indet.: [Пантелеев, 2011, с. 84, табл. I, фиг. j–l].

Экз. ЗИН, РО № 6699, дистальная половина и проксимальный эпифиз правой лучевой кости; карьер Пролом к северо-востоку от г. Белогорск, Крым; лютет, средний эоцен.

Замечания. Фрагмент лучевой кости был первоначально отнесен к Recurvirostridae [Пантелеев, 2011], однако, учитывая морфологическую мозаичность палеогеновых семейств птиц и слабую диагностичность лучевой кости, данный образец следует относить к Charadriiformes fam. indet.

Charadriiformes fam. indet. 2

Charadriiformes indet.: [Пантелеев, 2011, с. 84, Табл. I, фиг. h, i].

Экз. ЗИН, РО № 4666, проксимальная половина левого карпометакарпуса; карьер Пролом к северо-востоку от г. Белогорск, Крым; лютет, средний эоцен.

Замечания. Карпометакарпус принадлежал птице размером с современного *Tringa totanus* [Пантелеев, 2011].

Charadriiformes fam. indet. 3

Charadriiformes indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 84].

Экз. ПИН, № 2614/195, краниальный фрагмент левой лопатки; местонахождение Тагай, о. Ольхон,

Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Необычная морфология данной лопатки не позволяет отнести ее с уверенностью ни к одному из современных семейств.

Надотряд Otidimorphae Cracraft, 2013

Отряд Otidiformes Wagler, 1830

Семейство Otididae Rafinesque, 1815

Род *Ioriotis* Burchak-Abramovich et Vekua, 1981

Ioriotis: [Бурчак-Абрамович, Векуа, 1981, с. 54].

Типовой вид – *Ioriotis gabunii* Burchak-Abramovich et Vekua, 1981.

Диагноз. Головка плечевой кости краниокаудально заужена и слабовыпукла; пекторальный гребень низок, его каудальная поверхность покрыта серией мелких гребней; дорсальный бугорок почти не развит; краниальная поверхность плечевого утолщения выпукла, неправильных четырехугольных очертаний.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Таксономический статус данного рода требует уточнения ввиду очень крупных размеров.

Ioriotis gabunii Burchak-Abramovich et Vekua, 1981

Ioriotis gabunii: [Бурчак-Абрамович, Векуа, 1981, с. 54, рис. 1].

Голотип – ИП АН Грузии, № К-391, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Квабеби, Восточная Грузия; средний акагыл, верхний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Miootis* Umanskaja, 1979

Miootis: [Уманская, 1979а, с. 40; Mlíkovský, 2002, p. 98; Пантелеев, 2005, с. 74].

Типовой вид – *Miootis compactus* Umanskaja, 1979.

Диагноз. Дистальный симфиз сильно удлинён проксимодистально; вершина гороховидного отростка развернута вентрально; малая метакарпалия начинается дистальнее гороховидного отростка; на вентральной поверхности кости в месте отхождения малой метакарпалии выражен бугорок для прикрепления lig. ulnocarpo-metacarpale ventrale; вентральная поверхность проксимального блока кости расположена под углом 100° к продольной оси большой метакарпалии; сухожильная борозда завершается у дистального конца на дорсальной поверхности

сти большой метакарпалии овальным расширением. По [Уманская, 1979a], с уточнениями.

Видовой состав. Типовой вид из позднего миоцена Причерноморья.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002] заметил, что таксономический статус данного рода нуждается в уточнении.

Miootis compactus Umanskaja, 1979

Табл. XXV, фиг. 23, 24

Miootis compactus: [Уманская, 1979a, с. 40, рис. 1; Bocheński, 1997, p. 315; Mlíkovský, 2002, p. 98; Пантелеев, 2005, с. 74].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 25/2891 (хранится в ННПМ), левый карпометакарпус; местонахождение Ново-Эметовка, Беляевский р-н, Одесская обл., Украина; поздний мэотис, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ИЗ НАНУ, № 25/2298 (хранится в ННПМ), первая фаланга IV (?) пальца лапы; местонахождение Ново-Эметовка, Беляевский р-н, Одесская обл., Украина; поздний мэотис, верхний миоцен. Экз. ЗИН, РО № 737, дистальный фрагмент левой локтевой кости; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролий, верхний миоцен.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение и местонахождение Морская 2 в Ростовской обл., Россия.

Замечания. Отнесение фрагмента локтевой кости из местонахождения Морская 2 к данному виду предварительно [Пантелеев, 2005], поскольку прямое сравнение с украинскими материалами невозможно.

Род *Otis* Linnaeus, 1758

Otis: [Peters, 1937, p. 217; Brodtkorb, 1967, p. 174; del Hoyo et al., 1996, p. 263; Mlíkovský, 2002, p. 98; Степанян, 2003, с. 185; Dickinson, Remsen, 2013, p. 167].

Типовой вид – *Otis tarda* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Один современный вид. Ископаемые: *O. affinis* Lydekker, 1891, средний миоцен Германии; *Otis khosatzkii* Bocheński et Kurochkin, 1987, ранний плиоцен Молдовы; *O. bessarabicus* Kessler et Gal, 1996, поздний миоцен Молдовы.

Замечания. *Otis affinis* Lydekker, 1891 был перемещен в род *Chlamydotis* Бродкорбом [Brodtkorb, 1967] и возвращен в род *Otis* Мликовским [Mlíkovský, 1992, 2002]. *O. lambrechtii* Kretzoi, 1941 из плейстоцена Венгрии и *O. brevipes* Giebel, 1847 из плейстоцена Германии были синонимизированы с современным видом *O. tarda* Мликовским [Mlíkovský, 2002].

Otis khosatzkii Bocheński et Kurochkin, 1987

Табл. XXV, фиг. 15–17

Otis khosatzkii: [Bocheński, Kurochkin, 1987b, p. 175, pl. 1, figs. 1–3; Bocheński, 1997, p. 315].

Chlamydotis undulata: [Mlíkovský, 2002, p. 98].

Голотип – ПИН, № 2614/56, дистальная часть правого тибиятарзуса; местонахождение Этулия, Вулканештский район, Молдова; «молдавский русильон», нижний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 2614/55, проксимальная часть левой лопатки, типовое местонахождение.

Диагноз. Борозда сухожилия m. fibularis longus доходит до проксимальной границы латерального мышцелка; дистокаудальный край медиального гребня тибияльного блока не протягивается заметно в дистальном направлении; передняя сторона латерального мышцелка срезана полого при взгляде с дистальной стороны. В два раза мельче современного *Otis tarda*.

Распространение. Нижний плиоцен Молдовы.

Замечания. Лопатка отнесена к *O. khosatzkii* на основании соответствующих относительных размеров. Она специфична удлиненным и утоньшенным акромионом и отчетливо разделенными суставным бугорком для сочленения с коракоидом и гленоидной суставной поверхностью. Сходная дрoфа была указана из неогена Венгрии и Болгарии [Jánosy, 1991; Voev, 1999], однако отнесение ее к *O. khosatzkii* требует подтверждения. Мликовский [Mlíkovský, 2002] бездоказательно синонимизировал *Otis khosatzkii* с современным *Chlamydotis undulata*, в то время как для *O. khosatzkii* характерно морфологическое сходство с современными *Otis tarda* [Bocheński, Kurochkin, 1987b], проявляющееся в наличии удлиненного в проксимальном направлении медиального гребня тибияльного блока и полого срезанной передней поверхности латерального мышцелка при виде с дистальной стороны.

Otis bessarabicus Kessler et Gal, 1996

Otis bessarabicus: [Kessler, Gal, 1996, p. 77, fig. 3].

Otis bessarabensis: [Mlíkovský, 2002, p. 99].

Голотип – LPUI, № 62 MS, дистальный фрагмент левой локтевой кости; местонахождение г. Кишинев, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Пястный бугорок треугольной формы, его вершина ориентирована вентрально и внутрь; вентральный мышцелок округлый, без заострения дистального края; лучевая ямка хорошо выражена и заходит дорсальнее сухожильной вырезки. Размеры немного крупнее современного *O. tetrax*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002] считает, что таксономический статус этой формы требует подтверждения; тем не менее отнесение ее к дрофам и роду *Otis*, в частности, кажется корректным.

Otis sp.
Табл. XXV, фиг. 18

Otis sp.: [Bocheński, Kurochkin, 1987b, p. 182].

Экз. ПИН, № 2614/57, проксимальная часть правой лучевой кости; местонахождение Чишмикиой, Вулканештский р-н, Молдова; верхняя тамань, нижний плейстоцен.

Замечания. Крупная дрофа. Описание см. [Bocheński, Kurochkin, 1987b, p. 182-183].

Род *Tetrax* T. Forster, 1817

Tetrax: [Peters, 1934, p. 217; del Hoyo et al., 1996, p. 273; Степанян, 2003, с. 186; Dickinson, Remsen, 2013, p. 166].

Типовой вид – *Otis tetrax* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Один современный вид. *T. paratetrax* (Bocheński et Kurochkin), 1987, comb. nov., ранний плиоцен Молдовы; *T. kalmani* Jánossy, 1972, ранний плейстоцен Венгрии.

Tetrax paratetrax (Bocheński et Kurochkin, 1987)

Табл. XXV, фиг. 13, 14

Otis paratetrax: [Bocheński, Kurochkin, 1987b, p. 179, pl. 1, fig. 6, 7; Bocheński, 1997, p. 315].

Otis tetrax: [Mlíkovský, 2002, p. 99].

Голотип – ПИН, № 2614/49, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение Этулия, Вулканештский район, Молдова; «молдавский русильон», нижний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Поперечный срез стержня коракоида близок к квадратному; плечевая суставная поверхность незначительно выпукла в своей средней части. Размеры – мелкие для дрофиных.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. По очертаниям среза стержня и выпуклой плечевой составной поверхности *O. paratetrax* ближе к *Chlamydotis undulata*, чем к *Tetrax tetrax*, и поэтому не может быть синонимизирован с последним видом, что ранее было предложено Мликовским [Mlíkovský, 2002].

Otididae gen. indet.
Рис. 78

Otididae gen.: [Курочкин, 1985, с. 91, табл. XI, фиг. 8, 9, рис. 44].

Экз. ПИН, № 3381/426, проксимальная фаланга третьего пальца левой лапы; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Данный экземпляр отличается от современных *Otis*, *Tetrax*, *Chariotis* и *Chlamydotis* тем, что плантарный край проксимальной сочленовной поверхности почти симметричен, а ямка в месте прикрепления сухожилия сгибателя пальца (проксимальнее от дистального конца на плантарной его поверхности) неглубокая. Немного крупнее современного *Chlamydotis undulata*.

Род *Gryzaja* Zubareva, 1939

Gryzaja: [Зубарева, 1939, с. 607; Дементьев, 1964, с. 684; Воинственский, 1967, с. 15; Brodkorb, 1967, p. 175; Bocheński, Kurochkin, 1987, p. 184; Mlíkovský, 2002, p. 100].

Chlamydotis: [Серебровский, 1941, с. 474; Дементьев, 1964, с. 680].

Otis: [Воинственский, 1959а, с. 200, 1967, с. 15].

Типовой вид – *Gryzaja odessana* Zubareva, 1939.

Диагноз. Диафизы тибиотарзуса и тарзометатарзуса сильно сжаты латеромедиально. На дорсальной поверхности дистальной части диафиза тарзометатарзуса отпечатаны глубокие каналы сухожилий m. extensor brevis digiti IV и m. adductor digiti II; проксимальнее блока метатарзалии III рельефно выделяется ямка в месте отхождения m. extensor brevis digiti III, видоизмененного у дроф в сухожилие; блок метатарзалии IV развернут наружу в меньшей степени, чем у современных представителей рода *Otis*.

Видовой состав. Типовой вид из раннего плиоцена Украины и Молдовы.

Замечания. Род *Gryzaja* был выделен в отдельное семейство Gryzajidae [Brodkorb, 1967; Bocheński, Kurochkin, 1987b], поскольку необычная морфология тибиотарзусов повторяется у всех известных экземпляров. В то же время характерное расширение тарзометатарзуса встречается и у других групп птиц (найдено Л.В. Горобцом у домашней курицы) и поэтому не должно считаться признаком отдельного семейства. Валидность данного рода также требует подтверждения; предварительное сравнение показывает, что *Gryzaja* может оказаться младшим синонимом *Neotis*.

Gryzaja odessana Zubareva, 1939

Табл. XXV, фиг. 18–22

Gryzaja odessana: [Зубарева, 1939, с. 607, рис. без номера; 1948, с. 125, рис. 7–9; Дементьев, 1964, с. 684, рис. 690; Brodkorb, 1967, p. 175; Воинственский, 1967, с. 16; Курочкин, Хозацкий, 1972, с. 347,

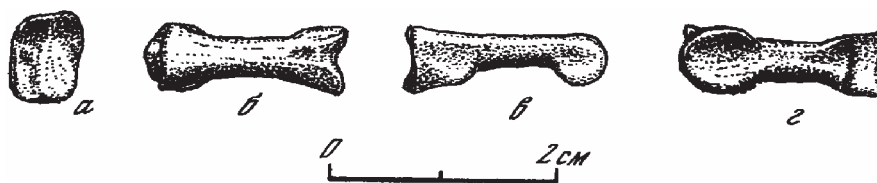


Рис. 78. Otidae gen. indet. Проксимальная фаланга третьего пальца левой лапы (экз. ПИН, №3381/426) с проксимальной (а), дорсальной (б), медиальной (в) и вентральной (г) сторон [Курочкин, 1985, рис. 44]; местонахождение Шамар, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен

рис. 1, 2; Vocheňski, Kurochkin, 1987b, p. 184; Vocheňski, 1997, p. 315; Mlíkovský, 2002, p. 100].

Chlamydotis pliodeserti: [Серебровский, 1941, с. 477, фиг. 2, 3; Дементьев, 1964, с. 680, рис. 685; Воинственский, 1967, с. 16].

Otis gryzaja: [Воинственский, 1967, с. 17].

Лектотип – ИЗ НАНУ, №6617, правый тибіотарзус; катакомбы г. Одессы, Украина; нижний плиоцен; выделен [Mlíkovský, 2002].

Паралектотип – ИЗ НАНУ, № 6618, дистальный эпифиз левого тибіотарзуса; катакомбы г. Одессы, Украина; нижний плиоцен [выделен: Mlíkovský, 2002].

Материал. ИЗ НАНУ, № 6496, целый правый коракоид; ИЗ НАНУ, № 6497, краниальная часть левого коракоида; ИЗ НАНУ, № 7399, целый правый тибіотарзус; ИЗ НАНУ, № 8033, правый тибіотарзус без проксимального эпифиза; ИЗ НАНУ, № 8030, фрагмент плантарной части левого тибіотарзуса; ИЗ НАНУ, № 6620, фрагмент дистальной части диафиза левого тибіотарзуса; ИЗ НАНУ, №6619, дистальная половина правого тибіотарзуса; ИЗ НАНУ, № 6621, проксимальная часть правого тарзометатарзуса; ИЗ НАНУ, № 8027, 8028, 8029 первые фаланги пальцев задней конечности; все из катакомб г. Одессы (частично хранится в ННПМ); ПИН, №2614/43, фрагмент проксимальной части правого тибіотарзуса; местонахождение Этулия, Вулканештский район, Молдова; «молдавский руссильон», верхний плиоцен; ПИН, № 2614/42, дистальный эпифиз правого тарзометатарзуса; местонахождение Котловина, Одесская обл., Украина; «молдавский фаунистический комплекс» (русциний), нижний плиоцен.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Размеры сравнимы с современным *Chlamydotis undulata*.

Распространение. Типовое местонахождение; местонахождения Котловина, Украина, и Этулия, Молдова; нижний плиоцен.

Замечания. Г.П. Дементьев [1964] поместил *G. odessana* в отряд поганкообразных. М.А. Воинственский [1967] установил, что *Chlamydotis pliodeserti* Serebrovsky, 1941, является младшим синонимом *Gryzaja odessana* Zubareva, 1939, но ошибочно счи-

тал, что морфология *Gryzaja* вполне укладывается в особенности строения современного рода *Otis*, и поэтому создал название *Otis gryzaja* Voinstvensky, 1967. В действительности *Gryzaja odessana* отличается от современных дроф Евразии, но для уточнения ее систематического положения необходимо сравнение с африканскими таксонами.

Надотряд Columbimorphae Cracraft, 2013

Отряд Columbiformes Garrod, 1874

Семейство Columbidae Illiger, 1811

Род *Columba* Linnaeus, 1758

Columba: [Peters, 1937, p. 56; Brodkorb, 1971, p. 192; Del Hoyo et al., 1997, p. 113; Mlíkovský, 2002, p. 218; Степанян, 2003, с. 280].

Типовой вид – *Columba oenas* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 51 современный вид. Ископаемые: *C. omnisanctorum* Ballmann, 1976, ранний плиоцен Италии; *C. pisana* (Portis, 1889), средний плиоцен Италии; *C. melitensis* Lydekker, 1891, поздний плейстоцен Мальты.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002] без видимых оснований синонимизировал виды *C. omnisanctorum* Ballmann, 1976 и *C. pisana* (Portis, 1889).

Columba livia occitanica Mourer-Chauviré, 1975

Columba livia: [Потапова, Барышников, 1993, с. 58; Mlíkovský, 2002, p. 219].

Columba livia occitanica: [Baryshnikov, Potapova, 1995, p. 247].

Голотип – Национальный музей доисторической истории, Лез Эзи-де-Тайак, Франция; CD 66, В или С, 11623, полная левая плечевая кость; местонахождение Грот Эскаль близ Сент-Эстев-Жансон, департамент Буш-дю-Рон, Франция; миндель, средний плейстоцен.

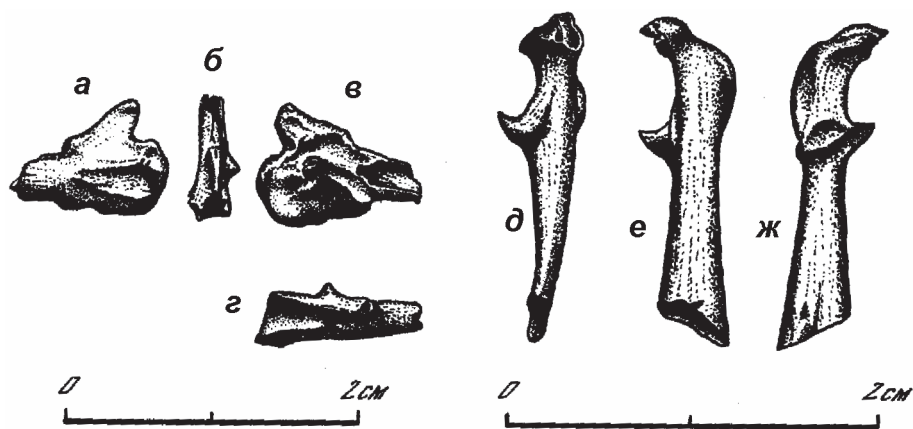


Рис. 79. *Syrrhaptēs* sp. Фрагменты скелета: а–г – проксимальная часть левого карпометакарпуса (экз. ПИН, №2614/75) с дорсальной (а), краниальной (б), вентральной (в) и каудальной (г) сторон, д–з – дорсальная половина левого коракоида (экз. ПИН, №3222/33) с медиальной (д), вентральной (е) и дорсальной (ж) сторон [Курочкин, 1985, рис. 36]; а–г – местонахождение Чоно-Хариах, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен, д–з – местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен

Материал. Экземпляр без номера в коллекции ЗИН; пещера Треугольная, Карачаево-Черкесия Республика, Россия; средний плейстоцен.

Распространение. Средний плейстоцен Франции и Северного Кавказа.

Замечания. Из пещеры Треугольная Потаповой и Барышниковым [1993] в списке птиц был указан *Columba livia*. В их следующей статье в тексте и в списке появился *Columba livia occitanica* [Baryshnikov, Potapova, 1995]. Этот подвид описан для нескольких среднеплейстоценовых местонахождений Франции [Mourer-Chauviré, 1975].

Columbidae gen. indet.

Columbidae indet.: [Пантелеев, 2005].

Экз. без номера в коллекции ЗИН, лопатка; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туроллий, верхний миоцен.

Отряд Pterocliiformes Huxley, 1868

Семейство Pteroclididae Bonaparte, 1831

Род *Syrrhaptēs* Illiger, 1811

Syrrhaptēs: [Peters, 1937, p. 3; Del Hoyo et al., 1997, p. 51; Степанян, 2003, с. 278; Dickinson, Renssen, 2013, p. 81].

Типовой вид – *Tetrao paradoxa* Pallas, 1773, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Два современных вида. Ископаемый *Syrrhaptēs kashini* Kurochkin, 1985.

Syrrhaptēs kashini Kurochkin, 1985

Табл. XXVI, фиг. 23, 24

Syrrhaptēs kashini: [Курочкин, 1985, с. 74, табл. XI, фиг. 4, 5].

Голотип – ПИН, № 3222/675; неполный синсакрум; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дорсальный гребень высокий и узкий; передний конец синсакрума краниально суживается до сильно уплощенного с боков гребня; вентральная борозда в средней части занимает середину общей ширины синсакрума с вентральной поверхности; каудально от передней пары больших реберных отростков синсакрум сначала несколько расширяется, а затем сужается.

Распространение. Типовое местонахождение.

Syrrhaptēs sp.

Рис. 79

Syrrhaptēs sp.: [Курочкин, 1985, с. 75, табл. X, фиг. 7, 8, рис. 36].

Экз. ПИН, № 3222/33, дорсальная половина левого коракоида; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, № 2614/75, проксимальная часть левого карпометакарпуса; местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

Замечания. В строении этих двух фрагментов не удается найти признаков, по которым их можно

было бы отличить от соответствующих костей современной *S. paradoxus*, с которой они также сходны и по размерам.

Надотряд Strisores Baird, 1858

Отряд Apodiformes Peters, 1940

Семейство Cypselavidae Mourer-Chauviré, 2006

Cypselavidae: [Mourer-Chauviré, 2006, p. 141].

Типовой род – *Cypselavus* Gaillard, 1908.

Диагноз. Плечевая кость умеренно удлинена; вентральный бугорок сильно выступает вентрально; дельтопекторальный гребень высокий, конусообразный и формирует крючок, направленный краниально; проксимальный край дельтопекторального гребня вогнут; отросток *m. extensor metacarpi radialis* и бугорок *m. tensor propatagialis pars brevis* сближены; отросток *m. extensor metacarpi radialis* расположен примерно на расстоянии в одну четверть кости от ее дистального края; бугорок *m. pronator superficialis* слабо развит. В коракоиде акрокоракоидный отросток загнут каудально и практически достигает прокоракоидного отростка; грудинная суставная поверхность очень широкая дорсовентрально в медиальной части и дорсовентрально узкая в своей латеральной части; медиальный угол относительно широкий и выдается настолько же сильно, насколько латеральный угол.

Состав. Роды *Cypselavus* Gaillard, 1908, средний эоцен – ранний олигоцен Франции; *Argornis* Karhu, 1999, поздний эоцен Северного Кавказа (Россия); *Parargornis* Mayr, 2003, средний эоцен Германии.

Замечания. Майр [Mayr, 2009a] предполагает, что сходство, наблюдаемое между представителями данного семейства, может оказаться примитивным. Роды *Argornis* Karhu, 1999 и *Parargornis* Mayr, 2003 первоначально описывались в составе семейства Jungornithidae и были помещены в семейство Cypselavidae Морер-Шовире [Mourer-Chauviré, 2006].

Род *Argornis* Karhu, 1999

Argornis: [Karhu, 1999, p. 208].

Типовой вид – *Argornis caucasicus* Karhu, 1999.

Диагноз. Акроракоидная суставная поверхность вилокки удлинена медиолатерально. Акромион лопатки со скошенным латерально краниальным краем и хорошо выраженным гребнем *lig. astosoga-astomiale*. Дорсальная часть медиальной порции акрокоракоидного отростка коракоида образует высокий каудально ориентированный гребень с медио-

латерально узким основанием; грудинная суставная поверхность седловидная, только медиальная часть ее вентрального гребня выступает вентрально; латеральный угол грудинной фасетки выдается каудально немного сильнее, чем медиальный. Вентральная часть головки плечевой кости ориентирована перпендикулярно длинной оси кости, в то время как дорсальная часть ориентирована косо и смещена дистально по отношению к вентральной части; дистальная граница головки плечевой кости четко обозначена; бугорок *m. tensor propatagialis pars brevis* хорошо выражен; бугорок *m. pronator superficialis* явно обособлен от вентрального надмышцелкового бугорка, который, в свою очередь, прилегает к вентральному мышцелку; вентральный надмышцелок заметно выступает вентрально; сгибаемый отросток выступает немного дистальнее вентрального мышцелка. Карпометакарпус относительно удлиненный. Проксимальная фаланга большого пальца крыла с отверстиями.

Видовой состав. Типовой вид из позднего эоцена Северного Кавказа, Россия.

Замечания. Приведенный выше диагноз в целом основан на первоначальном диагнозе [Karhu, 1999], но также содержит признаки, отличающие *Argornis* от описанного позднее *Parargornis* [Mayr, 2003].

Argornis caucasicus Karhu, 1999

Табл. XXVI, фиг. 14–17

Argornis caucasicus: [Karhu, 1999, p. 210, figs. 1–3].

Голотип – ПИН, № 4425/18, неполный скелет (часть позвоночника, плечевой пояс и передние конечности); местонахождение Горный луч, левый берег р. Пшеха, Краснодарский край, Россия; кумский горизонт, верхний эоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Karhu, 1999].

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Jungornithidae Karhu, 1988

Jungornithidae: [Карху, 1988; Karhu, 1999; Mayr, 2003, p. 383; Mourer-Chauviré, 2006, p. 142; Mourer-Chauviré, Sigé, 2006, p. 152].

Aegialomithidae: [Mlíkovský, 2002, p. 200 (partim)].

Типовой род – *Jungornis* Karhu, 1988.

Диагноз. Краниальный выступ киля грудины развит слабо; суставные поверхности коракоидов широко расставлены и отделены от рострума грудины; краниальные борозды киля хорошо развиты. Акроракоидная суставная поверхность вилокки вогнута, имеет округлую форму, ориентирована каудолатерально, ее диаметр меньше ширины ключи-

цы на уровне переднего края этой суставной поверхности. Гленоидная суставная поверхность лопатки ориентирована краниоventрально. Часть акрокоракоидного отростка коракоида, заключенная между отпечатком акрокоракоидной связки и ключичной суставной поверхностью, вытянута латеромедиально; широкая грудинная суставная поверхность коракоида имеет четко очерченный выступающий медиальный угол, расположенный на одном уровне с латеральным углом. Дельтопекторальный гребень плечевой кости серповидно изогнут и смещен проксимально, головка плечевой кости формирует продольно ориентированный выступ на каудальной поверхности кости; вентральный надмыщелковый бугорок и бугорок *m. pronator superficialis* тесно сближены и образуют отросток на вентральной поверхности дистального эпифиза. По: [Карху, 1988].

Состав. Типовой род из раннего олигоцена Северного Кавказа (Россия) и позднего эоцена Франции.

Замечания. Первоначально описанный в составе данного семейства род *Palescyvus* Karhu, 1988 был синонимизирован с *Cypselavus* Gaillard, 1908 Мликовским [Mlíkovský, 2002]. См. также [Mayr, 2003, Mourer-Chauviré, 2006].

Род *Jungornis* Karhu, 1988

Jungornis: [Карху, 1988, с. 85; Mourer-Chauviré, Sigé, 2006, p. 152].

Типовой вид – *Jungornis tesselatus* Karhu, 1988.

Диагноз. Род монотипичного семейства.

Видовой состав. *J. tesselatus* Karhu, 1988, ранний олигоцен Северного Кавказа; *J. geraldmayri* Mourer-Chauviré et Sigé, 2006, поздний эоцен Франции.

Jungornis tesselatus Karhu, 1988

Рис. 80

Jungornis tesselatus: [Карху, 1988, с. 85, рис. 1–6; Vocheňski, 1997, p. 322].

Голотип – ПИН, № 1413/208, неполный сочлененный скелет (грудина, плечевой пояс, плечевые кости, левые локтевая, лучевая кости и ладьевидно-полулунная кость запястья); местонахождение р. Белая, ст. Абадзехская, Адыгея, Северный Кавказ, Россия; майкопская свита, нижний олигоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дистальное расширение головки плечевой кости хорошо выражено; дорсальный бугорок укорочен, не доходит дистально до уровня дистального края биципитального гребня. Размеры относительно крупные. Описание см. [Карху, 1988].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Диагноз вида приведен здесь впервые с учетом отличий *J. tesselatus* от недавно описанного *J. geraldmayri* Mourer-Chauviré et Sigé, 2006.

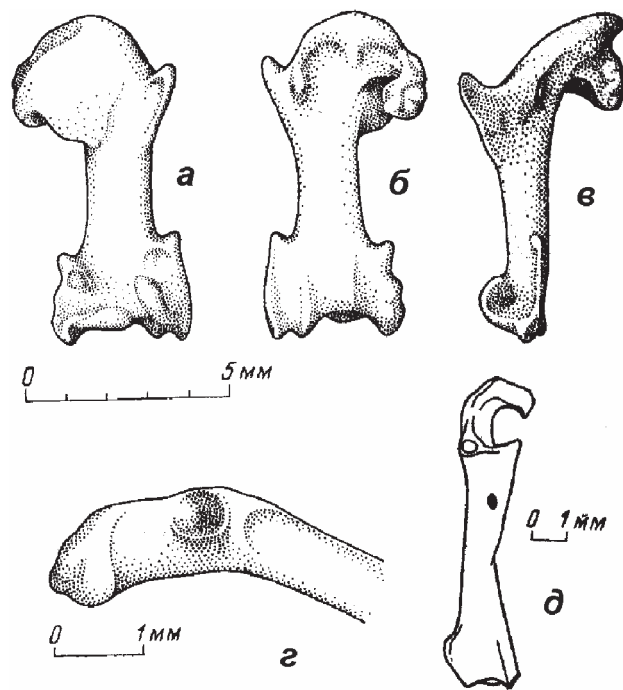


Рис. 80. *Jungornis tesselatus* Karhu, 1988. Фрагменты скелета (реконструкция по голотипу ПИН, №1413/208): а–в – плечевая кость с краниальной (а), каудальной (б) и дорсальной (в) стороны; г – дорсальная часть ключицы; д – коракоид с дорсальной стороны [Карху, 1988, рис. 3, 5, 6, с изменениями]; местонахождение р. Белая, Адыгея, Россия; майкопская свита, нижний олигоцен

Надотряд Strigimorphae Cracraft, 2013

Отряд Strigiformes Wagler, 1830

Семейство Protostrigidae Wetmore, 1933

Protostrigidae: [Wetmore, 1933, p. 4; 1938, p. 28; Howard, 1965, p. 350; Martin, Black, 1972, p. 888; Rich, 1982, p. 576; Fisher, 1983, p. 483; Mourer-Chauviré, 1983, p. 2; Mayr, 2009a, p. 164].

Типовой род – *Minerva* Shufeldt, 1915.

Диагноз. В дистальной части тибиятарзуса отсутствует заметное углубление на краниальной поверхности стержня; очертания сочленовой поверхности латерального мыщелка округлые; на боковой поверхности медиального мыщелка развит небольшой бугорок. В тарзометатарзусе разгибательная борозда занимает почти всю ширину стержня в его проксимальной части; блок метатарзалии III заметно выдается дистально за уровень блоков метатарзалий II и IV; блок метатарзалии IV тоньше, чем блок метатарзалии II; плантарная часть блока метатарзалии II выдается плантарно дальше, чем таковая у блока метатарзалии IV.

Состав. Роды *Eostrix* Brodkorb, 1971, ранний эоцен США и Монголии; *Minerva* Shufeldt, 1915, средний и поздний эоцен США; *Oligostrix* Fisher, 1983, средний олигоцен Германии; *Aurorornis* Panteleyev 2011, средний эоцен Украины.

Замечания. Семейство Protostrigidae первоначально включало роды *Protostrix* и *Eostrix* [Brodkorb, 1971]. Позднее Морер-Шовире [Mourer-Chauviré, 1983] свела род *Protostrix* Wetmore, 1933 в синонимы рода *Minerva* Shufeldt, 1913 и, таким образом, следуя данной ревизии, североамериканские средне- и позднеэоценовые совы, относившиеся к роду *Protostrix*, теперь состоят в роде *Minerva*.

Род *Eostrix* Brodkorb, 1971

Eostrix: [Brodkorb, 1971, p. 214; Martin, Black, 1972, p. 888; Maug, 2009a, p. 164; Курочкин, Дайк, 2011, с. 88].

Типовой вид – *Protostrix mimica* Wetmore, 1938.

Диагноз. Стержень тарзометатарзуса относительно узкий поперечно и расширяется постепенно в дистальном и проксимальном направлениях; сочленовные поверхности проксимальной поверхности тарзометатарзуса относительно неглубокие; латеральный и медиальный гребни гипотарзуса низкие, медиальный гребень относительно короткий проксимодистально; вырезка между гребнями гипотарзуса относительно узкая; боковые поверхности блока метатарзалии III параллельны соответствующим поверхностям блоков метатарзалий II и IV; плантарная поверхность блока метатарзалии III слегка асимметрична в отношениях между боковыми гребнями ее сочленовной поверхности; блок метатарзалии II выступает плантарно дальше по отношению к плантарному окончанию блока метатарзалии IV; очертания блока метатарзалии IV при виде с латеральной стороны округлые.

Видовой состав. *E. mimica* (Wetmore, 1938) и *E. martinellii* Martin et Black, 1972, ранний эоцен США; *E. tsaganica* Kurochkin et Dyke, 2011, ранний эоцен Монголии.

Замечания. П. Бродкорб [Brodkorb, 1971], основываясь на *E. mimica*, посчитал родовыми признаками заметную выдвинутость в краниальном направлении латерального мыщелка тибиотарзуса по отношению к медиальному мыщелку и большую ширину латерального мыщелка, что было повторено Морер-Шовире [Mourer-Chauviré, 1987]. Но такое решение ошибочно вследствие посмертной искаженности дистального эпифиза тибиотарзуса *E. mimica*. Вышеприведенные диагнозы семейства и рода основаны на комбинации наших наблюдений, данных А. Уэтмора [Wetmore, 1933, 1938], Морер-Шовире [Mourer-Chauviré, 1987] и П. Рич [Rich, 1982].

В составе рода *Eostrix* из раннего эоцена Англии был описан *E. vincenti* Harrison, 1980, однако данная форма скорее всего не относится к Protostrigidae [Mourer-Chauviré, 1987].

Eostrix tsaganica Kurochkin et Dyke, 2011 Рис. 81

Eostrix tsaganica: [Курочкин, Дайк, 2011, с. 88, табл. XII, фиг. 1–15, рис. 2].

Голотип – ПИН, № 3104/129, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса с частью стержня; местонахождение Цаган-Хушу, около 6 км западнее родника Наран-Дац-Булаг, Южно-Гобийский аймак, Монголия; пачка бумбан, свита наран-булак, нижний эоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3104/141, проксимальный фрагмент левого тарзометатарзуса; экз. ПИН, № 3104/801, дистальный фрагмент левого тибиотарзуса; типовое местонахождение.

Диагноз. Латеральный и медиальный мыщелки дистального эпифиза тибиотарзуса одинаково выдаются краниально и дистально; ширина вырезки между мыщелками равна ширине латерального и медиального мыщелков в краниальной и дистальной проекциях. В проксимальном эпифизе тарзометатарзуса вырезка между гипотарзальными гребнями узкая и в проксимальной проекции имеет профиль, близкий к треугольному; медиальная суставная ямка слегка наклонена плантарной стороной дистально, а латеральная суставная ямка приподнята плантарной стороной проксимально, но в целом обе ямки расположены почти в горизонтальной плоскости; дорсальная ямка маленькая и неглубокая; блок метатарзалии II параллелен блоку метатарзалии III в дистальной проекции; плантарные медиальный и латеральный выступы блока метатарзалии III выдаются почти одинаково в дистальной проекции; в дистальной проекции латеральная и медиальная поверхности блока метатарзалии III параллельны соответствующим поверхностям блоков метатарзалий II и IV; плантарная поверхность дистальной части тарзометатарзуса в проксимальном направлении ровная (не образует борозды); на плантарной стороне дистальная часть стержня плавно переходит на блок метатарзалии III; мельче других известных представителей рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Aurorornis* Panteleyev 2011

Aurorornis: [Пантелеев, 2011, с. 85].

Типовой вид – *Aurorornis taurica* Panteleyev, 2011.

Диагноз. Тарзометатарзус короткий, массивен, сильно вогнут с дорсальной стороны; медиальный

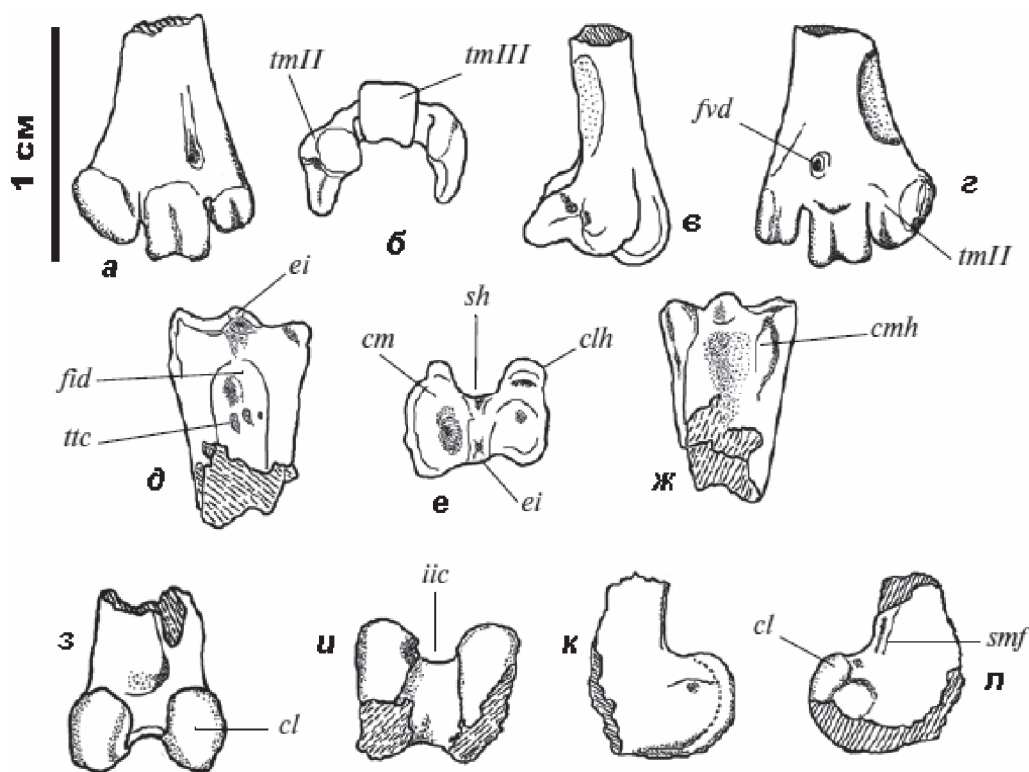


Рис. 81. *Eostrix tsaganica* Kurochkin et Dyke, 2011. Фрагменты скелета: а–г – дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса (голотип ПИН, №3104/129) с дорсальной (а), дистальной (б), медиальной (в) и плантарной (г) стороны; д–ж – проксимальный фрагмент левого тарзометатарзуса (экз. ПИН, №3104/141) с дорсальной (д), проксимальной (е) и плантарной (ж) стороны; з–л – дистальный фрагмент левого тибитатарзуса (экз. ПИН, №3104/801) с краниальной (з), дистальной (и), медиальной (к) и латеральной (л) стороны [Курочкин, Дайк, 2011, рис. 2]; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; пачка бумбан, свита наран-булак, нижний эоцен

Обозначения: cl – латеральный мыщелок; cm, медиальная суставная ямка; clh – латеральный гребень гипотарзуса; cmh – медиальный гребень гипотарзуса; ei – межсуставной выступ; fid – дорсальная межсуставная ямка; fvd – дистальное пита- тельное отверстие; iic – межмыщелковая вырезка; sf – борозда m. fibularis; sh – борозда гипотарзуса; tmII, III – блок мета- тарзалии II, III; ttc – бугристость m. tibialis cranialis

гребень гипотарзуса очень узок, отросток латераль- ного гребня гипотарзуса неразвит; медианный план- тарный гребень хорошо развит, и его проксималь- ный конец далеко не доходит до медиального греб- ня гипотарзуса; отпечаток крепления m. tibialis cra- nialis смещен к внутренней (медиальной) стороне кости; крыловидный отросток блока метатарзалии II узкий и длинный.

Видовой состав. Типовой вид из среднего зо- цена Крыма.

Aurorornis taurica Panteleyev, 2011

Табл. XXVI, фиг. 20–22

Aurorornis taurica: [Пантелеев, 2011, с. 86, табл. I, фиг. а–е].

Голотип – ЗИН, РО № 4667, полный правый тарзометатарзус; карьер Пролом к северо-востоку от г. Белогорск, Крым; лютет, средний эоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Пантелеев, 2011].

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Heterostigidae Kurochkin et Dyke, 2011

Heterostigidae: [Курочкин, Дайк, 2011, с. 91].

Типовой род – *Heterostrix* Kurochkin et Dyke, 2011.

Диагноз. Межсуставной выступ тарзометатарзу- са очень низкий и сдвинут латерально; медиальный и латеральный гребни гипотарзуса низкие и неши- роко раздвинуты, при этом медиальный несколько более массивен, чем латеральный; в проксимальной половине дорсальной поверхности стержня тарзо- метатарзуса развит срединный гребень; сгиба- тельная борозда глубокая, узкая и одинаковой ширины вдоль всей плантарной поверхности стержня, она только слегка сужается в дистальной области; ос- новная часть блока метатарзалии II загнута крющ-

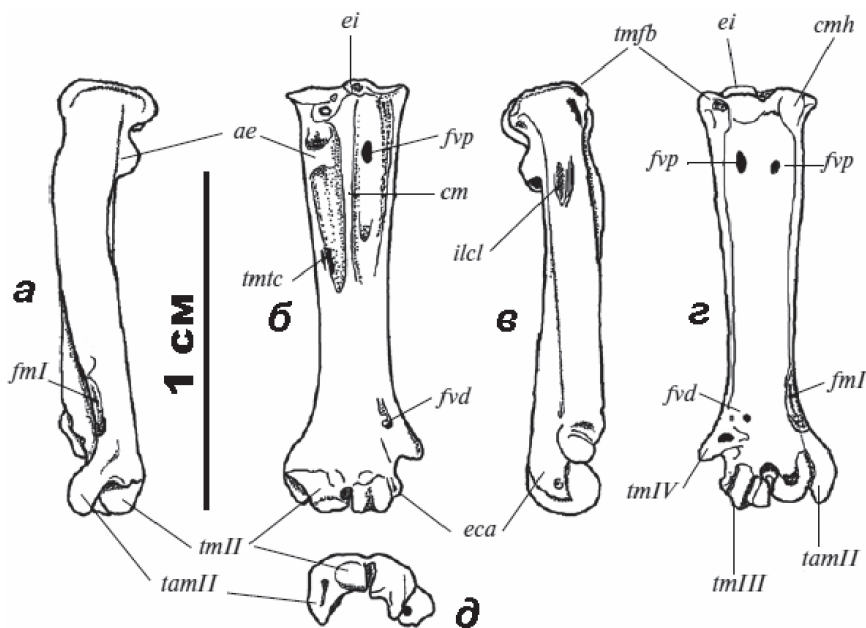


Рис. 82. *Heterostrix tatsinensis* Kurochkin et Dyke, 2011. Левый тарзометатарзус (голотип ПИН, № 3211/35) с медиальной (а), дорсальной (б), латеральной (в), плантарной (г) и дистальной (д) стороны [Курочкин, Дайк, 2011, рис. 3]; местонахождение Тациин-Гол, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен

Обозначения: ae – костный мостик над сухожилием *m. tibialis cranialis*; cm – срединный гребень; cmh – медиальный гребень гипотарзуса; eca – добавочный надмышечек блока метатарзалии III; ei – межсуставной выступ; fml – ямка метатарзалии I; fvd – дистальное питательное отверстие; fvp – проксимальное питательное отверстие; ilcl – отпечаток латеральной коллатеральной связки; tamII – добавочный блок метатарзалии II; tmII-IV – блоки метатарзалий II-IV; tmfb – бугорок *m. fibularis brevis*; tmtc – бугристость *m. tibialis cranialis*

ком в латеральную сторону к блоку метатарзалии III; крыловидный вырост на блоке метатарзалии II удлиннен, заострен и ориентирован дистоплантарно; дорсальная поверхность блока метатарзалии III находится на одном уровне с дорсальной поверхностью стержня.

Состав. Типовой род из раннего олигоцена Монголии.

Род *Heterostrix* Kurochkin et Dyke, 2011

Heterostrix: [Курочкин, Дайк, 2011, с. 93].

Типовой вид – *Heterostrix tatsinensis* Kurochkin et Dyke, 2011.

Диагноз. Род монотипичного семейства.

Видовой состав. Типовой вид из раннего олигоцена Монголии.

Heterostrix tatsinensis Kurochkin et Dyke, 2011

Рис. 82

Heterostrix tatsinensis: [Курочкин, Дайк, 2011, с. 93, табл. XII, фиг. 16–21, рис. 3].

Голотип – ПИН, № 3211/35, полный левый тарзометатарзус с разрушенным плантарным выступом блока метатарзалии IV; местонахождение Тациин-Гол, левый борт долины р. Тациин-Гол, Увэр-Хангайский аймак, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Курочкин, Дайк, 2011].

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Strigidae Vigors, 1825

Подсемейство Striginae Leach, 1820

Род *Asio* Brisson, 1760

Asio: [Peters, 1940, p. 167; Brodtkorb, 1971, p. 220; Del Hoyo et al., 1999, p. 239; Mlíkovský, 2002, p. 216; Степанян, 2003, с. 299; Dickinson, Remsen, 2013, p. 268].

Типовой вид – *Strix otus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Семь современных видов. Искапаемые: *A. pygmaeus* Serebrovsky, 1941, ранний плиоцен Украины; *A. brevipes* Ford et Murray, 1967, поздний плиоцен США; *A. priscus* Howard, 1964, поздний плейстоцен США.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 1998, 2002] необоснованно переместил в данный род *Bubo longgaevus* Umanskaja, 1979 из позднего миоцена Украины (см. ниже).

Asio pygmaeus Serebrovsky, 1941

Asio pigmaea: [Серебровский, 1941б, с. 478, фиг. 5; Дементьев, 1964, с. 693, рис. 703].

Asio pigmaeus: [Brodtkorb, 1971, p. 221; Bocheński, 1997, p. 320; Mlíkovský, 2002, p. 217].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 6482, правая локтевая кость без дистального эпифиза; местонахождение катакомбы г. Одессы, Украина; ранний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. По деталям строения более всего сходна с современной *Asio flammeus*, но заметно меньших размеров.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Окончание видового названия было исправлено Бродкорбом, но он же сделал ошибку в корневой части видового названия [Brodkorb, 1971; Mlíkovský, 2002]. Мликовский [Mlíkovský, 2002] считает, что экземпляр не может быть определен до рода по опубликованному изображению. Действительно, таксономический статус этой формы сомнителен, экземпляр нуждается в переизучении, но место его хранения остается неизвестным.

Род *Strix* Linnaeus, 1758

Strix: [Peters, 1940, p. 156; Brodkorb, 1971, p. 221; Del Hoyo et al., 1999, p. 197; Mlíkovský, 2002, p. 216; Степанян, 2003, с. 313; Dickinson, Remsen, 2013, p. 272].

Типовой вид – *Strix stridula* Linnaeus, 1758 = *Strix aluco* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 19 современных видов. Ископаемые: *Strix dakota* L.A. Miller, 1944, ранний миоцен США; *S. edwardsi* (Ennouchi, 1930), средний миоцен Германии и Франции; *S. ignota* Milne-Edwards, 1871, средний миоцен Франции; *S. intermedia* Jánossy, 1972, ранний плейстоцен Венгрии.

Замечания. Систематическое положение ископаемых видов, описанных в составе рода *Strix*, требует подтверждения. *S. intermedia* был безосновательно синонимизирован с современным *S. aluco* [Mlíkovský, 2002]. Мликовский также без особых оснований поместил в род *Strix* вид *Otus wintershofensis* Ballmann, 1969 из раннего миоцена Германии [Mlíkovský, 2002]. С другой стороны, этот же автор исключил из рода *Strix* и поместил в ископаемый род *Intulula* еще один вид, *Strix brevis* Ballmann, 1969 из раннего миоцена Германии [Mlíkovský, 2002], а *Strix collongensis* Ballmann, 1972 из среднего миоцена Франции был выделен им в отдельный род *Alasio* [Mlíkovský, 1998, 2002] – эти номенклатурные решения поддерживаются в данной работе.

Strix sp. 1

Strix sp.: [Пантелеев, 2005, с. 74].

Экз. ЗИН, РО № 7329, третья фаланга IV пальца лапы, местонахождение Морская 2 вблизи ж/д

станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туроллий, верхний миоцен.

Замечания. Фаланга принадлежала крупной неясности, размером с современных *S. nebulosa* или *S. uralensis* [Пантелеев, 2005].

Strix sp. 2

Striges: [Логачев и др., 1964, с. 41].

Strix: [Горобец, 2013, с. 72].

Экз. без номера в коллекции ННПМ, проксимальный фрагмент локтевой кости; дистальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Горобец [2013] отметил сходство с современными представителями рода, но систематическое положение этой формы требует подтверждения.

Род *Bubo* Duméril, 1806

Bubo: [Peters, 1940, p. 110; Brodkorb, 1971, p. 216; Del Hoyo et al., 1999, p. 185; Mlíkovský, 2002, p. 212 (partim); Степанян, 2003, с. 294; Dickinson, Remsen, 2013, p. 274].

Типовой вид – *Strix bubo* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 16 современных видов. Ископаемые: *B. floriana* Kretzoi, 1957, поздний миоцен Венгрии; *B. perpasta* (Ballmann, 1976), поздний миоцен Италии; *B. longaevus* Umanskaja, 1979, поздний миоцен Украины; *B. leakeyae* Brodkorb et Mourer-Chauviré, 1984, ранний плейстоцен Танзании; *B. binagadensis* Burchak-Abramovich, 1965, поздний плейстоцен Азербайджана; *B. insularis* Mourer-Chauviré et Weesie, 1986, поздний плейстоцен Италии; *B. osvaldoi* Arredondo et Olson, 1994, плейстоцен Кубы.

Замечания. *B. floriana* Kretzoi, 1957 описан по единственной фаланге и его таксономическое положение остается неясным; *B. perpasta* (Ballmann, 1976) был первоначально описан в составе рода *Strix* и затем перемещен в *Bubo* Мликовским [Mlíkovský, 1998]. Позднее этот вид был синонимизирован (на основании одних только размеров) с современным рыбным филином, *Ketupa zeylonensis* (Gmelin, 1788). Еще один вид, *Bubo lignitum* (Giebel, 1860) из нижнего плейстоцена Германии, был синонимизирован с современным *Bubo bubo* [Mlíkovský, 1998].

Bubo longaevus Umanskaja, 1979

Рис. 83; табл. XXVI, фиг. 18, 19

Bubo longaevus: [Уманская, 1979б, с. 779, рис. 1; Bocheński, 1997, p. 319].

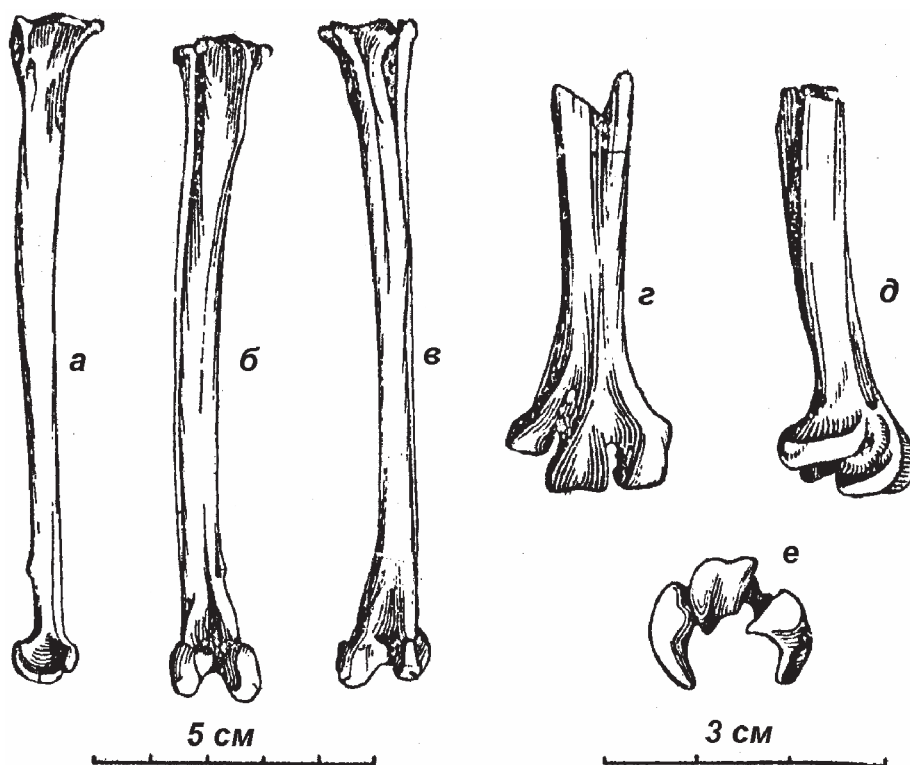


Рис. 83. *Bubo longaevus* Umanskaya, 1979. Фрагменты скелета: а–в – правый тибиотарзус (голотип ИЗ НАНУ, №45-3994) с медиальной (а), краниальной (б) и каудальной (в) стороны; г–е – дистальная часть правого тарзометатарзуса (экз. ИЗ НАНУ, №45-3995) с дорсальной (г), латеральной (д) и дистальной (е) стороны [Уманская, 1979, рис. 1]; местонахождение хутор Черевичный, Украина; мэотис, верхний миоцен

Asio longaevus: [Mlíkovský, 2002, p. 216].

Bubo cf. longaevus: [Пантелеев, 2005, с. 74].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 45/3994 (хранится в ННПМ), правый тибиотарзус; местонахождение хутор Черевичный, Беляевский р-н, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ИЗ НАНУ, № 45/3995, дистальная часть правого тарзометатарзуса; экз. ИЗ НАНУ, № 45/3999, первая фаланга I пальца правой лапы; экз. ИЗ НАНУ, № 45/4002, вторая фаланга II пальца правой лапы; экз. ИЗ НАНУ, № 45/3996, первая фаланга III пальца правой лапы; экз. ИЗ НАНУ, № 45/3998, первая фаланга IV пальца правой лапы; все из типового местонахождения (хранятся в ННПМ). Экз. ЗИН, РО № 7330, первая фаланга II пальца правой лапы; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролий, верхний миоцен.

Диагноз. Дистальный эпифиз тибиотарзуса заметно отклонен медиально; латеральный апофиз имеет форму заостренного бугорка, расположенного на уровне дистального конца малой берцовой кости; внутренняя линия малоберцового мускула представлена в виде гребня, изогнутого медиально в проксимальном направлении, и заканчивающего-

ся дистальнее латерального апофиза. В дистальной части тарзометатарзуса сгибательная борозда глубокая и узкая; латеральная поверхность блока метатарзалии III почти правильной округлой формы; наружная поверхность блока метатарзалии IV с довольно резким переходом от наружного ребра стержня к блоку; блоки тарзометатарзалий в дистальной проекции расположены почти по правильной окружности. Размеры с самца современного *Bubo bubo*. По: [Уманская, 1979б], с дополнениями.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Ранее Мликовский [Mlíkovský, 1998] перенес этот вид в род *Asio*, что не соответствует реалиям ввиду иного строения борозды малоберцового мускула, дистальных мышечков тибиотарзуса, овальной формы мышечков тарзометатарзуса при виде с дистальной стороны и значительно более мелких размеров всех представителей рода *Asio*. Здесь подтверждается отнесение *Bubo longaevus* к роду *Bubo*.

Bubo binagadensis Burchak-Abramovich, 1965

Bubo binagadensis: [Бурчак-Абрамович, 1965, с. 452; Burčak-Abramovič, 1975, S. 90, taf. III, figs. 13–14; Brodkorb, 1971, p. 217].

Голотип – экз. без номера, место хранения неизвестно, правая бедренная кость; местонахождение Бинагады, Азербайджан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Латеральная поверхность проксимального эпифиза бедренной кости незначительно отклонена медиально; шейка бедренной кости утолщена; вертел низок и притуплен; основание каудальной мускульной линии сдвинуто латерально, сама линия идет проксимально только на дистальную треть стержня; подколенная ямка узка и глубока; каудальный отпечаток крепления сухожильной петли *m. iliofibularis* имеет форму широкой овальной площадки; вырезка коленной чашечки в дистальной части заужена. По: [Бурчак-Абрамович, 1965, с изменениями].

Распространение. Типовое местонахождение.

Надотряд Accipitrimorphae Cracraft, 2013

Отряд Accipitriformes Savigny, 1809

Семейство Accipitridae Vieillot, 1816

Подсемейство Gypaetinae Vieillot, 1816

Род *Gypaetus* Storr, 1784

Gypaetus: [Stresemann, Amadon, 1979, p. 303; del Hoyo et al., 1994, p. 125; Mlíkovský, 2002, p. 188; Степанян, 2003, с. 120; Dickinson, Remsen, 2013, p. 237].

Типовой вид – *Gypaetus grandis* Storr, 1784 = *Vultur aureus* Hablitzl, 1783, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Один современный вид. Ископаемый *Gypaetus osseticus* Burchak-Abramovich, 1971, средний плейстоцен Южной Осетии.

Gypaetus osseticus Burchak-Abramovich, 1971

Gypaetus osseticus: [Бурчак-Абрамович, 1971, с. 49, фиг. 3-4; Brodkorb, 1978, p. 222].

Голотип – (?) Коллекция Института истории, археологии и этнографии АН Грузии, № 466, проксимальная половина правого карпометакарпуса; местонахождение пещера Цона, южный склон горы Буба, южный склон Главного Кавказского хребта, Джавский р-н, Южная Осетия; ашель, средний плейстоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Медиальная поверхность большой метакарпалии слабо выгнута медиолатерально; суставная поверхность крылышка вытянута, с заостренными вершинами.

Распространение. Типовое местонахождение.

Gypaetinae gen. indet.

Gypaetinae indet.: [Zelenkov, 2013a, p. 166].

Экз. ПИН, № 3378/105, проксимальная фаланга III пальца стопы; местонахождение Чоно-Хариах 2, Западная Монголия; нижний плиоцен, свита хиргис-нур.

Подсемейство Accipitrinae Vieillot, 1816

Триба Gypini Cracraft, 2013

Род *Aegypius* Savigny, 1809

Aegypius: [Stresemann, Amadon, 1979, p. 307 (partim); del Hoyo et al., 1994, p. 128; Mlíkovský, 2002, p. 189; Степанян, 2003, с. 118; Dickinson, Remsen, 2013, p. 239].

Типовой вид – *Vultur niger* Gmelin, 1788 = *Vultur monachus* L., 1766, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Один современный вид.

Замечания. Из позднего плейстоцена Испании по проксимальному фрагменту локтевой кости описан *Aegypius prepyrenaicus* Hernandez, 2001, который при общем сходстве с современным *Aegypius monachus* отличается от него большими размерами и чертаниями лучевой вырезки и бугорка вентральной коллатеральной связки [Hernández-Carrasquilla, 2001]. Учитывая отмечавшуюся мозаику признаков *Gyps* и *Aegypius*, некоторые грифы, описанные из плейстоцена Европы [Jánossy, 1974a, 1989; Weesie, 1988], могут относиться к *A. prepyrenaicus*. Однако А. Санчес-Марко [Sánchez Marco, 2007] отметил, что *A. prepyrenaicus* следует считать *nomen dubium*, поскольку проксимальный фрагмент локтевой кости не позволяет различать роды *Aegypius* и *Gyps*.

Aegypius sp.

Табл. XXVIII, фиг. 1, 2

Aegypius (=Gyps) *melitensis*: [Тугаринов, 1940a, с. 207]

Gyps melitensis: [Mlíkovský, 2002, p. 189].

Экз. ПИН, № 2/297, левый тарзометатарзус; местонахождение в окрестностях г. Пелиней, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен.

Замечания. Ошибочно экз. ПИН, № 2/297 указан Мликовским [Mlíkovský, 2002] из позднемiocенового местонахождения Новая Слободка в окрестностях Одессы, Украина. Морфология этого образца однозначно указывает на его отнесение к роду *Aegypius*, и на этом основании он не может относиться к *Gyps melitensis*. Необычно крупные размеры указывают на видовую самостоятельность этой формы, которая будет описана в отдельной публикации [Manegold, Zelenkov, 2014].

Триба Accipitrini Cracraft, 2013

Род *Venerator* Kurochkin, 1968

Tutor: [Курочкин, 1968а, стр. 324; Brodkorb, 1971, p. 178].

Venerator: [Курочкин, 1969, с. 122; Brodkorb, 1971, p. 178].

Типовой вид – *Tutor dementjevi* Kurochkin, 1968.

Диагноз. Вентральный надмышцелковый бугорок вытянут овально, проксимально заострен и расположен почти в плоскости эпифиза; с вентральной стороны к нему вплотную примыкает отпечаток плечевого мускула. Вентральный надмышцелок сильно развит, его дистальный конец (сгибательный отросток) почти прямо поперечно срезан, на дистальной поверхности расположена дорсовентрально ориентированная продольная ямка (место отхождения *m. flexor carpi ulnaris*). При виде с краниальной или каудальной сторон конец вентрального надмышцелка выдается дистально за уровень вентрального мышцелка. Дорсальный надмышцелковый бугорок выражен хорошо обозначенной поперечной ступенькой, приближенной к дорсальному мышцелку.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Майр [Maug, 2009a] заметил, что ввиду фрагментарности *V. dementjevi* статус этой формы среди Accipitridae требует подтверждения, что мы и делаем в данной работе. Среди современных ястребиных, с которыми в масштабах сравнительной остеологической коллекции ПИН был сравнен *Venerator*, он сходен с *Butastur indicus* формой и расположением в плоскости эпифиза вентральным надмышцелковым бугорком, примыканием к нему фасетки плечевого мускула, дорсовентральной ориентацией продольной ямки на дистальной поверхности сгибательного отростка, у остальных она ориентировано косо. Отличается от *Butastur* заметной проксимальной отставленностью дорсального надмышцелкового бугорка от дорсального мышцелка, дистальной выдвинутостью сгибательного отростка за уровень дистальной поверхности вентрального мышцелка (у *Butastur* он выдвинут до уровня дистальной поверхности вентрального мышцелка). По последнему признаку сходен с *Asturina nitida*, *Buteo magnirostris* и с *Buteo lineatus*, но у других *Buteo* и у *Parabuteo* дистальный конец сгибательного отростка не достигает или доходит только до уровня дистальной поверхности вентрального мышцелка. От большинства известных ископаемых ястребиных дистальные концы плечевых костей неизвестны, в основном они описывались по тарзометатарзусам. С *Palaeoplancus sternbergi* Wetmore, 1933 из среднего олигоцена Вайоминга, США, сходен сближением дорсального надмышцелкового бугорка и дорсального мышцелка, а также дорсовентральной ори-

ентацией ямки на дистальной поверхности сгибательного отростка, что отличает их от многих современных Accipitridae. В то же время отличается от *Palaeoplancus* дистальной выставленностью вентрального надмышцелка за уровень вентрального мышцелка и в 2.5 раза меньшими размерами. От рода *Horusornis* из верхнего эоцена Фосфоритов Керси, относимого к семейству Horusornithidae [Mourer-Chauviré, 1991], также отличается выставленностью вентрального надмышцелка за уровень вентрального мышцелка. Таким образом, у *Venerator* наблюдается наибольшее сходство с отдельными родами современных «Buteoninae» и частичное – с ископаемым *Palaeoplancinae*. Приведенный здесь диагноз переработан по сравнению с оригинальным.

Venerator dementjevi (Kurochkin, 1968)

Табл. XXVIII, фиг. 3

Tutor dementjevi: [Курочкин, 1968а, с. 325, рис. 2; Brodkorb, 1971, p. 178].

Venerator dementjevi: [Курочкин, 1969, с. 122; Brodkorb, 1971, p. 178; Maug, 2009a, p. 160].

Голотип – ПИН, № 475/1783, дистальный эпифиз правой плечевой кости; местонахождение Тал-Гол, 50 км к северу от горы Бага-Богдо, Увэр-Хангайский аймак, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Размеры с самца современного *Accipiter nisus*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Haliaeetus* Savigny, 1809

Haliaeetus: [Brodkorb, 1964, p. 268; Stresemann, Amadon, 1979, p. 299; del Hoyo et al., 1994, p. 121; Mlíkovský, 2002, p. 188; Dickinson, Remsen, 2013, p. 249].

Типовой вид – *Haliaeetus nisus* Savigny, 1809 = *Falco albicilla* L., 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Восемь современных видов. Ископаемые: *H. piscator* Milne-Edwards, 1869, средний миоцен Франции, *H. fortis* Kurochkin, 1985.

Замечания. Родовая принадлежность *H. piscator* Milne-Edwards, 1869 требует подтверждения.

Haliaeetus fortis Kurochkin, 1985

Рис. 84

Haliaeetus fortis: [Курочкин, 1985, с. 50, рис. 23, табл. II, фиг. 9, 10].

Голотип – ПИН, № 3222/31; краниальный эпифиз левого коракоида; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

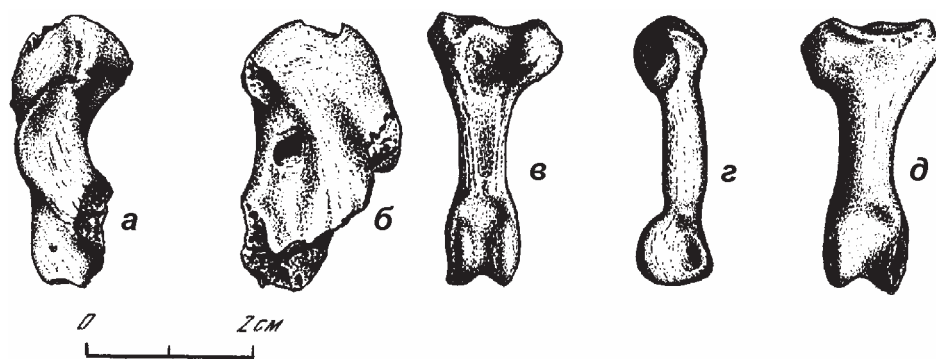


Рис. 84. *Haliaeetus fortis* Kurochkin, 1985. Фрагменты скелета: а–б – краниальный эпифиз левого коракоида (голотип ПИН, №3222/31) с латеральной (а) и медиальной (б) сторон, в–д – первая фаланга I пальца правой лапы (экз. ПИН, №3222/48) с плантарной (в), латеральной (г) и дорсальной (д) сторон [Курочкин, 1985, рис. 23]; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3222/48, первая фаланга I пальца правой лапы; экз. ПИН, № 3222/47, четвертая фаланга IV пальца правой лапы; типовое местонахождение.

Диагноз. Акрокоракоидный отросток краниокаудально укорочен. Посередине внутренней поверхности борозды надкоракоидного мускула проходит невысокий пологий, но хорошо заметный продольный гребень. Между этим гребнем и ключичной фасеткой имеется неглубокая продольная впадинка. Пневматическое отверстие расположено на выровненном участке внутренней поверхности борозды надкоракоидного мускула, вход в отверстие ориентирован прямо поперечно с медиальной стороны. Условная арка, образуемая последовательно медиальными краями лопаточной фасетки, плечевой фасетки и отпечатка акрокоракоидной связки, проходит по полой дуге большой окружности.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. По отдельным признакам фрагмент коракоида больше всего сходен с современным *H. leucorhyphus*. Две фаланги пальцев лапы могут быть достаточно уверенно отнесены к этому виду, потому что они определенно принадлежат прежде всего *Haliaeetus*, так как весьма специфично устроены у представителей этого рода в отличие от остальных хищных птиц. Они найдены в тех же слоях местонахождения Хиргис-Нур 2, что и коракоид.

Haliaeetus sp.

Табл. XXVI, фиг. 25

Haliaeetus sp.: [Курочкин, 1985, с. 95, табл. XIV, фиг. 11, 12].

Экз. ИЗК, № 2483, дистальный эпифиз правого карпометакарпуса; местонахождение Тологой на р. Селенге, 18 км от г. Улан-Удэ, Республика Бурятия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. В деталях строения практически не отличается от современного *H. albicilla*, за исключением более обширной краниальной пястной ямы и утоньшенного дистального ребра переднего пястного отростка, что может быть связано с несколько более крупными размерами ископаемого экземпляра.

Род *Buteo* Lacépède, 1799

Buteo: [Lydekker, 1891, p. 21; Brodkorb, 1964, p. 65; Stresemann, Amadon, 1979, p. 361; del Hoyo et al., 1994, p. 176; Mlíkovský, 2002, p. 191; Степанян, 2003, с. 102; Dickinson, Remsen, 2013, p. 253].

Типовой вид – *Falco buteo* L., 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 25 современных видов. Ископаемые: *Buteo fluviaticus* Miller et Sibley, 1942; *Buteo grangeri* Wetmore et Case, 1934, олигоцен США; *Buteo antecursor* Wetmore, 1933, поздний олигоцен США; *Buteo ales* (Wetmore, 1926), ранний миоцен США; *Buteo pusillus* Ballmann, 1969, средний миоцен Франции; *Buteo typhoius* Wetmore, 1923, поздний миоцен США; *Buteo contortus* Wetmore, 1923, поздний миоцен США; *Buteo sarmathicus* Sobolev, 2011, поздний миоцен Украины; *Buteo spassovi* Boev et Kovachev, 1998, поздний миоцен Болгарии; *Buteo conterminus* (Wetmore, 1923), ранний плиоцен США; *Buteo sanya* Hou, 1998, поздний плейстоцен Китая.

Замечания. *Buteo praebuteo* Sobolev, 2011 из низов верхнего миоцена Украины не может относиться к этому современному роду. Систематическое положение *Buteo sarmathicus* Sobolev, 2011 также требует подтверждения.

Buteo sarmathicus Sobolev, 2011

Buteo sarmathicus: [Соболев, Марисова, 2011, с. 160, рис. 2].

Голотип – ННПМ, № 22-2198, дистальный фрагмент правого тибитарзуса; известняковый карьер у села Грицев, Хмельницкая обл., Юго-Западная Украина; средний сармат, низы верхнего миоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Надсухожильный мостик широк; бугорок малоберцовой мышцы широк и заходит на надсухожильный мостик. Размеры немного мельче современного *Buteo rufinus*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В первоописании отмечается морфологическое сходство данного вида с современным *B. lagopus* и *B. rufinus* [Соболев, Марисова, 2011]. В то же время систематическое положение данной формы требует подтверждения, едва ли он может относиться к этому роду. Однако место хранения экземпляра неизвестно.

Buteo sp.

Buteo sp.: [Пантелеев и др., 2006, с. 246].

Экз. без номера, место хранения не указано; правая подвздошная кость; местонахождение Улугхем, недалеко от г. Кызыла, Республика Тува; верхний плиоцен.

Замечания. По морфологии наиболее сходен с *B. lagopus*, по размерам близок к *B. hemilasius* [Пантелеев и др., 2006].

Accipitrinae tribus indet. 1

Aquilidae: [Тугаринов, 1940в, с. 313].

Экз. ЗИН, РО № 6938, фрагмент стержня левого тарзометатарзуса; катакомбы г. Одессы, Украина; верхний русциний, нижний плиоцен.

Замечания. Тугаринов [1940в] отметил, что данный экземпляр принадлежал очень крупной птице, отнести которую к одному из современных родов не удается.

Accipitrinae tribus indet. 2

Табл. XXVIII, фиг. 4, 5

Promilio incertus: [Курочкин, Ганя, 1972, с. 63, рис. 10, табл. II, фиг. 8; Wocheński, 1997, p.306].

Milvus incertus: [Mlíkovský, 2002, p. 196 (partim)].

Экз. ТГПИ, № 4/61, фрагмент дистального эпифиза левого тарзометатарзуса; местонахождение Бужоры, низы среднего сармата, верхи среднего-низы верхний миоцен.

Замечания. Фрагмент эпифиза имеет довольно плохую сохранность, и его точное систематическое положение остается неясным. Современные ястребиные обладают довольно существенной внутривидовой изменчивостью в строении дистального тарзометатарзуса. При этом наибольшее сходство эк-

земпляр из Бужоры проявляет с *Milvus*, *Buteo* и *Accipiter*. При этом он определенно не может быть отнесен ни к одному из этих современных родов. Он также не может быть отнесен к *Milvus incertus* Gaillard, 1939 [contra Курочкин, Ганя, 1972], поскольку имеет наклоненный наружу блок метатарзалии III.

Accipitrinae tribus indet. 3

Buteoninae indet.: [Пантелеев, 2011, с. 84, табл. I, фиг. f, g].

Экз. ЗИН, РО № 4828, дистальная часть левой лучевой кости; карьер Пролом к северо-востоку от г. Белогорск, Крым; лютет, средний эоцен.

Замечания. Фрагмент лучевой кости морфологически близок современному *Buteo*.

Accipitrinae incertae sedis

«*Buteo*» *circoides* Kurochkin, 1968

Табл. XXVIII, фиг. 6

Buteo circoides: [Курочкин, 1968а, с. 323, рис. 1; Brodkorb, 1971, p. 177].

Голотип – ПИН, № 475/1785, дистальный фрагмент правой локтевой кости; местонахождение Татал-Гол, 50 км к северу от горы Бага-Богдо, Увэр-Хангайский аймак, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен.

Диагноз. Лучевая вырезка неширокая и неглубокая. Мышцелки очень сближены на дорсальной и дистальной сторонах. Проксимальное завершение дорсального мышцелка постепенно, без резкого перепада, переходит на вентральную поверхность стержня. Ямка на краниальной поверхности вентрального мышцелка у его дистальной вершины расположена напротив дистального пястного бугорка. Пястный бугорок сдвинут дорсально, почти до уровня дорсальной поверхности сухожильной вырезки, его плоская вентральная поверхность ориентирована почти вентрально. Сухожильная вырезка неглубокая, ориентирована по длине вдоль продольной оси кости и проксимально сужена почти до полного заострения.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Майр [Maug, 2009a] выразил необходимость уточнения статуса этой формы. Здесь мы подтверждаем отнесение *B. circoides* к Accipitrinae, но фрагментарность находки не позволяет с уверенностью отнести ее к конкретному роду. Фрагмент локтевой кости демонстрирует сходство с современными родами *Buteo*, *Accipiter* и *Butastur*. Приведенный здесь диагноз переработан по сравнению с оригинальным.

«*Buteo*» *praebuteo* Sobolev, 2011
Табл. XXVIII, фиг. 9

Buteo praebuteo: [Соболев, Марисова, 2011, с. 158, рис. 1].

Голотип – ННПМ, 22-2197, дистальный фрагмент правого тибиотарзуса; известняковый карьер у села Грицев, Хмельницкая обл., Юго-Западная Украина; средний сармат, низы верхнего миоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. Эпифиз тибиотарзуса сжат дорсовентрально; мышелки отставлены друг от друга; медиальный мышелок немного крупнее латерального; дно вырезки между мышелками образует острый угол (85°) с основанием латерального мышелка; латеральный гребень тиббиального блока тупой и значительно массивнее медиального. Размеры с современного *Buteo buteo*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Систематическое положение этого вида требует специального исследования. Он однозначно не может относиться к *Buteo* и демонстрирует сходство с примитивными ястребиными, в частности с “*Hieraetus*” *edwardsii* из среднего миоцена Франции, положение которого также остается неясным.

Accipitriformes fam. indet.

Accipitridae: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14].

Accipitridae fam. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 84].

Экз. ПИН, №2614/196, краниальный фрагмент грудины; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Замечания. Данный экземпляр может принадлежать представителю Pandionidae [Зеленков, Мартынович, 2013].

Надотряд Eufalconimorphae Suh et al., 2011

Отряд Falconiformes Sharpe, 1874

Семейство Falconidae Leach, 1820

Род *Petrosushkinia* Zelenkov, nom. nov.

Sushkinia: [Тугаринов, 1935, с. 84; Brodkorb, 1964, p. 291; Курочкин, 1985, с. 82].

Название рода в честь П.П. Сушкина.

Типовой вид – *Sushkinia pliocaena* Tugarinov, 1935.

Диагноз. На дорсальной поверхности коракоида отпечаток грудинно-коракоидной мышцы протягивается краниально, образуя острую вершину в середине диафиза. В проксимальном эпифизе локтевой кости бугорок вентральной коллатеральной связки занимает большую площадь, а его поверхность располагается в одной плоскости с вентральной суставной ямкой; дорсовентральная ширина дорсальной суставной ямки больше таковой вентральной; отпечаток лопаточной головки трехглавой мышцы плеча протягивается дорсально почти до уровня основания дорсального суставного отростка. В проксимальном эпифизе лучевой кости бугорок двуглавой мышцы плеча развит очень сильно, выпячиваясь на вентральную сторону. В проксимальном эпифизе карпометакарпуса передний пястный отросток мощный и уплощенный в дистальнопроксимальной плоскости; гороховидный отросток сдвинут краниально, поэтому ямка, расположенная краниальнее от этого отростка, имеет небольшую площадь. В дистальном эпифизе карпометакарпуса вентральное крыло краниальной части сочленовной фасетки большого пальца крыла выпукло дистально. Первая фаланга большого пальца кисти имеет значительную поперечную ширину; вентральное крыло сочленовной фасетки карпометакарпуса направлено почти вентрально. Краниальнолатеральное ребро диафиза тибиотарзуса узкое. Отпечаток сухожилия *m. fibularis longus* выражен слабо. На тарзометатарзусе отпечатки коротких сгибателей пальцев, расположенные латеральнее и медиальнее гипотарзуса, протягиваются по плантарной поверхности стержня тарзометатарзуса далеко дистально.

Видовой состав. *P. pliocaena* (Tugarinov, 1935); поздний миоцен Восточного Казахстана.

Замечания. Оригинальный диагноз основывался на дистальном фрагменте тибиотарзуса. Новые материалы, собранные ИЗ НАН Казахстана, подтвердили валидность заключений Тугаринова и позволили заметно расширить и уточнить [Курочкин, 1985] первоначальный диагноз рода.

Имя *Sushkinia* оказалось преокупированным для названия стрекозы из верхней перми Татарстана [Martynov, 1930]. Здесь предлагается новое название в честь П.П. Сушкина.

Petrosushkinia pliocaena (Tugarinov, 1935)

Табл. XXVIII, фиг. 10–13

Sushkinia pliocaena: [Тугаринов, 1935, с. 84, рис. 5b; Дементьев, 1964, с. 692, рис. 701; Курочкин, 1985, с. 84, рис. 40, табл. XIII, фиг. 5–10].

Sushkinia pliocaenica: [Brodkorb, 1964, p. 291].

Голотип – ПИН, № 2413/205, дистальный эпифиз левого тибиотарзуса; местонахождение Гуси-

ный перелет в г. Павлодаре, Восточный Казахстан; низы павлодарской свиты, поздний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ИЗКаз, № 3236/61 П, полная левая локтевая кость; экз. ИЗКаз, № 3237/61 П, проксимальная часть левой лучевой кости и экз. ИЗКаз, № 3238/61 П – правой лучевой; экз. ИЗКаз, № 3239/61 П, полный левый карпометакарпус; экз. ИЗКаз, № 3240/61 П, первая фаланга большого пальца левой кисти; экз. ИЗКаз, № 3241/61 П, каудальная половина правого коракоида; экз. ИЗКаз, № 3242/61 П, проксимальная половина правого тарзометатарзуса; экз. ИЗКаз, №№ 3243/61 П и 3244/61 П, две когтевых фаланги пальцев лапы; все из типового местонахождения; скорее всего, все дополнительные материалы принадлежали одной особи.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Курочкин, 1985, с. 83].

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Falco* Linnaeus, 1758

Falco: [Brodkorb, 1964, p. 290; Stresemann, Amadon, 1979, p. 400; del Hoyo et al., 1994, p. 259; Mlíkovský, 2002, p. 220; Степанян, 2003, с. 122; Dickinson, Remsen, 2013, p. 349].

Типовой вид – *Falco peregrinus* Tunstall, 1771, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 37 современных видов. Ископаемые: *F. medius* Umanskaja, 1981, поздний миоцен Украины; *F. hezhengensis* Li et al., 2014, поздний миоцен Китая; *F. bakalovi* Boev, 1999, поздний плиоцен Болгарии; *F. umanskajae* Sobolev, 2003, поздний плиоцен Украины; *F. readei* Brodkorb, 1959, средний плейстоцен США; *F. oregonus* Howard, средний плейстоцен США; *F. antiquus* Mourer-Chauviré, 1975, средний плейстоцен Франции; *F. chowi* Ноу, 1993, средний плейстоцен Китая; *F. swarthi* L. Miller, 1927, поздний плейстоцен США; *F. kurochikini* Suárez et Olson, 2001, плейстоцен Кубы.

Falco medius Umanskaja, 1981

Рис. 85; табл. XXVIII, фиг. 7, 8

Falco medius: [Уманская, 1981, с. 18, рис. 2; Wocheński, 1997, p. 307; Mlíkovský, 2002, p. 220].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 45/4033 (хранится в ННПМ), левый карпометакарпус; местонахождение хутор Черевичный, Беляевский р-н, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Бугристость на месте межпястного отростка расположена близко к проксимальному эпифизу. Дистальная часть крылышка имеет глубокую ямку. Краниальная пястная ямка удлинена

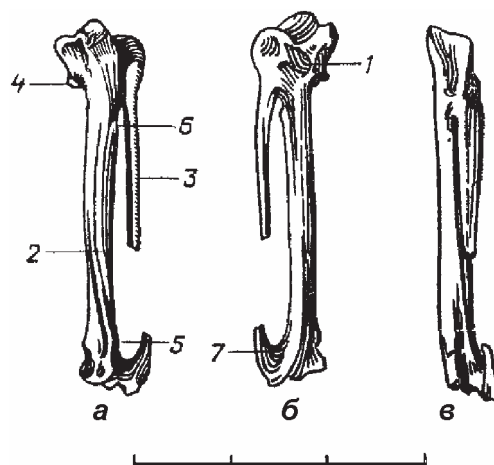


Рис. 85. *Falco medius* Umanskaya, 1981. Левый карпометакарпус (голотип ИЗ НАНУ, №45-4033) с дорсальной (а), вентральной (б) и каудальной (в) сторон [Уманская, 1981, рис. 2]; местонахождение хутор Черевичный, Украина; мэотис, верхний миоцен

Обозначения: 1 – вентральная пястная ямка; 2 – большая метакарпalia; 3 – малая метакарпalia; 4 – суставная поверхность крылышка; 5, межпястный промежуток; 6 – межпястный отросток (мышечный бугорок); 7 – дистальный симфиз

дистально. На вентральной поверхности дистального симфиза имеется небольшая вогнутость.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Необходимо сравнение данного вида с *Petrosushkinia pliocaena*.

Falco umanskajae Sobolev, 2003

Табл. XXVIII, фиг. 14, 15

Falco umanskajae: [Соболев, 2003а, с. 85, рис. 1].

Голотип – ННПМ, № 41/646, полный левый тарзометатарзус; местонахождение Крыжановка, окраина г. Одессы, Украина; куальницкий ярус, верхний плиоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Бугристость m. tibialis cranialis имеет очертания буквы «X». Расширяющиеся углубления идут дистальнее и проксимальнее от этой шероховатости. Дорсальная ямка неширокая. Размер с современного *F. subbuteo*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Дистальная часть тарзометатарзуса у данного вида существенно отличается от таковой у всех современных видов, что ставит под сомнение систематическое положение этой формы. Не исключено, что *F. umanskajae* может представлять отдельный род соколиных.

Отряд Passeriformes Linnaeus, 1758

Семейство Alaudidae Vigors, 1825

Род *Calandrella* Kaup, 1829

Calandrella: [Mayr, Greenway, 1960, p. 44; Mlíkovský, 2002, p. 228; Степанян, 2003, с. 376; Del Hoyo et al., 2004, p. 583].

Типовой вид – *Alauda brachydactyla* Leisler, 1814, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Восемь современных видов. Ископаемый *Calandrella gali* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии.

Calandrella cf. *rufescens* (Vieillot, 1820)

Табл. XXVII, фиг. 1, 2

Calandrella cf. *rufescens*: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 327, fig. 3: 1, 2].

Экз. ПИН, № 2975/163, левый карпометакарпус, местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. По пропорциям и анатомическим деталям данный образец сходен с таковым современного *C. rufescens* и отличается от *C. cinerea* большим размером. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Род *Eremophila* Voie, 1828

Eremophila: [Mayr, Greenway, 1960, p. 72; Mlíkovský, 2002, p. 229; Степанян, 2003, с. 384; Del Hoyo et al., 2004, p. 589].

Типовой вид – *Alauda alpestris* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Два современных вида. Ископаемый *E. prealpestris* Voev, 2012, ранний плейстоцен Болгарии.

Eremophila aff. *E. alpestris* (L., 1758)

Табл. XXVII, фиг. 3–8

Eremophila aff. *E. alpestris*: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 325, fig. 3: 3–8].

Экз. ПИН, № 3381/471, полная левая плечевая кость; экз. ПИН, № 3381/489, дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса; местонахождения Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен; экз. ПИН, № 2975/147, фрагмент нижней челюсти; экз. ПИН, № 2975/139, практически целая правая плечевая кость; экз. ПИН, № 2975/140, практически целая левая плечевая кость; экз. ПИН, № 2975/138, проксимальная часть левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2975/148,

полный левый тарзометатарзус; экз. ПИН, № 2975/161, проксимальный фрагмент левого тарзометатарзуса; экз. ПИН, №№ 2975/149–160, 12 фрагментов дистальных тарзометатарзусов – местонахождения Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Ископаемый жаворонок из чикойской свиты имеет размеры, промежуточные между таковыми современных *Eremophila alpestris* и *Calandrella rufescens*. Он также имеет некоторое морфологическое сходство с родом *Calandrella*. От современного *E. alpestris* и ископаемого *E. prealpestris* Voev, 2012 отличается грацильным стержнем. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Alaudidae gen. indet.

Alaudidae gen.: [Курочкин, 1985, с. 90].

Экз. ПИН, № 2614/127, дистальный эпифиз левой локтевой кости; местонахождение Павлодар, Павлодарская обл., Восточный Казахстан; Павлодарская свита, верхний миоцен.

Семейство Hirundinidae Rafinesque, 1815

Род *Hirundo* Linnaeus, 1758

Hirundo: [Mayr, Greenway, 1960, p. 104; Mlíkovský, 2002, p. 227; Степанян, 2003, с. 365; Del Hoyo et al., 2004, p. 665;].

Типовой вид – *Hirundo rustica* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 14 современных видов. Ископаемые: *H. aprica* Feduccia, 1967, поздний плиоцен США; *H. selengenica* Zelenkov et Kurochkin, 2012, поздний плиоцен Монголии; *H. gracilis* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *H. major* Kessler 2013, плиоцен Венгрии.

Замечания. Систематическое положение видов, описанных недавно из Венгрии [Kessler 2013], требует подтверждения.

Hirundo selengenica Zelenkov et Kurochkin, 2012

Табл. XXVII, фиг. 9, 10

Hirundo selengenica: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 325, figs. 2, 3: 9, 10].

Голотип – ПИН, № 3381/470, правая плечевая кость без дистального эпифиза, местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Диагноз. Очертания грацильные, биципитальный гребень укорочен, проксимальный край пекторального гребня при виде с дорсальной стороны ориентирован косо по отношению к длинной оси кости,

вырезка плечевой головки заметно суживается вентрально, стержень тонкий. Размером с современную *H. rustica*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. *H. selengenica*, несомненно, ближе к *H. rustica*, чем к другим исследованным видам ласточек. В сравнении с другими формами *H. rustica* имеет относительно более тонкий стержень, но стержень *H. selengenica* еще более тонкий. Необычная особенность ископаемого вида, суживающаяся вырезка плечевой головки, может указывать на обособленный родовой статус данной формы.

Семейство Motacillidae Vigors, 1825

Род Motacilla Linnaeus, 1758

Motacilla: [Mayr, Greenway, 1960, p. 130; Mlíkovský, 2002, p. 244; Степанян, 2003, с. 400; Del Hoyo et al., 2004, p. 777].

Типовой вид – *Motacilla alba* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 11 современных видов. Ископаемые: *M. humata* Milne-Edwards, 1871 и *M. major* Milne-Edwards, 1871, ранний миоцен Франции; *M. intermedia* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *M. minor* Kessler, 2013 и *M. robusta* Kessler, 2013, плиоцен Венгрии.

Замечания. Систематическое положение ископаемых видов, в особенности раннемиоценовых видов, требует подтверждения. Из раннего миоцена практически неизвестны современные роды птиц, и, в частности, среднемиоценовые фауны воробьинообразных включали таксоны, не являющиеся частью радиации современных певчих [Manegold et al., 2004].

Motacilla sp.

Табл. XXVII, фиг. 18–20

Motacilla sp.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 327, fig. 3: 18–20].

Экз. ПИН, № 3381/472, рострум верхнечелюстной кости; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен; экз. ПИН, № 2975/141, полная левая плечевая кость; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Плечевая кость и рострум верхнечелюстной кости принадлежат довольно крупной трясогузке (по размерам близкой к современной *M. alba*) и, по всей видимости, происходят от одного вида. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

?Motacillidae gen. indet. 1

Anthus sp.: [Kurochkin, 1985, с. 89, табл. XII, фиг. 3–6].

Экз. ПИН, №№ 2614/10, 11, дистальные эпифизы левых плечевых костей из местонахождения Павлодар, Павлодарская область, Восточный Казахстан; низы павлодарской свиты, верхний миоцен.

?Motacillidae gen. indet. 2

Anthus sp.: [Kurochkin, 1985, с. 79, табл. XII, фиг. 1, 2].

Экз. ПИН, № 2614/97, дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Шарга («точка 1080 м») в Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Семейство Turdidae Rafinesque, 1815

Род Turdus Linnaeus, 1758

Turdus: [Ripley, 1964, p. 177; Mlíkovský, 2002, p. 238; Степанян, 2003, с. 587; Del Hoyo et al., 2005, p. 637;].

Типовой вид – *Turdus viscivorus* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 70 современных видов. Ископаемые: *T. miocaenicus* Kessler, 2013 и *T. polgardiensis* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *T. major* Kessler, 2013, *T. medius* Kessler, 2013 и *T. minor* Kessler, 2013, плиоцен Венгрии.

Замечания. Систематическое положение ископаемых видов, описанных из неогена Венгрии [Kessler, 2013], требует серьезной ревизии.

Turdus sp.

Табл. XXVII, фиг. 16, 17

Turdus sp.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 328, fig. 3: 16, 17].

Экз. ПИН, №№ 2975/169–171, фрагменты тарзометатарзусов; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Современные виды рода *Turdus* не могут быть различимы на основании только морфологии тарзометатарзуса; ископаемая форма несколько мельче современного *T. iliacus*, от которого он также отличается более узким блоком метатарзалии III. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Turdidae gen. indet. 1

Turdidae indet.: [Пантелеев, 2005, с. 274].

Экз. в коллекции ЗИН, номер не указан, плечевая кость; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролоий, верхний миоцен.

Turdidae gen. indet. 2

Passeriformes: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 15].
Turdidae gen. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 85].

Экз. ПИН, № 2614/188, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Семейство Muscicapidae Vigors, 1825

Род *Saxicola* Bechstein, 1803

Saxicola: [Ripley, 1964, p. 104; Mlíkovský, 2002, p. 237; Степанян, 2003, с. 548].

Типовой вид – *Motacilla rubicola* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Девять современных видов. Ископаемые: *S. lambrechtii* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *S. baranensis* Kessler, 2013, *S. parva* Kessler, 2013 и *S. magna* Kessler, 2013, плиоцен Венгрии.

Замечания. Систематическое положение ископаемых видов [Kessler, 2013] требует подтверждения.

Saxicola sp.

Табл. XXVII, фиг. 11, 12

Saxicola sp.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 328, fig. 3: 11, 12].

Экз. ПИН, №№ 2975/164–167, дистальные фрагменты тарзометатарзусов; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен; экз. ПИН, № 3381/474, дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса, местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Ископаемые чеканы из Береговой и Шамара крупнее, чем современный *S. torquata*. Для установления таксономического статуса ископаемых форм необходимо сравнение с крупным современным *S. insignis*, населяющим Центральную Азию. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Семейство Sylviidae Vigors, 1825

Род *Sylvia* Scopoli, 1769

Sylvia: [Watson et al., 1986, p. 270; Mlíkovský, 2002, p. 241; Степанян, 2003, с. 504].

Типовой вид – *Motacilla atricapilla* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 15 современных видов. Ископаемые: *S. intermedia* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *S. pussila* Kessler, 2013, плиоцен Венгрии.

Замечания. Систематическое положение ископаемых видов [Kessler, 2013] требует подтверждения.

Sylvia sp.

Sylvia sp. (aff. *atricapilla*): [Пантелеев, 2005, с. 274].

Экз. в коллекции ЗИН, номер не указан, плечевая кость; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролоий, верхний миоцен.

Семейство Paradoxornithidae Horsfield and Moore, 1854

Род *Paradoxornis* Gould, 1836

Paradoxornis: [Deignan, 1964, p. 431; Степанян, 2003, с. 603].

Типовой вид – *Motacilla rubicola* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 17 современных видов.

Paradoxornis sp.

Табл. XXVII, фиг. 22, 23

Paradoxornis sp.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 329, fig. 3: 22, 23].

Экз. ПИН, № 2975/172, полная левая плечевая кость; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Плечевая кость из Береговой морфологически сходна с таковыми современных *P. paradoxus*, но отличается несколько большим размером. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Семейство Sittidae Lesson, 1828

Род *Sitta* Linnaeus, 1758

Sitta: [Greenway, 1967, p. 124; Mlíkovský, 2002, p. 243; Степанян, 2003, с. 632].

Типовой вид – *Sitta europaea* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 21 современный вид. Ископаемые: *S. gracilis* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *S. pussila* Kessler, 2013 и *S. villanyensis* Kessler, 2013, плиоцен Венгрии.

Замечания. Систематическое положение ископаемых видов [Kessler, 2013] требует подтверждения.

Sitta sp.
Табл. XXVII, фиг. 14, 15

Sitta sp.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 328, fig. 3: 14, 15].

Экз. ПИН, № 2975/162, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Ископаемый поползень из Береговой имеет промежуточные размеры между европейским *S. europaea* и североамериканским *S. canadensis*. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Семейство Corvidae Leach, 1820

Род *Miopica* Kurochkin et Sobolev, 2004

Miopica: [Курочкин, Соболев, 2004, с. 87].

Типовой вид – *Miopica paradoxa* Kurochkin et Sobolev, 2004.

Диагноз. Краниальная сторона дорсальной суставной ямки проксимального эпифиза локтевой кости дорсально выдвинута, очертания ямки приближены к прямоугольным; межсуставной гребень сильно выдается краниально и имеет конусовидные очертания; лучевая вырезка широкая; отпечаток ventральной коллатеральной связки широкий, почти правильной треугольной формы; у основания локтевого отростка с краниальной стороны имеется широкая, но неглубокая депрессия. В дистальном эпифизе локтевой кости сухожильная борозда широкая; наиболее дистальный бугорок второстепенных маховых перьев далеко отстоит от дорсального мыщелка.

Видовой состав. Типовой вид из позднего миоцена Украины.

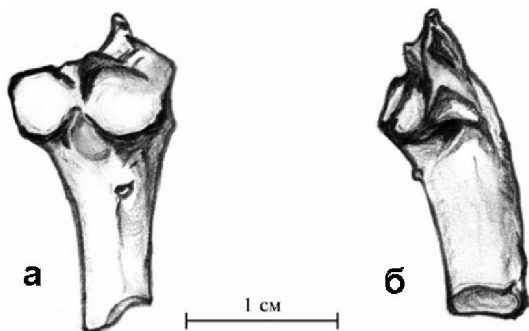


Рис. 86. *Miopica paradoxa* Kurochkin et Sobolev, 2004. Проксимальный эпифиз правой локтевой кости (голотип ПМ ННПМ НАНУ, №48-7113) с краниальной (а) и ventральной (б) сторон [Курочкин, Соболев, 2004, рис. 1, с изменениями]; местонахождение Белка, Украина; средний эоцено, верхний миоцен

Miopica paradoxa Kurochkin et Sobolev, 2004
Рис. 86; табл. XXVI, фиг. 28, 29

Птица: [Воинственский, 1967, с. 11].

Miopica paradoxa: [Курочкин, Соболев, 2004, с. 88, рис. 1, 2].

Голотип – ННПМ, № 48-7113, проксимальный эпифиз правой локтевой кости; местонахождение Белка, Ивановский р-н, Одесская обл., Украина; средний эоцено, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ННПМ, № 25-1448, дистальный эпифиз правой локтевой кости; местонахождение Новая Эметовка, Беляевский р-н, Одесская обл., Украина; средний эоцено, верхний миоцен.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Курочкин, Соболев, 2004, с. 87].

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Garrulus* Brisson, 1760

Garrulus: [Blake, Vaurie, 1962, p. 228; Mlíkovský, 2002, p. 234; Степанян, 2003, с. 437].

Типовой вид – *Corvus glandarius* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Три современных вида.

Garrulus glandarius assiduus Panteleyev et Burchak-Abramovich, 2000

Garrulus glandarius assiduus: [Пантелеев, Бурчак-Абрамович, 2000, с. 3, рис. 1, 2].

Голотип – ЗИН, РО № 4599; левый коракоид; местонахождение Бинагады, в черте г. Баку, Азербайджан; верхний плейстоцен.

Материал. Голотип; правый коракоид, правая плечевая кость, 2 правые локтевые кости, проксимальная половина правой локтевой кости, номера не указаны; все из типового местонахождения.

Диагноз. Переход от вершины акрокоракоидного отростка к плечевому бугорку плавный; трехкостный бугорок удлинённый и слабо загнутый; поверхность плечевой фасетки ориентирована перпендикулярно оси головки коракоида при взгляде с ventрального конца; часть грудинной фасетки, расположенная ближе к медиальному углу, расширена. По: [Пантелеев, Бурчак-Абрамович, 2000] с изменениями.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Pica* Brisson, 1760

Pica: [Blake, Vaurie, 1962, p. 250; Mlíkovský, 2002, p. 234; Степанян, 2003, с. 441].

Типовой вид – *Corvus pica* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Два современных вида.

Pica pica tugarinovi Martynovich, 2009
Табл. XXVI, фиг. 30, 31

Pica pica tugarinovi: [Мартынович, 2009, с. 123].

Голотип – КККМ, О/Ф № 12212, полная правая плечевая кость; местонахождение пещера Еленева, правый берег р. Енисей, 20 км выше г. Красноярск; верхний плейстоцен – голоцен.

Материал. Голотип; около 85 элементов посткраниального скелета и челюстного аппарата в коллекции Красноярского краевого краеведческого музея, номера не указаны; все из типового местонахождения.

Диагноз. Сходна с современной *Pica pica bactriana* Bonaparte, 1850, но угол между дельтопекторальным гребнем и головкой плечевой кости выражен более отчетливо. Крупнее современных, но с относительно более короткой бедренной костью.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Диагноз данной формы дан с учетом описания и сравнения, приведенного Мартыновичем [2009].

Род *Pyrrhonorax* Tunstall, 1771

Pyrrhonorax: [Blake, Vaurie, 1962, p. 258; Mlíkovský, 2002, p. 235; Степанян, 2003, с. 447].

Типовой вид – *Urupa pyrrhonorax* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Два современных вида.

Pyrrhonorax pyrrhonorax primigenius Milne-Edwards, 1875

Pyrrhonorax primigenius: [Milne-Edwards, 1875, p. 487].

Pyrrhonorax pyrrhonorax primigenius: [Mourer-Chauviré, 1975, p. 219; Потапова, Барышников, 1993, с. 55, рис 1, фиг. 12–16; Baryshnikov, Potapova, 1995, p. 247].

Pyrrhonorax pyrrhonorax: [Mlíkovský, 2002, p. 236].

Экз. в коллекции ЗИН, без номеров, 2 фрагмента плечевых костей, 2 фрагмента локтевых костей, 2 фрагмента коракоидов, 2 фрагмента тарзометатарзусов, 4 когтевые фаланги пальцев лап; пещера Треугольная, Карачаево-Черкесия, Россия; ашель, нижний палеолит, нижний–верхний плейстоцен.

Замечания. *Pyrrhonorax p. primigenius* установлена из нескольких местонахождений среднего и позднего плейстоцена Франции [Mourer-Chauviré, 1975]. Мликовский [Mlíkovský, 2002] не считает этот подвид валидным, перечисляя его находки в составе современного *P. pyrrhonorax*.

Pyrrhonorax graculus vetus Mourer-Chauviré, 1975

Pyrrhonorax graculus vetus: [Kretzoi, 1962, p. 173; Mourer-Chauviré, 1975, p. 222; Потапова, Барышников, 1993, с. 56, рис. 1, фиг. 7–9; Baryshnikov, Potapova, 1995, p. 247].

Pyrrhonorax graculus: [Mlíkovský, 2002, p. 235].

Экз. в коллекции ЗИН, без номеров, 1 дистальный фрагмент плечевой кости, 2 проксимальных фрагмента и 2 дистальных фрагмента локтевых костей, 1 фрагмент и 1 полный карпометакarpus, 3 дистальных фрагмента тибиотарзусов, 1 дистальный и 1 проксимальный фрагменты тарзометатарзусов, 9 фаланг пальцев лапы, 1 фрагмент лопатки; пещера Треугольная, Карачаево-Черкесия, Россия; ашель, нижний палеолит, нижний–верхний плейстоцен.

Замечания. *Pyrrhonorax graculus vetus* Kretzoi, 1962 – nomen nudum. Мопер-Шовире [Mourer-Chauviré, 1975] использовала данное имя в соответствии с правилами Международного кодекса зоологической номенклатуры [2000], став таким образом его автором [Mlíkovský, 2002]. Подвид был также отмечен в раннем плиоцене Венгрии [Kessler, 2013], но эта находка требует подтверждения.

Род *Corvus* L., 1758

Corvus: [Blake, Vaurie, 1962, p. 261; Mlíkovský, 2002, p. 231; Степанян, 2003, с. 449].

Типовой вид – *Corvus corax* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 36 современных видов. Ископаемые: *C. galushai* Bickart, 1990, поздний миоцен США; *C. pliocaenus* (Portis, 1889), поздний миоцен – ранний плейстоцен Венгрии; *C. solitus* Kurochkin, 1985, поздний миоцен Монголии; *C. praecorax* Depéret, 1892, ранний плиоцен Франции; *C. simionescui* Kessler, 1979, ранний плиоцен Румынии; *C. harkanyensis* Kessler, 2010, поздний плиоцен Венгрии; *C. hungaricus* Lambrecht, 1916, ранний плейстоцен Венгрии; *C. betfianus* Kretzoi, 1962, ранний плейстоцен Румынии; *C. antecorax* Mourer-Chauviré, 1975, ранний плейстоцен Франции; *C. fangshannus* Hou, 1993, поздний плейстоцен Китая.

Замечания. Довольно большое число ископаемых видов, описанных в составе рода *Corvus*, несомненно, требуют ревизии, однако попытка синонимизировать все европейские виды с современными представителями рода, предпринятая Мликовским [Mlíkovský, 2002], выглядит чрезмерным и необоснованным упрощением.

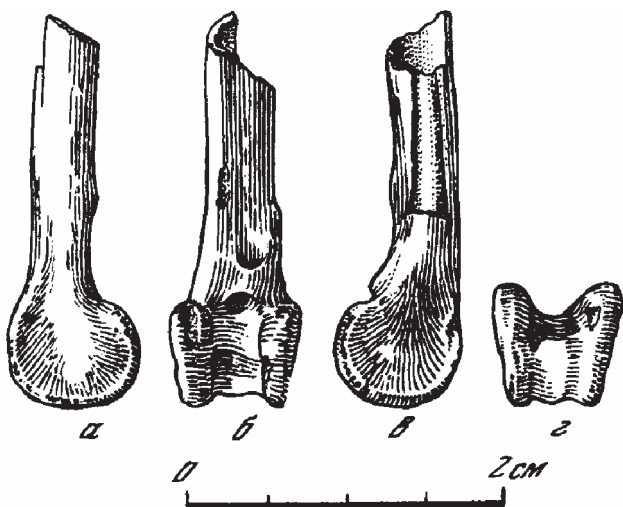


Рис. 87. *Corvus solitus* Kurochkin, 1985. Дистальный эпифиз левого тибіотарзуса (голотип ПИН, №3222/458) с медиальной (а), краниальной (б), латеральной (в) и дистальной (г) сторон [Курочкин, 1985, рис. 38]; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен

Corvus solitus Kurochkin, 1985

Рис. 87

Corvus solitus: [Kurochkin, 1985, с. 77, рис. 38, табл. XI, фиг. 1–3].

Голотип – ПИН, № 3222/458, дистальный эпифиз левого тибіотарзуса; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дистальная часть диафиза прямая и не расширяется заметно перед переходом в эпифиз; выходное отверстие разгибательного канала немного сминуто от средней линии латерально; наружный профиль окружности латерального мышечка правильно округлый. Размеры мелкие, с современную *C. nasicus* Temminck, 1826.

Распространение. Типовое местонахождение.

Corvidae gen. indet.

Табл. XXVII, фиг. 13

Corvidae gen. indet.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 332, fig. 3: 13].

Экз. ПИН, № 3381/477, проксимальный фрагмент карпометакарпуса, экз. ПИН, № 3381/478, дистальный фрагмент локтевой кости; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Ввиду фрагментарности образцов из Шамара отнесение их к определенному роду врановых затруднительно. По относительным размерам

данные фрагменты промежуточны между *Nucifraga caryocatactes* и мелкими индивидами *Pica pica*.

Семейство Sturnidae Rafinesque, 1815

Sturnidae gen. indet.

Табл. XXVII, фиг. 26, 27

Sturnidae gen.: [Курочкин, 1985, с. 91].

Sturnidae gen. indet.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 329, fig. 3: 26, 27].

Экз. ПИН, № 3381/473, дистальная часть правого тарзометатарзуса, экз. ПИН, №3381/427; дистальный эпифиз левого тибіотарзуса; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Семейство Fringillidae Leach, 1820

Род *Rhodospiza* Sharpe, 1888

Rhodospiza: [Степанян, 2003, с. 681; del Hoyo et al., 2010, p. 579].

Типовой вид – *Fringilla obsoleta* Lichtenstein, 1823, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Один современный вид. Ископаемый: *Rh. shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012, поздний плиоцен Монголии.

Rhodospiza shaamarica Zelenkov et Kurochkin, 2012

Рис. 88; табл. XXVII, фиг. 24, 25;

Rhodospiza shaamarica: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 329, figs. 3: 24, 25; 5].

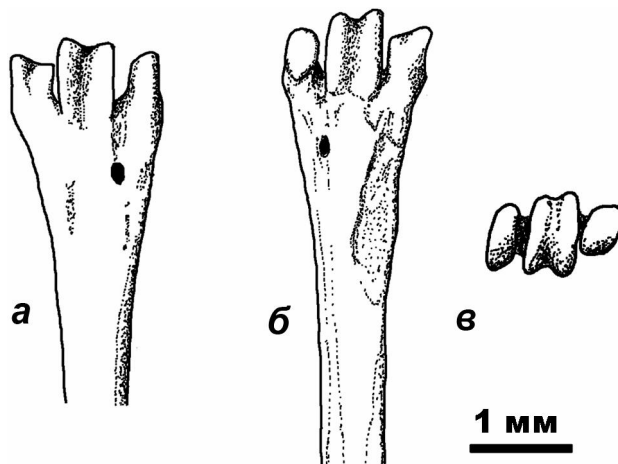
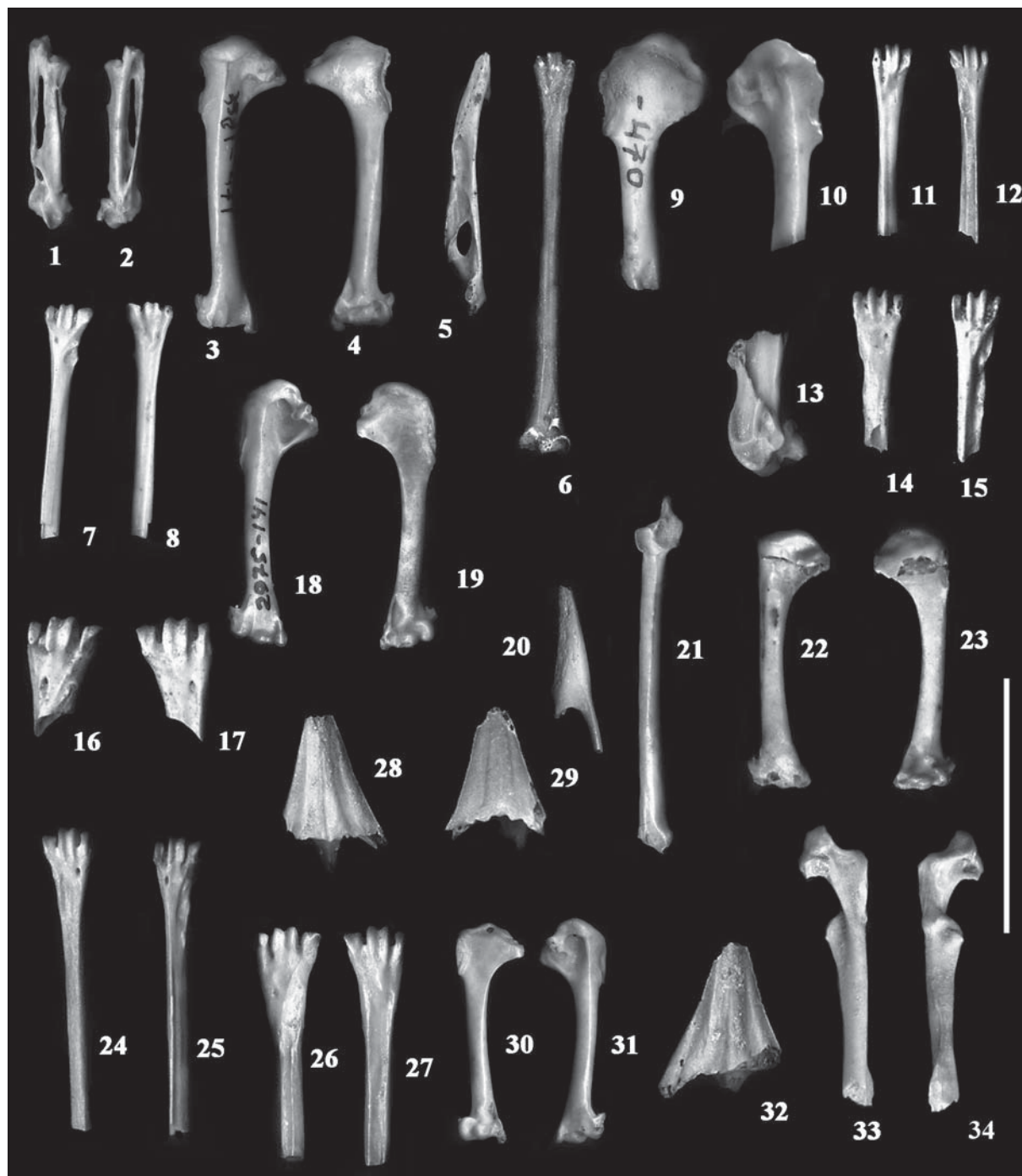


Рис. 88. *Rhodospiza shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012. Дистальная половина правого тарзометатарзуса (голотип ПИН, №3381/475) с дорсальной (а), плантарной (б) и дистальной (в) сторон [Zelenkov, Kurochkin, 2012, fig. 5, с изменениями]; местонахождение Шамар, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен





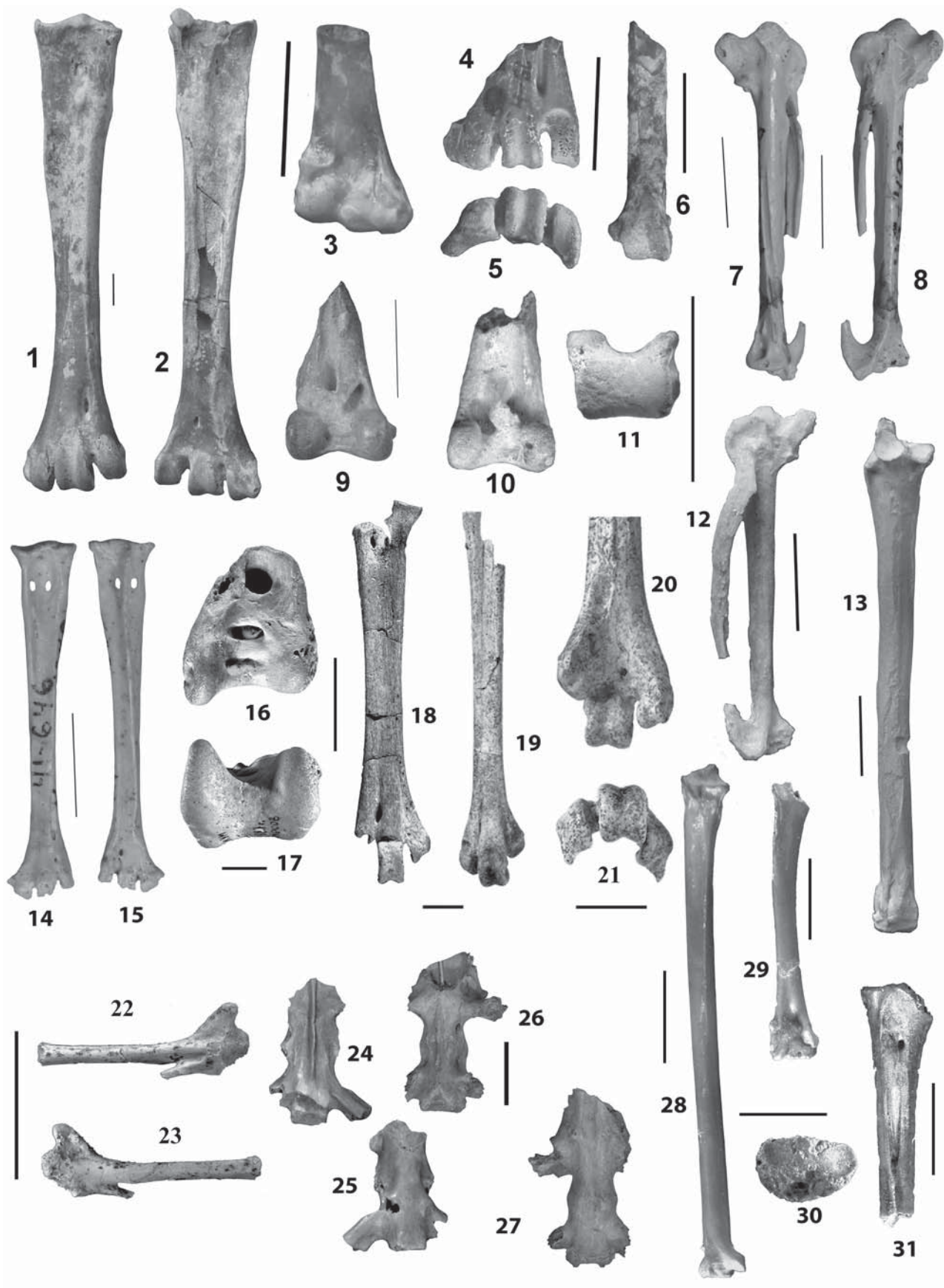


Таблица XXVI. Фиг. 1, 2. *Limosa lacrimosa* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 2614/82, дистальная часть правой плечевой кости: 1 – с краниальной стороны, 2 – с дорсальной стороны; местонахождение Чоно-Хариах, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 3, 4. *Calidris pugnax rhyphaeicus* Potapova, 1990; голотип ЗИН, РО № 4003, левая плечевая кость: 3 – с краниальной стороны, 4 – с каудальной стороны; местонахождение Медвежья пещера, Россия; поздний палеолит, верхний плейстоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 5, 6. *Scolopax rusticola magna* Potapova, 1990; голотип ЗИН, РО № 4029, левая плечевая кость: 5 – с каудальной стороны, 6 – с краниальной стороны; местонахождение Медвежья пещера, верховья р. Печоры, Северный Урал, Россия; поздний палеолит, верхний плейстоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 7, 8. *Phalaropus eleonoraе* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 2975/135, полная левая плечевая кость: 7 – с краниальной стороны, 8 – с каудальной стороны; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 9, 10. *Vanellus* sp.; экз. ПИН, №3378/107, левый коракоид: 9 – с дорсальной стороны, 10 – с вентральной стороны; местонахождение Чоно-Хариах 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 11, 12. *Larinae* gen. indet.; экз. ПИН, № 3378/133, локтевая кость запястья: 11 – с вентрокаудальной стороны, 12 – с дорсокраниальной стороны; местонахождение Чоно-Хариах 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 13. *Larinae* gen. indet.; экз. ПИН, № 3378/85, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса с вентральной стороны; местонахождение Чоно-Хариах, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 14–17. *Argornis caucasicus* Karhu, 1999; голотип ПИН, № 4425/18, фрагменты скелета: 14, 15 – правая плечевая кость: 14 – с краниальной стороны, 15 – с каудальной стороны; 16, 17 – правый коракоид: 16 – с вентральной стороны, 17 – с дорсальной стороны; местонахождение Горный луч, левый берег р. Пшеха, Краснодарский край, Россия; кумский горизонт, верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 18, 19. *Bubo longaevus* Umanskaja, 1979; 18 – голотип ИЗ НАНУ, №45/3994, правый тибитарзус с краниальной стороны; 19 – экз. ИЗ НАНУ, №45/3995, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса с дорсальной стороны; местонахождение хутор Черевичный, Украина; мэотис, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 20–22. *Aurorornis taurica* Panteleyev, 2011; голотип ЗИН, РО № 4667, правый тарзометатарзус: 20 – с дорсальной стороны, 21 – с медиальной стороны, 22 – с плантарной стороны; карьер Пролом, Крым; лютет, средний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 23, 24. *Syrhaptēs kashini* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 3222/675, неполный синсакрум: 23 – с вентральной стороны, 24 – с латеральной стороны; местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 25. *Haliaeetus* sp.; экз. ИЗК, №2483, дистальный эпифиз правого карпометакарпуса с вентральной стороны; местонахождение Тологой на р. Селенге, Республика Бурятия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 26. «*Anthus*» *seductus* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 2614/126, фрагментарная левая плечевая кость с краниальной стороны; местонахождение Павлодар (Гусиный перелет), Восточный Казахстан; низы павлодарской свиты, верхний миоцен. Масштаб – 0.5 см.

Фиг. 27. «*Oenanthe*» *infima* Kurochkin, 1985; голотип ПИН, № 2614/99, краниальный эпифиз левого коракоида с дорсальной стороны; местонахождение Шарга, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена. Масштаб – 0.5 см.

Фиг. 28, 29. *Miopica paradoxa* Kurochkin et Sobolev, 2004; голотип ННПМ, № 48-7113, проксимальный эпифиз правой локтевой кости: 28 – с краниальной стороны, 29 – с вентральной стороны; местонахождение Белка, Одесская обл., Украина; средний мэотис, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 30, 31. *Pica pica tugarinovi* Martynovich, 2009; голотип КККМ, О/Ф 12212, полная правая плечевая кость: 30 – с краниальной стороны, 31 – с каудальной стороны; местонахождение пещера Еленева, Красноярский Край, Россия; верхний плейстоцен – голоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 32–34. *Picus peregrinabundus* Umanskaja, 1981; голотип ИЗ НАНУ, №43-602, дистальная часть левого тарзометатарзуса; местонахождение Ново-Елизаветовка, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен. Масштаб – 0.5 см.

Таблица XXVII. Фиг. 1, 2. *Calandrella cf. rufescens*; экз. ПИН № 2975/163, левый карпометакарпус: 1 – с дорсальной стороны, 2 – с вентральной стороны; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 2 см.

Фиг. 3–8. *Eremophila* aff. *E. alpestris*; 3, 4 – экз. ПИН, № 3381/471, левая плечевая кость: 1 – с каудальной стороны; 4 – с краниальной стороны; масштаб – 2 см; 5 – экз. ПИН, № 2975/147, нижняя челюсть с латеральной стороны; масштаб – 2 см; 6 – экз. ПИН, № 2975/148, левый тарзометатарзус с дорсальной стороны; масштаб – 1,5 см; 7–экз. ПИН, № 2975/149, дистальная часть правого тарзометатарзуса: 7 – с плантарной стороны, 8 – с дорсальной стороны; масштаб – 2 см; местонахождения Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия и Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Фиг. 9, 10. *Hirundo selengenica* Zelenkov et Kurochkin, 2012; голотип ПИН, № 3381/470, правая плечевая кость: 9 – с краниальной стороны, 10 – с каудальной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1,5 см.

Фиг. 11, 12. *Saxicola* sp.; экз. ПИН, № 3381/474, левый тарзометатарзус: 11 – с дорсальной стороны, 12 – с плантарной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 2 см.

Фиг. 13. *Corvidae* gen. indet.; экз. ПИН, № 3381/477, правый карпометакарпус с вентральной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 2 см.

Фиг. 14, 15. *Sitta* sp.; экз. ПИН, № 2975/16213, правый тарзометатарзус: 14 – с дорсальной стороны, 15 – с вентральной стороны; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 16, 17. *Turdus* sp.; экз. ПИН, № 2975/169, правый тарзометатарзус: 16 – с плантарной стороны, 17 – с дорсальной стороны; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 2 см.

Фиг. 18–20. *Motacilla* sp.; 18, 19 – экз. ПИН, № 2975/141, левая плечевая кость: 18 – с каудальной стороны, 19 – с краниальной стороны; масштаб – 2 см; 20 – экз. ПИН, № 3381/472, верхнечелюстная кость с латеральной стороны; масштаб – 1,5 см.; местонахождения Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия и Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Фиг. 21. *Fringillidae* gen. indet.; экз. ПИН, № 3381/479, правая локтевая кость с краниальной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1,5 см.

Фиг. 22, 23. *Paradoxornis* sp.; экз. ПИН, № 2975/17221, левая плечевая кость: 22 – с каудальной стороны, 23 – с краниальной стороны; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1,5 см.

Фиг. 24, 25. *Rhodospiza shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012; голотип ПИН, № 3381/475, правый тарзометатарзус: 24 – с дорсальной стороны, 25 – с плантарной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 2 см.

Фиг. 26, 27. *Sturnidae* gen. indet.; экз. ПИН, № 3381/473 25, правый тарзометатарзус: 26 – с плантарной стороны, 27 – с дорсальной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1,5 см.

Фиг. 28. *Calcarius* sp.; экз. ПИН, № 3381/480, роstrum верхней челюсти с вентральной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 29–31. *Emberiza* sp.; 29 – экз. ПИН, № 3381/482, верхнечелюстная кость с вентральной стороны; масштаб – 1 см; 30, 31 – экз. ПИН, № PIN 3381/483, правая плечевая кость: 30 – с краниальной стороны, 31 – с каудальной стороны; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен. Масштаб – 1,5 см.

Фиг. 32–34. *Pliocalcarius orkhonensis* Zelenkov et Kurochkin, 2012: 32 – экз. без номера (см. текст), роstrum верхней челюсти с вентральной стороны; масштаб – 1 см; 33, 34 – голотип ПИН, № 3381/486, левый коракоид: 33 – с вентральной стороны, 34 – то же, с дорсальной стороны; масштаб – 1,5 см; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Табл. XXVIII. Фиг. 1, 2. *Aegyptus* sp.; экз. ПИН, № 2/297, левый тарзометатарзус: 1 – с дорсальной стороны, 2 – с плантарной стороны; местонахождение в окрестностях г. Пелиней, Молдавия; верхний русциний, нижний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 3. *Venerator dementjevi* (Kurochkin, 1968); голотип ПИН, № 475/1783, дистальный эпифиз правой плечевой кости с краниальной стороны; местонахождение Татал-Гол, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 4, 5. *Accipitrinae* tribus indet.; экз. ТГПИ, № 4/61, фрагмент дистального эпифиза левого тарзометатарзуса: 4 – с дорсальной стороны, 5 – с дистальной стороны; местонахождение Бужоры, Республика Молдова, средний сармат, верхи среднего-низы верхнего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 6. *Buteo circooides* Kurochkin, 1968; голотип ПИН, № 475/1785, дистальный фрагмент правой локтевой кости с вентральной стороны; местонахождение Татал-Гол, Монголия; свита шанд-гол, нижний олигоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 7, 8. *Falcomedius* Umanskaja, 1981; голотип ИЗНАНУ, № 45/4033, левый карпометакарпус; местонахождение хутор Черевичный, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 9. *Buteo praebuteo* Sobolev, 2011; голотип, ННПМ, 22-2197, дистальный фрагмент правого тибиятарзуса; местонахождение Грицев, Хмельницкая область, Украина; средний сармат, низы верхнего миоцена. Масштаб – 1 см.

Фиг. 10–13. *Petrosushkinia pliocaena* (Tigarinov, 1935): 10, 11 – голотип ПИН, № 2413/205, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса: 10 – с краниальной стороны, 11 – с дистальной стороны; 12 – слепок с экз. ИЗКаз, №3239/61 П, полный левый карпометакарпус с вентральной стороны; 13 – слепок с экз. ИЗКаз, №3236/61 П, полная левая локтевая кость с краниальной стороны; местонахождение Гусиный, Восточный Казахстан; низы павлодарской свиты, поздний миоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 14, 15. *Falco umanskajae* Sobolev, 2003; голотип ННПМ, № 41/646, левый тарзометатарзус; местонахождение Крыжановка, Украина; верхний плиоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 16, 17. *Zheroia kurochkini* Nesson, 1988; голотип ЗИН, РО № 3469, дистальный фрагмент левого тибиятарзуса: 16 – с краниальной стороны, 17 – с дистальной стороны; местонахождение Джерой II, Узбекистан; верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 18. *Tshulia litorea* Nesson, 1988; голотип ЗИН, РО № 3470, правый тарзометатарзус с дорсальной стороны; местонахождение Джилга, Казахстан; верхний палеоцен (ланден). Масштаб – 1 см.

Фиг. 19–21. *Neognathae* ordo indet.; экз. SMF Av 552, правый тарзометатарзус без проксимального эпифиза: 19 – с дорсальной стороны, 20 – с плантарной стороны, 21 – с дистальной стороны; местонахождение Иково (Новопсков), Украина; нижний лютет, средний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 22, 23. *Neognathae* ordo indet.; экз. SMF Av 590, фрагментарный правый карпометакарпус: 22 – с вентральной стороны, 23 – с дорсальной стороны; местонахождение Иково (Новопсков), Луганская область, Украина; нижний лютет, средний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 24, 25. *Aves* subclass indet.; экз. ЗИН, РН № 9/109, каудальный фрагмент сложного крестца: 24 – с дорсальной стороны, 25 – с вентральной стороны; местонахождение Зенге-Курган 3, правый берег р. Аму-Дарья, Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 26, 27. *Kuszholia mengi* Nesov, 1992; голотип ЗИН, РО №4602, каудальная порция синсакрума: 26 – с дорсальной стороны, 27 – с вентральной стороны; местонахождение Джаракудук, Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел. Масштаб – 1 см.

Фиг. 28, 29. *Kievornis rogovitshi* Averianov, Potapova et Nesson, 1990; 28 – экз. ЗИН РО № 3926б, правая локтевая кость с краниальной стороны; 29 – экз. ЗИН РО № 3926а, неполная правая плечевая кость с краниальной стороны; местонахождение Киев, Украина; киевская свита, верхний эоцен. Масштаб – 1 см.

Фиг. 30, 31. *Horezmavis eocretacea* Nesson, 1983; голотип ЗИН, РО № 3390, проксимальная часть правого тарзометатарзуса: 30 – с проксимальной стороны, 31 – с дорсальной стороны; местонахождение Ходжакуль, Узбекистан; ходжакульская свита, терминальный альб, нижний мел. Масштаб – 1 см.

Голотип – ПИН, № 3381/475, дистальная половина правого тарзометатарзуса; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3381/476, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса – типовое местонахождение.

Диагноз. В тарзометатарзусе стержень тонок, дистальный эпифиз заужен, блоки метатарзалий II и IV узкие.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Хотя *Rh. shaamarica* оказывается ближе к *Rhodopechys* узким стержнем кости, по другим анатомическим деталям ископаемый вид ближе к *Rhodospiza*. Таким образом, ископаемая форма может оказаться предковой для обоих современных родов. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Fringillidae gen. indet.

Табл. XXVII, фиг. 21

Serinus/Carduelis magn. *S. pusillus*: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 330, fig. 3: 21].

Экз. ПИН, № 3381/479, полная правая локтевая кость; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Локтевая кость принадлежала очень мелкому представителю Fringillidae. По размерам сходна с мелкими индивидами современного *Serinus pusillus*, а также с *Carduelis spinus*, но отличается некоторой грацильностью. Роды *Serinus* и *Carduelis* не могут быть отличимы по строению локтевой кости, в то время как локтевые кости других Fringillidae заметно крупнее.

Семейство Emberizidae Vigors, 1825

Род *Emberiza* Linnaeus, 1758

Emberiza: [Paynter, 1970, p. 5; Mlíkovský, 2002, p. 246; Степанян, 2003, с. 707].

Типовой вид – *Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 38 современных видов. Ископаемые: *E. bartkoi* Kessler et János, 2012, ранний миоцен Венгрии; *E. pannonica* Kessler, 2013 и *E. polgardiensis* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *E. media* Kessler, 2013, *E. parva* Kessler, 2013 и *E. gaspariki* Kessler, 2013, плиоцен Венгрии.

Замечания. Ископаемые виды, описанные в составе рода, нуждаются в ревизии.

Emberiza sp 1.

Emberiza sp.: [Пантелеев, 2005, с. 74].

Экз. в коллекции ЗИН, номер не указан, плечевая кость; местонахождение Морская 2 вблизи ж/д станции Морская, Ростовская обл., Россия; средний туролоий, верхний миоцен.

Emberiza sp. 2

Табл. XXVII, фиг. 29–31

Emberiza aff. *E. aureola*: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 330, fig. 3: 29–31].

Экз. ПИН, № 3381/482, предчелюстной симфиз, экз. ПИН, №№ 3381/483–485, плечевые кости; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Ископаемая овсянка из Шамара близка к *E. aureola*, но отличается деталями морфологии предчелюстной кости, что, очевидно, указывает на отличающуюся пищевую специализацию [Zelenkov, Kurochkin, 2012]. Вероятно, она должна быть выделена в отдельный вид, но для подтверждения такой гипотезы необходимо сравнение с большим числом экземпляров *E. aureola*.

Род *Pliocalcarius* Zelenkov et Kurochkin, 2012

Pliocalcarius: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 330].

Типовой вид – *Pliocalcarius orkhonensis* Zelenkov et Kurochkin, 2012.

Диагноз. Плечевая часть коракоида загнута медиально; вентральный край плечевой суставной поверхности слабо выдается вентрально; борозда надкоракоидного мускула вогнута; на вентральной поверхности акрокоракоидного отростка имеется широкое углубление; прокоракоидный отросток крупный.

Видовой состав. Типовой вид из позднего плиоцена Монголии.

Pliocalcarius orkhonensis Zelenkov et Kurochkin, 2012
Рис. 89; табл. XXVII, фиг. 32–34

Pliocalcarius orkhonensis: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 331, fig. 3: 32–34; 6].

Голотип – ПИН, № 3381/486, краниальная половина левого коракоида; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН, №№ 3381/487, 488, фрагменты локтевых костей из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Распространение. Типовое местонахождение.

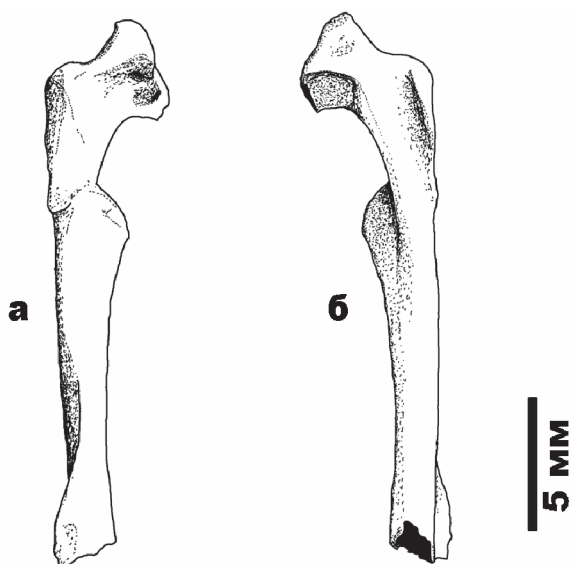


Рис. 89. *Pliocalcarius orkhonensis* Zelenkov et Kurochkin, 2012. Краниальная половина левого коракоида (голотип ПИН, № 3381/486) с дорсальной (а) и вентральной (б) стороны [Zelenkov, Kurochkin, 2012, fig. 6, с изменениями]; местонахождение Шамар, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен

Замечания. Кроме голотипа и фрагментов локтевых костей, из местонахождения Шамар также имелся фрагмент предчелюстного симфиза, который позднее был утрачен. Этот экземпляр, подтверждающий обособленный родовой статус подорожника из Шамара, описан в работе Зеленкова и Курочкина [Zelenkov, Kurochkin, 2012].

Род *Calcarius* Bechstein, 1802

Calcarius: [Paynter, 1970, p. 36; Степанян, 2003, с. 731].

Типовой вид – *Fringilla lapponica* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Четыре современных вида.

Calcarius sp. Табл. XXVII, фиг. 28

Calcarius sp.: [Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 330, fig. 3: 28].

Экз. ПИН, №№ 3381/480, 481, предчелюстные симфизы; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Северная Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен.

Замечания. Данные фрагменты отличаются от таковых современного *C. lapponicus* несколько более крупным размером и широким основанием и, вероятно, принадлежали отдельному виду.

Emberizidae gen. indet.

Emberizidae gen.: [Курочкин, 1985, с. 90].

Экз. ПИН, №2614/14, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса; местонахождение Павлодар, Павлодарская обл., Восточный Казахстан; Павлодарская свита, верхний миоцен.

Passeriformes incertae sedis

“*Anthus*” *seductus* Kurochkin, 1985

Табл. XXVI, фиг. 26

Anthus seductus: [Kurochkin, 1985, с. 88, табл. XII, фиг. 7–12].

Голотип – ПИН, № 2614/126, фрагментарная левая плечевая кость; местонахождение Павлодар (Гусиный перелет), Павлодарская обл., Восточный Казахстан; низы павлодарской свиты, верхний миоцен.

Материал. Голотип; экз. ПИН № 2614/12, дистальный фрагмент левой плечевой кости молодой особи; экз. ПИН № 2614/13, дистальная половина левого тибитатарзуса.

Диагноз. Отпечаток плечевой мышцы широкий, субтреугольной формы с раскрытым дистальным углом, доходит своей дорсальной частью практически до бугорка *m. extensor metacarpi radialis*; вентральный надмышцелковый бугорок проксимально вытягивается узким носиком по вентральной границе отпечатка плечевой мышцы; дорсальный надмышцелковый бугорок укороченный с широким основанием, отросточек на проксимальном ребре этого бугорка практически отсутствует. По: [Курочкин, 1985].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Данная форма не может относиться к современному роду *Anthus*, и даже отнесение ее к семейству Motacillidae остается под большим сомнением.

«*Oenanthe*» *infima* Kurochkin, 1985

Табл. XXVI, фиг. 27

Oenanthe infima: [Kurochkin, 1985, с. 80, табл. XIII, фиг. 1, 2].

Голотип – ПИН, № 2614/99, краниальный эпифиз левого коракоида; местонахождение Шарга («точка 1080 м») в Шаргаин-Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, верхи среднего миоцена.

Материал. Голотип.

Диагноз. В коракоиде акрокоракоидный отросток заметно выдвинут краниально относительно плечевой суставной поверхности; краниальная вершина акрокоракоидного отростка при виде с вен-

тральной стороны выглядит зауженной; крючок отростка загнут слабо.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Фрагмент коракоида воробьиной птицы из местонахождения Шарга первоначально был описан в составе современного рода *Oenanthe* [Kugochkin, 1985], однако он не может быть отнесен к данному роду, и его семейственная принадлежность требует переизучения. Первоначальный диагноз был построен на сравнении с современными каменками и поэтому здесь изменен.

Passeriformes fam. indet. 1

Птица: [Рябинин, 1934, с. 174, рис. 1].

Экз. ЦНИГР музей, № 1/331, фрагментарный скелет; местонахождение вблизи г. Аташка, Апшеронский п-ов, Азербайджан; средний сармат, верхний миоцен.

Замечания. А.Н. Рябининым [1934] был описан скелет птицы, который он под вопросом отнес к семейству Fringillidae. В описании [Рябинин, 1934, с. 175] приведены самые общие особенности строения отдельных костей скелета, не позволяющие рассмотреть даже семейственную принадлежность данной птицы.

Passeriformes fam. indet. 2

Passeriformes: [Зеленков, Мартынович, 2012, с. 15].

Passeriformes fam. indet.: [Зеленков, Мартынович, 2013, с. 85].

Экз. ПИН, № 2614/187, фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/192, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Надотряд Eucavitates Yuri et al., 2013

Отряд Piciformes Meyer et Wolf, 1810

Семейство Picidae Vigors, 1825

Род *Picus* Linnaeus, 1758

Picus: [Peters, 1948, p. 130; Del Hoyo et al., 2002; р. 537; Mlíkovský, 2002, p. 148; Степанян, 2003, с. 340].

Типовой вид – *Picus viridis* Linnaeus, 1758, современный.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 14 современных видов. Ископаемый *Picus peregrinabundus* Umanskaja, 1981, поздний миоцен Украины.

Замечания. В составе рода *Picus* из среднего миоцена Франции по фрагментам бедренной кости и тибиотарзуса также описан *P. gaudryi* Depéret, 1887. Однако скорее всего данные материалы принадлежат представителям семейства Zygodactylidae [Brodkorb, 1971; Maug, 2008c].

Picus peregrinabundus Umanskaja, 1981

Табл. XXVI, фиг. 32–34

Picus peregrinabundus: [Уманская, 1981, с. 20, рис. 3; Bocheński, 1997, p. 324; Mlíkovský, 2002, p. 148].

Голотип – ИЗ НАНУ, № 43-602, дистальная часть левого тарзометатарзуса; местонахождение Ново-Елизаветовка, Ширяевский р-н, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Диагноз. Блоки метатарзалий широко раздвинуты в стороны относительно друг друга; характерен крупный и длинный добавочный блок метатарзалии IV, достигающий дистально уровня дистального конца блока метатарзалии III. По размерам немного крупнее современного *P. viridis*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Первоначальное описание вида А.С. Уманской [1981] не позволяет отличить ископаемый вид от современных форм, поэтому нами составлен новый диагноз, основанный на приведенном в первоописании сравнении. Отмечено, что *Picus peregrinabundus* морфологически занимает промежуточное положение между *Picus canus* и *P. viridis* [Уманская, 1981], однако систематическое положение этого ископаемого дятла требует уточнения.

Neognathae incertae sedis

Род *Zheroia* Nesso, 1988

Zheroia: [Несов, 1988, с. 119; Nesso, 1992a, p. 474; Maug, 2009a, p. 56].

Типовой вид – *Zheroia kurochkini* Nesso, 1988.

Диагноз. В тибиотарзусе дистальный эпифиз заметно сжат в краниокаудальном направлении; медиальный мышцелок выдвинут дистально и краниально сильнее, чем латеральный мышцелок; плоскость медиального мышцелка практически не отклонена медиально; вырезка между мышцелками широкая; медиальный гребень тиббиального блока косо срезан дистально; вырезка тиббиального блока, латеральный апофиз и бугорок медиальной коллатеральной связки слабо развиты; медиальный и латеральный края выходного отверстия разгибательного канала закруглены; дистальнее выходного отверстия на краниальной поверхности кости располагается ямка, вытянутая в медиолатеральном направлении.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Первоначально была отнесена к семейству Laornithidae, выделенному Крэфтом [Craft, 1973] для предположительно журавлеобразной птицы *Laornis edwardsianus* Marsh, 1870 из верхнего мела США. Однако *Zheroia* определенно не может относиться к Laornithidae, поскольку демонстрирует ряд существенных отличий, сопоставимых с межотрядными отличиями для современных птиц. Так, для *Zheroia* характерны узкий и выдвинутый дистально медиальный мышелок, характерным образом срезанный медиальный гребень тибияльного блока при виде с медиальной стороны, а также в целом сжатый краниокаудально эпифиз при виде с дистальной стороны. А.О. Аверьянов с соавторами [Аверьянов и др., 1991] и Майр [Mayr, 2009a, p. 56] предположили, что *Zheroia*, возможно, относится к Pelagornithidae, однако сжатый краниокаудально дистальный эпифиз не характерен для Pelagornithidae [Bourdon et al., 2010; Mayr, Rubilar-Rogers, 2010]. Примечательно, что скошенный медиальный гребень тибияльного блока и довольно сжатый дистальный эпифиз также характерны для Gaviidae. Не исключено, что *Zheroia* может относиться к отдельному семейству отряда Gaviiformes, однако для подтверждения данной гипотезы необходимы дополнительные материалы. Здесь приведен уточненный диагноз этого вида.

Zheroia kurochkini Nesso, 1988
Табл. XXVIII, фиг. 16, 17

Zheroia kurochkini: [Nesso, 1988, с. 119, рис. 2.6; Nesso, 1992a, p. 474, fig. 6, E–I].

Голотип – ЗИН, РО № 3469, дистальный фрагмент левого тибиятарзуса; местонахождение Джерой II, восточнее Тамдытау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан; верхний эоцен.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, 1988].

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Tshulia* Nesso, 1988

Tshulia: [Несов, 1988, с. 120; Nesso, 1992a, p. 473].

Типовой вид – *Tshulia litorea* Nesso, 1988.

Диагноз. Цевка относительно короткая; медиальная суставная ямка заметно выступает в медиальном направлении; гипотарзус развит слабо; дорсальная ямка глубокая и вытянута проксимо-дистально; плантарные гребни нешироко разведены; блоки метатарзалий II и III довольно узкие, с приостренными краями и хорошо развитой бороздой в середине; блок метатарзалии II сдвинут проксимально; медиальная межблоковая вырезка относительно

широка и глубока; межкостный канал имеет довольно большой диаметр.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. В первоописании отмечалось сходство с *Palaeocrex* из олигоцена США [Несов, 1988], однако для *Palaeocrex* характерен длинный узкий тарзометатарзус и сильно сдвинутый проксимально блок метатарзалии II. Как верно отмечено Несовым [1988], отсутствие апоморфных признаков не позволяет установить систематическую принадлежность данного таксона. Здесь приведен уточненный диагноз.

Tshulia litorea Nesso, 1988
Табл. XXVIII, фиг. 18

Tshulia litorea: [Nesso, 1988, с. 119, рис. 1.12; Nesso, 1992a, p. 473, fig. 5, L–N].

Голотип – ЗИН, РО № 3470, практически полный правый тарзометатарзус; местонахождение Джилга, Чимкентский р-н, Южно-Казахстанская обл., Казахстан; верхний палеоцен (ланден).

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, 1988].

Распространение. Типовое местонахождение.

Neognathae ordo indet. 1

Aves indet.: [Nesso, 1992a, p. 469, fig. 2, Q–S].

Птица: [Несов, 1997, с. 203, табл. 16, фиг. 4].

Neornithes, *incertae sedis*: [Hope, 2002, p. 374].

Экз. ЗИН, РО № 3437; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Фрагмент тарзометатарзуса определенно происходит от какой-то маленькой неорнисовой птицы, поскольку дистальные концы всех трех метатарзалий плотно слиты друг с другом. Но фрагментарность остатка не позволяет более точно рассмотреть его таксономическую принадлежность. В первых публикациях этот экземпляр значился под номером 3434a или 3434b.

Neognathae ordo indet. 2
Табл. XXVIII, фиг. 19–21

Aves gen. et sp. indet.: [Mayr, Zvonok, 2011, p. 1356]

Экз. SMF Av 552, правый тарзометатарзус без проксимального эпифиза; местонахождение Иково (Новопсков), Луганская обл., Украина; нижний лютет, средний эоцен.

Замечания. Тарзометатарзус принадлежал или представителю Galliformes или примитивным Gruiformes [Mayr, Zvonok, 2011].

Neognathae ordo indet. 3

Coraciiformes indet.: [Пантелеев, 2011, с. 87, табл. I, фиг. m, n].

Экз. ЗИН РО №7230, фрагмент проксимального эпифиза плечевой кости; карьер Пролом к северо-востоку от г. Белогорск, Крым; лютет, средний эоцен.

Замечания. Данный экземпляр был отнесен к отряду Coraciiformes s.s. [Пантелеев, 2011], однако крайняя фрагментарность образца ставит под сомнение даже его отрядную принадлежность.

Neognathae ordo indet. 4

Табл. XXVIII, фиг. 22, 23

Aves gen. et sp. indet.: [Maуr, Zvonok, 2012, p. 922, fig. 6Q, R]

Экз. SMF Av 590, фрагментарный правый карпометакарпус; местонахождение Иково (Новопсков), Луганская обл., Украина; нижний лютет, средний эоцен.

Замечания. Фрагментарный карпометакарпус мог принадлежать гагаре *Colymbiculus udovichenkoi*, известной из того же местонахождения, однако сильно отличается от карпометакарпуса современных гагар [Maуr, Zvonok, 2012].

Neognathae nomina dubia

Branta minor Kessler et Gal, 1996

Branta minor: [Kessler, Gal, 1996, p. 73, fig. 1; Mlíkovský, 2002, p. 252].

Экз. LPUI, №65 MS (голотип *Branta minor* Kessler et Gal, 1996), проксимальная часть правого карпометакарпуса; местонахождение г. Кишинев, Молдова; средний сармат, верхний миоцен.

Замечания. Мликовский [Mlíkovský, 2002] считает, что диагноз неудовлетворительный, и по изображению это не представитель Anatidae. Материал требует переописания.

Kievornis rogovitshi Averianov, Potapova et Nesson, 1990

Табл. XXVIII, фиг. 28, 29

Scolopax Cuv.: [Рогович, 1875, с. 82].

Aves: [Дуброво, Капелист, 1979, с. 9].

Kievornis rogovitshi: [Аверьянов и др., 1990, с. 6, рис. 1, 2; Vocheňski, 1997, p. 315].

Экз. ЗИН, РО № 3926а (голотип *Kievornis rogovitshi* Averianov, Potapova et Nesson, 1990), неполная правая плечевая кость, экз. ЗИН, РО № 3926б, правая локтевая кость; местонахождение Киев, расположенное в черте города (кирпичный завод Ейсмана), Украина; киевская свита, верхний эоцен.

Замечания. Аверьянов с соавторами при описании *Kievornis* сравнивали его с некоторыми современными Charadriiformes и поместили данную форму в семейство Graculavidae [Аверьянов и др., 1990]. Однако морфология как плечевой, так и локтевой кости исключает возможность отнесения *Kievornis* к Charadriiformes. Майр [Maуr, 2009a] отметил, что *Kievornis* может принадлежать либо Prophaethontidae, либо Procellariiformes. Мы согласны, что плечевая кость, действительно, схожа с таковой у этих двух групп, однако она все же ближе к Prophaethontidae по пропорциям. В то же время локтевая кость демонстрирует необычную морфологию и требует специального изучения. Отнесение обоих экземпляров к одному таксону также требует подтверждения.

Larus udabnensis Burchak-Abramovich et Gabashvili, 1984

Larus udabnensis: [Бурчак-Абрамович, Габашвили, 1984, с. 6, рис. 1].

Экз. в Государственном музее Грузии АН Грузии, № Уд. 6-96 (голотип *Larus udabnensis* Burchak-Abramovich et Gabashvili, 1984), проксимальная часть левой лопатки; местонахождение Удабно, Сагареджийский р-н, Грузия; верхний сармат (?мэотис), верхний миоцен.

Замечания. В первоописании отмечалось, что ископаемая лопатка из местонахождения Удабно близка по размерам и деталям строения к современным *Larus marinus* и *L. ichthyaetus* [Бурчак-Абрамович, Габашвили, 1984]. Тем не менее приведенное изображение не позволяет отнести данный фрагмент к чайкам, для которых характерны высокая головка, короткий акромион и хорошо развитый бугорок для сочленения с коракоидом. Установить отрядную принадлежность образца по фотографии не представляется возможным; материал требует переизучения.

Palaeostruthio sternatus Burchak-Abramovich, 1953

Palaeostruthio sternatus: [Бурчак-Абрамович, 1953, с. 81, табл. 18, фиг. 1; Дементьев, 1964, с. 669].

Struthio chersonensis: [Brodkorb, 1963, p. 196; Курочкин, Лунгу, 1970, Mlíkovský, 2002, p. 61].

Экз. ИГН НАНУ, № 408/367 (голотип *Palaeostruthio sternatus* Burchak-Abramovich, 1953), грудина; местонахождение Гребеники, Великомихайловский р-н, Одесская обл., Украина; мэотис, верхний миоцен.

Замечания. Для фрагмента грудины характерно наличие килевидного возвышения в его каудальной половине на вентральной поверхности. Дорсальная поверхность грудины глубоковыемчатая, особенно

в средней части. П. Бродкорб [Brodkorb, 1963], а затем Е.Н. Курочкин и А. Лунгу [1970] и Й. Мликовский [Mlikovský, 2002] посчитали *Palaeostruthio sternatus* конспецифичным со *Struthio asiaticus* или со *S. chersonensis*. Однако анализ описания Н.И. Бурчака-Абрамовича [1953] привел к заключению, что грудина, действительно, существенно отличается от таковой представителей рода *Struthio*. Однако, поскольку рудиментарный киль, характерный для *P. sternatus*, неизвестен ни у видов рода *Struthio*, ни у каких-либо других *Ratitae*, закрадываются сомнения о принадлежности этой грудины вообще к страусам и о возможной принадлежности к каким-то крупным неогнатам. Экземпляр был вывезен немцами во время оккупации Киева в 1941–1943 гг., дальнейшая его судьба неизвестна.

Ornithurae incertae sedis

Род *Horezmavis* Nesson, 1983

Horezmavis: [Несов, Боркин, 1983, с. 110; Kurochkin, 2000, p. 551].

Типовой вид – *Horezmavis eocretacea* Nesson, 1983.

Диагноз (уточненный). Латеральная суставная ямка тарзометатарзуса скошена на дорсальную сторону и расположена проксимальнее медиальной суставной ямки; дорсальная ямка глубока и длинна, ограниченная с латеральной стороны острым гребнем.

Видовой состав. Типовой вид из раннего мела Узбекистана.

Замечания. Отнесение *Horezmavis* к отряду *Gruiiformes sensu lato* [Несов, 1992; Nesson, 1992] требует подтверждения. Без всяких обоснований он обозначался также среди *Enantiornithes* [Martin, 1995], что совсем не соответствует общему плану строения его тарзометатарзуса, который отчетливо орнитурный, с полностью слитыми метатарзалиями, с двумя изолированными суставными поверхностями на проксимальном суставе кости и с выдавленной на плантарную сторону метатарзалией III. *Horezmavis* имеет очень глубокую и далеко проходящую дистально дорсальную ямку, что может считаться апоморфией этого рода. Фрагментарность тарзометатарзуса и частичная разрушенность его проксимального эпифиза, включая гипотарзус, затрудняют исследование его филогенетического положения.

Horezmavis eocretacea Nesson, 1983

Табл. XXVIII, фиг. 30, 31

Horezmavis eocretacea: [Несов, Боркин, 1983, с. 110, фототабл., фиг. 2; Несов, 1992, с. 18; 1997, с. 135, табл. 17, фиг. 1; Nesson, 1992a, p. 466, fig. 2, A – E; Kurochkin, 2000, p. 551].

Голотип – ЗИН, РО № 3390, проксимальная часть правого тарзометатарзуса; обнажение СХ-20, местонахождение Ходжакуль, северо-западнее хребта Султанувайс, Каракалпакстан, Узбекистан; ходжакульская свита, терминальный альб, нижний мел.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипического рода. Описание см. [Несов, Боркин, 1983].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В одной из публикаций [Nesson, 1992a] голотип ошибочно значится под номером РО №3490. Во всех публикациях Л.А. Несова данный тарзометатарзус считается левым, хотя в действительности он правый.

Ornithurae parvclass indet. 1

Птица: [Несов, 1986, с. 35, рис. 1, фиг. 4].

Kizylkumavis sp.: [Несов, 1997, с. 149, 203, табл. 16, фиг. 3].

Alexornithiformes? indet.: [Nesson, 1992a, p. 469, fig. 4, D, E].

Экз. ЗИН, РО № 3434б, дистальный эпифиз левой плечевой кости; обнажение ЦБИ-14, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Замечания. Данный фрагментарный дистальный эпифиз левой плечевой кости последовательно обозначался Л.А. Несовым как мелкая птица, *Alexornithiformes?* indet. и *Kizylkumavis* sp.: [Несов, 1986, 1997; Nesson, 1992a]. Непосредственное сравнение его с типом *Kizylkumavis cretacea* Nesson, 1984 показывает существенные различия между ними. Дорсальный мышцелок у экз. № 3434б ориентирован под острым углом к продольной оси кости, в то время как у *K. cretacea* – под прямым углом, что характерно для всех *Enantiornithes*. Дистальная часть диафиза у № 3434б расширена и уплощена, с небольшим отпечатком плечевой мышцы, в центре которой находится специфический бугорок. Различаются они также структурой дорсального надмышцелка, который у № 3434б приближен к дорсальному мышцелку, имеет большие размеры и значительно выступает дорсально. Эти особенности морфологии не позволяют относить экз. № 3434б к *Enantiornithes*. Скорее всего, он происходит от неорнисовой птицы. В некоторых публикациях этот экземпляр ошибочно указывался как РО № 3434с.

Ornithurae parvclass indet. 2

Ornithurae: [Clarke, Norell, 2004, p. 3, 5, fig. 2].

Экз. IGM, № 100/1309, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия; нэмэгтинская свита, маастрихт, верхний мел.

Ornithurae parvclass indet. 3

Ornithurae: [Clarke, Norell, 2004, p. 3, 5, fig. 2].

Экз. IGM, № 100/1310, проксимальный фрагмент левого тибиотарзуса; экз. IGM, № 100/1311, дистальный фрагмент правого тибиотарзуса; местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия; нэмэгтинская свита, маастрихт, верхний мел.

Замечания. Два указанных фрагмента тибиотарзусов отнесены здесь к одному таксону условно. Для экземпляра IGM 100/1311 отмечалось сходство с *Baptornis* (Hesperornithiformes), однако оно довольно поверхностное, что отмечают и авторы описания находок [Clarke, Norell, 2004].

Ornithurae parvclass indet. 4

Не-энантиорнисовая птица: [Несов, Ярков, 1989, рис. 2, фиг. 1].

Экз. ЗИН, РО № 3540, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, коньяк, верхний мел.

Ornithurae nomina dubia

Cerebavis cenomanica Kurochkin et Saveliev, 2006
Табл. XI, фиг. 24–26

Cerebavis cenomanica: [Курочкин и др., 2006, с. 77, табл. VI, фиг. 1–6, табл. VII, фиг. 1–17].

Экз. ПИН, № 5028/2, эндокраниальный слепок мозга, слитый с остатками костной ткани; местонахождение Меловатка-3, Жирновский р-н, Волгоградская обл., Россия; меловатская свита, средний сеноман, поздний мел.

Замечания. *C. cenomanica* был описан как мозг энантиорнисовой птицы, характеризующийся мозаичным строением, сочетающим продвинутое особенности центральной нервной системы современных веерохвостых птиц и неспециализированных рептилий [Курочкин и др., 2006; Kurochkin et al., 2007].

Первоначальная интерпретация морфологических особенностей *C. cenomanica* [Курочкин и др., 2006] представляется крайне сомнительной и здесь пересмотрена. Обращает на себя внимание общее довольно продвинутое строение мозга *Cerebavis*, напоминающее современных птиц отчетливым вентролатеральным смещением зрительных долей [Курочкин и др., 2006]. Грушевидная форма профиля мозга *Cerebavis* интерпретировалась как отличие от современных птиц [Курочкин и др., 2006], однако подобная «грушевидность» все же характерна для некоторых групп, в частности для пингвинов и трубконосых [Kawabe et al., 2014]. С другой стороны, глазничный край так называемого «ядра мозга» *Ce-*

rebavis, во многом обуславливающий «грушевидность» профиля, частично или даже в основном представлен сохранившимися костями черепа, слившимися с эндокастом мозга (частично разрушенным). По этой причине оценить форму больших полушарий и степень «грушевидности» профиля мозга у *Cerebavis* не представляется возможным.

Как еще одна особенность строения мозга *Cerebavis*, отличающая его от мозга современных птиц, указывалось наличие хорошо развитых толстых обонятельных трактов с крупными обонятельными луковицами [Курочкин и др., 2006]. В действительности глазничный край больших полушарий и обонятельных трактов *Cerebavis* представляет собой не эндокаст мозга, а костное образование. Об этом свидетельствуют как данные по томографии [Walsh, Milner, 2011], так и отсутствие межполушарной щели практически по всей длине образца. То, что принималось за каудальные части обонятельных луковиц, на самом деле является расширением лобных костей в предглазничной области, а сами так называемые «обонятельные тракты» представляют собой сужение лобных костей между глазницами. Пропорции черепа *Cerebavis* в этой области вполне сходны с таковыми у современных поганок (Podicipedidae).

Для *Cerebavis* был указан парапинеальный орган («явно выраженный теменной глаз» [Курочкин и др., 2006]), лежащий краниальнее эпифиза в пинеальном углублении (recessus pinealis) межполушарной щели. Наличие этого органа, отсутствующего у большинства наземных позвоночных, также не может быть подтверждено для *Cerebavis*. В действительности так называемое «пинеальное углубление» *Cerebavis* представляет собой краниальную часть межполушарной щели, ограниченную спереди сохранившимися костями черепа, слитыми с полушариями переднего мозга. Об этом свидетельствует тот факт, что краниальнее этой точки на образце полностью отсутствует межполушарная щель.

Наибольшее возражение вызывает присутствие у *Cerebavis* задних бугорков четверохолмия [Ф.Я. Держинский, личн. сообщение]. Действительно, каудальнее больших полушарий у *Cerebavis* располагается структура, неясным образом разделенная на две половины и с некоторым возвышением в середине. Курочкин с соавторами [Курочкин и др., 2006] интерпретируют эту структуру как задние бугры четверохолмия и расположенный между ними эпифиз. В действительности вся эта структура топографически полностью соответствует краниальной части мозжечка современных птиц. Так называемый «эпифиз», по-видимому, представляет собой затылочный синус (sinus occipitalis), присутствующий в сходном виде у многих современных таксо-

нов. В тех случаях, когда синус хорошо выражен, он действительно визуально делит мозжечок на две части [Kawabe et al., 2014], которые и были приняты Курочкиным с соавторами за задние бугры четверохолмия.

Принимаемая здесь новая интерпретация морфологии *Cerebavis* позволяет относить этот образец к веерохвостым птицам современного типа. Ранее к сходному заключению пришли английские специалисты на основании изучения томографии экземпляра – было отмечено, что только у веерохвостых птиц кости крыши черепа полностью сливаются, что отмечается и у *Cerebavis* [Walsh, Milner, 2011]. Морфология образца не позволяет уверенно диагностировать *Cerebavis* даже на макроуровне: большие полушария сохранились, очевидно, не полностью, то же самое можно сказать и о мозжечке; зрительные доли расположены сходным образом у многих групп птиц. Таким образом, на сегодняшний день нет никаких оснований относить *Cerebavis* к энанциорнисам.

Aves incertae sedis

Семейство Praeornithidae Rautian, 1978

Praeornithidae: [Раутиан, 1978, с. 110; Kurochkin, 2000, p. 553].

Типовой род – *Praeornis* Rautian, 1978.

Диагноз. В строении пера бородки первого порядка содержат мозговой слой. Бородки второго порядка отсутствуют. Стержень утолщен.

Состав. Типовой род из поздней юры Казахстана.

Замечания. Приведенный здесь диагноз изменен в сравнении с оригинальным; наиболее диагностичные признаки изначально были включены в диагноз подкласса Praeornithes. Систематическое положение образца остается неясным.

Род *Praeornis* Rautian, 1978

Praeornis: [Раутиан, 1978, с. 110; Kurochkin, 2000, p. 553].

Типовой вид – *Praeornis sharovi* Rautian, 1978.

Диагноз. Тот же, что для семейства.

Видовой состав. Типовой вид из поздней юры Казахстана.

Praeornis sharovi Rautian, 1978

Praeornis sharovi: [Раутиан, 1978, с. 110; Kurochkin, 2000, p. 553; Dzik et al., 2010, p. 396].

Голотип – ПИН, № 2585/32, фрагмент пера; местонахождение Аулиэ; дер. Кочкарата, Байдибек-

ский (ранее Алгабасский) р-н, Южно-Казахстанская обл., Казахстан; карабастауская свита, верхняя юра.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, V 32/967; перо из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Раутиан, 1978].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Перо из балабансайской свиты было описано как маховое [Раутиан, 1978]. Учитывая известное теперь широкое распространение необычных типов перьев у ранних птиц и птицеподобных динозавров (в том числе перьев с широким стержнем у конфуциусорнитид и энанциорнисов), для установления его анатомической принадлежности и систематического положения требуется специальное исследование. В типовом местонахождении был найден еще один экземпляр, который был отнесен к *Praeornis* [Dzik et al., 2010]. Описывая эту находку, авторы отмечают, что у обоих известных перьев имелось по три опахала.

Семейство Kuszholiidae Nesson, 1992

Kuszholiidae: [Несов, 1992, с. 43; Kurochkin, 2000, p. 552].

Типовой род – *Kuszholia* Nesson, 1992.

Диагноз. Синсакрум расширен; поперечные отростки предпоследних позвонков мощные; каудальные плевроцели (углубления на теле позвонков) мелкие, но глубоки; каудальная суставная поверхность крупная, широкая и сжатая дорсовентрально; задние сочленовные отростки последнего позвонка синсакрума очень крупные; вентральная борозда особенно глубокая в областях сочленения позвонков; тело третьего с каудального края позвонка сильно сжато дорсовентрально.

Состав. Типовой род из позднего мела Узбекистана.

Род *Kuszholia* Nesson, 1992

Kuszholia: [Несов, 1992, с. 44; Kurochkin, 2000, p. 552].

Типовой вид – *Kuszholia mengi* Nesson, 1992.

Диагноз. Тот же, что для семейства.

Видовой состав. Типовой вид из позднего мела Узбекистана.

Замечания. *Kuszholia* первоначально считался таксоном incertae sedis [Несов, 1992], однако потом он был перемещен в Patagopterygiformes, включающий примитивных орнитурных птиц [Несов, Пантелеев, 1993]. Тем не менее характерное для *Kuszholia* строение сложного крестца, очевидно, примитивно для птиц, и поэтому систематическое положение данной формы остается неясным.

Kuszholia mengi Nesov, 1992
Табл. XXVIII, фиг. 26, 27

Ichthyornithidae: [Несов, 1990, рис. 2, фиг. 3].

Kuszholia mengi: [Несов, 1992, с. 44, табл. IV, фиг. 1; 1997, 150, табл. 18, фиг. 1; Kurochkin, 2000, р. 552; Зеленков, Аверьянов, 2011, с. 77, рис. 3].

Голотип – ЗИН, РО № 4602, каудальная порция синсакрума; обнажение ЦБИ-52, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Диагноз. Вид монотипичного рода. Описание см. [Несов, 1992].

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Фрагмент крестца, послуживший голотипом *Kuszholia mengi*, первоначально был некорректно обозначен Несовым в подписи к третьему рисунку (обозначенному как рис. 2) под номером ЗИН, РО № 3486 [Несов, 1990].

Краниальная часть синсакрума ЗИН, РО № 4623 и, вероятно, несколько позвонков из обнажений ЦБИ-14 и ЦБИ-57 также были отнесены к *Kuszholia*. Но, как было установлено позднее по более полным материалам, эти экземпляры принадлежат троодонтидам и овираторозавридам [А.О. Аверьянов, личн. сообщение].

Aves subclass indet. 1
Табл. XXVIII, фиг. 24, 25

Птица: [Зеленков, Аверьянов, 2011, с. 76, рис. 2].

Экз. ЗИН, РН № 9/109, каудальный фрагмент сложного крестца; местонахождение Зенге-Курган 3, правый берег р. Аму-Дарья, Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Замечания. Синсакрум из местонахождения Зенге-Курган 3 имеет примитивную морфологию и мог принадлежать Enantiornithes или примитивным Ornithurae. Описание см. [Зеленков, Аверьянов, 2011].

Aves subclass indet. 2

Птица: [Несов, 1990, рис. 2, фиг. 7а, б; 1997, табл. 17, фиг. 4].

Экз. ЗИН, РО № 3483, изолированный зуб; местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Ископаемые позвоночные, ошибочно отнесенные к классу птиц

«Ichthyornithiformes»

Ichthyornithiformes: [Несов, 1992, табл. II, фиг. 1; Несов, 1997, табл. 19, фиг. 1]

Экз. ЗИН, РО № 4608, средняя часть нижней челюсти; обнажение ЦБИ-5а, местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Замечания. Экземпляр был отнесен к мелкому ихтиорнитиформу, мельче, чем *Ichthyornis*, но считался сходным с ним по сечению челюсти, форме альвеол и плотности их расположения. Теперь этот экземпляр переопределен как динозавр *Urbacodon* sp. [Averianov, Sues, 2007]. Образец также, возможно, упомянут как «крошечная mandible (возможно, ichthyornithiform) с латерально сжатыми альвеолами» [Nesov, 1992a, p. 467].

Kuszholia sp.

Kuszholia sp.: [Несов, Пантелеев, 1993, с. 91; рис. 2х-ш].

Экз. ЗИН, РО № 4826, каудальный фрагмент синсакрума; местонахождение Джаракудук, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, турон, верхний мел.

Замечания. По мнению А.О. Аверьянова [Зеленков, Аверьянов, 2011], данный образец, очевидно, принадлежит какому-то тероподному динозавру. В частности, он схож с крестцами троодонтида *Saurornithoides junior* Barsbold, 1974.

Samrukia nessovi Naish et al., 2012

Samrukia nessovi: [Buffetaut, 2011, p. 134, fig. 1, 2; Naish et al., 2012, p. 97, fig. 1].

Экз. WDC Kz-001, ветви нижней челюсти без симфиза, местонахождение Аккурган, Кызылординская обл., южный Казахстан; бостобинская свита, сантон-кампан, верхний мел.

Замечания. Фрагменты нижней челюсти, первоначально описанные как птичьи [Naish et al., 2012], на самом деле принадлежат птерозавру [Buffetaut, 2011].

Зубы птиц

Мелкие зубы с зазубренным задним краем коронки из раннемелового (апт – альб) местонахождения Хобур в Убур-Хангайском аймаке Монголии были под вопросом отнесены к птицам [Курочкин, 1988]. Но, скорее всего, они представляют зубы молодых троодонтид [Несов, Головнева, 1990; Averianov, Sues, 2007].

Литература

Аверьянов А.О. Аннотированный список таксонов, описанных Л.А. Несовым // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1999. Т. 277. С. 6–49.

- Аверьянов А.О., Лопатин А.В. Эоценовые зайцеобразные (Lagomorpha, Mammalia) Азии. 1. Aktashmys (Strenulagidae fam. nov.) // Палеонтол. журн. 2005. № 3. С. 81–90.
- Аверьянов А.О., Пантелеев А.В., Потапова О.Р., Несов Л.А. Ложнозубые птицы (Aves: Pelecaniformes: Odontopterygia) позднего палеоцена и эоцена западной окраины древней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 239. С. 3–12.
- Аверьянов А.О., Потапова О.Р., Несов Л.А. О первых отечественных находках костей древних птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 210. С. 3–9.
- Аверьянов А.О., Удовиченко Н.И. Возраст позвоночных местонахождения Андарак (Южная Фергана) // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 3. С. 139–141.
- Алексеев А. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса: Типография «Техник», 1915. 450 с.
- Асланова С.М., Бурчак-Абрамович Н.И. Олигоценая зубастая птица из с. Перекишкюль (Апшеронский полуостров) – первая и единственная находка в СССР и на всем Азиатском континенте // Изв. АН Груз. ССР. Сер. биол. 1982. Т. 8. № 6. С. 406–412.
- Аськеев И.В., Галимова Д.Н., Аськеев О.В. Домашние и дикие птицы из средневековых археологических памятников Среднего Поволжья // Динамика современных экосистем в голоцене / Ред. И.В. Аськеев, Д.В. Иванов. Казань: Отечество, 2013. С. 72–77.
- Байгушева В.С. Ископаемая терриофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Материалы по фаунам антропогена СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1971. Т. 69. Вып. 49. С. 5–28.
- Барышников Г.Ф., Потапова О.Р. Птицы среднего палеолита Крыма // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 182. С. 30–63.
- Барышников Г.Ф., Черепанов Г.О. Птицы Большого Кавказа эпохи палеолита и мезолита // Орнитология. 1985. Вып. 20. С. 139–160.
- Бендукидзе О.Г. Новый представитель семейства Geranoidea (Aves, Gruiformes) из эоценовых отложений Зайсана // Сообщ. АН ГССР. 1971. Т. 63. № 3. С. 749–751.
- Бендукидзе О.Г. О находке *Urmionis maraghanus* Месq. на Северном Кавказе // Сообщ. АН Груз. ССР. 1972. Т. 66. № 3. С. 741–743.
- Бендукидзе О.Г. Голоценовая фауна позвоночных Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 105 с.
- Бородин А.В., Косинцев П.А., Струкова Т.В., Некрасов А.Е. Млекопитающие, птицы и рыбы из местонахождения Черемухово 1 (Раскоп 2) // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск: Изд-во «Рифей», 2000а. С. 59–80.
- Бородин А.В., Струкова Т.В., Косинцев П.А., Некрасов А.Е., Панова Н.К. Новые данные о природной среде Среднего Урала в позднечетвертичное время (Местонахождение Шайтанозерский каменный остров) // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск: Изд-во «Рифей», 2000б. С. 17–80.
- Бронева В.А., Жилин С.Г., Кирюхин Л.Г., Мерклин Р.Л. Аральская свита и вопрос о границе между палеогеном и неогеном в Западном Казахстане // Советская геология. 1967. № 3. С. 21–33.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Новые данные о третичных страусах юга Украины // Природа. 1939. № 5. С. 94–97.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Ископаемый страус (*Struthio brachydactylus* sp. nov.) из мезоценовых отложений с. Гребенников на юге Украины // Докл. АН СССР. 1949. Т. 17. № 1. С. 141–144.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Урмиорнис (*Urmionis maraghanus* Месq.) страусоподобная птица гиппарионовой фауны Закавказья и южной Украины // Изв. АН Азерб. ССР. 1951. № 6. С. 83–94.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины // Тр. Естеств.-историч. музея им. Г. Зардаби. Вып. 7. Баку: изд. АН Азерб. ССР, 1953. 204 с.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Ископаемый гусь в гиппарионовой фауне Удабно // Докл. АН Азерб. ССР. 1957. Т. 13. № 6. С. 655–659.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Третичные птицы СССР // Уч. зап. Азерб. гос. ун-та. Сер. биол. 1958. № 1. С. 81–88.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Новый вид ископаемого филина из Бинагадов // Орнитология. 1965. Вып. 7. С. 452–454.
- Бурчак-Абрамович Н.И. К изучению плейстоценовой фауны Кавказа // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. наук о земле. 1966а. № 6. С. 38–42.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Птицы верхнепалеолитической стоянки Гварджилас-Клде в Имеретии // Пещеры Грузии. Спелеологический сборник. № 4. Тбилиси: Мецниереба, 1966б. С. 93–110.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Материалы к изучению плейстоценовых птиц Грузии (пещера Цона) // Палеонтол. сборник. 1971. № 7. Вып. 2. С. 45–51.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Ископаемые птицы палеолитических стоянок Кавказа // Орнитология. 1974. Вып. 2. С. 329–333.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Алиев С.Д. Ископаемая орнитофауна палеолитической стоянки Азыжской пещеры на Малом Кавказе в Азербайджане. I сообщ. // Материалы по экологии животных в Азербайджане. Баку: Азербайжан Университети нәшријаты, 1989. С. 72–80.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Бендукидзе О.Г. О происхождении домашних кур Грузии // Сообщ. АН Груз. ССР. 1971. Т. 61. № 2. С. 497–500.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Бурчак Д.Н. Плейстоценовые и раннеголоценовые позвоночные карстовых пещер Кавказа // Четвертичные системы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1982. С. 150–167.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. Ископаемая дрофа-бегунья в ачкагыле восточной Грузии // Изв. АН Груз. ССР. Сер. биол. 1981. Т. 7. № 7. С. 53–60.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Габаивили Е.Г. Ископаемая чайка в гиппарионовой фауне Герджис Удабно //

Вестн. гос. музея Грузии АН ГССР. 1984. Т. XXXIII-а. С. 1–14.

Бурчак-Абрамович Н.И., Ганя И.М., Шушпанов К.И. Новый вид птицы рода *Gallus* из верхнего плиоцена Молдовы // *Buletinul Acad. Ştiinţe Rep. Moldova. Ştiinţe biol. şi chimice*. 1993. № 4 (265). P. 45–48.

Бурчак-Абрамович Н.И., Лакербай Л.Б. Ископаемые птицы Абхазии и смежных местностей Черноморского побережья // *Тр. Абхазского гос. музея*. 1974. Вып. 4. С. 136–147.

Бурчак-Абрамович Н.И., Лобков Е.Г., Пономаренко А.К. К изучению исторического прошлого авифауны Камчатки // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1987. Т. 92. Вып. 3. С. 42–53.

Бурчак-Абрамович Н.И., Николов И. Ископаемые птицы *Phalacrocorax serdicensis* sp. n. и *Anser thraceiensis* sp. n. из Болгарии // *Палеонтология, стратиграфия и литология*. София, 1984. Т. 19. С. 23–33.

Бурчак-Абрамович Н.И., Цалкин В.И. К познанию орнитофауны юга Украины, Крыма и Подонья (по археологическим метариалам) // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1971. Т. 76. Вып. 5. С. 54–63.

Бурчак-Абрамович Н.И., Цалкин В.И. К истории орнитофауны Приморского края (по костным материалам из археологических раскопок) // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1985. Т. 90. Вып. 1. С. 10–16.

Бурчак-Абрамович Н.И., Шушпанов К.И., Давид А.И. Новый вид утки рода *Anas* позднего плиоцена Молдовы // *Bul. Acad. Ştiinţe Repub. Moldova. Şt. biol. chim.* 1996. №1. С. 38–42.

Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния // *Стратигр. геол. коррел.* 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.

Вангенгейм Э.А., Лунгу А.Н., Тесаков А.С. Возраст нижней границы валлезия (континентальный миоцен Европы) // *Стратигр. геол. коррел.* 2006. Т. 14. № 6. С. 81–93.

Вангенгейм Э.А., Тесаков А.С. Местонахождения млекопитающих позднего сармата Восточного Паратетиса: их место в стратиграфической и магнитохронологической шкалах, корреляция с европейской континентальной шкалой // *Стратигр. геол. коррел.* 2008а. Т. 16. № 1. С. 95–107.

Вангенгейм Э.А., Тесаков А.С. Местонахождения млекопитающих мэотиса Восточного Паратетиса: их место в магнитохронологической и европейской континентальных шкалах // *Стратигр. геол. коррел.* 2008б. Т. 16. № 4. С. 95–109.

Вахрамеев В.А. Континентальные и солончатые осадки олигоцена севера аральского региона и северного обрыва плато Устюрт // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 1949. № 4. С. 19–49.

Воинственський М.А. Нові дані про систематичне положення викопного птаха *Grytzaja odessana* Zubareva з плиоценових відкладів Одеси // *Доповіді АН УРСР*. 1959а. № 2. С. 198–202.

Воинственский М.А. Новые данные о предках домашней курицы // *II Всесоюз. орнитол. конф. Тез. докл.* 1959б. Ч. I. С. 24–25.

Воинственский М.А. Ископаемая орнитофауна Крыма // *Тр. компл. карст. экспед. АН УССР. Вып. 1.* 1963. С. 106–123.

Воинственский М.А. Ископаемая орнитофауна Украины // *Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 3.* Киев: Наукова думка, 1967. С. 3–76.

Воинственский М.А., Уманская А.С. Птицы из современных аллювиальных отложений Нижнего Днепра // *Докл. АН УССР.* 1959. № 3. С. 326–330.

Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Видовой состав и тафономический анализ остатков птиц из пещеры Сурка (Северо-Западный Алтай, Сибирь) // *Зоол. журн.* 2013а. Т. 92. № 9. С. 1046–1054.

Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Филогенетическое положение ископаемых гусей из неогена Западной Монголии // *Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 10 всерос. науч. школа мол. уч.-палеонтол. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2013б.* С. 13–14.

Гавришь Г.Г., Тайкова С.Ю., Демиденко Ю.Э. Уникальная находка ископаемых остатков беркута времени раннего верхнего палеолита в Крыму // *Хищные птицы в динамической среде третьего тысячелетия: состояние и перспективы. Кривой Рог: Издатель ФЛ-П Чернявский Д.А., 2012.* С. 7–17.

Гайдученко Л.Л., Тиваненко А.В. Кладка страусов из Забайкалья // *Геол. геофиз.* 1978. Т. 1. Вып. 19. С. 146–156.

Ганя И.М. Материалы по изучению плейстоценовых птиц Молдавии // *Новости орнитологии. Алма-Ата: Наука АН КазССР, 1965а.* С. 88–90.

Ганя И.М. Современные данные об ископаемой орнитофауне Молдавии // *Материалы зоол. совещания по проблеме «Биол. основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны Южной зоны Европ. части СССР».* Кишинев, 1965б. С. 26–34.

Ганя И.М. Ископаемые орнитофауны Молдавии с позднего миоцена до наших дней // *Фауна наземных позвоночных Молдавии и проблемы ее реконструкции.* Кишинев: Штиинца, 1972. С. 20–43.

Ганя И.М., Курочкин Е.Н. Краткие итоги и перспективы изучения авифауны неогена юго-западных районов европейской части СССР // *Место и значение ископаемых млекопитающих Молдавии в кайнозойе СССР.* Кишинев: РИО АН МССР, 1967. С. 105–109.

Горобец Л.В. Останки миоценовых птиц с острова Ольхон в фондах Национального научно-природоведческого музея НАН Украины // *Проблемы эволюции птиц: систематика, морфология, экология и поведение. Матер. междунар. конф. памяти Е.Н. Курочкина / Ред. М.В. Калякин, Н.В. Зеленков, В.М. Гаврилов. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013.* Р. 68–73.

Горобец Л.В., Звонко С.О. Нові матеріали птахів із середньоєоценових відкладів місцезнаходження Ікове (Луганська обл., Україна) // *Комплекс стратиграфічних методів під час розшуків корисних копалин в осодо-*

вому чохла фанерозою України. Матер. Всеукр. наук.-практ. конф. Львів, 2012. С. 52–54.

Гуреев А.А. Первая находка птицы в нижнем палеогене СССР // Докл. АН СССР. 1949. Т. 64. № 2. С. 249–251.

Дементьев Г.П. К вопросу об истории фауны птиц Советского Союза // Уч. зап. Моск. гос. ун-та. 1958. Вып. 197. С. 5–16.

Дементьев Г.П. Класс Aves. Птицы // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринов. М.: Наука, 1964. С. 660–699.

Держинский Ф.Я. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 7. С. 1030–1041.

Дуброво И.А., Капелист К.В. Каталог местонахождений тетичных позвоночных Украинской ССР. М.: Наука, 1979. 159 с.

Ербаева М.А., Карасев В.В., Алексеева Н.В. Новые данные по стратиграфии плиоцен-плейстоценовых отложений Забайкалья // Геол. геофиз. 2005. Т. 46. № 4. С. 414–423.

Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтол. журн. 2001. №1. С. 61–75.

Зеленков Н.В. Остатки птиц из двух археологических памятников Республики Беларусь // Орнитология. 2008а. Вып. 35. С. 126–128.

Зеленков Н.В. Четвертичные гусеобразные Дюктайской пещеры (Юго-Восточная Якутия) // Казарка. 2008б. Т. 11. С. 13–21.

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

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

Зеленков Н.В. *Ardea sytchevskayae* – новый вид цапли из среднего миоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2011б. № 5. С. 94–101.

Зеленков Н.В. Морфологические гемиплазии в кластических исследованиях филогении (на примере птиц) // Зоол. журн. 2011в. Т. 90. № 7. С. 883–890.

Зеленков Н.В. Ранняя эволюция гусеобразных (Aves: Anseriformes) // Современные проблемы эволюционной морфологии животных / Ред. О.В. Зайцева, А.А. Петров. СПб.: ЗИН РАН, 2011. С. 161–164.

Зеленков Н.В. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в неогене // Палеонтол. журн. 2012а. № 5. С. 74–85.

Зеленков Н.В. Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (Западная Монголия) // Палеонтол. журн. 2012б. № 6. С. 59–71.

Зеленков Н.В. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. 2013а. Т. 92. Вып. 9. С. 1077–1087.

Зеленков Н.В. История уток Евразии в миоцене // Казарка. 2013б. Вып. 16. С. 13–36.

Зеленков Н.В. Система птиц (Aves: Neornithes) в начале XXI века // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2013в. Прил. № 2. С. 174–190.

Зеленков Н.В. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. Вып. 10. С. 1173–1185.

Зеленков Н.В., Аверьянов А.О. Синсакрум примитивной птицы из верхнего мела Узбекистана // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 75–80.

Зеленков Н.В., Держинский Ф.Я. Задняя конечность и лазание по вертикальным стволам у дятлов // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 395–410.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Птицы палеолитической стоянки Дюктайская пещера // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2005. С. 125–132.

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

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Ploperdix* и *Bantamux* // Палеонтол. журн. 2009б. № 3. С. 79–86.

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

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Современное состояние изученности птиц неогена Центральной Азии // Аркадио Яковлевичу Тугаринову посвящается... Сборник научных статей / Ред. Н.В. Мартынович. Красноярск: Красноярский краевой краеведческий музей, 2011. С. 44–70.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Речные утки (Aves: Anatidae) из среднего миоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 88–95.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Два новых вида гусеобразных (Aves: Anseriformes) из верхнего плейстоцена Якутии – первые вымершие виды четвертичных птиц с территории России // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 70–79.

Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. Древнейшая фауна птиц Байкала // Байкал. зоол. журн. 2012. № 3(11). С. 12–17.

Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал) // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2013. Вып. 2. С. 73–93.

Зиновьев А.В. Опыт реконструкции экологического облика конфуциусорнитид (Aves, Confuciusornithiformes, Confuciusornithidae) // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 83–91.

- Зиновьев А.В.* Птицы средневекового Новгорода Великого (X–XIV вв.): фаунистический состав и хозяйственное значение (на основе материалов из раскопа Десятинный-1) // Новгород и Новгородская земля. История и археология. Великий Новгород: Новгород. гос. объедин. муз.-зап., 2011. С. 277–287.
- Зубарева В.И.* Новая форма птицы из плиоцена г. Одессы // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23. № 6. С. 606–607.
- Зубарева В.И.* Плиоценові марабу і грицайя // Тр. ін-ту зоології АН Укр. РСР. 1948. Т. 1. С. 114–137.
- Зубарева В.И.* Викописні птахи з четвертинних відкладів УРСР // Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР. 1950. Т. 4. С. 78–99.
- Зыкин В.С.* Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск: акад. из-во «Гео», 2012. 487 с.
- Калякин В.Н.* Изменения фауны и распространения птиц в юго-западной части ою Западный Шпицберген по данным археологии // Очерки истории освоения Шпицбергена. М., 1990. С. 42–74.
- Калякин В.Н.* Палеоэкологическая интерпретация находок птиц позднепалеолитической стоянки Авдево (Курская область) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 22–30.
- Карху А.А.* Новое семейство стрижеобразных из палеогена Европы // Палеонтол. журн. 1988. № 3. С. 78–88.
- Карху А.А.* Среднеголоценовые птицы из археологических памятников Подмоскovie // Орнитология. 1990. Вып. 24. С. 67–71.
- Карху А.А.* Новый вид урмиорниса (Gruiformes: Ergilornithidae: Urmiornis) из раннего миоцена Западного Казахстана // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 104–110.
- Карху А.А.* Орнитокомплекс поселения Ивановское 7 // Мезолитические и неолитические культуры Верхнего Поволжья. По материалам стоянки Ивановские 7 / Ред. М.Г. Жилин, Е.Л. Костылева, А.В. Уткин, А.В. Энгватова. М.: Наука, 2002. С. 102–105.
- Коблик Е.А., Волков С.В., Мосалов А.А.* Современные взгляды на систему воробьеобразных (Passeriformes, Aves): спорные решения и «узкие места» // Зоол. журн. 2014. Т. 93. Вып. 10. С. 1186–1198.
- Козлова Е.В.* Новые ископаемые птицы из юго-восточной Гоби // Тр. проблемн. и тематич. совещаний Зоол. ин-та АН СССР. 1960. Вып. 9. С. 323–329.
- Курочкин Е.Н.* Ископаемые остатки олигоценых птиц из Монголии // Орнитология. 1968а. Вып. 9. С. 323–330.
- Курочкин Е.Н.* Новые олигоценые птицы Казахстана // Палеонтол. журн. 1968б. № 1. С. 92–101.
- Курочкин Е.Н.* Новое название для рода *Tutor* Kurortchkin, 1968 // Палеонтол. журн. 1969. № 2. С. 122.
- Курочкин Е.Н.* К авифауне плиоцена Монголии // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии / Ред. Б.А. Трофимов. (Тр. Совм. Сов.-Монг. научно-исслед. геол. экспедиц. Вып. 3). М.: Наука, 1971. С. 58–67.
- Курочкин Е.Н.* Новые данные о птицах плиоцена Западной Монголии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии / Ред. Н.Н. Крамаренко. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц. Вып. 3. М.: Наука, 1976. С. 51–67.
- Курочкин Е.Н.* Новые представители и эволюция двух семейств архаичных журавлеобразных в Евразии // Ископаемые позвоночные Монголии / Ред. Р. Барсболд, Э.И. Воробьева, Б. Лувсанданзан и др. М.: Наука, 1981. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц. Вып. 15. С. 59–85.
- Курочкин Е.Н.* Новые птицы из среднего плиоцена Монголии // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 150–154.
- Курочкин Е.Н.* Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. № 2. С. 452–455.
- Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц. Вып. 26.
- Курочкин Е.Н.* Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Ред. Е.Н. Курочкин. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц. Вып. 34. М.: Наука, 1988. С. 33–42.
- Курочкин Е.Н.* Протоавис, амбиортус и другие палеорнитологические древности // Природа. 1991. Вып. 12. С. 43–53.
- Курочкин Е.Н.* Новый крупный энантиорнитид из верхнего мела Монголии (Aves, Enantiornithes) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1999. Т. 277. С. 130–141.
- Курочкин Е.Н.* Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Тр. Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» / Ред. Е.Н. Курочкин и И.И. Рахимов. Казань: МАГАРИФ, 2001. С. 68–96.
- Курочкин Е.Н.* Правда о гибиптериксах // Междунар. конф. «Проблемы палеонтологии Центральной Азии». М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2004. С. 37–38.
- Курочкин Е.Н.* Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Курочкин Е.Н., Богданович И.А.* К проблеме происхождения полета птиц: компромиссный и системный подходы // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 1. С. 5–17.
- Курочкин Е.Н., Ганя И.М.* Птицы среднего сармата Молдавии // Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии / Ред. А.И. Давид. Кишинев: Штиинца, 1972. С. 45–70.
- Курочкин Е.Н., Дайк Г. Дж.* Первые ископаемые совы (Aves: Strigiformes) из палеогена Азии и обзор палеонтологической летописи отряда совообразных // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 85–97.
- Курочкин Е.Н., Карху А.А.* Геохронологическая этапность в эволюции класса птиц // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка, 1991. С. 18–19.
- Курочкин Е.Н., Лунгу А.Н.* Новый страус из среднего сармата Молдавии // Палеонтол. журн. 1970. № 1. С. 118–126.

- Курочкин Е.Н., Савельев С.В., Постнов А.А. и др. Головной мозг примитивной птицы из верхнего мела Европейской части России // Палеонтол. журн. 2006. № 6. С. 69–80.
- Курочкин Е.Н., Соболев Д.В. *Miopica paradoxa* gen. et sp. n. – новые род и вид миоценовых сорок // Вестн. зоол. 2004. Т. 38. № 6. С. 87–90.
- Курочкин Е.Н., Хоцацкий Л.И. Грицайя из руссильонской фауны Молдавии и Украины. Орнитология. 1972. Вып. 10. С. 347–349.
- Ласкарев В.Д. Заметки о новых местонахождениях ископаемых млекопитающих в третичных отложениях южной России // Зап. Новороссийского об-ва естествоиспыт. 1912. Т. 38. С. 36–57.
- Логачёв Н.А., Ломоносова Т.К., Климанова В.М. Кайнозойские отложения Иркутского амфитеатра. М.: Наука, 1964. 169 с.
- Малахов Д.В., Устинов А.В. Новые находки верхнемеловых зубатых птиц (Aves; Hesperornithiformes) в Северном Казахстане // Ежегодник Казахского государственного университета. Сер. биол. 1998. С. 162–167.
- Марисова И.В. Голоценовые птицы Среднего Приднестровья // Тез. допов. звітнонауков. конф. кафедр Кременецьк. пед. інст. за 1962 р. Кременец, 1963. С. 45–49.
- Марисова И.В. Антропогеновые птицы Подолии // Орнитология. 1968. Вып. 9. С. 316–322.
- Марисова И.В., Татаринев К.А. Плейстоценовые птицы Кривчанської печери // Наук. зап. Кременецького пед. інст. 1962. Т. VIII. Сер. природн. наук. С. 63–76.
- Мартынович Н.В. Птицы позднего плейстоцена из пещеры им. Окладникова как объект палеоландшафтных реконструкций // Комплексные исследования палеолитических объектов бассейна р. Ануй. Новосибирск: Изд-во Ин-та истории, филологии и философии СО АН СССР, 1990. С. 66–81.
- Мартынович Н.В. Позднечетвертичные птицы из пещерных местонахождений Южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН РАН, 2004. 24 с.
- Мартынович Н.В. Новый подвид ископаемой сороки *Pica pica tugarinovi* ssp. nov. из позднего плейстоцена на Среднем Енисее // Енисейская провинция. Альманах. Вып. 4. Красноярск, 2009. С. 119–126.
- Мартынович Н.В. Птицы из пещеры Чагырская – нового местонахождения неоплейстоценовой фауны Северо-Западного Алтая // А.Я. Тугаринову посвящается... Сборник научных статей. Красноярск: Красноярский краевой краеведческий музей, 2011. С. 71–82.
- Мартынович Н.В. Птицы неолитического поселения Мергенъ 6 (Нижнее Приишимье) // Интеграция археологических и этнографических исследований / Ред. Н.А. Томилов, Д.Д. Андерсон, М.А. Корусенко, С.С. Тихонов, А.В. Харинский. Иркутск: Изд-во ИрГТУ, 2013а. С. 315–318.
- Мартынович Н.В. Птицы неоплейстоцена из пещеры Страшная // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2013б. Т. 2. С. 94–109.
- Мартынович Н., Оводов Н. Позднечетвертичная история авифауны юга Приенсейской Сибири. Птицы из пещеры Еленева. Saarbruecken: LAP Lambert Academic Publishing, 2014. 101 с.
- Мартынович Н.В., Филиппов А.Г. Новое о неоплейстоценовых птицах Байкала: пещера Куртун-1 // Проблемы эволюции птиц: систематика, морфология, экология и поведение. Матер. междунар. конф. памяти Е.Н. Курочкина / Ред. М.В. Калякин, Н.В. Зеленков, В.М. Гаврилов. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013. С. 133–136.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. 223 с.
- Михайлов К.Е. Сопоставление скорлупы яиц восточноевропейских и азиатских плиоценовых страусов // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Ред. Е.Н. Курочкин. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц. Вып. 34. М.: Наука, 1988. С. 65–72.
- Михайлов К.Е. Яйца птиц из верхнего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1996а. № 1. С. 119–121.
- Михайлов К.Е. Новые роды ископаемых яиц из верхнего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1996б. № 2. С. 122–124.
- Михайлов К.Е. Класс *Veterovata* – ископаемые яйца // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 2 / Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. М.: ГЕОС, 2012. С. 356–372.
- Михайлов К.Е., Курочкин Е.Н. Скорлупа яиц ископаемых *Struthioniformes* из Палеарктики и ее место в системе представлений об эволюции *Ratitae* // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Ред. Е.Н. Курочкин. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц. Вып. 34. М.: Наука, 1988. С. 43–64.
- Несов Л.А. Птерозавры и птицы позднего мела Средней Азии // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 47–57.
- Несов Л.А. Первая находка позднемеловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости птиц из мела и палеогена Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 147. С. 31–38.
- Несов Л.А. Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 182. С. 116–123.
- Несов Л.А. Мелкий ихтиорнис и другие находки костей птиц в биссектинской свите (верхний мел) Центральных Кызылкумов // Тр. Зоол. ин-та. 1990. Т. 210. С. 59–62.
- Несов Л.А. Обзор местонахождений остатков птиц мезозоя и палеогена СССР и описание новых находок // Рус. орнитол. журн. 1992. Т. I. Вып. 1. С. 7–50.
- Несов Л.А. Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб: Изд-во Санкт-Петерб. ун-та, 1995. 156 с.
- Несов Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. СПб.: БИН РАН, 1997. 218 с.
- Несов Л.А., Боркин Л.Я. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 116. С. 108–110.

Несов Л.А., Головнева Л.Б. История развития флоры, фауны позвоночных иклимата в позднем сенеоне на северо-востоке Корякского нагорья // *Континентальный мел СССР* / Ред. В.А. Красилов. Владивосток, 1990. С. 191–212.

Несов Л.А., Пантелеев А.В. О сходстве орнитофаун позднего мела Южной Америки и Запада Азии // *Тр. Зоол. ин-та РАН.* 1993. Т. 252. С. 84–94.

Несов Л.А., Приземлин Б.В. Крупные эволюционно продвинутые нелетающие морские птицы отряда гесперорнисообразных позднего сенеона Тургайского пролива: первые находки группы в СССР // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1991. Т. 239. С. 85–107.

Несов Л.А., Ярков А.А. Новые птицы мела-палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1989. Т. 197. С. 78–97.

Несов Л.А., Ярков А.А. Гесперорнисы в России // *Рус. орнитол. журн.* 1993. Т. 2. № 1. С. 37–54.

Пантелеев А.В. Остатки птиц из археологического памятника Ивановка (Сахалин) // *Рус. орнитол. журн.* 1997. Экспресс-вып. 9. С. 8–10.

Пантелеев А.В. Новые виды энантиорнисов (Aves: Enantiornithes) из верхнего мела Центральных Кызылкумов // *Рус. орнитол. журн.* 1998. Экспресс-вып. 35. С. 3–15.

Пантелеев А.В. История изучения четвертичных птиц азиатской части России и Монголии // *Рус. орнитол. журн.* 1999. Экспресс-вып. 72. С. 3–17.

Пантелеев А.В. Новый вид пастушковых (Aves: Gruiformes: Rallidae) из палеогена Таджикистана // *Рус. орнитол. журн.* 2001. Экспресс-вып. 135. С. 199–201.

Пантелеев А.В. Находки палеогеновых позвоночных на Мангышлаке // *Проблемы геологии Европейской России.* Саратов, 2002а. С. 54–55.

Пантелеев А.В. Особенности распространения некоторых видов птиц в Северной, Центральной и Восточной Азии в четвертичное время // *Рус. орнитол. журн.* 2002б. Экспресс-вып. 186. С. 471–484.

Пантелеев А.В. Костные остатки птиц из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры // *Проб. арх. этн. антроп. Сибири и сопр. терр.* 2002. Т. 8. С. 173–178.

Пантелеев А.В. Изучение миоценовых птиц юга Европейской России // *Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий.* Матер. междунар. конф. Ростов-на-Дону: Южный научный центр, 2005. С. 73–74.

Пантелеев А.В. Остатки птиц из голоцена Туркменистана // *Материалы Междунар. симп. «Позднекайнозойская история севера аридной зоны»* (Ростов-на-Дону, 26-29 сентября 2006 г.) / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2006. С. 242–245.

Пантелеев А.В. Разнообразие ложнозубых птиц (Pelecaniformes: Pelagornithidae) в палеогене Каспийско-Аральского региона // *Рус. орнитол. журн.* 2008. Т. 17. Экспресс-вып. 447. С. 1591–1593.

Пантелеев А.В. Первые остатки птиц из палеогена Крыма // *А.Я. Тугаринову посвящается...* Сб. науч.

статей / Ред. Н.В. Мартынович. Красноярск: Красноярский Краевой краеведческий музей, 2011. С. 83–91.

Пантелеев А.В., Алексеева Е.В. Ископаемые птицы из пещеры Близнаец (Южный Сихотэ-Алинь) и ландшафтно-климатические условия их обитания // *Рус. орнитол. журн.* 1993. Т. 2. Вып. 2. С. 133–148.

Пантелеев А.В., Бурчак-Абрамович Н.И. Воробьиные птицы из бинагадинских плейстоценовых асфальтов. II. Мелкие врановые // *Рус. орнитол. журн.* 2000. Экспресс-вып. 115. С. 3–17.

Пантелеев А.В., Несов Л.А. Мелкий представитель трубконосых (Aves: Procellariiformes) эоцена Средней Азии // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1993. Т. 252. С. 95–103.

Пантелеев А.В., Потапова О.Р. Позднеголоценовые птицы из археологической стоянки окрестности г. Салехарда (север Западной Сибири) // *Рус. орнитол. журн.* 2000. Экспресс-вып. 106. С. 3–31.

Пантелеев А.В., Саблин М.В., Забелин В.И. Находка остатков птицы и млекопитающих в неогене Тувы // *Материалы Междунар. симп. «Позднекайнозойская история севера аридной зоны»* (Ростов-на-Дону, 26-29 сентября 2006 г.) / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2006. С. 246–247.

Попов С.В., Воронина А.А., Гончарова И.А. Стратиграфия и двустворчатые моллюски из олигоцена – нижнего миоцена Восточного Паратетиса / *Тр. Палеонтол. ин-та РАН.* 1993. Т. 256. 207 с.

Потапова О.Р. Белые куропатки (род *Lagopus*) в плейстоцене Северного Урала // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1986. Т. 147. С. 46–58.

Потапова О.Р. Остатки птиц из плейстоценовых отложений Медвежьей пещеры на Северном Урале // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1990. Т. 212. С. 135–152.

Потапова О.Р. Птицы мустьерской пещерной стоянки Матузка на северо-западном Кавказе // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1992. Т. 246. С. 141–159.

Потапова О.Р., Барышников Г.Ф. Птицы из ашельской стоянки в пещере Тругольной на Северном Кавказе // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1993. Т. 249. С. 48–65.

Пржемыский К. Заметка о новом местонахождении пикермийской фауны в меотических слоях долины Б. Куяльника в окрестностях Одессы // *Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт. и любит. естествознания.* 1912. Т. 38. С. 25–38.

Пржемыский К. Фауна позвоночных меотических слоев из окрестностей Одессы // *Зап. Новорос. об-ва естествоисп.* 1914. Т. 39. С. 401–468.

Раутиан А.С. Уникальное перо птицы из отложений юрского озера в хребте Каратау // *Палеонтол. журн.* 1978. № 4. С. 106–114.

Рогович А.С. О первобытном местонахождении янтаря около Киева // *Тр. IV съезда русск. естествоиспытателей (Казань).* Отд. хим., минерал., геол. и палеонтол. 1875. Вып. 4. С. 81–86.

Рябинин А. XVIII. Заметки об ископаемых птицах из верхнетретичных отложений Закавказья. 1. *Sterna Milne-Edwardsii* из диатомита Кисатиби, близ Ахал-

- цыха, в Грузии // Зап. Рос. минералог. об-ва 1931. Ч. LX. № 2. С. 273–279.
- Рябинин А.Н.* XI. Заметки об ископаемых птицах из верхнетретичных отложений Закавказья. 2. Остатки Passeriformes (?) из среднего сармата (верхнего миоцена) окрестностей Баку // Зап. Всерос. минералог. об-ва 1934. Ч. LXIII. № 1. С. 174–178.
- Саблин М.В., Пантелеев А.В., Сыромятникова Е.В.* Археозоологический анализ остеологического материала из неолитических свайных поселений Подвинья: хозяйство и экология // Тр. ЗИН РАН. 2011. Т. 315. № 2. С. 143–153.
- Савинецкий А.Б.* Птицы из культурных слоев Дежневского поселения (Чукотка) древних эскимосов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 2. С. 33–39.
- Савинецкий А.Б.* Гусеобразные островов и побережья Берингова моря в голоцене (по материалам археозоологических исследований) // Казарка. 2002. С. 169–197.
- Сатаев Р.М., Кнутова О.В., Рахматуллин Р.Р.* Голоценовые птицы Южного Урала // Башкирск. орнитол. вестн. 2004. № 1. С. 22–28.
- Серебровский П.В.* Новые виды птиц из бинагадинских отложений // Докл. АН СССР. Новая серия. 1940а. Т. 27. № 7. С. 766–768.
- Серебровский П.В.* О птицах бинагадинских кировых пластов // Изв. Азерб. фил. АН СССР. 1940б. № 3. С. 71–75.
- Серебровский П.В.* Остатки плейстоценовых птиц из бинагадинских отложений // Докл. АН СССР. 1941а. Т. 33. № 7. С. 473–475.
- Серебровский П.В.* Птицы из плиоценовых отложений Одессы // Докл. АН СССР. 1941б. Т. 33. № 7-8. С. 476–479.
- Серебровский П.В.* Птицы бинагадинских кировых отложений // Тр. Естеств.-истор. музея АН АЗССР. 1948. Т. 1-2. С. 21–68.
- Соболев Д.В.* Новый вид плиоценового сокола (Falconiformes, Falconidae) // Вестн. зоол. 2003а. Т. 37. № 6. С. 85–87.
- Соболев Д.В.* Миоценовые птицы Западного Причерноморья Украины // Уч. зап. Тавического нац. унта им. В.И. Вернадского. Сер. биол. 2003б. Т. 16 (55). № 2. С. 179–183.
- Соболев Д.В.* Водоплавающие птицы позднего неогена Украины // Природничі науки на межі століть (до 70-річчя природно-географічного факультету НДПУ). Ніжин, 2004. С. 83–84.
- Соболев Д.В., Марисова И.В.* Хищные птицы позднего неогена Украины // Природничі науки на межі століть (до 70-річчя природно-географічного факультету НДПУ). Ніжин, 2004. С. 84–85.
- Соболев Д.В., Марисова И.В.* Хищные и водоплавающие птицы Украины в позднем миоцене – плиоцене // Збірник наукових праць викладачів природничо-географічного факультету. Ніжин, 2006. С. 101–105.
- Соболев Д.В., Марисова И.В.* Новые виды миоценовых канюков // Сучасні екологічні проблеми Українського Полісся і суміжних територій. Збірник наукових праць / Ред. Г.Г. Сенченко, І.В. Смаля. Ніжин: ПП Лисенко М.М., 2011. С. 158–163.
- Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 808 с.
- Татаринов К.А., Бачинский Г.А.* Пещерные захоронения плиоценовых и антропогенных позвоночных в западных областях Украины // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1968. Т. 73. № 5. С. 114–122.
- Татаринов К.А., Марисова И.В.* Ископаемые антропогенные птицы западных областей Украины // Вестн. зоол. 1971. № 6. С. 67–75.
- Титов В.В.* Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 264 с.
- Тугаринов А.Я.* Находка яиц ископаемого страуса в Забайкалье // Природа. 1930. № 7-8. С. 797–799.
- Тугаринов А.Я.* К характеристике четвертичной орнитофауны Сибири // Тр. Комис. изуч. четвертич. периода. 1932. Вып. 1. С. 115–130.
- Тугаринов А.Я.* Некоторые данные для плиоценовой орнитофауны Сибири // Тр. палеозоол. ин-та. 1935. Т. 4. С. 79–89.
- Тугаринов А.Я.* Птицы Крыма времени вюрмского оледенения // Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. изуч. четвертич. периода. 1937. Вып. 1. С. 97–114.
- Тугаринов А.И.* Новые данные для третичной орнитофауны СССР // Докл. АН СССР. 1940а. Т. 26. № 2. С. 205–208.
- Тугаринов А.И.* Новые данные для третичной орнитофауны СССР // Докл. АН СССР. 1940б. Т. 26. № 3. С. 314–316.
- Тугаринов А.И.* Новые находки плиоценовой орнитофауны Одессы // Докл. АН СССР. 1940в. Т. 26. № 3. С. 311–313.
- Уманская А.С.* Новая находка остатков урмиорниса из неогеновых отложений Украины // Вестн. зоол. 1973. № 4. С. 30–33.
- Уманская А.С.* Птицы позднего палеолита Украины // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1978. № 7. С. 59–62.
- Уманская А.С.* Миоценовые птицы западного Причерноморья УССР. Сообщение I // Вестн. зоол. 1979а. Вып. 4. С. 17–21.
- Уманская А.С.* Новый вид филина (*Bubo longaevus*) из позднего неогеновых отложений северного Причерноморья УССР // Докл. АН УССР. 1979б. Сер. Б. № 9. С. 779–782.
- Уманская А.С.* Миоценовые птицы западного Причерноморья УССР. Сообщ. II // Вестн. зоол. 1981. Вып. 3. С. 17–21.
- Цвельх А.Н.* Птицы верхнего плейстоцена из позднепалеолитической стоянки Заскальная IX и орнитофауна крымских предгорий накануне наступления фазы холодного максимума последнего оледенения // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2013. Т. 2. С. 110–119.
- Эйхвальд Э.* Палеонтология России. Новый период. СПб., 1850. 284 с.

- Юдин К.А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц // Тр. ЗИН. 1970. Т. 47. С. 32–66.
- Юдин К.А. Классические морфологические признаки и современная систематика птиц // Тр. ЗИН. 1978. Т. 76. С. 3–8.
- Ян Ч.Ц., Сунь М.Л. Новые находки ископаемых страусов в Китае и их стратиграфическое значение // Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода. 1959. Т. 14. С. 124–127.
- Ярков А.А., Несов Л.А. Новые находки гесперорнитиформных птиц Hesperornithiformes в Волгоградской области // Рус. орнитол. журн. 2000. Экспресс-вып. 94. С. 3–12.
- Acosta Hospitaleche C. A new early Miocene penguin skull from Patagonia: taxonomic and paleobiological value // *Ameghiniana*. 2011. Vol. 48. P. 642–647.
- Agnolin F.L. A new species of the genus *Megapaleolodus* (Aves: Phoenicopteridae: Palaelodinae) from the Upper Miocene of Northwestern Argentina // *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.* 2009. Vol. 11. № 1. P. 23–32.
- Akhmetiev M.A., Lopatin A.V., Sytchevskaya E.K., Popov S.V. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene: Part 4. Late Oligocene – Early Miocene: Terrestrial biogeography, conclusions // *Paleontol. J.* 2005. Vol. 39. P. 1–554.
- Alvarenga H.M.F. Flamingos fósseis da Bacia de Taubaté, estado de São Paulo, Brasil: descrição de nova espécie // *An. Acad. bras. Ci.* 1990. Vol. 62. № 4. P. 335–345.
- Aslanova S.M., Burchak-Abramovich N.I. A fossil swan from the Maykopian series of Azerbaydzhan // *Acta zool. cracoviensia*. 1968. Vol. 13. № 14. P. 325–338.
- Aslanova S.M., Burchak-Abramovich N.I. A detailed description of *Caspidontornis kobystanicus* from the Oligocene of the Caspian seashore // *Acta zool. cracoviensia*. 1999. Vol. 42. № 3. P. 423–433.
- Averianov A.O., Sues H.-D. A new troodontid (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Uzbekistan, with a review of troodontid records from the territories of the former Soviet Union // *J. Vertebr. Paleontol.* 2007. Vol. 27. № 1. P. 87–98.
- Baird R.F., Vickers-Rich P. Palaelodus (Aves: Palaelodidae) from the Middle to Late Cainozoic of Australia // *Alcheringa*. 1998. Vol. 22. № 2. P. 135–151.
- Baker A.J., Haddrath O., McPherson J.D., Cloutier A. Genomic support for a Moa-Tinamou clade and adaptive morphological convergence in flightless ratites // *Mol. Biol. Evol.* 2014. Vol. 31. P. 1686–1696.
- Bakhurina N.N., Unwin D.M. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia // *Histor. Biol.* 1995. Vol. 10. P. 197–245.
- Ballmann P. Die Vögel aus der althurgidalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern // *Zitteliana*. 1969a. Bd 1. S. 5–60.
- Ballmann P. Les oiseaux miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) // *Geobios*. 1969b. Vol. 2. P. 157–204.
- Ballmann P. Fossile Glareolidae aus dem Miozän des Nördlinger Ries (Aves: Charadriiformes) // *Bonn. Zool. Beitr.* 1979. Bd 30. S. 52–101.
- Ballmann P. Fossil Calidridinae (Aves: Charadriiformes) from the Middle Miocene of Nördlinger Ries // *Bonn. zool. Beitr.* 2004. Vol. 52. № 1/2. P. 101–114.
- Baryshnikov G.F., Potapova O.R. Pleistocene birds from the Acheulean site of the Treugolnaya Cave in the northern Caucasus // *Cour. Forschungs. Senckenb.* 1995. Bd 181. S. 241–248.
- Becker J.J. Neogene avian localities of North America. Washington D.C.: Smiths. Inst. Press, 1987. 171 p.
- Bedetti C., Pavia M. Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy) // *Palaeontographica Abt. A*. 2013. Bd 298. S. 31–53.
- Bell A., Everhart M.J. A new specimen of *Parahesperornis* (Aves: Hesperornithiformes) from the Smoky Hill Chalk (Early Campanian) of western Kansas // *Trans. Kansas Acad. Sci.* 2009. Vol. 112. № 1/2. P. 7–14.
- Bell A., Chiappe L.M., Erickson G.M. et al. Description and ecologic analysis of *Hollanda luceria*, a Late Cretaceous bird from the Gobi Desert (Mongolia) // *Cret. Res.* 2010. Vol. 31. P. 16–26.
- Bendukidze O.G., de Bruijn H., van den Hoek Ostende L.W. A revision of Late Oligocene associations of small mammals from the Aral Formation (Kazakhstan) in the National Museum of Georgia, Tbilissi // *Palaeodiversity*. 2009. Vol. 2. P. 343–377.
- Benson R.D. *Presbyornis isoni* and other late Paleocene birds from North Dakota // *Smith. Contr. Paleobiol.* 1999. № 89. P. 253–259.
- Bickart K.J. The Birds of the late Miocene-early Pliocene Big Sandy Formation, Mohave County, Arizona // *Ornithol. Monogr.* 1990. Vol. 44. P. 1–72.
- Blake E.R., Vaurie Ch. Family Corvidae, Crows and Jays // *Checklist of birds of the World*. Vol. 15. / Eds. E. Mayr, J.C. Greenway. Cambridge, Massachusetts: Mus. Compar. Zool., 1962. P. 204–286.
- Bocheński Z. *Miophasianus medius* (Milne Edwards 1869) from Przeworno (SW Poland) and some general remarks on the genus *Miophasianus* // *Acta zool. cracov.* 1987. Vol. 30. № 6. P. 71–80.
- Bocheński Z. History of herons of the Western Palearctic // *Acta zool. cracov.* 1995. Vol. 38. P. 343–362.
- Bocheński Z. List of European fossil bird species // *Acta zool. cracov.* 1997. Vol. 40. № 2. P. 293–333.
- Bocheński Z., Bocheński Zb., Tomek T. A history of Polish birds. Kraków: Inst. Syst. Evol. Anim. Polish Acad. Sci., 2012. 226 p.
- Bocheński Z., Kurochkin E.N. New data on Pliocene phasianids (Aves – Phasianidae) of Moldavia and S. Ukraine // *Acta zool. cracov.* 1987a. Vol. 30. № 7. P. 81–96.
- Bocheński Z., Kurochkin E.N. Pliocene bustards (Aves: Otidae and Gryzajidae) of Moldavia and S. Ukraine // *Docum. Lab. Géol. Lyon*. 1987b. № 99. P. 173–187.
- Bock W.J. The cranial evidence for ratite affinities // *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.* 1963. Vol. 1. P. 39–54.

- Bock W.J.* History and nomenclature of avian family-group names // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 1994. Vol. 22. P. 1–281.
- Bock W.J., Bühler P.* The evolutionary and biogeographical history of the palaeognathous birds // *Current topics in avian biology* / Eds. R. van den Elzen, K.-L. Schuchmann, K. Schmidt-Koenig. Bonn: Deutsche Ornith.-Gesell, 1990. P. 31–36.
- Boessenecker R.W., Smith N.A.* Latest Pacific Basin record of a bony-toothed bird (aves, Pelagornithidae) from the Pliocene Purisima Formation of California, U.S.A // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. Vol. 31. № 3. P. 652–657.
- Boev Z. Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae – Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // *Geol. Balcan.* 1997a. Vol. 27 № 3-4. P. 69–78.
- Boev Z.* Peafowls (g. *Pavo* Linnaeus, 1758) and Ptarmigans (g. *Lagopus* Brisson, 1760): an unique coexistence in North Bulgaria over 3 m.y. ago // *Biogeographia.* 1997b. Vol. 19. P. 219–222.
- Boev Z.N.* Late Pliocene bustards (Aves: Otididae) from western Bulgaria // *Histor. Natur. Bulgar.* 1999. Vol. 10. P. 97–108.
- Boev Z.* Early Pliocene avifauna of Muselievo (C Northern Bulgaria) // *Acta zool. cracov.* 2001. Vol. 44. № 1. P. 37–52.
- Boev Z.* Fossil record and disappearance of peafowl (*Pavo* Linnaeus) from the Balkan Peninsula and Europe (Aves: Phasianidae) // *Hist. natur. bulgar.* 2002a. Vol. 14. P. 109–115.
- Boev Z.* Neogene avifauna of Bulgaria // *Proc. 5th Symp. Soc. Avian Paleontol. Evol. Beijing: Science Press,* 2002b. P. 29–40.
- Boev Z.* Neogene larks (Aves: Alaudidae (Vigors, 1825)) from Bulgaria // *Acta Zool. Bulgar.* 2012. Vol. 64. P. 295–318.
- Boev Z. Aquila kurochkini* sp. n., a new late Pliocene eagle (Aves, Accipitriformes) from Varshets (NW Bulgaria) // *Paleontol. J.* 2013. Vol. 47. P. 1344–1354.
- Boev Z., Koufos G.* Presence of *Pavo bravardi* (Gervais, 1849) (Aves, Phasianidae) in Ruscinian locality of Megalo Emvolon, Macedonia, Greece // *Geol. Balcan.* 2000. Vol. 30. № 1-2. P. 69–74.
- Boles W.E.* A review of the Australian fossil storks of the genus *Ciconia* (Aves: Ciconiidae), with the description of a new species // *Rec. Austral. Mus.* 2005. Vol. 57. P. 165–178.
- Boles W.E.* The avian fossil record of Australia: an Overview // *Evolution and biogeography of Australasian vertebrates* / Eds. J.R. Merrick et al. Oatlands: Auscipub Pty Ltd, 2006. P. 387–411.
- Botelho J.F., Ossa-Fuentes L., Soto-Acuña S. et al.* New developmental evidence clarifies the evolution of wrist bones in the dinosaur–bird transition // *PLoS Biol.* 2014. Vol. 12. e1001957. doi: 10.1371/journal.pbio.1001957
- Bourdon E.* Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes) // *Naturwissenschaften.* 2005. Vol. 92. № 12. P. 586–591.
- Bourdon E.* The Pseudo-Toothed Birds (Aves, Odontopterygiformes) and Their Bearing on the Early Evolution of Modern Birds // *Living Dinosaurs. The evolutionary history of modern birds* / Ed. G.J. Dyke, G. Kaiser. London: John Wiley & Sons, Ltd, 2011. P. 209–234.
- Bourdon E., Amaghaz M., Bouya B.* Pseudotoothed Birds (Aves, Odontopterygiformes) from the Early Tertiary of Morocco // *Amer. Mus. Novitat.* 2010. № 3704. P. 1–71.
- Bourdon E., Cappetta H.* Pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) from the Eocene phosphate deposits of Togo, Africa // *J. Vertebr. Paleontol.* 2012. Vol. 32. № 4. P. 965–970.
- Bourdon E., Bouya B., Iarochene M.* Earliest African neornithine bird: a new species of Prophaethontidae (Aves) from the Paleocene of Morocco // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005. Vol. 25. P. 157–170.
- Bourdon E., Mourer-Chauviré C., Amaghaz M. et al.* New specimens of Lithoptila abdounensis (Aves, Prophaethontidae) from the lower paleogene of Morocco // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. Vol. 28. № 3. P. 751–761.
- Bourdon E., Mourer-Chauviré C., Laurent Y.* The birds (Aves) from the Early Eocene of La Borie, southern France // *Acta Paleontol. Polon.* 2014. <http://dx.doi.org/10.4202/app.00083.2014>
- Brandt A.* Über ein grosses fossiles Vogelei aus der Umgegend von Cherson // *Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg,* (3). 1873. Bd 19. S. 158–161.
- Brett-Surman M.K., Paul G.S.* A new family of bird-like dinosaurs linking Laurasia and Gondwanaland // *J. Vertebr. Paleontol.* 1985. Vol. 5. № 1. P. 133–138.
- Brodkorb P.* The types of Lambrecht's fossil bird genera // *Condor.* 1952. Vol. 54. P. 174–175.
- Brodkorb P.* Birds from the pliocene of Juntura, Oregon // *Quart. J. Florida Acad. Sci.* 1961. Vol. 24. № 3. P. 169–184.
- Brodkorb P.* A teal from the Lower Pliocene of Kansas // *Quart. J. Florida Acad. Sci.* 1962. Vol. 25. P. 157–160.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds // *Bull. Florida St. Museum. Biol. Sci.* 1963. Vol. 7. №4. P. 179–293.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // *Bull. Florida St. Museum. Biol. Sci.* 1964. Vol. 8. № 3. P. 195–335.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds. Part 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Chardriiformes) // *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 1967. Vol. 11. № 3. P. 99–220.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 4 (Columbiformes through Piciformes) // *Bull. Florida St. Museum. Biol. Sci.* 1971. Vol. 15. № 4. P. 163–266.
- Brodkorb P.* Discovery of a Cretaceous bird, apparently ancestral to the orders Coraciiformes and Piciformes (Aves: Carinatae) // *Smith. Contrib. Paleobiol.* 1976. № 27. P. 67–73.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds. Part 5 (Passeriformes) // *Bull. Florida St. Museum. Biol. Sci.* 1978. Vol. 23. № c3. P. 139–228.

- Brown J.W., Rest J.S., García-Moreno J. et al. Strong mitochondrial DNA support for a Cretaceous origin of modern avian lineages // BMC Evol. Biol. 2008. Vol. 6: 6.
- Brunet J. Oiseaux de l'Eocène supérieur du bassin de Paris // Ann. Paléontol. Vertébr. 1970. Vol. 56. P. 1–57.
- Buffetaut E. *Samrukia nessovi*, from the Late Cretaceous of Kazakhstan: A large pterosaur, not a giant bird // Ann. Paléontol. 2011. Vol. 97. № 2. P. 133–138.
- Buffetaut E. The giant bird *Gastornis* in Asia: a revision of *Zhongyuanus xichuanensis* Hou, 1980, from the Early Eocene of China // Paleontol. J. 2013. Vol. 47. P. 1302–1307.
- Burczak-Abramowicz N.I. O pochodzeniu kur domowych Kaukazu na podstawie danych paleontologicznych i archeologicznych // Przegląd Zoologiczny. 1972. T. XVI. № 4. C. 427–431.
- Burčák-Abramovič N.I. Die pleistozäne Vogelfauna der UdSSR // Quartärpaläontologie. 1975. Bd 1. S. 87–105.
- Burchak-Abramovich N.I., Burchak D.N. The birds of the Late Quaternary of the Altai Mts // Acta zool. cracov. 1998. Vol. 41. № 1. P. 51–60.
- Burchak-Abramovich N.I., Gadzyev D. *Anser eldaricus* sp. nova from Upper Sarmatian Hipparion Fauna of Eldar // Acta zool. crac. 1978. T. XXIII. № 5. P. 67–78.
- Burchak-Abramovich N.I., Meladze G.K. *Rustaviornis georgicus* gen. et sp. n., a new fossil bird from the Hipparion fauna of Georgia // Acta zool. crac. 1972. T. XVII. № 16. P. 373–378.
- Burchak-Abramovich N.I., Vekua A.K. The fossil ostrich from the Akchagil layers of Georgia // Acta zool. crac. 1971. Vol. 16. № 1. P. 1–26.
- Burchak-Abramovich N., Vekua A. The fossil ostrich *Struthio dmanisensis* sp. n., from the Lower Pleistocene of Georgia // Acta zool. crac. 1990. Vol. 33. № 7. P. 121–132.
- Chandler R.M. A new species of tinamou (Aves: Tinamiformes, Tinamidae) from the early-middle Miocene of Argentina // Palarch's J. Vertebr. Palaeontol. 2012. Vol. 9. P. 1–8.
- Chatterjee S. The rise of birds. Baltimore; London: Johns Hopkins Univ. Press, 1997. 312 p.
- Chatterjee S. *Protoavis* and the early evolution of birds // Palaeontogr. 1999. Abt. A. Bd 254. S. 1–100.
- Chávez M., Stucchi M., Urbina M. The record of Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) and the Neogene avifauna of the southeast Pacific // Bull. Inst. Franç. d'Études Andines. 2007. Vol. 36. № 2. P. 175–197.
- Cheneval J. Révision de l'avifaune du gisement aquitain de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France) (Gaviiformes a Anseriformes). Doctor Thesis nr. 1380. Université Claude-Bernard, Lyon, 1983a. 220 p.
- Cheneval J. Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du gisement aquitain de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France) // Actes du symposium paléontologique Georges Cuvier / Eds. E. Buffetaut, J.M. Mazin, E. Samon. Montbéliard: Ville de Montbéliard, 1983b. P. 85–98.
- Cheneval J. Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes a Anseriformes) du gisement aquitain de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France): Révision systématique // Palaeovertebrata. 1984. Vol. 14. № 2. P. 33–115.
- Cheneval J. Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du Miocene de France. Revision systematique et evolution // Docum. Labor. Geol. Lyon. 1987. № 99. P. 137–156.
- Cheneval J. L'avifaune de Sansan // Mém. Museum Nation. Histoire Natur. 2000. Vol. 138. P. 321–388.
- Cheneval J., Esquillié F. New data concerning *Palaelodus ambiguus* (Aves: Phoenicopteriformes: Palaelodidae): ecological and evolutionary interpretations // Natur. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser. 1992. Vol. 36. P. 209–224.
- Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C., Ratanasthien B. The Miocene avifauna of the Li Mae Long locality, Thailand: systematics and paleoecology // J. South. Asian Earth Sci. 1991. Vol. 6. № 2. P. 117–126.
- Chesser R.T., Banks R.C., Barker F.K. et al. Fifty-first supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American birds // Auk. 2010. Vol. 127. № 3. P. 726–744.
- Chesser R.T., Banks R.C., Barker F.K. et al. Fifty-second supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American birds // Auk. 2011. Vol. 128. № 3. P. 600–613.
- Chiappe L.M. Cretaceous avian remains from Patagonia shed new light on the early radiation of birds // Alcheringa. 1991. Vol. 15. № 4. P. 333–338.
- Chiappe L.M. Enantiornithine (Aves) tarsometatarsi and the avian affinities of the Late Cretaceous Avisauridae // J. Vertebr. Paleontol. 1992. Vol. 12. № 3. P. 344–350.
- Chiappe, L.M. Enantiornithine (aves) tarsometatarsi from the cretaceous lecho formation of northwestern argentina // Amer. Mus. Novit. 1993. № 3083. P. 1–27.
- Chiappe L.M. Late Cretaceous birds of southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi* // Mün. Geowissen. Abh. (A). 1996. Bd 30. S. 203–244.
- Chiappe L.M. Phylogenetic relationships among basal birds // New perspectives on the origin and early evolution of birds / Eds. J. Gauthier, L.F. Gall. New Heaven: Peabody Mus. Natur. Hist., 2001. P. 125–156.
- Chiappe L.M. Basal birds phylogeny: problems and solutions // Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs. Berkeley; Los Angeles; London: University of California Press, 2002. P. 448–472.
- Chiappe L.M., Calvo J.O. *Neuquenornis volans*, a new Late Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina // J. Vertebr. Paleontol. 1994. Vol. 14. № 2. P. 230–246.
- Chiappe L.M., Ji S., Ji Q., Norell M.A. Anatomy and systematics of the confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1999. Vol. 242. P. 1–89.
- Chiappe L.M., Norell M., Clark J. A new skull of *Gobipteryx minuta* (Aves: Enantiornithes) from the Cretaceous of the Gobi Desert // Amer. Mus. Novitat. 2001. № 3346. 15 p.
- Chiappe L.M., Suzuki S., Dyke G.J., Watabe M., Tsogtbaatar K., Barsbold R. A new Enantiornithine bird

from the Late Cretaceous of the Gobi desert // *J. Syst. Palaeontol.* 2007. Vol. 5. P. 193–208.

Chiappe L.M., Walker A.D. Skeletal morphology and systematics of the Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes) // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds. L.M. Chiappe, L.W. Witmer. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 240–267.

Christidis L., Boles W.E. Systematics and taxonomy of Australian birds. Collingwood, VIC: Csiro Publishing, 2008. 288 p.

Clarke J.A. Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of *Ichthyornis* and *Apatornis* (Avialae: Ornithurae) // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 2004. Vol. 286. P. 1–179.

Clarke, J.A., Norell M.A. The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia // *Amer. Mus. Novitat.* 2002. № 3387. P. 1–46.

Clarke J.A., Norell M.A. New avialian remains and a review of the known avifauna from the Late Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia // *Amer. Mus. Novitat.* 2004. № 3447. 12 p.

Clarke J.A., Olivero E.B., Puerta P. Description of the Earliest Fossil Penguin from South America and First Paleogene Vertebrate Locality of Tierra Del Fuego, Argentina // *Amer. Mus. Novit.* 2003. № 3423. P. 1–18.

Clarke J.A., Tambussi C.P., Noriega J.I. et al. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous // *Nature.* 2005a. Vol. 433. P. 305–308.

Clarke J.A., Norell M.A., Dashzeveg D. New avian remains from the Eocene of Mongolia and the phylogenetic position of the Eogruidae (Aves, Gruoidea) // *Amer. Mus. Novitat.* 2005b. № 3494. 17 p.

Clarke J.A., Zhou Z., Zhang F. Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui* // *J. Anat.* 2006. Vol. 208. P. 287–308.

Cracraft J. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues // *Bull. Amer. Mus. Nat. History.* 1973. Vol. 151. Art. 1. 127 p.

Cracraft J. Phylogeny and evolution of the ratite birds // *Ibis.* 1974. Vol. 116. P. 494–521.

Cracraft J. The origin and early diversification of birds // *Paleobiology.* 1986. V. 12. № 4. P. 383–399.

Cracraft J. The major clades of birds // *The phylogeny and classification of tetrapods* / Ed. M.J. Benton. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 339–361.

Cracraft J. Avian higher-level relationships and classification: Nonpasseriformes. // *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World.* 4th ed. / Ed. E.C. Dickinson and J.V. Remsen, Jr. Eastbourne: Aves Press, 2013. P. xxi–xli.

Crisp M.D., Trewick S.A., Cook L.G. Hypothesis testing in biogeography // *Trends Ecol. Evol.* 2011. Vol. 26. P. 66–72.

Czerkas S.A., Feduccia A. Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird // *J. Ornithol.* 2014. Vol. 155. P. 841–851.

Čapek D., Metscher B.D., Müller G.B. Thumbs down: a molecular-morphogenetic approach to avian digit homology // *J. Exper. Zool. B: Mol. Devel. Evol.* 2014. Vol. 322. № 1. P. 1–12.

Daugnora I., Bilskiene R., Haufthammer A.K. Bird remains from Neolithic and Bronze Age settlements in Lithuania // *Acta zool. crac.* 2002. Vol. 45. Spec. iss. P. 233–238.

Davies W. On some fossil bird remains from the Siwalik Hills in the British Museum // *Geological Magazine.* Decade 2. 1880. Vol. 7. № 1. P. 18–27.

Daxner-Höck G., Badamgarav D., Erbajeva M., Göhlich U.B. Miocene mammal biostratigraphy of Central Mongolia (Valley of Lakes) // *Fossil mammals of Asia* / Eds. X. Wang, L. J. Flynn, M. Fortelius. New York: Columbia Univ. Press, 2013. P. 477–494.

De Pietri V.L. Interrelationships of the Threskiornithidae and the phylogenetic position of the Miocene ibis '*Plegadis*' *paganus* from the Saint-Gérand-le-Puy area in central France // *Ibis.* 2013. Vol. 155. № 3. P. 544–560.

De Pietri V.L., Berger J.-P., Pirkenseer C. et al. New skeleton from the early Oligocene of Germany indicates a stem-group position of diomedoid birds // *Acta Palaeontol. Polon.* 2010. Vol. 55. № 1. P. 23–34.

De Pietri V.L., Costeur L., Güntert M., Mayr G. A revision of *Lari* (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérand-le-Puy // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. Vol. 31. № 4. P. 812–828.

De Pietri V.L., Mayr G. An assessment of the diversity of early Miocene Scolopaci (Aves, Charadriiformes) from Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France) // *Palaeontology.* 2012. Vol. 55. № 6. P. 1177–1197.

De Pietri V.L., Mayr G. Reappraisal of early Miocene rails (Aves, Rallidae) from Central France: diversity and character evolution // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2014. Vol. 52. P. 312–322.

Deignan H.G. Subfamily Panurinae, Parrotbills // *Checklist of birds of the world, vol. 10* / Eds E. Mayr, R.A. Paynter, Massachusetts: Mus. Comp. Zool., 1964. P. 430–441.

Dementiev G.P. Espèces avieunes récentes trouvées à l'état fossile au Post-Tertiaire dans l'URSS // *XII Intern. Ornithol. Congr.* 1960. Vol. 1. P. 162–166.

Depéret C. Les animaux pliocènes du Roussillon // *Mém. Soc. géol. France. Paléontologie.* 1890. № 3. 198 p.

del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 1. Barcelona: Lynx Edicions, 1992. 696 p.

del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl. Barcelona: Lynx Edicions, 1994. 638 p.

del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Barcelona: Lynx Edicions, 1996. 821 p.

del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 4. Sandgrouse to Cuckoos. Barcelona: Lynx Edicions, 1997. 679 p.

del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 5. Barn-owls to Hummingbirds. Barcelona: Lynx Edicions, 1999. 759 p.

- del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J.* Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 7. Jacamars to Woodpeckers. Barcelona: Lynx Edicions, 2002. 613 p.
- del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J.* Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 9. Cotingas to Pipits and Wagtails. Barcelona: Lynx Edicions, 2004. 863 p.
- del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J.* Eds. Handbook of the birds of the World. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes. Barcelona: Lynx Edicions, 2005. 895 p.
- Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr.* (eds.) The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. Vol. 1: Non-passerines. Eastbourne, U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.
- Dollo L.* Première note sur les dinosauriens de Bernisart // Bull. Mus. r. Hist. natur. Belg. 1882. Vol. 1. P. 161–180.
- Dourst J., Mougin J.-L.* Order Pelecaniformes // Checklist of birds of the world. Vol. 1. 2nd ed. / Eds. E. Mayr, G.W. Cottrell. Cambridge, MA: Mus. Comp. Zool., 1979. P. 155–193.
- Dyke G.J.* The fossil waterfowl (Aves: Anseriformes) from the Eocene of England // Amer. Mus. Novitat. 2001. № 3354. P. 1–15.
- Dyke G.J., Malakhov D.V., Chiappe L.M.* A re-analysis of the marine bird *Asiahesperornis* from northern Kazakhstan // Cret. Res. 2006. Vol. 27. P. 947–953.
- Dyke G.J., Walker C.A.* New records of fossil 'waterbirds' from the Miocene of Kenya // Amer. Mus. Novitat. 2008. № 3610. P. 1–12.
- Dzik J., Sulej T., Niedzwiedzki G.* Possible link connecting reptilian scales with avian feathers from the early Late Jurassic of Kazakhstan // Histor. Biol. 2010. Vol. 22. P. 394–402.
- Elżanowski A.* Preliminary note on the palaeognathous bird from the upper Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. Polon. 1974. № 30. P. 103–109.
- Elżanowski A.* Palaeognathous bird from the Cretaceous of Central Asia // Nature. 1976. Vol. 264. № 5581. P. 51–53.
- Elżanowski A.* Skulls of *Gobipteryx* (Aves) from the upper Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. Polon. 1977. № 37. P. 153–165.
- Elżanowski A.* Embryonic bird skeletons from the late Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. Polon. 1981. № 42. P. 147–179.
- Elżanowski A.* Ontogeny and evolution of the ratites // Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici / Ed. H. Ouellet. Ottawa: Univ. Ottawa Press, 1988. P. 2037–2046.
- Elżanowski A.* Cretaceous birds and avian phylogeny // Cour. Forschungs. Senckenb. 1995. Bd 181. S. 37–53.
- Elżanowski A.* A comparison of the jaw skeleton in theropods and birds, with a description of the palate in the Oviraptoridae // Smith. Contrib. Paleobiol. 1999. № 89. P. 311–323.
- Elżanowski A.* More evidence for plesiomorphy of the quadrate in the Eocene anseriform avian genus *Presbyornis* // Acta Paleontol. Polon. 2014. Vol. 59. P. 821–825.
- Elżanowski A., Stidham T.A.* Morphology of the quadrate in the Eocene anseriform *Presbyornis* and extant gallanserine birds // J. Morphol. 2010. Vol. 271. № 3. P. 305–323.
- Elżanowski A., Wellnhofer P.* Cranial morphology of *Archaeopteryx*: evidence from the seventh skeleton // J. Vertebr. Paleontol. 1996. Vol. 16. № 1. P. 81–94.
- Emslie S.D.* Avian community, climate, and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula // Ornithol. Monogr. 1998. Vol. 50. P. 1–113.
- Emslie S.D.* The Early and Middle Pleistocene avifauna from Porcupine cave // Biodiversity response to climate change in the Middle Pleistocene / Ed. A.D. Barnosky. Berkeley; Los Angeles; London: Univ. of California Press, 2004. P. 127–140.
- Emslie S.D.* Fossil passerines from the early Pliocene of Kansas and the evolution of songbirds in North America // Auk. 2007. Vol. 124. P. 85–95.
- Ennouchi E.* Contribution à l'étude de la faune du Tortonien de La Grive-Saint-Alban (Isère). Paris: Presses Modernes, 1930. 135 p.
- Ericson P.G.P.* Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // Zool. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 121. P. 429–483.
- Ericson P.G.P.* Systematic revision, skeletal anatomy, and paleoecology of the New World early Tertiary Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // Paleobios. 2000. Vol. 20. P. 1–23.
- Ericson P.G.P.* Evolution of terrestrial birds in three continents: biogeography and parallel radiations // J. Biogeogr. 2012. Vol. 39. № 5. P. 813–824.
- Ericson P.G.P., Tyrberg T.* The early history of the Swedish avifauna. A review of the subfossil record and early written sources. Stockholm: Kungl. Vitt. Hist. Och Antikv. Akad., 2004. 349 p.
- Feduccia A.* Evolutionary trends in the neotropical ovenbirds and woodhewers // Ornithol. Monogr. 1973. Vol. 13. P. 1–69.
- Feduccia A.* Osteological evidence for shorebird affinities of the flamingos // Auk. 1976. Vol. 93. P. 587–601.
- Feduccia A.* The Origin and Evolution of Birds. Second Edition. New Haven; London: Yale Univ. Press, 1999. 466 p.
- Feduccia A.* Riddle of the feathered dragon. New Haven; London: Yale Univ. Press, 2012. 358 p.
- Feduccia A., McGrew P.O.* A flamingolike wader from the Eocene of Wyoming // Contrib. Geol. 1974. Vol. 113. № 2. P. 49–61.
- Filippov A.G., Martynovich N.V.* The richest Holocene avifauna site at Baikal lake // Древние культуры Монголии и Байкальской Сибири: Матер. III Междунар. науч. конф. (Улан-Батор, 5-9 сентября 2012 г.). Улан-Батор: Изд-во Монг. гос. ун-та, 2012. С. 139–145.
- Fischer K.* *Oligostrix rupeliensis* n. gen., n. sp., eine neue Ureule (Protostrigidae, Strigiformes, Aves) aus dem marinen Mitteloligozan des Weiselsterbeckens bei Leipzig (DDR) // Zeitschr. geol. Wissensch. 1983. Bd 11. № 4. S. 483–487.

- Fitzgerald E.M.G., Park T., Worthy T.H.* First giant bony-toothed bird (Pelagornithidae) from Australia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2012. Vol. 32. № 4. P. 971–974.
- Forster C.A., Sampson S.D., Chiappe L.M., Krause D.W.* The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar // *Science.* 1998. Vol. 279. № 5358. P. 1915–1919.
- Fox R.C.* A middle Campanian, nonmarine occurrence of the Cretaceous toothed bird *Hesperornis* Marsh // *Can. J. Earth Sci.* 1974. Vol. 11. № 9. P. 1335–1338.
- Fraas O.* Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens // *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg.* 1870. Bd 26. S. 145–306.
- Fürbringer M.* Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam: Holkema, 1888. xlix+1751 p.
- Gaillard Ch.* Les oiseaux des Phosphorites du Quercy // *Ann. Univ. Lyon. (Nouv. Ser.)* 1908. Vol. 23. P. 1–178.
- Gaillard Ch.* Contributions à l'étude des oiseaux fossiles // *Arch. Museum Histoire Natur. Lyon.* 1939. T. 15. № 2. P. 1–100.
- Gál E., Hir J., Kessler E. et al.* Middle Miocene fossils from the section of the road at the Rákóczi Chapel, Mátraszölyös. II. Locality Mátraszölyös 2 // *Fol. hist. natur. mus. Matraensis.* 2000. Vol. 24. P. 39–75.
- Galton P.M., Martin L.D.* *Enaliornis*, an Early Cretaceous hesperornithiform bird from England, with comments on other Hesperornithiformes // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 317–338.
- Gao C., Chiappe L.M., Zhang F. et al.* A subadult specimen of the Early Cretaceous bird *Sapeornis chaoyangensis* and a taxonomic reassessment of sapeornithids // *J. Vertebr. Paleontol.* 2012. Vol. 32. P. 1103–1112.
- Gaudry A.* Note sur les débris d'oiseaux et de reptiles trouvé a Pikermi (Grèce), suivie de quelques remarques de paléontologie générale // *Bull. Soc. Géol. France.* 1862a. T. 19. № 2. P. 629–640.
- Gaudry A.M.* Résultats des fouilles exécutées en Grèce sous les auspices de l'Académie: Suite: oiseaux et reptiles // *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences (Paris).* 1862b. T. 8. № 54. P. 502–505.
- Gauthier J.* Saurischian monophyly and the origin of birds / Ed. K. Padian. The origin of birds and the evolution of flight. San Francisco: California Academy of Science, 1986. P. 1–55.
- Gauthier J., de Queiroz K.* Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name «Aves» // *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom* / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 7–41.
- Gegenbaur K.* Untersuchungen zur Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1. Carpus und Tarsus. Leipzig: W. Englemann, 1864. 127 S.
- Gervais P.M.* Oiseaux et Reptiles fossils de France 1849 Académie des Sciences Lettres Montpellier, Mém. Sect. Sciences. 1849. T. 1. P. 220–222.
- Gervais P.M.* Zoologie et Paléontologie françaises (Animaux vertébrés), ou Nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossils de la France. T. I. Paris: Arthus Bertrand, 1848–1852. iv + 271 p. T. III. Paris: Arthus Bertrand, 1848–1852. Atlas. 80 pls.
- Gibb G.C., Kennedy M., Penny D.* Beyond phylogeny: pelecaniiform and ciconiiform birds, and long-term niche stability // *Mol. Phyl. Evol.* 2013. Vol. 68. № 2. P. 229–238.
- Gill B.J., Bell B.D., Chambers G.K. et al.* Checklist of the birds of New Zealand, Norfolk and Macquarie islands, and the Ross dependency, Antarctica. Fourth edition. Wellington: Te Papa Press, 2010. 500 p.
- Godefroit P., Cau A., Hu D., et al.* A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds // *Nature.* 2013. Vol. 498. № 7454. P. 359–362.
- Goedert J.L.* Giant Late Eocene marine birds (Pelecaniformes: Pelagornithidae) from northwestern Oregon // *J. Paleontol.* 1989. Vol. 63. P. 939–944.
- Göhlich U.B.* The avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germany) // *Zitteliana.* 2002. Bd 22. S. 169–190.
- Göhlich U.B., Gross M.* The Sarmatian (late Middle Miocene) avian fauna from Gratkorn, Austria // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2014. Vol. 94. № 1. P. 41–48.
- Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C.* Revision of the phasianids (Aves: Galliformes) from the lower Miocene of Saint-Gérand-Le-Puy (Allier, France) // *Palaeontology.* 2005. Vol. 48. № 6. P. 1331–1350.
- Göhlich U.B., Pavia M.* A new species of *Palaeortyx* (Aves: Galliformes: Phasianidae) from the Neogene of Gargano, Italy // *Oryctos.* 2008. Vol. 7. P. 95–108.
- González-Barba G., Schwennicke T., Goedert J.L., Barnes L.G.* Earliest Pacific Basin record of the Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. Vol. 22. № 3. P. 722–725.
- Gorobets L.V.* Addition to Pleistocene avifauna (Aves) of Ukraine / Эволюция органического мира и этапы геологического развития Земли: матер. XXXV сесс. палеонтолог. об-ва НАН Украины. Киев, 2014. С. 115–116.
- Gorobets L.V., Matlaev I.V.* Birds from the Old East Slavic settlement «Igren 8» (12th–13th century AD; Ukraine) // *Vistn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 2014. Vol. 22. P. 66–70.
- Greenway J.C.* Family Sittidae // *Check-list of birds of the World.* Vol. 12 / Ed. R.A. Paynter. Cambridge, Massachusetts: Mus. Compar. Zool., 1967. P. 124–149.
- Hackett S.J., Kimball R.T., Reddy S. et al.* A phylogenetic study of birds reveals their evolutionary history // *Science.* 2008. Vol. 320. № 5884. P. 1763–1768.
- Hamilton-Dyer S.* The bird resources of Medieval Novgorod, Russia // *Acta zool. crac.* 2002. Vol. 45. Spec. iss. P. 99–107.
- Haddrath O., Baker A.J.* Multiple nuclear genes and retroposons support vicariance and dispersal of the palaeognaths, and an Early Cretaceous origin of modern

- birds // Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci. 2012. Vol. 279. P. 4617–4625.
- Hardy J.W. A previously undescribed recurvirostrid from the Eocene of Utah // Auk. 1959. Vol. 76. P. 106–108.
- Harrison C.J.O. A re-assignment of *Amphipelagus majori* from Ciconiidae (Ciconiiformes) to Ergilomithidae (Gruiformes) // Tertiar. Res. 1981. Vol. 3. № 3. P. 111–112.
- Harrison C.J.O. A bony-toothed bird (Odontopterygiformes) from the Palaeocene of England // Tertiar. Res. 1985. Vol. 7. № 1. P. 23–25.
- Harrison C.J.O., Walker C.A. A reappraisal of *Prophaethon shrubsolei* Andrews (Aves) // Bull. Brit. Museum Natur. Hist. 1976a. Vol. 27. № 1. P. 1–30.
- Harrison C.J.O., Walker C.A. A review of the bony-toothed birds (Odontopterygiformes): with descriptions of some new species // Tert. Res. Spec. Pap. 1976b. No. 2. P. 1–62.
- Harrison C.J.O., Walker C.A. Birds of the British upper Eocene // Zool. J. Linn. Soc. 1976c. Vol. 59. P. 323–351.
- Harrison C.J.O., Walker C.A. Birds of the British Lower Eocene // Tert. Res. Spec. Pap. 1977. № 3. P. 1–52.
- Harrison C.J.O., Walker C.A. Fossil birds from the Upper Miocene of Northern Pakistan // Tert. Res. 1982. Vol. 4. № 2. P. 53–69.
- Heilmann G. The origin of birds. L.: H.F. & G. Witherby, 1926. 208 p.
- Heizmann E.P.J., Hesse A. Die mittelmiozänen Vogel- und Säugetierfaunen des Nördlinger Ries (MN6) und des Steinheimer Beckens (MN7) -ein Vergleich // Cour. Forschungs. Senckenb. 1995. Bd 181. S. 171–185.
- Hernández-Carrasquilla C.F. A new species of vulture (Aves, *Aegyptiinae*) from the upper Pleistocene of Spain // Ardeola. 2001. Vol. 48. № 1. P. 47–53.
- Hesse A. The †Messelornithidae – a new family of the Gruiformes (Aves: Gruiformes: Rhynocheti) of the Tertiary of Europe and Northern America // J. Ornithol. 1988. Bd 129. № 1. S. 83–95.
- Hoffecker J.F., Baryshnikov G., Potapova O. Vertebrate remains from the Mousterian site Il'inskaya I (Northern Caucasus, U.S.S.R.): new analysis and interpretation // J. Archaeol. Sci. 1991. Vol. 18. P. 113–147.
- Hope S. The Mesozoic radiation of Neornithes // Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs / Eds. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 339–388.
- Hou L. Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin. 1993. Vol. 19. P. 165–297.
- Hou L. Mesozoic birds of China. Lugu: Taiwan Fenghuang bird garden, 1997. 228 p.
- Hou L., Liu Z. A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds // Scient. Sin. Ser B. 1984. Vol. 27. P. 1296–1302.
- Hou L., Martin L.D., Zhou Z., Feduccia A. Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from north-eastern China // Science. 1996. Vol. 274. № 5290. P. 1164–1167.
- Hou L., Zhou Z., Gu Y., Zhang H. *Confuciusornis sanctus* a new Late Jurassic sauriurine bird from China // Chin. Sci. Bull. 1995a. Vol. 40. № 18. P. 1545–1551.
- Hou L., Zhou Z., Martin L.D., Feduccia A. A beaked bird from the Jurassic of China // Nature. 1995b. Vol. 377. № 6550. P. 616–618.
- Houde P.W. Paleognathous birds from the early Tertiary of the Northern Hemisphere // Publ. Nuttall Ornithol. Club. 1988. Vol. № 22. P. 1–148.
- Houde P., Olson S.L. A radiation of coly-like birds from the Eocene of North America // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser. 1992. Vol. 36. P. 137–160.
- Howard H. A new wading bird from the Eocene of Patagonia // Amer. Mus. Novitat. 1955. № 1710. P. 1–25.
- Howard H. First record of avian fossils from the Eocene of California // J. Paleontol. 1965. Vol. 39. № 3. P. 350–354.
- Hu D., Hou L., Zhang L., Xu X. A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus // Nature. 2009. Vol. 461. P. 640–643.
- Hu H., Zhou Z., O'Connor J.K. A subadult specimen of *Pengornis* and character evolution in Enantiornithes // Vertebr. Palasiat. 2014. Vol. 52. № 1. P. 77–97.
- Hugueney M., Berthet D., Bodergat A.-M. et al. The Oligocene-Miocene boundary in Limagne: faunal changes in the mammals, birds and ostracods from the different levels of Billy-Crèchy (Allier, France) // Geobios. 2003. Vol. 36. № 6. P. 719–731.
- Huxley T.H. Remarks upon *Archaeopteryx lithographica* // Proc. Roy. Soc. London. 1968a. Vol. 16. P. 243–248.
- Huxley T.H. On the animals which are most intermediate between birds and reptiles // Ann. Mag. Nat. Hist. 1868b. Vol. 2. № 2. P. 66–75.
- Hwang S.H., Mayr G., Bolortsetseg M. The earliest record of a galliform bird in Asia, from the Late Paleocene-Early Eocene of the Gobi desert, Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2010. Vol. 30. № 5. P. 1642–1644.
- Janoo A., Sen S. Struthionidae, Aves // Geodiversitas. 1998. Vol. 20. № 3. P. 339–351.
- Jánossy D. Die mittelpleistozäne Vogelfauna von Hundsheim (Niederösterreich) // Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse 1974a. Abt. I. Bd 182. S. 211–257.
- Jánossy D. Upper Pliocene and Lower Pleistocene bird remains from Poland // Acta zool. cracov. 1974b. Vol. 19. P. 531–566.
- Jánossy D. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. II. Galliformes. 2. Phasianidae // Aquila. 1976b. Vol. 83. P. 29–42.
- Jánossy D. The extinct ancestor of *Anser anser* in Europe // Aquila. 1982. Vol. 89. P. 21–22.
- Jánossy D. List of birds from the Late Miocene of Pólgardi // Soc. Avian Paleontol. Evol. Information Letter. 1988. № 2. P. 9–10.
- Jánossy D. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes // Aquila. 1979. Vol. 85. P. 11–39.

- Jánossy D.* Geierfunde aus der Repolusthöhle bei Peggau (Steiermark, Österreich) // *Fragm. Mineral. Palaeontol.* 1989. Vol. 14. P. 117–120.
- Jánossy D.* Late Miocene birds remains from Polgárdi (W-Hungary) // *Aquila.* 1991. Vol. 98. P. 13–55.
- Jerzykiewicz T.* Lithostratigraphy and sedimentary settings of the Cretaceous dinosaur beds of Mongolia // *The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 279–296.
- Ji Q., Chiappe L.M., Ji S.-a.* A new late Mesozoic Confuciosornithid bird from China // *J. Vertebr. Paleontol.* 1999. Vol. 19. № 1. P. 1–7.
- Johnsgard P.A.* Order Anseriformes // *Check-list of birds of the World.* Vol. 1, 2nd ed. / Eds E. Mayr, G.W. Cottrell. Cambridge; Massachusetts: Mus. Compar. Zool., 1979. P. 425–506.
- Jollie M.* Comments on the phylogeny and skull of the Passeriformes // *Auk.* 1958. Vol. 75. P. 26–35.
- Jones T.D., Farlow J.O., Ruben J.A. et al.* Cursoriality in bipedal archosaurs // *Nature.* 2000. Vol. 406. P. 716–718.
- Kahl M.P.* Family Ciconiidae // *Check-list of birds of the world,* vol. 1, 2nd edition / Eds. E. Mayr, G.W. Cottrell. Cambridge, MA: Cottrell. Mus. Comp. Zool, 1979. P. 245–252.
- Karhu A.A.* A new genus and species of the family Jungornithidae (Apodiformes) from the Late Eocene of the Northern Caucasus, with comments on the ancestry of hummingbirds // *Smiths. Contrib. Paleobiol.* 1999. Vol. 89. P. 207–216.
- Kawabe S., Ando T., Endo H.* Enigmatic affinity in the brain morphology between pterosaurs and penguins, with a comprehensive comparison among water birds // *Zool. J. Linn. Soc.* 2014. Vol. 170. P. 467–493.
- Kennedy M., Gray R.D., Spencer H.G.* The phylogenetic relationships of the shags and cormorants: can sequence data resolve a disagreement between behavior and morphology? // *Mol. Phyl. Evol.* 2000. Vol. 17. № 3. P. 345–359.
- Kessler E.* Noi contributii privind studiul avifaunelor din Paratethys // *Crisia.* 1984. Vol. XIV. P. 521–532.
- Kessler E.* Review of the Neogene waterfowl (Aves: Anatidae) of eastern Paratethys // *Stud. Univ. Babeş-Bolyai. Ser. biol.* 1992. Vol. 37. № 2. P. 47–54.
- Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin, Part I // *Földt. Közl.* 2009a. Vol. 139. P. 445–468.
- Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin. Part II // *Földt. Közl.* 2009b. Vol. 139. № 3. P. 251–271.
- Kessler E.* Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary // *Hantkeniana.* 2013. Vol. 8. P. 37–149.
- Kessler E., Gal E.* New taxa in the Neogene bird fauna from Eastern Paratethys // *Studia Universitatis Babeş-Bolyai. Ser. biol.* 1996. Vol. 41. № 1-2. P. 73–79.
- Kessler E., János H.* The avifauna in North Hungary during the Miocene. Part I // *Földt. Közl.* 2012. Vol. 142. №1. P. 67–78.
- Kimball R.T., Wang N., Heimer-McGinn V. et al.* Identifying localized biases in large datasets: A case study using the avian tree of life // *Mol. Phyl. Evol.* 2013. Vol. 69. № 3. P. 1021–1032.
- Kretzoi M.* Ostrich and camel remains from the central Danube basin // *Acta Geol.* 1954. Vol. 2. P. 231–242.
- Kretzoi M.* *Pliogallus* Gaillard, 1939 es *Pliogallus* Tugarinov, 1940 // *Aquila.* 1955. Vol. 59/62. P. 367.
- Kretzoi M.* Madár-maradványok a betfiai alsópleisztocén faunából // *Aquila.* 1962. Vol. 67–68. P. 167–174.
- Ksepka D.T.* Flight performance of the largest volant bird // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2014. Vol. 111. P. 10624–10629.
- Ksepka D.T., Ando T.* Penguins past, present, and future: trends in the evolution of the Sphenisciformes // *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds* / Eds. G.J. Dyke, G. Kaiser. London: John Wiley & Sons, Ltd., 2011. P. 155–186.
- Ksepka D.T., Clarke J.A.* New fossil mousebird (Aves: Coliiformes) with feather preservation provides insight into the ecological diversity of an Eocene North American avifauna // *Zool. J. Linn. Soc.* 2010. Vol. 160. № 4. P. 685–706.
- Ksepka D.T., Balanoff A.M., Bell M.A., Houseman M.D.* Fossil grebes from the Truckee Formation (Miocene) of Nevada and a new phylogenetic analysis of Podicipediformes (Aves) // *Palaeontology.* 2013. Vol. 56. P. 1149–1169.
- Kurochkin E.N.* Middle Pliocene rails from Western Mongolia // *Contrib. Sci. Natur. History. Museum. Los Angeles County.* 1980. № 330. P. 69–73.
- Kurochkin E.N.* Lower Cretaceous birds from Mongolia and their evolutionary significance / Ilyichev V.D., Gavrilov V.M. (Eds.). *Acta XVII Congr. Internat. Ornithologici.* Vol. I. M.: Nauka, 1985a. P. 191–199.
- Kurochkin E.N.* A true carinate bird from Lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of Early Cretaceous birds in Asia // *Cret. Res.* 1985b. Vol. 6. P. 271–278.
- Kurochkin E.N.* Synopsis and evolution of Mesozoic birds // *J. Ornithol.* 1994. Vol. 135. № 3. P. 332.
- Kurochkin E.N.* Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of Class Aves // *Archaeopteryx.* 1995a. Vol. 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N.* Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds // *Cour. Forschungs. Senckenb.* 1995b. Bd 181. S. 79–88.
- Kurochkin E.N.* A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infra-class Enantiornithes (Aves). M.: *Palaeontol. inst.*, 1996. Spec. iss. 55 p.
- Kurochkin E.N.* The relationships of the early Cretaceous *Ambiortus* and *Otogornis* (Aves: Ambiorthiformes) // *Smiths. Contribs. Paleobiol.* 1999. № 89. P. 275–284.
- Kurochkin E.N.* Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR // *The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 533–559.
- Kurochkin E.N.* The truth about *Gobipteryx* // 6th Intern. Meeting Soc. Avian Paleontol. *Evol. Abstracts* / Eds. E. Buffetaut, J. Le Loeuff. Quillan, France, 2004. P. 33–34.

- Kurochkin E.N., Chatterjee S., Mikhailov K.E.* An embryonic enantiornithine bird and associated eggs from the Cretaceous of Mongolia // *Paleontol. J.* 2013. Vol. 47. № 11. P. 1252–1269.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J.* A large collection of *Presbyornis* (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // *Geol. J.* 2010. Vol. 45. P. 375–387.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J., Karhu A.A.* A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia // *Amer. Mus. Novitates.* 2002. № 3386. 11 p.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J., Saveliev S.V. et al.* A fossil brain from the Cretaceous of European Russia and avian sensory evolution // *Biol. Lett.* 2007. Vol. 3. P. 309–313.
- Kurochkin E.N., Molnar R.E.* New material of enantiornithine birds from the Early Cretaceous of Australia // *Alcheringa.* 1997. Vol. 21. P. 291–297.
- Kurochkin E.N., Zelenkov N.V., Averianov A.O., Leshchinskiy S.V.* A new taxon of birds (aves) from the early cretaceous of western siberia, russia // *J. Syst. Palaeontol.* 2011. Vol. 9. № 1. P. 109–117.
- Lambrecht K.* Cygnopterus und Cygnavus, zwei fossile Schwäne aus dem Tertiär Europas // *Bull. Mus. roy. d'Hist. Natur. Belg.* 1931a. Vol. 7. № 31. P. 1–6.
- Lambrecht K.* Fortschritte der Palaeo-Ornithologie // *Proc. VII Intern. ornithol. Congr. Amsterdam, 1931b.* P. 73–99.
- Lambrecht K.* Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1933. 1024 S.
- Laurent Y., Adnet S., Bourdon E. et al.* La Borie (Saint-Papoul, Aude): an exceptional early Eocene fossil locality in southern France // *Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse.* 2010. Vol. 146. P. 89–103.
- Li Z., Zhou Z., Wang M., Clarke J.A.* A new specimen of large-bodied basal enantiornithine *Bohaiornis* from the Early Cretaceous of China and the inference of feeding ecology in Mesozoic birds // *J. Paleontol.* 2014. Vol. 88. P. 99–108.
- Liu D., Chiappe L.M., Zhang Y. et al.* An advanced, new long-legged bird from the Early Cretaceous of the Jehol Group (northeastern China): insights into the temporal divergence of modern birds // *Zootaxa.* 2014. Vol. 3884. P. 253–266.
- Livezey B.C.* A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl // *Zool. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 121. P. 361–428.
- Livezey B.C., Martin L.D.* The systematic position of the Miocene anatid *Anas* [?] *blanchardi* Milne-Edwards // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. Vol. 8. № 2. P. 196–211.
- Livezey B.C., Zusi R.L.* Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion // *Zool. J. Linn. Soc.* 2007. Vol. 149. № 1. P. 1–95.
- Longrich N.R., Tokaryk T., Field D.J.* Mass extinction of birds at the Cretaceous–Paleogene (K–Pg) boundary // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2011. Vol. 108. № 37. P. 15253–15257.
- Lopatn A.V.* Early Miocene small mammals from the North Aral Region (Kazakhstan) with special reference to their biostratigraphic significance // *Paleontol. J.* 2004. Vol. 38. Suppl. 3. P. S217–S323.
- Louchart A., Mourer-Chauviré C., MacKaye H.T. et al.* The birds of the Djurab Pliocene faunas, Chad, Central Africa // *Bull. Soc. Geolog. France.* 2004. Vol. 175. P. 413–421.
- Louchart A., Vignaud P., Likius A. et al.* A new swan (Aves: Anatidae) in Africa, from the latest Miocene of Chad and Libya // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005a. Vol. 25. № 2. P. 384–392.
- Louchart A., Vignaud P., Likius A., Brunet M., White T.D.* A large extinct marabou stork in African Pliocene hominid sites, and a review of the fossil species of *Leptoptilos* // *Acta Palaeont. Polon.* 2005b. Vol. 50. № 3. P. 549–563.
- Lowe P.R.* On the relationship of the Struthionidae to the Dinosaurs and to the rest of the avian class, with special reference to the position of *Archaeopteryx* // *Ibis.* 1935. Vol. 77. № 2. P. 398–432.
- Lü J., Dong Z., Azuma Y., Barsbold R., Tomida Y.* Oviraptorosaurs compared to birds / Eds. Zhou Z., Zhang F. Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, 1–4 June 2000. Beijing: Science Press, 2002. P. 175–190.
- Lucas F.A.* Notes on the osteology and relationships of the fossil birds of the genera *Hesperornis*, *Hargeria*, *Baptornis*, and *Diatryma* // *Proc. U.S. National Mus.* 1903. Vol. 26. P. 545–556.
- Lydekker R.* Notes of some Siwalik birds // *Rec. Geol. Surv. India.* 1879. Vol. 12. P. 52–56.
- Lydekker R.* Indian Tertiary and post-Tertiary Vertebrata // *Mem. Geol. Surv. India, Palaeontol. Ind. Ser.* 1884. Vol. 10. Part 3. P. 1–264.
- Lydekker R.* Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Natural History). London: British Museum (Natural History), 1891. 368 p.
- Lydekker R.* On some bird-bones from the Miocene of Grive-St.-Alban, Department of Isere, France // *Proc. Zool. Soc. London.* 1893. Vol. 35. P. 517–522.
- Macarovici N., Oescu C.VOL.* Quelques vertébrés fossiles trouvés dans les calcaires récifales de Chişinău // *Analele Academiei Rômine, Secţie Ştiinţifică.* 1941. T. 3. № 17. P. 351–379.
- Makovicky P.J., Zanno L.E.* Theropod diversity and the refinement of avian characteristics // *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds* / Eds. G. Dyke and G. Kaiser. London: John Wiley and Sons, 2011. P. 9–29.
- Manegold A., Louchart A., Carrier J., Elzanowski A.* The Early Pliocene avifauna of Langebaanweg (South Africa): a review and update // *Paleornithological Research 2013. Proceed. 8th Internat. Meet. Soc. Avian Paleont. Evol.* / Eds. U.B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013. P. 135–152.
- Manegold A., Mayr G., Mourer-Chauviré C.* Miocene songbirds and the composition of the European passeriform avifauna // *Auk.* 2004. Vol. 121. № 4. P. 1155–1160.
- Manegold A., Zelenkov N.V.* A new species of *Aegypius* vulture from the early Pliocene of Moldova is the earliest unequivocal evidence of Aegyptiinae in Europe // *Palä-*

ontol. Zeitschr. 2014. DOI: 10.1007/s12542-014-0242-4. In press.

Mannermaa K., Panteleev A.V., Sablin M. Birds in Late Mesolithic Burials at Yuzhniy Oleniy Ostrov (Lake Onega, Western Russia) – What do they tell about humans and the environment? // Fennosc. archaeol. 2008. Vol. 25. P. 3–25.

Maridet O., Costeur L. Diversity trends in Neogene European ungulates and rodents: large-scale comparisons and perspectives // Naturwissenschaften. 2010. Vol. 97. P. 161–172.

Marsh O.C. Preliminary description of *Hesperornis regalis*, with notices of four other new species of Cretaceous birds // Amer. J. Sci. Arts. 1872. Vol. 3. P. 1–7.

Marsh O.C. On the Odontornithes, or birds with teeth // Amer. J. Sci. Arts. 1875. Vol. 10. P. 1–7.

Marsh O.C. Characters of the Odonornithes, with notice of a new allied genus // Am. J. Science. 1877. Vol. 14. P. 85–87.

Marsh O.C. Odontornithes, a monograph of the extinct toothed birds of North America. Report of the United States Geological Exploration of the Fortieth Parallel. Publication 7. Washington, D.C.: U.S. Printing Office, 1880. 201 p.

Marsh O.C. A new Cretaceous bird allied to *Hesperornis* // Am. J. Science. 1893. Third Series. Vol. 45. № 265. P. 81–82.

Martin L.D. Foot-propelled diving birds of the Mesozoic // Actis XVII Congressus Internationalis Ornithologici. Berlin: Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, 1980. P. 1237–1242.

Martin L.D. The origin and early radiation of birds // Perspectives in Ornithology / Eds. A.H. Brush, G.A. Clark, Jr. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1983. P. 291–338.

Martin L.D. A new hesperornithid and the relationships of the Mesozoic birds // Trans. Kansas Ac. Sci. 1984. Vol. 87. № 3-4. P. 141–150.

Martin L.D. The beginning of the modern avian radiation // Docum. Lab. Geol. Lyon. 1987. Vol. 99. P. 9–19.

Martin L.D. Mesozoic birds and the origin of birds // Origins of the higher groups of tetrapods, contrary and consensus / Eds. H.-P. Schultze, L. Trueb. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1991. P. 485–540.

Martin L.D. The Enantiornithes: terrestrial birds of the Cretaceous // Cour. Forschungs. Senckenb. 1995. Vol. 181. P. 23–36.

Martin L.D., Black C.C. A new owl from the Eocene of Wyoming // Auk. 1972. Vol. 89. № 4. P. 887–888.

Martin L.D., Kurochkin E.N., Tokaryk T.T. A new evolutionary lineage of diving birds from the Late Cretaceous of North America and Asia // Palaeoworld. 2012. Vol. 21. № 1. P. 59–63.

Martin L.D., Lim J.-D. New information on the hesperornithiform radiation // Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, 1-4 June 2000 / Eds. Zh. Zhou, F. Zhang. Beijing: Science Press, 2002. P. 165–174.

Martin L.D., Tate J. The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes) // Smiths. Contribs. Paleobiol. 1976. № 27. P. 35–66.

Martin L.D., Zhou Z., Hou L., Feduccia A. *Confuciusornis sanctus* Compared to *Archaeopteryx lithographica* // Naturwissenschaften. 1998. Vol. 85. P. 286–289.

Martini E. Vogelreste aus dem Miozän von Ravelzhausen (Kr. Hanau, Hessen) // Notizblatt des Hessischen Landes-Amtes für Bodenforschung. 1974. Bd 102. S. 136–142.

Martynov A.B. New Permian insects from Tikhie Gory, Kazan province. I. Palaeoptera // Travaux du Musée Géologique près l'Académie des Sciences de l'URSS. 1930. T. 6. P. 69–86.

Martynovich N.V. Pleistocene birds from Tsagan-Agui Cave (Gobian Altai) // Acta zool. crac. 2002. Vol. 45. Spec. iss. P. 283–292.

Martynovich N.V. Birds of the late Neopleistocene of the middle Yenisei river, based on the material from Elenev cave // Paleontol. J. 2013. Vol. 47. № 11. P. 1369–1378.

Maryańska T., Osmólska H., Wolsan M. Avialan status for Oviraptorosauria // Acta Palaeont. Polonica. 2002. Vol. 47. № 1. P. 97–116.

Matzke A., Churakov G., Berkes P. et al. Retroposon insertion patterns of neoavian birds: strong evidence for an extensive incomplete lineage sorting era // Mol. Biol. Evol. 2012. Vol. 29. № 6. P. 1497–1501.

Mayr E., Greenway J.C., Jr. (eds.) Check-list of the birds of the world. Vol. 6. Cambridge; Massachusetts: Mus. Compar. Zool., 1960. 506 p.

Mayr G. «Coraciiforme» und «Piciforme» Kleinvogel aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel (Hessen, Deutschland) // Cour. Forschungs. Senckenb. Bd 205. S. 1–110.

Mayr G. A new Eocene swift-like bird with a peculiar feathering // Ibis. 2003. Vol. 145. P. 382–391.

Mayr G. A partial skeleton of a new fossil loon (Aves, Gaviiformes) from the early Oligocene of Germany with preserved stomach content // J. Ornithol. 2004. Vol. 145. P. 281–286.

Mayr G. New specimens of the early Eocene stem group galliform *Paraortygoides* (Gallinuloididae), with comments on the evolution of a crop in the stem lineage of Galliformes // J. Ornithol. 2006a. Vol. 147. № 1. P. 31–37.

Mayr G. Avian higher-level phylogeny: well-supported clades and what we can learn from a phylogenetic analysis of 2954 morphological characters // J. Zool. Syst. Evol. Research. 2008a. Vol. 46. № 1. P. 63–72.

Mayr G. A skull of the giant bony-toothed bird *Dasornis* (Aves: Pelagornithidae) from the lower Eocene of the Isle of Sheppey // Palaeontology. 2008b. Vol. 51. № 5. P. 1107–1116.

Mayr G. Phylogenetic affinities of the enigmatic avian taxon *Zygodactylus* based on new material from the early Oligocene of France // J. Syst. Palaeontol. 2008c. Vol. 6. P. 333–344.

Mayr G. Paleogene fossil birds. Berlin; Heidelberg: Springer Verlag, 2009a. 262 p.

- Mayr G. A well-preserved second trogon skeleton (Aves, Trogonidae) from the middle Eocene of Messel, Germany // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2009b. Vol. 89. P. 1–6.
- Mayr G. A small loon and a new species of large owl from the Rupelian of Belgium (Aves: Gaviiformes, Strigiformes) // *Paläontol. Z.* 2009c. Vol. 83. P. 247–254.
- Mayr G. Metaves, Mirandornithes, Strisores and other novelties - a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2011a. Vol. 49. № 1. P. 58–76.
- Mayr G. Cenozoic mystery birds - on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae) // *Zool. Scr.* 2011b. Vol. 40. № 5. P. 448–467.
- Mayr G. The age of the crown group of passerine birds and its evolutionary significance – molecular calibrations versus the fossil record // *Syst. Biodiv.* 2013a. Vol. 11. № 1. P. 7–13.
- Mayr G., Bertelli S. A record of *Rhynchoaeites* (Aves, Threskiornithidae) from the early Eocene Fur Formation of Denmark, and the affinities of the alleged parrot *Mopsitta* // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2011. Vol. 91. P. 229–236.
- Mayr G., Clarke J.A. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // *Cladistics.* 2003. Vol. 19. P. 527–553.
- Mayr G., De Pietri V.L. A goose-sized anseriform bird from the late Oligocene of France: the youngest record and largest species of Romainvilliinae // *Paläontol. Zeitschr.* 2013. Vol. 87. P. 423–430.
- Mayr G., Goedert J.L., McLeod S.A. Partial skeleton of a bony-toothed bird from the late Oligocene/early Miocene of Oregon (USA) and the systematics of Neogene Pelagornithidae // *J. Paleontol.* 2013a. Vol. 87. № 5. P. 922–929.
- Mayr G., Gorobets L., Zvonok E. The tarsometatarsus of the Middle Eocene loon *Colymbiculus udovichenkoi* // *Paleornithological Research* 2013. Proceed. 8th Internat. Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. U.B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013b. P. 17–22.
- Mayr G., Hazevoet C.J., Dantas P., Cachao M. A sternum of a very large bony-toothed bird (Pelagornithidae) from the Miocene of Portugal // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. Vol. 28. № 3. P. 762–769.
- Mayr G., Pohl B., Peters D.S. A well-preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features // *Science.* 2005. Vol. 310. P. 1483–1486.
- Mayr G., Rana R.S., Rose K.D. et al. *Quercypsitta*-like birds from the Early Eocene of India (Aves, ?Psittaciformes) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. Vol. 30. № 2. P. 467–478.
- Mayr G., Rana R.S., Rose K.D. et al. New specimens of the Early Eocene bird *Vastanavis* and the interrelationships of stem group Psittaciformes // *Paleontol. J.* 2013a. Vol. 47. P. 1308–1314.
- Mayr G., Rubilar-Rogers D. Osteology of a new giant bony-toothed bird from the miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of neogene pelagornithidae // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. Vol. 30. № 5. P. 1313–1330.
- Mayr G., Smith R. Avian remains from the lowermost Oligocene of Hoogbutsel (Belgium) // *Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre.* 2002. Vol. 72. P. 139–150.
- Mayr G., Smith T. Bony-toothed birds (Aves: Pelagornithidae) from the middle Eocene of Belgium // *Palaeontology.* 2010b. Vol. 53. № 2. P. 365–376.
- Mayr G., Zelenkov N.V. New specimens of zygodactylid birds from the middle Eocene of Messel, with description of a new species of *Primozygodactylus* // *Acta Palaeontol. Polon.* 2009. Vol. 54. № 1. P. 15–20.
- Mayr G., Zvonok E. Middle Eocene Pelagornithidae and Gaviiformes (Aves) from the Ukrainian Paratethys // *Palaeontology.* 2011. Vol. 54. № 6. P. 1347–1359.
- Mayr G., Zvonok E. A new genus and species of Pelagornithidae with well-preserved pseudodentition and further avian remains from the middle Eocene of the Ukraine // *J. Vertebr. Paleontol.* 2012. Vol. 32. № 4. P. 914–925.
- McCormack J.E., Harvey M.G., Faircloth B.C. et al. A Phylogeny of Birds Based on Over 1,500 Loci Collected by Target Enrichment and High-Throughput Sequencing // *PLoS One.* 2013. Vol. 8. №1: e54848.
- McDowell S. The bony palate of birds. Part I. The Palaeognathae // *Auk.* 1948. Vol. 65. № 4. P. 520–549.
- Mecquenem R. Contribution a l'étude du gisement des vertébrés de Maragha et de ses environs // *Annales d'histoire Naturelle. Paléontologie.* 1908. T. I. P. 27–79.
- Mecquenem R. Contribution a l'étude des fossiles de Maragha // *Annales de Paléontologie.* 1925. T. XIV. P. 26–34.
- Melchor R.N., Buchwaldt R., Bowring S. A Late Eocene date for Late Triassic bird tracks // *Nature.* 2013. Vol. 495. P. E1–E2.
- Mikhailov K.E. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification. *Spe. Papers Paleontol.* № 56. London: Paleontological Association, 1997. 88 p.
- Mikhailov K.E. Eggs and eggshells of dinosaurs and birds from the Cretaceous of Mongolia // *The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 560–572.
- Miller A.H. An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota // *Univ. California Publ. Bull. Depart. Geol. Sci.* 1944. Vol. 27. № 4. P. 85–100.
- Miller E.R., Rasmussen D.T., Simons E.L. Fossil storks (Ciconiidae) from the late Eocene and early Miocene of Egypt // *Ostrich.* 1997. Vol. 68. P. 23–26.
- Miller L. A Miocene flamingo from California // *Condor.* 1950. Vol. 52. P. 69–73.
- Miller L. The avifauna of the Barstow Miocene of California // *Condor.* 1952. Vol. 54. P. 296–301.
- Milne-Edwards A. Mémoire sur la distribution géologique des oiseaux fossiles et description de quelques espèces nouvelles // *Ann. Sci. Natur.* 1863. № (4)20. P. 132–176.
- Milne-Edwards A. Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Vol. 1. Paris: Victor Masson et Fils, 1867–1868. 472 p.

- Milne-Edwards A.* Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Vol. 2. Paris: G. Masson, 1869–1871. 627 p.
- Milne-Edwards A.* Observations sur les oiseaux dont les ossements ont été retrouvés dans les cavernes du Sud Ouest de la France // Matériaux pour l'Histoire Primitive et Naturelle de l'Homme. 1875. № 2(6). P. 473–503.
- Mitchell K.J., Llamas B., Soubrier J. et al.* Ancient DNA reveals elephant birds and kiwi are sister taxa and clarifies ratite bird evolution // Science. 2014. Vol. 344. № 6186. P. 898–900.
- Mlíkovský J.* Early Pleistocene birds of Stránská skála: 1. Musil's talus cone // Anthropos. 1995. Vol. 26. P. 111–126.
- Mlíkovský J.* The present state of knowledge of the tertiary birds of Central Europe // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser. 1992. Vol. 36. P. 433–458.
- Mlíkovský J.* Taxonomic comments on the Quaternary vultures (Aves: Accipitridae, Aegypiinae) of Central Europe // Buteo. 1998. Vol. 10. P. 23–29.
- Mlíkovský J.* Two new owls (Aves: Strigidae) from the early Miocene of the Czech Republic, with comments on the fossil history of the subfamily Striginae // Buteo. 1998. Vol. 10. P. 5–22.
- Mlíkovský J.* Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mlíkovský J., Švec P.* Review of the Tertiary waterfowl (Aves, Anseridae) of Asia // Věstn. Českoslov. spo- lečn. zool. 1986. Vol. 50. P. 249–272.
- Molnar R.E.* An enantiornithine bird from the lower Cretaceous of Queensland, Australia // Nature. 1986. Vol. 322. P. 736–738.
- Morschhauser E.M., Varricchio D.J., Gao C. et al.* Anatomy of the early cretaceous bird *Rapaxavis pani*, a new species from Liaoning province, China // J. Vertebr. Paleontol. 2009. Vol. 29. № 2. P. 545–54.
- Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France (1er fascicule) // Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. 1975. № 64. P. 1–624.
- Mourer-Chauviré C.* The Archaeotrogonidae from the eocene and Oligocene deposits of Phosphorites du Quercy (France) // Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County. 1980. № 330. P. 17–31.
- Mourer-Chauviré C.* Première indication de la présence de Phorusracidés, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire Européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France // Geobios. 1981. Vol. 16. № 5. P. 637–647.
- Mourer-Chauviré C.* *Minerva antiqua* (Aves, Strigiformes), an owl mistaken for an edentate mammal // Amer. Mus. Novitat. 1983. № 2773. P. 1–11.
- Mourer-Chauviré C.* Les Strigiformes (Aves) des phosphorites du Quercy (France): systématique, biostratigraphie et paléobiogéographie // Docum. Labor. Géol. Lyon. 1987. № 99. P. 89–135.
- Mourer-Chauviré C.* A peafowl from the Pliocène of Perpignan, France // Palaeontology. 1989. Vol. 32. Pt 2. P. 439–446.
- Mourer-Chauviré C.* Les paons du Pliocène et du Pléistocène inférieur d'Europe. Biostratigraphie et paléocologie // Docum. Lab. Géol. Lyon. 1990. № 9. P. 77–91.
- Mourer-Chauviré C.* Les Horusornithidae nov. fam., Accipitiformes (Aves) à articulation intertarsienne hyperflexible de L'Éocène du Quercy // Geobios. 1991. Vol. 13. P. 183–192.
- Mourer-Chauviré C.* The Galliformes (Aves) from the phosphorites du Quercy (France): systematics and biostratigraphy // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser. 1992a. № 36. P. 67–95.
- Mourer-Chauviré C.* Une nouvelle famille de perroquets (Aves, Psittaciformes) dans l'Eocene superior des phosphorites du Quercy, France // Geobios. 1992b. Vol. 14. P. 169–177.
- Mourer-Chauviré C.* The Pleistocene avifaunas of Europe // Archaeofauna. 1993. Vol. 2. P. 53–66.
- Mourer-Chauviré C.* Dynamics of the avifauna during the Paleogene and the Early Neogene of France. Settling of the recent fauna // Acta zool. crac. 1995. Vol. 38. № 3. P. 325–342.
- Mourer-Chauviré C.* The systematic position of the genus *Basityto* Mlíkovsky, 1998 (Aves: Gruiformes: Gruidae) // Proc. Biol. Soc. Wash. 2001. Vol. 114. № 4. P. 964–971.
- Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux du Pliocène supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France) // Geobios. 2004. T. 37. P. S97–S114.
- Mourer-Chauviré C.* Birds (Aves) from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia // Memoir Geol. Surv. Namibia. 2008. Vol. 20. P. 147–167.
- Mourer-Chauviré C., Berthet D., Hugueney M.* The late Oligocene birds of the Créchy quarry (Allier, France), with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae) // Senckenb. leth. 2004. Bd 84. № 1/2. S. 303–315.
- Mourer-Chauviré C.* The avifauna of the Eocene and Oligocene phosphorites du Quercy (France): an updated list // Strata. 2006. Vol. 13. P. 135–149.
- Mourer-Chauviré C., Geraads D.* The Struthionidae and Pelagornithidae (Aves: Struthioniformes, Odontopterygiformes) from the late Pliocene of Ahl Al Oughlam, Morocco // Oryctos. 2008. Vol. 7. P. 169–194.
- Mourer-Chauviré C., Geraads D.* The upper pliocene avifauna of Ahl al Oughlam, Morocco. Systematics and Biogeography // Rec. Austral. Mus. 2010. Vol. 62. P. 157–184.
- Mourer-Chauviré C., Peyrouse J.-B., Hugueney M.* A new roller (Aves: Coraciiformes s. s.: Coraciidae) from the Early Miocene of the Saint-Gérard-le-Puy area, Allier, France // Paleornithological Research 2013. Proceed. 8th Internat. Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Ed. U.B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013b. P. 81–92.
- Mourer-Chauviré C., Pickford M., Senut B.* The first Palaeogene galliform from Africa // J. Ornithol. 2011a. Vol. 152. № 3. P. 617–622.
- Mourer-Chauviré C., Senut B., Pickford M., Mein P.* Le plus ancien représentant du genre *Struthio* (Aves: Struthionidae), *Struthio coppensi* n. sp. du Miocène inférieur

- de Namibie // C.R. Acad. Sci. Paris. 1996. Vol. 322. № 2. P. 325–332.
- Mourer-Chauviré C., Sigé B. Une nouvelle espèce de *Jungornis* (Aves, Apodiformes) et de nouvelles formes de Coraciiformes s.s. dans l'Eocène Supérieur du Quercy // *Strata*. 2006. Vol. 13. P. 151–159.
- Mourer-Chauviré C., Tabuce R., Essid E.M. et al. A new taxon of stem group Galliformes and the earliest record for stem group Cuculidae from the Eocene of Djebel Chambi, Tunisia // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Internat. Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Ed. U.B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013a. P. 1–15.
- Mourer-Chauviré C., Tabuce R., Mahboubi M.H. et al. A Phororhacoid bird from the Eocene of Africa // *Naturwissenschaften*. 2011b. Vol. 98. № 10. P. 815–823.
- Nabholz B., Künstner A., Wang R. et al. Dynamic evolution of base composition: causes and consequences in avian phylogenomics // *Mol. Biol. Evol.* 2011. Vol. 28. № 8. P. 2197–2210.
- Nadachowski A., Miroslaw-Grabowska J., David A., Tomek T. et al. Faunal assemblages and biostratigraphy of several Pliocene sites from Moldova // *Cour. Forsch. Senckenb.* 2006. Bd 256. S. 249–259.
- Naish D., Dyke G.J., Cau A. et al. A gigantic bird from the Upper Cretaceous of Central Asia // *Biol. Lett.* 2012. Vol. 8. № 1. P. 97–100.
- Nessov L.A. Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments // *Natural Hist. Mus. Los Angeles Co., Science Ser.* 1992a. № 36. P. 465–478.
- Nessov L.A. Russia / Society of Avian Paleontology and Evolution. Information Letter. 1992b. № 6. P. 13.
- Newton A., Gadow H.F., Lydekker R. et al. A dictionary of birds. London: Adam and Charles Black, 1896.
- Nordmann A. Über die Entdeckung reichhaltiger Lagerstätten von fossilen Knochen in Sud-Russland / Jubil. semisaeculare doctor med. et philos. G. Fisher de Waldheim. Moscou, 1847. 11 S.
- Norell M.A., Clarke J.A. Fossil that fills a critical gap in avian evolution // *Nature*. 2001. Vol. 409. P. 181–194.
- Norell M.A., Clarke J.A. The morphology and phylogenetic position of *Apasaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia // *Amer. Mus. Novitates*. 2002. № 3387. P. 1–46.
- Noriega J.I. The avifauna from the «Mesopotamian» (Ituziangó Formation; Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina // *Cour. Forsch. Senckenb.* 1995. Bd 181. S. 141–148.
- Noriega J.I., Agnolin F.L. El registro paleontológico de las Aves del «Mesopotamiense» (Formación Ituziangó; Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina // *Miscelánea Insuqueo*. 2008. № 17(2). P. 271–290.
- Noriega J.I., Vizcaino S.F., Bargo M.S. First record and a new species of *Seriema* (Aves: Ralliformes: Cariamidae) from Santacrucian (Early-Middle Miocene) beds of Patagonia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. Vol. 29. P. 620–626.
- Oberholser H.C. Notes on the nomenclature of certain genera of birds // *Smiths. Miscell. Coll.* 1905. Vol. 48. P. 59–68.
- O'Connor J.K. A systematic review of Enantiornithes (Aves: Ornithothoraces). Unpubl. PhD diss. University of Southern California, 2009. 586 p.
- O'Connor J.K. A revised look at *Liaoningornis longidigitrus* (Aves) // *Vertebr. Palasiat.* 2012. Vol. 50. № 1. P. 25–37.
- O'Connor J.K., Averianov A.O., Zelenkov N.V. A confuciusornithiform (Aves: Pygostylia) –like tarsometatarsus from the Early Cretaceous of Siberia and a discussion of the evolution of avian hindlimb musculature // *J. Vertebr. Paleontol.* 2014. Vol. 34. № 3. P. 647–656.
- O'Connor J.K., Chiappe L. A revision of enantiornithine (Aves: Ornithothoraces) skull morphology // *J. Syst. Palaeontol.* 2011. Vol. 9. № 1. P. 135–157.
- O'Connor J.K., Chiappe L.M., Bell A. Pre-modern birds: avian divergences in the Mesozoic // *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds* / Eds. G.J. Dyke, G. Kaiser. London: John Wiley & Sons, Ltd, 2011. P. 39–114.
- O'Connor J.K., Chiappe L.M., Chuong C.-m. et al. Homology and potential cellular and molecular mechanisms for the development of unique feather morphologies in early birds // *Geosciences*. 2012. Vol. 2. № 3. P. 157–177.
- O'Connor J.K., Chiappe L.M., Gao C., Zhao B. Anatomy of the Early Cretaceous enantiornithine bird *Rapaxavis pani* // *Acta Palaeontol. Polon.* 2011c. Vol. 56. № 3. P. 463–475.
- O'Connor J.K., Gao K.-Q., Chiappe L.M. A new ornithuromorph (Aves: Ornithothoraces) bird from the Jehol group indicative of higher-level diversity // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. Vol. 30. № 2. P. 311–321.
- O'Connor J.K., Sullivan C., 2014. Reinterpretation of the Early Cretaceous maniraptoran (Dinosauria: Theropoda) *Zhongornis haoae* as a scansoriopterygid-like non-avian, and morphological resemblances between scansoriopterygids and basal oviraptorosaurs // *Vertebr. Palasiat.* Vol. 52. P. 3–30.
- O'Connor J.K., Wang X., Chiappe L. et al. Phylogenetic support for a specialized clade of Cretaceous enantiornithine birds with information from a new species // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. Vol. 29. № 1. P. 188–204.
- O'Connor J., Wang X., Sullivan C. et al. Unique caudal plumage of *Jeholornis* and complex tail evolution in early birds // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2013a. Vol. 110. P. 17404–17408.
- O'Connor J.K., Zelenkov N.V. The phylogenetic position of *Ambiortus*: comparison with other Mesozoic birds from Asia // *Paleontol. J.* 2013. Vol. 47. № 11. P. 1270–1281.
- O'Connor J.K., Zhang Y., Chiappe L.M. et al. A new enantiornithine from the Yixian Formation with the first recognized avian enamel specialization // *J. Vertebr. Paleontol.* 2013b. Vol. 33. № 1. P. 1–12.
- O'Connor J.K., Zhou Z. A redescription of *Chaoyangia beishanensis* (Aves) and a comprehensive phylogeny of Mesozoic birds // *J. Syst. Palaeontol.* 2013. Vol. 11. P. 889–906.

- O'Connor J.K., Zhou Z., Zhang F. A reappraisal of *Boluochia zhengi* (Aves: Enantiornithes) and a discussion of intraclade diversity in the Jehol avifauna, China // J. Syst. Palaeontol. 2011b. Vol. 9. № 1. P. 51–63.
- Olson S.L. A Lower Eocene Frigatebird from the Green River Formation of Wyoming (Pelecaniformes: Fregatidae) // Smiths. Contribs. to Paleobiol. 1977a. № 35. 33 p.
- Olson S.L. A synopsis of the fossil Rallidae // Rails of the world: a monograph of the family Rallidae / Ed. D.S. Ripley. Boston: Godine, 1977b. P. 339–379.
- Olson S.L. A brief synopsis of the fossil birds from the Pamunkey River and other Tertiary marine deposits in Virginia // Stratigraphy and paleontology of the outcropping Tertiary beds in the Pamunkey River region, central Virginia Coastal Plain / Ed. L.W. Ward, K. Krafft. Atlantic Coastal Plain Geological Association, 1984. P. 217–223.
- Olson S.L. The fossil record of birds // Avian biology. Vol. 8 / Eds. D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes. New York: Acad. Press, 1985. P. 79–238.
- Olson S.L. The fossil record of the genus *Mycteria* (Ciconiidae) in North America // Condor. 1991. Vol. 93. P. 1004–1006.
- Olson S.L. A giant *Presbyornis* (Aves: Anseriformes) and other birds from the Paleocene Aquia Formation of Maryland and Virginia // Proc. Biol. Soc. Washington. 1994. Vol. 107. № 3. P. 429–435.
- Olson S.L. *Thiornis sociata* Navás, a nearly complete Miocene grebe (Aves: Podicipedidae) // Cour. Forschungs. Senckenb. 1995. Bd 181. S. 131–140.
- Olson S.L. First fossil record of a finfoot (Aves: Heliornithidae) and its biogeographical significance // Proc. Biol. Soc. Wash. 2003. Vol. 116. P. 732–736.
- Olson S.L. A new species of pelican (Aves: Pelecanidae) from the Lower Pliocene of North Carolina and Florida // Proc. Biol. Soc. Washington. 1999. Vol. 112. № 3. P. 503–509.
- Olson S.L., Feduccia A. *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae) // Smith. Contrib. Zool. 1980a. № 323. P. 1–24.
- Olson S.L., Feduccia A. Relationships and evolution of flamingos (Aves: Phoenicopteridae) // Smith. Contrib. Zool. 1980b. № 316. P. 1–73.
- Olson S.L., James H.F. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. non-passeriformes // Ornithol. Monogr. 1991. Vol. 45. P. 1–88.
- Olson S.L., Matsuoka H. New specimens of the early Eocene frigatebird *Limnofregata* (Pelecaniformes: Fregatidae), with the description of a new species // Zootaxa. 2005. № 1046. P. 1–15.
- Olson S.L., Rasmussen P.C. Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek mine, North Carolina // Smithson. Contrib. Paleobiol. 2001. № 90. P. 233–365.
- Osborn H.F. Three new Theropoda, *Protoceratops* zone, central Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1924. № 144. P. 1–12.
- Ostrom J.H. *Archaeopteryx* and the origin of birds // Biol. J. Linn. Soc. 1976. Vol. 8. № 1. P. 91–182.
- Ostrom J.H. Some hypothetical anatomical stages in the evolution of avian flight // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1976. № 27. P. 1–21.
- Owen R. On *Dinornis* (Part XIV): containing contributions to the craniology of the genus, with a description of the fossil cranium of *Dasornis londinensis*, Ow., from the London Clay of Sheppey // Trans. Zool. Soc. London. 1870. Vol. 7. P. 123–150.
- Owen R. Description of the skull of a dentigerous bird (*Odontopteryx toliapicus*, Ow.) from the London Clay of Sheppey // Quart. J. Geol. Soc. 1873. Vol. 29. P. 511–522.
- Owen R. On *Argillornis longipennis*, a large bird of flight from the Eocene clay of Sheppey // Quart. J. Geol. Soc. London. 1878. Vol. 34. P. 124–131.
- Pacheco M.A., Battistuzzi F.U., Lentino M. et al. Evolution of modern birds revealed by mitogenomics: timing the radiation and origin of major orders // Mol. Biol. Evol. 2011. Vol. 28. № 6. P. 1927–42.
- Padian K. Basal Avialae // The Dinosauria. Second edition / Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska. Berkeley: Univ. California Press, 2004. P. 210–231.
- Padian K., Chiappe L. The origin and early evolution of birds // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1998. Vol. 73. № 1. P. 1–42.
- Padian K., de Ricqlès A.J. The origin and evolution of birds: 35 years of progress // Comptes Rendus Palevol. 2009. Vol. 8. № 2-3. P. 257–280.
- Panteleyev A.V. The systematic position of the Eocene bird *Asiavis phosphatica* // Zoosystematica Rossica. 2000. Vol. 8. № 2. P. 351–352.
- Panteleyev A.V., Popov E.V., Averianov A.A. New record of *Hesperornis rossicus* (Aves, Hesperornithiformes) in the Campanian of Saratov Province, Russia // Paleontol. Res. 2004. Vol. 8. № 2. P. 115–122.
- Paris P. Oiseaux fossiles de France // Rev. Franç. d'Ornithol. 1912. № 37. P. 283–298.
- Parker W.K. On the morphology of birds // Proc. Royal Soc. 1887. Vol. 42. P. 52–58.
- Paško L., Ericson P.G.P., Elzanowski A. Phylogenetic utility and evolution of indels: a study in neognathous birds // Mol. Phyl. Evol. 2011. Vol. 61. № 3. P. 760–771.
- Pavia M., Bedetti C. Early Pleistocene fossil birds from Cava Sud, Soave (Verona, North-Eastern Italy) // Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Intern. Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. U.B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013. P. 171–183.
- Pavia M., Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C. Description of the type-series of *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892 (Aves: Phasianidae) with the selection of a lectotype // C.R. Palevol. 2012. Vol. 11. P. 257–263.
- Pavia M., Mourer-Chauviré C. Redescription of *Tyto sanctialbani* Lydekker, 1893 (Aves, Strigiformes), from its type locality of La Grive-Saint-Alban (Middle Miocene, France) // J. Vertebr. Paleontol. 2011. Vol. 31. № 5. P. 1093–1101.

- Payne R.B. Family Ardeidae // Check-list of birds of the World, vol. 1, 2nd ed. / Eds. E. Mayr, G.W. Cambridge, MA: Cottrel. Mus. Comp. Zool, 1979. P. 193–243.
- Paynter R.A. Subfamily Emberizidae, Buntings and American Sparrows // Check-list of birds of the World. Vol. 13 / Ed. R.A. Paynter. Cambridge; Massachusetts: Mus. Compar. Zool., 1970. P. 3–214.
- Peters J.L. Check-list of the birds of the World. Vol. 1. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1931. 345 p.
- Peters J.L. Check-list of the birds of the World. Vol. 2. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1934. 401 p.
- Peters J.L. Check-list of the birds of the World. Vol. 3. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1937. 311 p.
- Peters J.L. Check-list of the birds of the World. Vol. 4. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1940. 291 p.
- Peters J.L. Check-list of the birds of the World. Vol. 6. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1948. 259 p.
- Potapova O. The first record of the Great Auk *Peleguinus impennis* in Russia // The Ornithological Notebook of the XXI International Ornithological Congress. Vienna, Hofburg, 1994. P. 723.
- Potapova O.R. The Pleistocene records of «wild Junglefowl» in the Caucasus and Transcaucasia: «*Gallus*» remains revision // Vertebr. Palasiat. 2000. Vol. 38. Suppl. P. 25.
- Potapova O., Panteleyev A.V. Birds in the economy and culture of early Iron Age inhabitants of Ust' Poluisk, lower Ob' river, Northwestern Siberea // Smiths. Contrib. Paleobiol. 1999. Vol. 89. P. 129–137.
- Potts G.R. Partridges: Countryside barometer. London: Collins, 2012. 465 p.
- Prassack K.A. Late Pliocene Avifauna from the hominid bearing *Zinjianthropus* land surface of Olduvai Gorge, Tanzania // Rec. Austral. Mus. 2010. Vol. 62. № 1. P. 185–192.
- Pu H., Chang H., Lü J. et al. A new juvenile specimen of *Sapeornis* (Pygostylia: Aves) from the Lower Cretaceous of Northeast China and allometric scaling of this basal bird // Paleontol. Res. 2013. Vol. 17. P. 27–38.
- Pycraft W.P. On the morphology and phylogeny of the Palæognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae) // Trans. Zool. Soc. London. 1900. Vol. 15. № 5. P. 149–290.
- Rasmussen D.T., Olson S.L., Simons E.L. Fossil birds from the Oligocene Jebel Qatrani Formation, Fayum Province, Egypt // Smith. Contrib. Paleobiol. 1987. № 62. P. 1–20.
- Rees J., Lindgren J. Aquatic birds from the upper Cretaceous (Lower Campanian) of Sweden and the biology and distribution of hesperornithiforms // Palaeontology. 2005. Vol. 48. № 6. P. 1321–1329.
- Rich P.V. Tarsometatarsus of *Protostrix* from the mid-Eocene of Wyoming // Auk. 1982. Vol. 99. № 2. P. 576–579.
- Richardson F. Adaptive modifications for tree-trunk foraging in birds // Univ. Calif. Publ. Zool. Vol. 46. P. 317–368.
- Richmond C.A., Lucas F.A. The fossil birds of North America // American Ornithologists' Union. Check-list of North American Birds. Third Edition. New York: American Ornithologists' Union, 1910. P. 375–393.
- Rincón A.D., Stucchi M. Primer registro de la familia Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) para Venezuela // Bol. Soc. Venezolana Espeleol. 2003. Vol. 37. P. 27–30.
- Ripley S.D. Subfamily Turdinae, Thrushes // Check-list of birds of the world. Vol. 10 / Eds. E. Mayr, R.A. Paynter. Massachusetts: Mus. Comp. Zool, 1964. P. 13–227.
- Rothausen K. Fossile Flamingos im Tertiär des Mainzer Beckens // Zeitschr. Rhein. Naturforsch. Gesell. Mainz. 1966. № 4. S. 26–31.
- Salinas-Saavedra M., Gonzalez-Cabrera C., Ossa-Fuentes L. et al. New developmental evidence supports a homeotic frameshift of digit identity in the evolution of the bird wing // Front. Zool. 2014. Vol. 11: 33. DOI:10.1186/1742-9994-11-33
- Sánchez Marco A. Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean Region and Paleoclimatic interpretation // Ardeola. 2004. Vol. 51. P. 91–132.
- Sánchez Marco A. *Miophasianus* and *Palaeoperdix* (Galliformes, Aves) from three Miocene localities in Spain // Estud. Geol. 2006. Vol. 62. № 1. P. 249–256.
- Sánchez Marco A. New occurrences of the extinct vulture *Gyps melitensis* (Falconiformes, Aves) and a reappraisal of the paleospecies // J. Vertebr. Paleontol. 2007. Vol. 27. № 4. P. 1057–1061.
- Sánchez Marco A. New Iberian Galliformes and reappraisal of some Pliocene and Pleistocene Eurasian taxa // J. Vertebr. Paleontol. 2009. Vol. 29. P. 1148–1161.
- Scherler L., Mennecart B., Hiard F., Becker D. Evolutionary history of hoofed mammals during the Oligocene–Miocene transition in Western Europe // Swiss J. Geosci. 2013. Vol. 106. P. 349–369.
- Seeley H.G. Prof. Carl Vogt on the Archaeopteryx // Geol. Mag. 1881. Vol. 2. P. 300–309.
- Seki R., Kamiyama N., Tadokoro A., Nomura N., Tsuihiji T. et al. Evolutionary and developmental aspects of avian-specific traits in limb skeletal pattern // Zool. Sci. 2012. Vol. 29. P. 631–644.
- Sereno P.C. The origin and evolution of dinosaurs // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 1997. Vol. 25. P. 435–489.
- Sereno P.C. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 1998. Bd 210. S. 41–83.
- Sereno P.C., Rao Ch. Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the lower cretaceous of china // Science. 1992. Vol. 255. № 5046. P. 845–848.
- Sharma P.P., Wheeler W.C. Revenant clades in historical biogeography: the geology of New Zealand predisposes endemic clades to root age shifts // J. Biogeogr. 2013. Vol. 40. № 8. P. 1609–1618.
- Short L.L. A new anseriform genus and species from the Nebraska Pliocene // Auk. 1970. Vol. 87. № 3. P. 537–543.
- Shuvalov V.F. The Cretaceous stratigraphy and palaeobiogeography of Mongolia // The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M.

- Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 256–278.
- Siegel-Causey D.* Phylogeny of Phalacrocoracidae // *Condor*. 1988. Vol. 90. P. 885–905.
- Smith J.V., Braun E.L., Kimball R.T.* Ratite nonmonophyly: independent evidence from 40 novel loci // *Syst. Biol.* 2013. Vol. 62. № 1. P. 35–49.
- Smith N.D.* Phylogenetic analysis of pelecaniiformes (aves) based on osteological data: implications for water-bird phylogeny and fossil calibration studies // *PLoS One*. 2010. Vol. 5: e13354. DOI: 10.1371/journal.pone.0013354
- Smith N.D., Grande L., Clarke J.A.* A new species of Threskiornithidae-like bird (Aves, Ciconiiformes) from the Green River Formation (Eocene) of Wyoming // *J. Vertebr. Paleontol.* 2013. Vol. 33. P. 363–381.
- Spulski B.* *Odontopteryx longirostris* n. sp. // *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Monatsber.* 1910. S. 507–521.
- Stejneger L.* Birds // *The standard natural history*. Vol. 4 / Ed. J.S. Kingsley. Boston, 1885. 558 p.
- Steadman D.W.* Extinction and biogeography of tropical Pacific birds. Chicago; London: Univ. Chicago Press, 2006. 594 p.
- Stewart J.R.* An evolutionary study of some archaeologically significant avian taxa in the quaternary of the Western Palearctic. Oxford: Archaeopress, 2007. 272 p.
- Stidham T.A., Ni X.-J.* Large anseriform (Aves: Anatidae: Romainvillinae?) fossils from the Late Eocene of Xinjiang, China // *Vertebr. Palasiat.* 2014. Vol. 52. № 1. P. 98–111.
- Storer R.W.* The fossil loon, *Colymboides minutus* // *Condor*. 1956. Vol. 58. P. 413–426.
- Storer R.W.* Order Gaviiformes. Order Podicipediformes // *Check-list of birds of the world*, vol. 1, 2nd edition / Eds. E. Mayr, G.W. Cambridge, MA: Cottrel. Mus. Comp. Zool, 1979. P. 135–155.
- Stresemann E., Amadon D.* Order Falconiformes // *Check-list of birds of the world*. Vol. 1, 2nd edition / Eds. E. Mayr, G.W. Cambridge, MA: Cottrel. Mus. Comp. Zool, 1979. P. 271–424.
- Švec P.* Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), Western Bohemia // *Časop. mineral. geol.* 1980. Vol. 25. № 4. P. 377–387.
- Švec P.* Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), Western Bohemia. Part II // *Časop. mineral. geol.* 1981. Vol. 26. № 1. P. 45–56.
- Švec P.* Two new species of diving birds from the Lower Miocene of Czechoslovakia // *Časop. mineral. geol.* 1982. Vol. 27. № 3. P. 243–260.
- Tambussi C.P., Degrange F.J.* South American and Antarctic continental Cenozoic birds. Paleobiogeographic affinities and disparities. Dordrecht; Heidelberg; New York; London: Springer, 2013. 113 p.
- Thulborn R.A.* The avian relationships of *Archaeopteryx*, and the origin of birds // *Zool. J. Linnean Soc.* 1984. Vol. 82. № 1–2. P. 119–158.
- Tokaryk T.T.* A toothed bird *Hesperornis* sp. (*Hesperornithiformes*) from the Pierre Shale (Late Cretaceous) of Saskatchewan // *Canad. Field-Natur.* 1998. Vol. 113. P. 670–672.
- Tokaryk T.T., Cumbaa S.L., Storer J.E.* Early Late Cretaceous birds from Saskatchewan, Canada: the oldest diverse avifauna known from North America // *J. Vertebr. Paleontol.* 1997. Vol. 17. № 1. P. 172–176.
- Tonni E.P., Noriega J.* Los cóndores (*Ciconiiformes*, *Vulturidae*) de la región Pampeana de la Argentina durante el Cenozoico Tardío: Distribución, Interacciones y extinciones // *Ameghiniana*. 1998. Vol. 35. P. 141–150.
- Tyrberg T.* Pleistocene birds of the Palearctic: a catalogue. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithological Club, 1998. 720 p.
- Turner A.H., Makovicky P.J., Norell M.A.* A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny // *Bull. Amer. Mus. Natural Hist.* 2012. Vol. 371. P. 1–206.
- Vekua A.* Giant ostrich in Dmanisi fauna // *Bull. Geor. Nation. Acad. Sci.* 2013. Vol. 7. P. 143–148.
- Villalta J.F. de.* Las aves fósiles del Mioceno español // *Bol. Real Soc. Española Histor. Natur. Geol.* 1963. Vol. 61. P. 263–285.
- Villalta J.F. de, Crusafont Pairó M.* Sobre algunas aves fósiles de Cataluña // *Not. Comunic. Inst. Geol. Minero España*. 1950. Vol. 20. P. 143–156.
- Vislobokova I.A.* Eocene – early Miocene ruminants in Asia // *Actes du Congrès Biochrom'97* / Eds. J.-P. Aguilar, S. Legendre, J. Michaux. Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier. 1997. Vol. 21. P. 215–223.
- Walker C.A.* New subclass of birds from the Cretaceous of South America // *Nature*. 1981. Vol. 292. P. 51–53.
- Walsh S.A., Hume J.P.* A new neogene marine avian assemblage from North-Central Chile // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. Vol. 21. № 3. P. 484–491.
- Walsh S., Milner A.* Evolution of the avian brain and senses // *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds* / Eds. G. Dyke, G. Kaiser. London: John Wiley & Sons, Ltd, 2011. P. 282–305.
- Wang M., Mayr G., Zhang J., Zhou Z.* Two new skeletons of the enigmatic, rail-like avian taxon *Songzia* Hou, 1990 (*Songziidae*) from the early Eocene of China // *Alcheringa*. 2012a. Vol. 36. № 4. P. 487–499.
- Wang M., Mayr G., Zhang J., Zhou Z.* New bird remains from the Middle Eocene of Guangdong, China // *Acta Palaeontol. Polon.* 2012b. Vol. 57. № 3. P. 519–526.
- Wang M., O'Connor J.K., Zhou Z.* A new robust enantiornithine bird from the Lower Cretaceous of China with scansorial adaptations // *J. Vertebr. Paleontol.* 2014a. Vol. 34. № 3. P. 657–671.
- Wang M., Zhou Z., O'Connor J.K., Zelenkov N.V.* A new diverse enantiornithine family (*Bohaiornithidae* fam. nov.) from the Lower Cretaceous of China with information from two new species // *Vertebr. Palasiat.* 2014b. Vol. 52. № 1. P. 31–76.
- Wang N., Braun E.L., Kimball R.T.* Testing hypotheses about the sister group of the Passeriformes using an independent 30-locus data set // *Mol. Biol. Evol.* 2012. Vol. 29. P. 737–750.

- Wang Y.-M., O'Connor J.K., Li D.-Q., You H.-L. Previously unrecognized Ornithuromorph bird diversity in the Early Cretaceous Changma Basin, Gansu Province, Northwestern China // PLoS ONE. 2013. Vol. 8: e77693. DOI: 10.1371/journal.pone.0077693
- Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. (eds.) Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology. New York: Columbia Univ. Press, 2013. 732 p.
- Warheit K.I. The seabird fossil record and the role of paleontology in understanding seabird community structure // Biology of marine birds / Ed. E.A. Schreiber, J. Burger Boca Raton. London; N.Y.; Washington, D.C.: CRC Press, 2002. P. 17–55.
- Watson G.E., Traylor M.A., Mayr E. Family Sylviidae, Old World Warblers // Check-list of birds of the World. Vol. 11 / Eds. E. Mayr, G.W. Cottrell. Cambridge; Massachusetts: Mus. Compar. Zool., 1986. P. 3–294.
- Weesie P.D.M. The Quaternary avifauna of Crete, Greece // Palaeovertebrata. 1988. Vol. 18. P. 1–94.
- Wellnhofer P. Das fünfte Skelettexemplar von *Archaeopteryx* // Palaeontographica A. 1974. Bd 147. S. 169–216.
- Wellnhofer P. *Archaeopteryx*. The icon of evolution. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2009. 208 p.
- Wetmore A. Fossil birds from the Green River deposits of Eastern Utah // Ann. Carnegie Mus. 1926. Vol. 16. P. 392–394.
- Wetmore A. The systematic position of the fossil bird *Cyphornis magnus* // Bull. Canada Depart. Mines. 1928. № 49. P. 1–4.
- Wetmore A. Two primitive rails from the Eocene of Colorado and Wyoming // Condor. 1931. Vol. 33. P. 107–109.
- Wetmore A. The status of *Minerva antiqua*, *Aquila ferrox*, and *Aquila lydekkeri* as fossil birds // Amer. Museum Novitat. 1933. № 680. P. 1–4.
- Wetmore A. Fossil birds from Mongolia and China // Amer. Mus. Novitat. 1934. № 711. P. 1–16.
- Wetmore A. Another fossil owl from the Eocene of Wyoming // Proc. U.S. Nation. Museum. 1938. Vol. 85. № 3031. P. 27–29.
- Wetmore A. A classification for the birds of the world // Smithsonian Misc. Coll. 1960. Vol. 139. № 1. P. 1–37.
- Widhalm J. Die fossilen Vögel-knochen der Odessaer Steppen-Kalk-Steinbrüche an der Neuen Slobodka bei Odessa // Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт. 1886. Т. X. Вып. II. Приложение. С. 1–9.
- Witmer L.M. The role of *Protoavis* in the debate on avian origins / Eds. J. Gauthier, L.M. Gall. New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 537–548.
- Witmer L.M. An icon knocked from its perch // Nature. 2011. Vol. 475. P. 458–459.
- Worthy T.H. Pliocene waterfowl (Aves: Anseriformes) from South Australia and a new genus and species // Emu. 2008. Vol. 108. P. 153–165.
- Worthy T.H. Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // Zool. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 156. № 2. P. 411–454.
- Worthy T.H. Descriptions and phylogenetic relationships of a new genus and two new species of Oligo-Miocene cormorants (Aves: Phalacrocoracidae) from Australia // Zool. J. Linn. Soc. 2011. Vol. 163. P. 277–314.
- Worthy T.H., Lee M.S.Y. Affinities of Miocene waterfowl (Anatidae: Manuherikia, Dunstanetta and Miotadorna) from the St Bathans Fauna, New Zealand // Palaeontology. 2008. Vol. 51. № 3. P. 677–708.
- Worthy T.H., Scofield R.P. Twenty-first century advances in knowledge of the biology of moa (Aves: Dinornithiformes): a new morphological analysis and moa diagnoses revised // New Zeal. J. Zool. 2012. Vol. 39. № 2. P. 87–153.
- Worthy T.H., Tennyson A.J.D., Jones C. et al. Miocene waterfowl and other birds from central Otago, New Zealand // J. Syst. Palaeontol. 2007. Vol. 5. № 1. P. 1–39.
- Worthy T.H., Tennyson A.J.D., Archer M., Scofield R.P. First record of *Palaelodus* (Aves: Phoenicopteriformes) from New Zealand // Rec. Austral. Mus. 2010. Vol. 62. P. 77–88.
- Worthy T.H., Worthy J.P., Tennyson A.J.D. et al. Miocene fossils show that kiwi (Apteryx, Apterygidae) are probably not phyletic dwarves // Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Intern. Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. U.B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013. P. 63–80.
- Xu X., Mackem S. Tracing the evolution of avian wing digits // Curr. Biol. 2013. Vol. 23. № 12. P. R538–R544.
- Xu X., Pol D. *Archaeopteryx*, paravian phylogenetic analyses, and the use of probability-based methods for palaeontological datasets // J. Syst. Palaeontol. 2014. Vol. 12. № 3. P. 323–334.
- Xu X., You H., Du K., Han F. An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae // Nature. 2011. Vol. 475. № 7357. P. 465–470.
- Xu X., Zhao Q., Norell M. et al. A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin // Chin. Sci. Bull. 2009. Vol. 54. № 3. P. 430–435.
- Yalden D.W., Albarella U. The history of British birds. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2009. 263 p.
- You H., Lamanna M.C., Harris J.D. et al. A nearly modern amphibious bird from the Early Cretaceous of Northwestern China // Science. 2006. Vol. 312. P. 1640–1643.
- Yuri T., Kimball R., Harshman J. et al. Parsimony and model-based analyses of indels in avian nuclear genes reveal congruent and incongruent phylogenetic signals // Biology. 2013. Vol. 2. № 1. P. 419–444.
- Zelenkov N.V. Quaternary birds from Ostantsevaya Cave, Sakhalin Island // Орнитология. 2005. Вып. 32. С. 167–168.
- Zelenkov N.V. New finds and revised taxa of Early Pliocene birds from Western Mongolia // Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Intern. Meet. Soc. Avian Pa-

- leontol. Evol. / Eds. U.B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013a. P. 153–170.
- Zelenkov N.V. Cenozoic phoenicopteriform birds from Central Asia // *Paleontol. J.* 2013b. Vol. 47. № 11. P. 1323–1330.
- Zelenkov N.V., Dyke G.J. The fossil record and evolution of mousebirds (Aves: Coliiformes) // *Palaeontology*. 2008. Vol. 51. № 6. P. 1403–1418.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // *Geobios*. 2012. Vol. 45. P. 323–334.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N., Karhu A.A., Ballmann P. Birds of the Late Pleistocene and Holocene from the Palaeolithic Djuktai Cave site of Yakutia, Eastern Siberia // *Oryctos*. 2008. Vol. 7. P. 213–222.
- Zelenkov N.V., Panteleyev A.V. Three birds taxa (Aves: Phasianidae, Anatidae, Scolopacidae) from the Late Miocene of the Sea of Azov (Southwestern Russia) // *Paläontol. Zeitschr.* 2014. (In press) DOI: 10.1007/s12542-014-0238-0
- Zinoviev A.V. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // *J. Syst. Palaeontol.* 2011. Vol. 9. P. 65–84.
- Zhang F., Zhou Z. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers // *Science*. 2000. Vol. 290. P. 1955–1959.
- Zhang F., Zhou Z., Benton M.J. A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avian flight // *Sci. China Ser. D. Earth Sci.* 2008. Vol. 51. № 5. P. 625–639.
- Zhang F., Zhou Z., Hou L., Gu G. Early diversification of birds: evidence from a new opposite bird // *Chin. Sci. Bull.* 2001. Vol. 46. № 11. P. 945–949.
- Zhang Z., Gao C., Meng Q. et al. Diversification in an Early Cretaceous avian genus: evidence from a new species of *Confuciusornis* from China // *J. Ornithol.* 2009. Vol. 150. P. 783–790.
- Zheng X., Martin L.D., Zhou Z. et al. Fossil evidence of avian crops from the Early Cretaceous of China // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2011. Vol. 108. P. 15904–15907.
- Zheng X., Wang X., O'Connor J.K., Zhou Z. Insight into the early evolution of the avian sternum from juvenile enantiornithines // *Nature comm.* 2012. Vol. 3: 1116. DOI:10.1038/ncomms2104
- Zheng X., O'Connor J.K., Wang X. et al. On the absence of sternal elements in *Anchiornis* (Paraves) and *Sapeornis* (Aves) and the complex early evolution of the avian sternum // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014. (In press.) DOI: 10.1073/pnas.1411070111
- Zhilin M., Karhu A.A. Exploitation of birds in the early Mesolithic of Central Russia // *Acta zool. crac.* 2002. Vol. 45. Spec. iss. P. 109–116.
- Zhou S., O'Connor J.K., Wang M. A new species from an ornithuromorph (Aves: Ornithothoraces) dominated locality of the Jehol Biota // *Chin. Sci. Bull.* 2014. (In press.) DOI: 10.1007/s11434-014-0669-8
- Zhou S., Zhou Z., O'Connor J.K. A new basal beaked ornithurine bird from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China // *Vertebrata Palasiatica*. 2012. Vol. 50. № 1. P. 9–24.
- Zhou Z. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence // *Naturwissenschaften*. 2004. Vol. 91. № 9. P. 455–471.
- Zhou Z., Clarke J., Zhang F. Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine bird // *J. Anat.* 2008a. Vol. 212. P. 565–577.
- Zhou Z., Hou L. The discovery and study of Mesozoic birds in China // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 160–183
- Zhou Z., Zhang F. Largest bird from the Early Cretaceous and its implications for the earliest avian ecological diversification // *Naturwissenschaften*. 2002a. Vol. 89. P. 34–38.
- Zhou Z., Zhang F. A long-tailed, seed-eating bird from the early cretaceous of China // *Nature*. 2002b. Vol. 418. P. 405–409.
- Zhou Z., Zhang F. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China // *Can. J. Earth Sci.* 2003a. Vol. 40. P. 731–747.
- Zhou Z., Zhang F. *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution // *Naturwissenschaften*. 2003b. Vol. 90. № 5. P. 220–225.
- Zhou Z., Zhang F. Mesozoic birds of China – a synoptic review // *Vertebr. Palasiat.* 2006. Vol. 44. № 1. P. 74–98.
- Zhou Z., Zhang F., Hou L. Aves // *The Chinese fossil reptiles and their kin*. 2nd edition / Eds. J. Li, X. Wu, F. Zhang. Beijing: Science Press, 2008b. P. 337–378.
- Zusi R.L., Livezey B.C. Variation in the os palatinum and its structural relation to the Palatum osseum of birds (Aves) // *Ann. Carnegie Museum Natur. History*. 2006. Vol. 75. № 3. P. 137–180.

Алфавитный указатель родовых названий

A

Abavornis 128, 129
Accipiter 246, 248, 249
Adelalopus 193, 194
Adzhosuchus 23
Aegotheles 99
Aegyptus **245**
Agnopterus **194**, 195
Aix 173, **174**
Alasio 243
Alca 232
Alectoris **183**–185, 188–190
Alexornis 112, 123
Allognathosuchus 42
Alopochen 166, 167, 176
Ambiortus 55, 94, 96, 114, 133, **135**–137
Ammoperdix 183, 184, 188
Amphicotylus 30
Amphipelargus 217, 218
Anas 99, 157, 158, 166, 167, **170**–176
Anchiornis 46, 47, 49, 92, 93
Anhinga 99, 100
Anser 161, **162**–165, 178, 179
Anserobranta 157, **166**, 169,
Anteophthalmosuchus 30
Anthus 253, 258
Apsaravis 94, 109, 132, **133**
Aquila 86
Arborophila 188
Archaeopteryx 46, 51–54, 88, 89, 92, 93, 117
Archaeorhynchus 55
Ardea 99, 207, **208**, 209
Ardeagranda **207**
Arenysuchus 39
Argillornis 150
Argornis **238**
Argochampsia 37
Artzosuchus 24, **25**, 42, 43
Asiahesperornis 138, **139**, 140
Asiatosuchus 39, 40, 42
Asiavis 150, **152**
Asio 225, **242**–244
Asturina 246
Aurornis 93
Aurorornis **240**, 241
Australocorax 205
Avisaurus 112, 113, 115
Aythya 165, **168**, 169

B

Balearica 213, 227

Bantamyx **182**, 183
Baptornis 137, 140, 141, 263
Beipiaosaurus 48, 49
Bernissartia 29
Boluochia 113
Bonibernicla **161**
Borealosuchus 37
Borvocarbo 203
Brachyuranochampsia 39
Branta 161, 164, 178, 205, 261
Brodavis **142**
Bubo **243**, 244
Bucephala 166
Butastur 246, 249
Buteo 246, **247**–249

C

Cairina 173
Calandrella **251**
Calcarius **258**
Calidris 228, **229**, 230
Calsoyasuchus 30
Canadaga 138
Carduelis 257
Cariama 99
Caspidotornis 150, **151**, 152, 192
Catenoleimus 129
Cathayornis 112, 113
Caudipteryx 48
Cerebavis **263**, 264
Champsosaurus 7, 8, 10
Changchengornis 54
Chaoyangia 55
Changchengornis 111
Charactosuchus 39
Chariotis 235
Chauvireria 184, 185
Chenoanas **174**
Chenonetta 173
Chlamydotis 234–236
Chloephaga 176
Ciconia 99, **210**
Clangula 99, 166
Cochlearius 207
Coltonia 156
Columba **236**, 237
Colymbiculus **198**, 199, 261
Colymboides **198**
Compsognathus 88
Concornis 112, 113
Confuciusornis 54, 90, 111

Coniornis 139
Corvus **255**, 256
Coturnix 181, 182, 185, 191
Crex 224–226
Cricosaurus 29
Crocodylus 39
Crypturellus 99
Cteniogenys 7, 8, **9**, 10, 14
Cygnanser 159
Cygnavus **158**
Cygnopterus 192, 194, 195
Cygnus **159**–161, 163, 164, 167, 168
Cyphornis 150
Cypselavus 238, 239
Cyrtonyx 99
D
Dakosaurus 29
Dasornis **150**–151, 153, 227
Denazinosuchus 30
Dendrochen 158, 175, 176
Dendrocygna 171
Diplocynodon 42
Dollosuchoides 39
Dyspetornis 198
E
Egretta 207
Elsornis **122**
Emberiza **257**
Enantiornis 112, 113, 124, 126—129
Eobalearica **226**, 227
Eoconfuciusornis 111
Eocrex **227**, 228
Eodromaeus 46
Eogavialis 37
Eogrus 211, **212**, 213, 214, 226, 227
Eoraptor 46, 50
Eopengornis 114
Eopuffinus **200**
Eostrix **240**
Eosuchus 37
Eotomistoma multidentatum 7
Ephippiorhynchus 210
Epidendrosaurus 48
Epidexipteryx 47
Eremophila **251**
Ereunetes 229
Ergilornis 211, **214**, 215, 217
Erolia 229
Euthoracosaurus 37
Eutretauranosuchus 30
Evgenavis 110, **111**
Explorornis 127, 129
F
Falco **250**
Ferganosuchus **39**, 40

Fortungavis 112
Francolinus 184, 185, 186
Fruitachampsia 22, 23
G
Gallinula 225
Gallornis 55
Gallus 86, 180, 184, **189**, 190
Gansus 55, 94, 130, 133
Garrulus **254**
Gavia 99, 198, **199**
Gavialosuchus 39
Geosaurus 29
Gigantornis 150, 153
Glareola 99
Gobihierax 192
Gobioolithus 120
Gobiosuchus 19, **20**, 21, 22, 25, 42, 43
Gobipipus 88, 115, **120**
Gobipteryx 88, 112, 113, **115**–122, 125, 129
Goniopholis 30
Graculus 202–204
Grus 213, **221**, 222, 227
Gryzaja **235**, 236
Guguschia 152, **192**
Gurilynia 90, **126**
Gypaetus **245**
Gyps 245
H
Haliaeetus **246**, 247
Haliaeetus 206
Hargeria 138
Headonornis 154
Heliornis 99
Herrerasaurus 46, 50
Hesperornis 137, **138**, 139, 141
Heteroanser **161**, 162
Heterochen 161, 162
Heterostrix 241, **242**
Hieraaetus 249
Hirundo **251**, 252
Holbotia 128
Hollanda **131**
Holops 37
Hongshanornis 55
Horezmavis 55, **263**
Horusornis 246
Hulkepholis 30
Hydrornis 198
Hylaeochampsia 19, 36
Hyphalosaurus 7, 8
I
Iberomesornis 112, 113
Ichthyaetus 233
Ichthyornis 125, 126–128, 265
Idiornis 194

Iguanodon 88
Ikechosaurus 7, 8, 10, 12
Incolornis 88, **126**–129
Ioriotis **233**
Irenosaurus 7, 8, 9, **13**
Isisfordia 19, 36
J
Jeholornis 92, 93, 102
Jianchangornis 55
Jinzhouornis 111
Judinornis 140, **141**
Jungornis 238, **239**
K
Kansajsuchus 30, **31**, 32, 35, 36
Karatausuchus **35**
Kentisuchus 39
Ketupa 244
Kholbotiaka 128
Khurendukhosaurus 7, 8, 9, **12**, 13, 14
Kievornis 86, 260
Kiyasuchus 22, 23, **24**
Kizylkumavis **123**–125, 262
Kuszholia **264**, 265
L
Lambrechtia 183
Laornis 260
Larus 99, 202, 232, 233, 261
Lazarussuchus 7, 8, 9
Lenesornis **125**, 128
Leptoptilos 99, **210**
Lestornis 138
Leucogeranus 221
Liaoningornis 55
Limicorallus **202**, 204
Limnodromus **230**
Limnofregata 202
Limosa **228**
Limusaurus 50
Lithoptila 197
Lithornis 150
Longicrusavis 55
Longipteryx 113
Longirostravis 113
Lophogallus **190**
Lophura 187
Lutetodontopteryx 150, **152**
M
Machetes 229
Machimosaurus 28
Macrodonopteryx 150
Macrorhamphus 230
Manracosuchus 42
Manuherikia 176
Mareca 170
Maroccosuchus 39
Masillacoliis 97
Megadontosuchus 39
Megagallinula 198
Megalosaurus 88
Megaloscelornis 143, 146
Megapaloelodus 193, 194
Melopsittacus 100
Mergellus **165**
Mergus 99
Metriorhynchus 28
Microcarbo **204**, 205
Micropalma 229
Microraptor 48, 50
Milvus 248
Minerva 239, 240
Miobaptus 196, 197
Miocorax 205
Miogallus **188**
Mionetta **157**, 158
Mioquerquedula **169**, 170
Miootis **233**
Miopelecanus 201
Miophasianus 188
Miopica **254**
Mioporphyrula **223**, 223
Mirolia **228**, 229
Monjurosuchus 7, 8
Morus 64
Motacilla **252**
Murunkus **200**
Mycteria 99
Mystiornis **130**, 131
N
Nanantius 88, 113, 115, **117**–121, 124–126, 128
Nannosuchus 30
Nautilornis 156
Nectornis 203, 205
Neotis 236
Neptuniavis 150
Neptunidraco 29
Neuquenornis 112, 113
Neuquensuchus 19
Noguerornis 113, 130
Nogusunna **177**
Nomingia 49
Nominosuchus 22, 23, **24**
Nyctanassa **208**, 209
Nycticorax 210
Nucifraga 256
Nycora 179
O
Odontopteryx 149–151, 153
Oenanthe 258, 259
Oligocorax 202, 203
Oligostrix 240

Olor 159, 163, 164
Orthocnemus 194
Otis **234**, 235, 236
Otus 243
Otogornis 55, 135
Oviraptor 88
P
Pachystropheus 7, 8, 9
Pachystruthio 143
Palaelodus **193**, 194, 222
Palaeoaramides 222, 223, 224, 226
Palaeochenoides 150
Palaeocrex 260
Palaeocryptonyx 183–185, 191
Palaeocursornis 55
Palaeogrus 226
Palaeoperdix 183, 188
Palaeoplancus 246
Palaeorallus 192
Palaeortyx 181–183, 185, 188, 191, 192
Palaeospiza 97
Palaeostruthio 261, 262
Palescyvus 239
Parabuteo 246
Paracorax 205
Paradoxornis **253**
Parahesperornis 138, 140
Paralligator **33**, 34, 36
Paraortygometra **223**
Parargornis 238
Parascaniornis 141
Paratomistoma 39
Parvelorius 231
Pasquiaornis 141
Passer 102, 129
Pastushkinia **224**
Patagopteryx 94, 110
Pavo **179**–181, 187
Pedopenna 49
Peipehsuchus 28, 43
Pelagornis 149, 150, 227
Pelagosaurus 28
Pelecanoides 99
Pelecanus **201**, 202
Penghusuchus 39
Pengornis 114, 143
Perdix **186**–188
Petrosushkinia **249**
Phaethusavis 197
Phalacracorax 100, 203, 204, **205**–207
Phalaropus **232**
Phasianus 187, 188, 190
Philomachus 228
Philydrosaurus 7–9
Phoeniconaias 99

Phoenicopterus 99
Pica **254**, 255, 256
Picus **259**
Pinguinus **232**
Plateosaurus 88
Platysuchus 28
Pliocalcarius **257**
Pliocarbo 205, 206
Pliogallus 184, 185
Plioperdix 181, 184, **184**–187, 191
Podiceps **196**
Porphyryla 223
Porzana **225**, 226
Potamornis 138
Praeornis **264**
Presbyornis 153, **156**, 157
Pristichampsus **38**, 39
Proanser 166, **167**–168
Probalearica 222
Prodiplacynodon 39
Proergilornis 214, 215
Progrus 212
Prophaethon 197
Promilio 248
Protarchaeopteryx 48
Protoavis 56, 89
Protomelanitta **165**, 168, 178
Protopteryx 114
Protostrix 240
Pseudodontornis 149, **151**
Pyrrhocorax **255**
Q
Querquedula 158
R
Rahonavis 92
Rallus 223, 224, 225
Rapaxavis 113
Rhacheosaurus 29
Rhamphosuchus 39
Rhodopechys 257
Rhodospiza **256**, 257
Rollulus 188
Rustaviornis 191, 192
S
Saintandrea 158
Sajkanosuchus 42
Samrukia 265
Sapeornis 54
Sarcogeranus 221
Saurornithoides 266
Saxicola **253**
Sazavis 88, **125**
Scansoriopteryx 48
Schizooura 109, 132
Scolopacimilis 231

Scolopax 86, **230**, 231, 261
Serinus 257
Shamosuchus 29, 31, 33, **34–36**
Shantungosuchus 19
Shanweinia 113
Sharganetta **176–178**
Shartegosuchus 22, **23**, 24
Shokawa 7, 8
Siamosuchus 30
Sibirionetta 170
Sichuanosuchus 19
Simoedosaurus 7, 8, **10–12**
Sinornis 112, 113
Sinornithosaurus 48
Sinosauroptryx 48
Sitta 253, **254**
Somateria 166
Songlingornis 55
Sonogrus 211, **213**, 226, 227
Soroavisaurus 112, 113, 115, 130
Spatula 170, 171
Spheniscus 98
Steneosaurus **28**, 29
Sterna 232
Strigogyps 212
Strix **243**
Struthio 86, **143–148**, 262
Struthiolithus 86, 143, 148, 149
Sunosuchus **30**, 31, 32
Sushkinia 249
Susisuchus 29
Sylvia **253**
Syrmaticus **189–190**
Syrrhaptes **237**, 238
T
Tachybaptus 198
Tadorna **168**, 176
Tagarosuchus 19, **25**, 26
Tadzhikosuchus **41**
Tchoiria 7, 8, **10**, 11, 12, 13
Teleidosaurus 29
Teleosaurus 28, 43
Telmabates 154
Tertiariaporphyru **222–224**
Tetraogallus 184
Tetrax **235**
Teviornis 96, **154–156**
Thecachamps 39
Thiornis 198
Thoracosaurus **37**, 38
Tigrisoma 207
Tologuica **181**, 182, 190
Tomistoma 39, 41
Totanus 231, 232
Toyatamaphimeia 39
Tringa 229, **230**, 231
Tryngites 228
Tshulia **260**
Turanosuchus 31, 32
Turdus **252**
Tutor 246
Tympanonesiotes 150
Tympanuchus 99
Tzaganosuchus 42
U
Urbacodon 265
Urmiornis 87, **217**, 218–221
V
Vanellus 100, **228**
Vegavis 96
Venerator **246**
Volgavis **202**
Vorona 110, 129, 130, 132
W
Waimanu 98
Wyleyia 55
X
Xiaotingia 46, 47, 92, 93
Y
Yanornis 55, 94
Yixianornis 55, 94, 96
Z
Zaraasuchus **20**, 22
Zheroia **259**, 260
Zholsuchus 36
Zhongornis 54, 92
Zhylgaia **197**
Zhyraornis 88, **124**, 126, 127
Zhyrasuchus 27
Zosuchus **26**, 27

СОДЕРЖАНИЕ

Введение (А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков)	5
ОТРЯД CHORISTODERA (П.П. Скучас, М.В. Ефимов)	7
Семейство Cteniogenidae Seiffert, 1973	9
Семейство Simoedosauridae Lemoine, 1884	10
Choristodera <i>incertae sedis</i>	12
Литература	14
НАДОТРЯД CROCODYLIFORMES (П.П. Скучас, М.В. Ефимов, А.С. Резвый)	19
Отряд «Protosuchia» Mook, 1934	19
Семейство Gobiosuchidae Osmólska, 1972	19
Семейство Shartegosuchidae Efimov, 1988	22
Семейство Artzosuchidae Efimov, 1983	24
«Protosuchia» <i>incertae sedis</i>	25
Отряд Mesoeucrocodylia Whetstone et Whybrow, 1983	27
Подотряд Thalattosuchia Fraas, 1901	27
Семейство Teleosauridae Geoffroy Saint-Hilaire, 1831	28
Семейство Metriorhynchidae Fitzinger, 1843	28
Подотряд Neosuchia Benton et Clark, 1988	29
Семейство Goniopholididae Cope, 1875	30
Семейство Paralligatoridae Konzhukova, 1954	33
Neosuchia <i>incertae sedis</i>	34
Инфраотряд Eusuchia Huxley, 1875	36
Надсемейство Gavialoidea Adams, 1854	37
Семейство Pristichampsidae Kuhn, 1968	38
Pristichampsidae <i>incertae sedis</i>	38
Надсемейство Crocodyloidea Cuvier, 1807	39
Семейство Crocodylidae Cuvier, 1807	39
Crocodylia <i>incertae sedis</i>	41
Литература	43
Происхождение птиц (Е.Н. Курочкин)	46
Литература	56
Номенклатура скелета птиц (Н.В. Зеленков)	61
Литература	83
КЛАСС AVES (Н.В. Зеленков, Е.Н. Курочкин)	86
КЛАСС AVES LINNAEUS , 1758	102
ПОДКЛАСС CONFUCIUSORNITHES Zelenkov, nom. nov.	110
Отряд Confuciusornithiformes Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995	110
Семейство Confuciusornithidae Hou, Zhou, Gu et Zhang, 1995	111
ПОДКЛАСС ORNITHOTHORACES CHIAPPE ET CALVO, 1994	111
ИНФРАКЛАСС ENANTIORNITHES Walker, 1981	111
Отряд Gobiapterygiformes Elzanowski, 1974	114
Семейство Gobiapterygidae Elzanowski, 1974	115
Gobiapterygiformes fam. indet.	122
Gobiapterygiformes genus <i>incertae sedis</i>	127
ИНФРАКЛАСС ORNITHURAE Naeckel, 1866	129
ПАРВКЛАСС VORONES Zelenkov, nom. nov.	129
Отряд Mystiornithiformes Kurochkin et al., 2011	130
Семейство Mystiornithidae Kurochkin, Zelenkov, Averianov et Leschinsky, 2011	130
Отряд Hollandiformes Zelenkov, ordo nov.	131
Семейство Hollandidae Zelenkov, fam. nov.	131

ПАРВКЛАСС APSARAVES Zelenkov, parvclass nov.	131
Отряд Apsaraviformes Livezey et Zusi, 2007	133
Семейство Apsaravidae Zelenkov, fam. nov.	133
ПАРВКЛАСС AMBIORTES Zelenkov, parvclass nov.	133
Отряд Ambiortiformes Kurochkin, 1982	133
Семейство Ambiortidae Kurochkin, 1982	135
ПАРВКЛАСС HESPERORNITHES Fürbringer, 1888	137
Отряд Hesperornithiformes Sharpe, 1899	137
Семейство Hesperornithidae Marsh, 1872	138
Семейство Vaptornithidae Richmond et Lucas, 1910	141
Семейство Brodavidae Martin, Kurochkin et Tokaryk, 2012	142
ПАРВКЛАСС PALAEOGNATHAE Pycraft, 1900	142
Надотряд Struthionimorphae Livezey et Zusi, 2007	143
Отряд Struthioniformes Latham, 1790	143
Семейство Struthionidae Vigors, 1825	143
ПАРВКЛАСС NEOGNATHAE Pycraft, 1900	149
Когорта Galloanseres Sibley, Ahlquist et Monroe, 1988	149
Отряд Odontopterygiformes Spulski, 1910	149
Семейство Pelagornithidae Fürbringer, 1888	150
Отряд Anseriformes Vigors, 1825	153
Семейство Presbyornithidae Wetmore, 1926	153
Семейство Anatidae Vigors, 1825	157
<i>Anatidae incertae sedis</i>	163
Отряд Galliformes Temminck, 1820	179
Семейство Phasianidae Horsfield, 1821	179
<i>Galloanseres incertae sedis</i>	192
Когорта Neoaves Sibley et al., 1988	193
Надотряд Phoenicopterimorphae Cracraft, 2013	193
Отряд Phoenicopteriformes Sharpe, 1891	193
Семейство Palaelodidae Stejneger, 1885	193
Семейство Phoenicopteridae Bonaparte, 1831	194
<i>Phoenicopteriformes incertae sedis</i>	195
Отряд Podicipediformes Fürbringer, 1888	196
Семейство Podicipedidae Bonaparte, 1831	196
Надотряд Phaethontimorphae Cracraft, 2013	197
Отряд Phaethontiformes Christidis et Boles, 2008	197
Семейство Prophaethontidae Harrison et Walker, 1976	197
Надотряд Aequornithes Mayr, 2011	198
Отряд Gaviiformes Wetmore et Miller, 1926	198
Семейство Gaviidae Allen, 1897	198
Отряд Procellariiformes Fürbringer, 1888	200
Семейство Procellariidae Boie, 1826	200
<i>Procellariiformes incertae sedis</i>	200
Отряд Pelecaniformes Sharpe, 1891	201
Семейство Pelecanidae Vigors, 1825	201
Семейство Fregatidae Garrod, 1891	202
Семейство Phalacrocoracidae Bonaparte, 1854	202
Отряд Ardeiformes Wagler, 1831	207
Семейство Ardeidae Vigors, 1825	207
Отряд Ciconiiformes Garrod, 1874	210
Семейство Ciconiidae Sundevall, 1836	210
Надотряд Gruimorphae Cracraft, 2013	211
Отряд Gruiformes Vigors, 1825	211
Семейство Eogruidae Wetmore, 1934	211
Семейство Ergilornithidae Kozlova, 1960	214

Семейство Gruidae Vigors, 1825	221
Подотряд Ralli Reichenbach, 1849	222
Семейство Rallidae Rafinesque, 1815	222
Gruiformes <i>incertae sedis</i>	226
Надотряд Charadriiformes Cracraft, 2013	228
Отряд Charadriiformes Huxley, 1867	228
Семейство Charadriidae Vigors, 1825	228
Семейство Scolopacidae Vigors, 1825	228
Семейство Alcidae Vigors, 1825	232
Семейство Laridae Vigors, 1825	232
Надотряд Otidiformes Cracraft, 2013	233
Отряд Otidiformes Wagler, 1830	233
Семейство Otididae Rafinesque, 1815	233
Надотряд Columbiformes Cracraft, 2013	236
Отряд Columbiformes Garrod, 1874	236
Семейство Columbidae Illiger, 1811	236
Отряд Pteroclitiformes Huxley, 1868	237
Семейство Pteroclitidae Bonaparte, 1831	237
Надотряд Strisores Baird, 1858	238
Отряд Aropodiformes Peters, 1940	238
Семейство Cypselavidae Mourer-Chauviré, 2006	238
Семейство Jungornithidae Karhu, 1988	238
Надотряд Strigiformes Cracraft, 2013	239
Отряд Strigiformes Wagler, 1830	239
Семейство Protostrigidae Wetmore, 1933	239
Семейство Heterostigidae Kurochkin et Dyke, 2011	241
Семейство Strigidae Vigors, 1825	242
Надотряд Accipitriformes Cracraft, 2013	245
Отряд Accipitriformes Savigny, 1809	245
Семейство Accipitridae Vieillot, 1816	245
Надотряд Eufalconiformes Suh et al., 2011	249
Отряд Falconiformes Sharpe, 1874	249
Семейство Falconidae Leach, 1820	249
Отряд Passeriformes Linnaeus, 1758	251
Семейство Alaudidae Vigors, 1825	251
Семейство Hirundinidae Rafinesque, 1815	251
Семейство Motacillidae Vigors, 1825	252
Семейство Turdidae Rafinesque, 1815	252
Семейство Muscicapidae Vigors, 1825	253
Семейство Sylviidae Vigors, 1825	253
Семейство Paradoxornithidae Horsfield and Moore, 1854	253
Семейство Sittidae Lesson, 1828	253
Семейство Corvidae Leach, 1820	254
Семейство Sturnidae Rafinesque, 1815	256
Семейство Fringillidae Leach, 1820	256
Семейство Emberizidae Vigors, 1825	257
Passeriformes <i>incertae sedis</i>	258
Надотряд Eucavitates Yuri et al., 2013	259
Отряд Piciformes Meyer et Wolf, 1810	259
Семейство Picidae Vigors, 1825	259
Neognathae <i>incertae sedis</i>	259
Ornithurae <i>incertae sedis</i>	262
Aves <i>incertae sedis</i>	264
Ископаемые позвоночные, ошибочно отнесенные к классу птиц	265
Литература	265

Научное издание

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран

Справочник для палеонтологов, биологов и геологов

Ископаемые рептилии и птицы Часть 3

Подписано к печати 20.04.2015.
Формат 62х94/8. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Бумага офсетная. Уч.-изд. 45,0 п.л. Тираж 700 экз.
ООО “Издательство ГЕОС”
125315, 1-й Амбулаторный пр., 7/3–114
Тел./факс: (495) 959-35-16, (499) 152-19-14, 8 926-222-30-91
e-mail: geos-books@yandex.ru, www.geos-books.ru
Отпечатано с готового оригинал-макета
в ООО “Чебоксарская типография № 1”
428019, г. Чебоксары, пр. И.Яковлева, 15.