УДК 551.88:568.24:598.252.2

К РАЗНООБРАЗИЮ И МОРФОЛОГИИ ANSERINI (AVES: ANATIDAE) ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

© 2020 г. Н. В. Волкова^{а, *}, Н. В. Зеленков^а

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: nvolkova@paleo.ru Поступила в редакцию 10.01.2019 г. После доработки 14.02.2019 г. Принята к публикации 25.03.2019 г.

Описаны ранее не изученные кости гусей (два коракоида и тарсометатарсус) из местонахождения Хиргис-Нур 2 (поздний миоцен Западной Монголии). Впервые отнесенный к Anser devjatkini Kurochkin, 1971 тарсометатарсус указывает на филогенетическую близость этого вымершего вида современным серым гусям; отмеченное ранее сходство с белыми гусями по другим элементам скелета трактуется как плезиоморфное. Морфологический переход от белых к серым гусям сопровождался изменением локомоторных специализаций задней конечности (соотношение адаптации к плаванию и бегу). Два коракоида морфологически отличаются от таковых современных Anser и Branta, но сходны с "Branta" woolfendeni Bickart, 1990 из позднего миоцена Аризоны (США), от которого отличаются крупными размерами. Эти находки представляют отдельный род гусиных, широко распространенный в позднем миоцене Азии и Северной Америки. Обсуждается эволюция и палеогеография гусиных в позднем миоцене. Богатое разнообразие гусиных на местонахождении Хиргис-Нур 2 (не менее 3–4 видов) может объясняться зимовкой этих птиц на крупных водоемах Центральной Азии.

Ключевые слова: Anserini, эволюция, Anser devjatkini, Branta woolfendeni, неоген, поздний миоцен, Монголия

DOI: 10.31857/S0031031X20010146

Гусиные (триба Anserini семейства Anatidae) – одни из характерных представителей современной авифауны. Становление их современного таксономического разнообразия (на родовом уровне) и в целом сообществ гусеобразных, повидимому, имело место в среднем—позднем миоцене, что подтверждается палеонтологической летописью (обзор см.: Зеленков, 2012а, 2014; Zelenkov, 2016) и не противоречит представлениям о времени родовой дифференциации Anatidae по молекулярно-генетическим данным (Sun et al., 2017). В то же время, детали эволюции гусиных в позднем миоцене и в целом эволюционная история группы остаются практически не изученными.

В Азии единственное представительное сообщество гусиных позднего миоцена известно из местонахождения Хиргис-Нур 2 в котловине Больших Озер в Западной Монголии (Певзнер и др., 1982; Девяткин, 1994; Зажигин, Лопатин, 2001; Вангенгейм и др., 2005), откуда описано четыре вида этой группы (Курочкин, 1985; Зеленков, 20126; Зеленков, Курочкин, 2015). Два из них – очень крупные птицы, размером с самку совре-

менного Cygnus melanocoryphus: Heteroanser vicinus (Kurochkin, 1976) и еще один крупный гусь, первоначально определенный как "Anser" liskunae Kurochkin, 1976, но затем перемещенный в Anserini gen. indet. (Зеленков, Курочкин, 2015). Другие два – Bonibernicla ponderosa Kurochkin, 1985 и Anser devjatkini Kurochkin, 1971 – средних размеров гуси, сравнимые с современным А. fabalis (Latham, 1787).

Систематическое положение гусиных из Хиргис-Нур 2 и их морфология остаются плохо изученными. В частности, неясны таксономические взаимоотношения Н. vicinus и другого крупного гуся, остатки которого были исключены (Зеленков, Курочкин, 2015) из А. liskunae из-за сходства с А. arenosus Bickart, 1990, описанного из верхнего миоцена Аризоны, США (Bickart, 1990). Не вполне ясны взаимоотношения А. devjatkini и В. ponderosa. Для обеих форм известны дистальные эпифизы плечевых костей, сходные по размеру, но различающиеся морфологически. Отнесенная к А. devjatkini плечевая кость (экз. ПИН № 3378/124; Зеленков, 2012б) имеет относительно более мелкие размеры по сравнению с другими костями этого вида и, возможно, принадлежала другому гусю. Для плечевой кости В. ponderosa характерна очень глубокая fossa olecrani. что при первоописании послужило причиной отнесения этого вида к Tadornini (Курочкин, 1985). В последующем род Bonibernicla был перенесен в Anserini, при этом Branta woolfendeni Bickart, 1990 из верхнего миоцена Аризоны США был свелен в млалшие синонимы к В. ponderosa (Зеленков, 2012б). Однако сравнение проводилось с единственным экземпляром дистального эпифиза B. woolfendeni, xpaнящимся в Национальном музее естественной истории в Вашингтоне. Массовые материалы по этому таксону хранятся в Американском музее естественной истории в Нью-Йорке и в сравнении не использовались, поэтому сведение B. woolfendeni в младшие синонимы B. ponderosa требует подтверждения.

Среди ранее неизученных материалов, собранных на местонахождении Хиргис-Нур 2 в 1978— 1995 гг. Совместными Советско-Монгольской и Российско-Монгольской палеонтологическими экспедициями, имеются два коракоида и тарсометатарсус гусиных хорошей сохранности, которые описаны в настоящем сообщении. Тарсометатарсус отнесен к А. devjatkini (ранее не был известен для этой формы). Коракоиды несут черты, не свойственные современным Anserini и, таким образом, представляют отдельный род гусиных. Описание и анализ морфологии этих материалов позволяет продвинуться в понимании разнообразия и эволюции гусиных Азии на границе миоцена и плиоцена.

Анатомическая номенклатура в данной работе приведена в соответствии с "Nomina Anatomica Avium" (Baumel et al., 1993) и с "Номенклатурой скелета птиц" (Зеленков, 2015а). Мы используем термин tuberculum brachiale (см. Зеленков, 2015а) как синоним facies articularis clavicularis, поскольку непосредственно сочленовная поверхность для вилочки у Anseriformes не выражена. Для сравнения использованы следующие современные виды из остеологических коллекций Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и Ин-та проблем экологии и эволюции РАН (ИПЭЭ РАН); в скобках — число экземпляров: Anser cygnoides (2); A. fabalis (6), A. albifrons (7), A. erythropus (3), A. anser (8), A. indicus (5), A. caerulescens (4), A. rossii (1); A. canagicus (4), Branta canadensis (2), B. leucopsis (4), B. bernicla (7), B. ruficollis (3), Coscoroba coscoroba (2), Dendrocygna arborea (1), Chloephaga melanoptera (2), Ch. picta (1), Alopochen aegyptiaca (2), Tadorna ferruginea (3), T. tadorna (7).



Рис. 1. Левый тарсометатарсус Anser devjatkini Kurochkin, 1985, экз. ПИН, № 2614/222 из местонахождения Хиргис-Нур 2 (Зап. Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур) с дорсальной (a), вентральной (δ), латеральной (s) и проксимальной (z) сторон. Длина масштабной линейки 1 см.

ОТРЯД ANSERIFORMES СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820 Триба Anserini Vigors, 1825 Род Anser Brisson, 1760

Anser devjatkini Kurochkin, 1971

Апser devjatkini: Курочкин, 1971, с. 64, рис. 3; 1976, с. 58; 1985, с. 35, табл. III, фиг. 1, рис. 11; Мlíkovský, Švec, 1986, с. 264; Зеленков, 20126, с. 62, табл. Х, фиг. 3–6, Зеленков, Курочкин, 2015, с. 162, табл. XV, фиг. 5–7.

Голотип — ПИН, № 2614/28, дистальный эпифиз правого тибиотарсуса; Зап. Монголия, Увс (Убсунурский) аймак, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур (Курочкин, 1971).

Описание. Тарсометатарсус (рис. 1), экз. ПИН, № 2614/222; по общим пропорциям (длина стержня, медиолатеральная ширина стержня и проксимального эпифиза) соответствует таковому A. fabalis. Eminentia intercotylaris c дорсальной стороны субтрапециевидной формы, ее ширина в два раза превышает высоту. Cotyla medialis округлая, практически полностью выступает медиально за медиальный край стержня. Латеральный край cotyla lateralis разрушен. От гипотарсуса сохранились основания cristae hypotarsi. Fossa infracotylaris dorsalis умеренной глубины, ее медиальная стенка крутая и узкая. латеральная пологая и широкая. Foramina vascularia proximalia разнесены, медиальное отверстие расположено несколько проксимальнее латерального, расстояние между ними приблизительно равно трем диаметрам отверстий. Tuberositas m. tibialis cranialis смещены относительно друг друга таким образом, что дистальный край медиальной бугристости расположен на уровне середины латеральной. Crista plantaris lateralis проксимально сильно изогнута в краниальном направлении. Описание других элементов скелета А. devjatkini приведены в работах Е.Н. Курочкина и Н.В. Зеленкова (Курочкин, 1971, 1976, 1985; Зеленков, 20126; Зеленков, Курочкин, 2015).

Размеры. Фактическая медиолатеральная ширина сохранившейся части проксимального эпифиза 16.1 мм; реконструируемая медиолатеральная ширина проксимального эпифиза 16.4 мм. Минимальная медиолатеральная ширина стержня 6.6 мм. Минимальная дорсоплантарная высота стержня 5.9 мм.

Сравнение. От всех современных представителей рода Anser отличается расположением foramina vascularia proximalia: у A. devjatkini они расставлены друг относительно друга на расстояние, приблизительно равное трем диаметрам отверстий, тогда как у современных видов рода Anser отверстия более сближены друг с другом, и расстояние между ними не превышает одного-двух диаметров сосудистых отверстий. Еще одно отличие от современных видов (кроме A. erythropus) заключается во взаимном положении foramina vascularia proximalia – медиальное сосудистое отверстие v A. deviatkini заметно смешено проксимальнее латерального. Экз. ПИН, № 2614/222 отличается от тарсометатарсусов современных серых гусей (Anser s.s.) положением tuberositas m. tibialis cranialis: y A. devjatkini латеральная бугристость сдвинута дистально, в то время как у серых гусей tuberositas m. tibialis cranialis расположены на одном уровне. У белых гусей, объединяемых ранее в подрод Chen и относимых сейчас к базальной диверсификации рода Anser s.l. (см. Gonzalez et al., 2009), положение tuberositas m. tibialis cranialis варьирует. Среди изученных экз. А. canagica и A. cerulescens встречается два состояния: tuberositas или смещены относительно друг друга, как у A. devjatkini, или расположены на одном уровне, как у серых гусей. (Anser s. s.) Ископаемая форма также отличается от белых гусей более коротким и робустным тарсометатарсусом и широкой субтрапециевидной eminentia intercotylaris; у белых гусей eminentia intercotylaris узкая, ее ширина примерно равна высоте.

От ископаемого A. arisonae отличается формой eminentia intercotylaris и положением tuberositas m. tibialis cranialis. У A. arisonae eminentia intercotylaris узкая, как у белых гусей; tuberositas m. tibialis cranialis располагаются практически на одном уровне, как у большинства представителей Anser.

З а м е ч а н и я. Тарсометатарсус А. devjatkini морфологически схож с таковыми современных Anser. Он отличается от тарсометатарсусов Tadorna и Dendrocygna крупными размерами, расширенным относительно стержня проксимальным эпифизом и сдвинутой дистально латеральной бугристостью tuberositas m. tibialis cranialis (у Tadorna и Dendrocygna бугристости оканчиваются дистально на одном уровне). Также при виде с дорсальной стороны отличатся субтрапециевидной формой eminentia intercotylaris, медиолатеральная ширина основания (дистальной части) которой приблизительно в два раза превышает ее проксимодистальную высоту, в то время как у Tadorna и Dendrocygna ширина eminentia intercotylaris примерно равна ее высоте.

От Chloephaga и Alopochen отличается тем, что при виде с латеральной стороны crista plantaris lateralis резко изгибается проксимодорсально, в то время как у Chloephaga и Alopochen она изгибается заметно слабее и субпараллельна дорсальному краю тарсометатарсуса. От Alopochen также отличается округлой формой cotyla medialis и расположенными практически на одном уровне foramina vascularia proximalia. У Alopochen дорсомедиальная часть cotyla medialis образует прямой угол, а латеральное отверстие foramina vascularia proximalia расположено заметно дистальнее. От Chloephaga также отличается меньшими размерами, относительно более коротким и широким стержнем кости, субтрапециевидной eminentia intercotylaris. От Coscoroba отличается меньшими размерами, смещенными относительно друг друга бугристостями m. tibialis cranialis, а также более округлой формой cotyla medialis.

От Branta отличается сдвинутой дистально латеральной бугристостью tuberositas m. tibialis cranialis и более глубокой fossa infracotylaris. Foramina vascularia proximalia у экз. ПИН, № 2614/222 разнесены, в то время как у Branta расстояние между сосудистыми отверстиями не превышает двух диаметров, а чаще равно одному диаметру сосудистого отверстия. Проксимальные сосудистые отверстия у Branta расположены на одном уровне. А. deviatkini также отличается от Branta широкой субтрапециевидной eminentia intercotylaris, которая узкая у Branta. Помимо этого, А. devjatkini крупнее всех изученных Branta, кроме В. canadensis. От ископаемого В. woolfendeni отличается общими пропорциями: у В. woolfendeni тарсометатарсус более тонкий и вытянутый. При приблизительно равной длине стержней тарсометатарсусов проксимальный эпифиз у A. devjatkini заметно шире, чем у B. woolfendeni, a cotyla medialis практически полностью выступает медиально относительно медиального края кости. У B. woolfendeni cotyla medialis выдается за пределы медиального края кости незначительно.

От Heteroanser vicinus отличается меньшими размерами, менее глубокой fossa infracotylaris dorsalis, а также расставленными foramina vascularia proximalia.

Голотип А. devjatkini морфологически более всего схож с тибиотарсусом современных A. caerulescens, от которых отличается более крупными размерами (Курочкин, 1985). Зеленков (2012б) предположил, что A. devjatkini принадлежит к группе белых гусей "Chen" на основании двух признаков, также найденных у A. caerulescens – суженного медиального крыла дистального эпифиза тибиотарсуса и субквадратного tuberculum supracondylare ventrale плечевой кости. Важно, что тарсометатарсус, описанный в настоящей работе, демонстрирует наибольшее сходство с серыми гусями в узком смысле (Anser s.s.) и отличается от белых гусей пропорциями и деталями морфологии. Белые гуси представляют базальную часть диверсификации рода Anser (см. Gonzalez et al., 2009) и, таким образом, сходство с ними может трактоваться как примитивное. С другой стороны, строение тарсометатарсуса, сближающее А. devjatkini с современными серыми гусями, указывает на его продвинутое филогенетическое положение относительно белых гусей. Таким образом, A. devjatkini, по-видимому, представляет более продвинутую форму, чем белые гуси, но более примитивную, чем A. anser, который в настоящее время считается наиболее базальной формой среди современных серых гусей в узком смысле (Gonzalez et al., 2009). При этом принадлежность плечевой кости (экз. ПИН, №3378/124) из более молодого местонахождения Чоно-Хариах K A. devjatkini вызывает сомнения ввиду ее относительно мелких размеров (см. Зеленков, 2012).

Распространение. Верхний миоцен и, возможно (см. выше) нижний плиоцен Западной Монголии.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3222/42, дистальная часть левого тибиотарсуса; экз. ПИН, № 3222/726, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; экз. ПИН, № 2614/222, левый тарсометатарсус без дистального эпифиза — все из типового местонахождения Хиргис-Нур 2, Увс (Убсунурский) аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур; а также экз. ПИН, №3378/124, дистальный эпифиз правой плечевой кости, местонахождение Чоно-Хариах, Ховд (Кобдосский) аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

* * *

Алserini gen. indet. (?Bonibernicla). Из местонахождения Хиргис-Нур 2 известны почти целый правый (экз. ПИН, № 2614/166) и неполный левый (экз. ПИН, № 2614/221) коракоиды, которые, по-видимому, представляют отдельную крупную форму гусиных.

У правого коракоида (экз. ПИН № 2614/166) слегка повреждена вершина angulus medialis и не

сохранился processus lateralis (табл. IX, фиг. 1; см. вклейку). В центре tuberculum brachiale расположена глубокая небольшая по площади впадина с выемкой по дистальному краю. По всей длине, даже в области впадины, tuberculum brachiale нависает над sulcus supracoracoideus. Под tuberculum brachiale на всем ее протяжении расположен ряд небольших пневматических отверстий, которые дорсально граничат с хорошо выраженной ямкой на sulcus supracoracoideus. Плоскость tuberculum brachiale ориентирована почти перпендикулярно плоскости стернального расширения коракоида. При виде с медиальной стороны вентральный край краниальной части стержня коракоида выглядит как узкое ребро, сужающееся до минимальных размеров в области сочленения с tuberculum brachiale. Tuberculum brachiale выступает вентромедиально за пределы вентрального края краниальной части стержня коракоида. Processus procoracoideus небольшой, ориентирован строго медиально. Cotyla scapularis округлая, как у всех гусей, но ее каудальная стенка образует крупный гребень, выступающий дорсально (возможно, индивидуальная вариация). От вершины cotyla scapularis к дорсальной ямке на sulcus supracoracoideus тянется небольшой узкий глубокий желобок. Следов incisura n. supracoracoidei нет. С дорсальной стороны на стернальном расширении коракоида, начинаясь немного каудальнее ргоcessus procoracoideus до facies articularis sternalis, занимает impressio m. sternocoracoidei, включающее пять хорошо выраженных гребней. Три каудальных гребня сближены и ориентированы параллельно друг другу. Два краниальных гребня сильнее наклонены медиокраниально и расставлены примерно в два раза шире, чем каудальные. Facies articularis sternalis типичной для гусей формы, facies externa короткая, заметно выдается над плоскостью кости, вершина этой порции приближена к краю кости.

Экз. ПИН, № 2614/221 представляет собой левый коракоид с разрушенным processus acrocoracoideus (табл. IX, фиг. 2). Этот экземпляр немного крупнее предыдущего, но в целом имеет те же пропорции. Судя по сохранившейся паре мелких пневматических отверстий в дорсальной части sulcus supracoracoideus, небольшие пневматические отверстия были равномерно расположены под tuberculum brachiale, так же как у экз. ПИН, № 2614/166. Дорсально пневматические отверстия граничат с углублением на sulcus supracoracoideus, которое имеет те же размеры и глубину, что и у экз. ПИН, № 2614/166. Вентральный край сохранившейся краниальной части стержня коракоида формирует узкое ребро. Судя по ориентации вентральной поверхности сохранившейся краниальной части коракоида, tuberculum brachiale было развернуто так же, как и у экз. ПИН, № 2614/166. Экз. ПИН, № 2614/221 отличается от экз. ПИН, № 2614/166 более крупным и краниовентрально загнутым processus procoracoideus, отсутствием желобка между дорсальной ямкой sulcus supracoracoideus и вершиной cotyla scapularis, а также отсутствием крупного гребня на каудальной стенке cotyla scapularis. Facies articularis humeralis менее вытянута, чем у экз. ПИН, № 2614/166. Angulus medialis в стернальной части более острый. Оба экземпляра различаются также структурой impressio m. sternocoracoidei: у экз. ПИН, № 2614/221 хорошо выражены только три гребня impressio m. sternocoracoidei, которые сближены друг с другом и ориентированы параллельно.

Размеры экз. ПИН, № 2614/166: длина коракоида от вершины tuberculum brachiale до вершины angulus medialis — 68.1 мм; длина tuberculum brachiale — 13.1 мм; высота tuberculum brachiale — 8.7 мм; ширина facies articularis humeralis — 10.2 мм; минимальная ширина стержня — 8.8 мм. Размеры экз. ПИН, № 2614/221: ширина facies articularis humeralis 9.5 мм; минимальная ширина стержня — 9.0 мм.

Вышеописанные ископаемые коракоиды из Монголии по размерам и пропорциям ближе всего к гусям из трибы Anserini. Коракоиды Dendroсуgna и большинства уток существенно мельче гусиных. У Tadorna, Chloephaga и Alopochen коракоиды более грацильные, с относительно более тонким стержнем и узкой головкой.

У экз. ПИН, № 2614/166 в строении tuberculum brachiale смешаны признаки, характерные для современных Anser и Branta. Общий признак с современными Anser – наличие впадины в центральной части tuberculum brachiale и вырезки на его дистальном крае. Глубина и размер впадины и вырезки у Anser варьируют; у многих видов впадина намного мельче и шире, чем у ископаемой формы. По строению tuberculum brachiale наибольшее сходство экз. ПИН, № 2614/166 проявляет с одним из изученных экз. А. erythropus и с А. rossi. В отличие от экз. ПИН, № 2614/166 и Апser, у большинства изученных современных Branta впадина tuberculum brachiale отсутствует или она крайне мелкая, существенно мельче, чем у экз. ПИН, № 2614/166. Выемка на дистальном крае tuberculum обнаружена только у одного экземпляра B. canadensis и у одного из двух B. bernicla. С Branta ископаемую форму сближает нависание по всей длине tuberculum brachiale над sulcus supracoracoideus. Для некоторых экземпляров Branta, как и для экз. ПИН, № 2614/166, свойственна пневматизация под нависающей частью tuberculum brachiale. Однако у ископаемой формы пневматические отверстия равномерно распределены под tuberculum brachiale на всем ее протяжении, в то время как у Branta они концентрируются под дорсальной частью tuberculum brachiale, а под

вентральной частью пневматические отверстия мелкие и малочисленные, или же вовсе отсутствуют. У всех изученных современных Anser tuberculum brachiale нависает над sulcus supracoracoideus только в дорсальной части, где сконцентрированы пневматические отверстия, часто сливающиеся в единую полость.

У экз. ПИН, № 2614/166 ориентация tuberculum brachiale близка к таковой у современных Branta и у белых гусей; оно ориентировано почти перпендикулярно к плоскости стернального расширения коракоида, но угол между плоскостями отчетливо меньше 90°. У современных Anser плоскость tuberculum brachiale и плоскость стернального расширения формируют угол, близкий к 90°. Острый угол между обсуждаемыми плоскостями характерен для Dendrocygna, Chloephaga, Alopochen и большинства уток. У экз. ПИН, № 2614/166, как и у Branta, но в отличие от Anser, tuberculum brachiale при виде с вентральной стороны заметно выступает за пределы вентрального края краниальной части стержня коракоида.

У описываемых коракоидов при виде с медиальной стороны вентральный край краниальной части стержня коракоида формирует узкое ребро. У экз. ПИН, № 2614/166 вентральный край краниальной части стержня коракоила не расширяется в месте соединения с tuberculum brachiale. У современных Anser, в отличие от экз. ПИН, №№ 2614/166 и 221, вентральный край краниальной части стержня коракоида широкий и расширяется краниально так, что его соединение с tuberculum brachiale занимает вентральную половину последней. У некоторых современных Branta встречается узкий вентральный край краниальной части стержня коракоида, однако, в отличие от ископаемых форм, у Branta, как у Anser, краниальная часть стержня коракоида возвышается над плоскостью sulcus supracoracoideus с медиальной стороны и подходит к вентральной половине tuberculum brachiale. Однако иногда от вентрального края этого стержня отходит узкая лопасть, соединяющаяся с вентральной вершиной tuberculum brachiale.

Ориентация tuberculum brachiale и особенности строения вентрального края краниальной части стержня коракоида отражаются на положении вентральной поверхности краниальной части коракоида. У экз. ПИН, № 2614/166 и Branta она пологая, ориентирована практически параллельно плоскости вентральной поверхности стернального расширения, в то время как у Anser она ориентирована под углом к плоскости стернального расширения.

Форма processus procoracoideus варьирует у некоторых Anserini. У белых гусей этот отросток небольшой, как у экз. ПИН, № 2614/166, и слегка изогнут краниовентрально, как у экз. ПИН, № 2614/221. У Anser прокоракоидный отросток всегда изогнут краниовентрально и его размер варьирует в тех же пределах, что и между двумя ископаемыми экземплярами. У А. cygnoides processus procoracoideus маленький — меньше, чем у экз. ПИН, № 2614/221, и ориентирован медиально, как у экз. ПИН, № 2614/166, но в отличие от остальных гусей. У Branta processus procoracoideus небольшой, а его ориентация варьирует, как у двух ископаемых экземпляров. Наличие или отсутствие желобка, расположенного краниальнее соtyla scapularis, варьирует у Anser и Branta; иногда на месте желобка расположены пневматические отверстия.

Ископаемые коракоиды по размерам соответствуют A. arizonae из верхнего миоцена США. Они также сходны с A. arizonae наличием вырезки на листальном крае tuberculum brachiale и формой и глубиной впадины на tuberculum brachiale. В то же время, между монгольской и американской формами имеется ряд отчетливых морфологических различий. В отличие от коракоидов из Монголии, у A. arizonae, как и у современных Anser, пневматические отверстия концентрируются только в дорсальной части и только в этой области tuberculum brachiale нависает над sulcus supracoracoideus. Как и у современных Anser, у A. arizonae вентральный край краниальной части стержня коракоида широкий.

Описываемые коракоиды заметно меньше, чем таковые А. liskunae и А. arenosus из позднего миоцена Монголии и США, соответственно. Кроме того, коракоиды А. liskunae и А. arenosus морфологически сходны с таковыми современных Anser.

Экз. ПИН, №№ 2614/166 и 221 заметно крупнее, чем Branta woolfendeni из позднего миоцена США (сведена в синонимы Bonibernicla ponderosa; Зеленков, 2012б), но морфологически больше всего сходны именно с этим таксоном. Сходство выражается в общих очертаниях коракоида, размерах и глубине впалины и вырезки на tuberculum brachiale, нависании tuberculum brachiale над sulcus supracoracoideus и в равномерном расположении пневматических отверстий под tuberculum brachiale. Помимо этого, у монгольских коракоидов и у В. woolfendeni вентральный край краниальной части стержня коракоида узкий, a tuberculum brachiale выступает вентромедиально за вентральный край краниальной части стержня коракоида при виде с вентральной стороны.

Таким образом, комбинация признаков, отмеченных для экз. ПИН, №№ 2614/166, 221 и коракоидов В. woolfendeni, не встречается ни у одного из современных родов Anserini. Необычное строение и ориентация tuberculum brachiale, расположение пневматизации каудальнее его, узкий вентральный край краниальной части стержня коракоида – признаки, указывающие на обособленное филогенетическое положение этих форм. Возможно, эти формы можно относить к роду Bonibernicla, поскольку В. woolfendeni был ранее синонимизирован с Bonibernicla ponderosa (Зеленков, 2012б). Действительно, Branta woolfendeni не может быть отнесен к роду Branta, что подтверждается не только особенной морфологией коракоидов, но и деталями строения других костей (наши данные). Так, например, в лопатке В. woolfendeni отсутствует пневматическое отверстие, характерное для всех Anser и Branta (Bickart, 1990). Однако мы пока остерегаемся с уверенностью относить экз. ПИН, №№ 2614/166, 221 и Branta woolfendeni к роду Bonibernicla, поскольку валидность B. ponderosa, известного только по фрагменту плечевой кости, а также отнесение этого вида к Anserini требуют подтверждения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Новые материалы по Anserini из местонахождения Хиргис-Нур 2 указывают на несомненное присутствие двух форм гусей средних размеров в позднем миоцене Монголии. Находка тарсометатарсуса A. devjatkini подтверждает отнесение этого ископаемого вида к современному роду Anser, в то время как два новых коракоида представляют отдельный род, к которому, по всей видимости, также относится и американский вид "Branta" woolfendeni. Еше олин несомненный таксон в составе авифауны Хиргис-Нур 2 – это заметно более крупный Heteroanser vicinus, к которому могут также относиться материалы из этого местонахождения, первоначально определенные как Anser liskunae. Кроме того, неясен таксономический статус и систематическое положение еще одной формы – Bonibernicla ponderosa, которая может оказаться как Anserinae, так и представителем Таdorninae.

Таким образом, общее таксономическое разнообразие Anserini местонахождения Хиргис-Нур 2 составляет не менее 3-4 видов, что не характерно для других миоценовых местонахождений. Такое видовое богатство может отчасти объясняться зимовкой гусей на крупных водоемах Центральной Азии. Именно в позднем миоцене сформировались условия для формирования тундровых ассоциаций на Арктическом шельфе (Velichko, 2005), которые на границе миоцена и плиоцена уже могли быть заселены гусями. С другой стороны, поздний миоцен – время экспансии открытых травянистых биомов во многих регионах Евразии (и других континентов). Диверсификация кроновой группы Anserini, которые массово появляются в палеонтологической летописи именно в это время, может быть связана с освоением биотопов подобного типа.

Особенности строения тарсометатарсуса A. deviatkini свидетельствуют в пользу близости этого вида современным серым гусям в узком смысле, а отмеченное ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, 2012б) сходство с белыми гусями может трактоваться как плезиоморфное. Мозаичная морфология A. deviatkini, характерная в целом для всех переходных таксонов птиц (Зеленков, 2015б), иллюстрирует то, как мог осуществляться эволюционный переход от белых к серым гусям. Более продвинутое строение тарсометатарсуса A. devjatkini при сохранении плезиоморфного строения плечевой кости, по-видимому, свидетельствует о том, что в эволюционном становлении морфотипа серых гусей (Anser s.s.) важную роль играла локомоторная специализация. связанная с функцией задних конечностей. Строение лап гусей, исходя из их образа жизни, должно представлять собой некоторый адаптивный компромисс между ходьбой и плаванием, при этом разные виды могут быть лучше приспособлены к тому или иному виду локомоции. К очень быстрому бегу по суше способны как серые, так и белые гуси, в результате чего отмечается, что даже неспособных к полету линных птиц человеку не удается догнать (Птицы ..., 1952; Портенко, 1972). Тем не менее, очень вероятно, что быстрый бег у гусей с разными пропорциями цевки связан с различными локомоторными затратами.

Два новых коракоида из Хиргис-Нура 2 демонстрируют очень необычную морфологию и сочетают признаки современных Anser и Branta. Морфологически они сходны с "Branta" woolfendeni из позднего миоцена Аризоны США и, по-видимому, принадлежали к тому же роду. Однако к проведенной ранее синонимизации Bonibernicla ponderosa и "Branta" woolfendeni следует относиться с осторожностью, поскольку строение дистального фрагмента плеча Bonibernicla заметно отличается от такового у Anserini.

Независимо от таксономического статуса отдельных форм (напр., Bonibernicla ponderosa), не вызывает сомнений в целом сходный состав фаунистических комплексов гусей Азии и Северной Америки в позднем миоцене — раннем плиоцене (см. также Зеленков, 2012б). На обеих территориях присутствуют крупные (размером с небольшого лебедя) гуси, встречаются виды современного рода Anser, и вместе с ними существуют более древние формы, представители не дожившего до нашего времени рода.

* * *

Авторы благодарны сотрудникам лаб. Исторической экологии ИПЭЭ РАН и особенно А.Б. Савинецкому и О.А. Крылович за дружеское отношение и возможность работать с остеологической коллекцией птиц. Хотелось бы выразить признательность М. Флоренсу (М. Florence, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution) и К. Мелингу (С. Mehling, American Museum of Natural History) за предоставленную возможность изучения ископаемых гусей из позднего миоцена США. Особую благодарность мы выражаем А.А. Карху за рецензию и подробный разбор данной статьи. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-01162 и PalSIRP Sepkoski Grant – 2015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллофранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.

Девяткин Е.В. Магнитостратиграфическая схема кайнозоя Монголии // Стратигр. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 2. С. 35–45.

Птицы Советского Союза. Т. IV/Ред. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. М.: Сов. наука, 1952. 640 с.

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. 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. 20126. № 6. С. 59–71.

Зеленков Н.В. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 10. С. 1173—1185.

Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть З. М.: ГЕОС, 2015а. С. 61–83.

Зеленков Н.В. Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц // Журн. общ. биол. 2015б. Т. 76. № 4. С. 266–279.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс Aves // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть З. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.

Курочкин Е.Н. К авифауне плиоцена Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. н.-и. геол. экспед. 1971. Т. 3. С. 58–67.

Курочкин Е.Н. Новые данные о птицах плиоцена Западной Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. н.-и. геол. экспед. 1976. Вып. 3. С. 51–67.

Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 26).

Певзнер М.А., Вангенгейм Э.А., Жегалло В.И. и др. Корреляция отложений позднего неогена Центральной Азии и Европы по палеомагнитным и биостратигра-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 1 2020

фическим данным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1982. № 6. С. 5–15.

Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Часть 1. Л.: Наука, 1972. 424 с.

Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1993. 779 p.

Bickart K.J. The birds of the late Miocene – early Pliocene Big Sandy Formation, Mohave County, Arizona // Orni-thol. Monogr. 1990. V. 44. P. 1–72.

Gonzalez J., Düttmann H., Wink M. Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae // J. Zool. 2009. V. 279. P. 310–318.

Mlikovský J., Švec P. Review of the Tertiary waterfowl (Aves: Anseridae) of Asia // Věst. čs. Společ. zool. 1986. V. 50. P. 249–272.

Sun Z., Pan T., Hu C. et al. Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // PLoS One. 2017. V. 12. e0184529.

Velichko A.A. General features of the landscape and climate of Northern Eurasia in the Cenozoic // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 2005. V. 382. P. 189–201.

Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // Paleontol. J. 2016. V. 50. \mathbb{N} 12. P. 1421–1433.

Объяснение к таблице ІХ

Коракоиды ископаемых гусиных из позднего миоцена Западной Монголии (фиг. 1, 2) в сравнении с избранными современными представителями Anseriformes с вентральной (а), медиальной (б) и дорсальной (в) сторон.

Фиг. 1, 2. Anserini gen. indet.: 1 – экз. ПИН, № 2614/166; 2 – экз. ПИН, № 2614/221; Увс (Убсунурский) аймак, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

Фиг. 3. Anser anser (L., 1758), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН).

Фиг. 4. А. caerulescens (L., 1758), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН).

Фиг. 5. Branta leucopsis (Bechstein, 1803), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН).

Длина масштабной линейки 1 см.

On the Diversity and Morphology of Anserini (Aves: Anatidae) from the Late Miocene of Western Mongolia

N. V. Volkova, N. V. Zelenkov

New previously unstudied geese bones (two coracoids and tarsometatarsus) are described from the late Miocene locality Khyargas Nuur 2 in Western Mongolia. A tarsometatarsus, previously unknown for *Anser devjatkini* Kurochkin, 1971, indicates close phylogenetic relationships of this extinct species with modern Grey Geese. Previously noted similarity with White Geese is treated as plesiomorphic. Morphological transition from White to Grey Geese thus was associated with changes in locomotor specialization of the hind limb (swimming versus running adaptations). Two coracoids are different from those in modern *Anser* and *Branta*, but are close to "*Branta*" woolfendeni Bickart, 1990 from the late Miocene of Arizona (USA), from which they differ in their bigger size. These latter finds represent a distinct extinct unnamed genus of geese, which was widespread across Central Asia and North America in the late Miocene. Late Miocene evolution and paleogeography of geese is further discussed. A notable diversity of geese at the Khyargas Nuur locality (at least 3–4 species) may be explained by wintering of these birds on the large lakes in Central Asia.

Keywords: Anserini, evolution, Anser devjatkini, Branta woolfendeni, Neogene, Late Miocene, Mongolia



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 1 2020 (ст. Волковой, Зеленкова)