

УДК 568.24:598.25

РЕВИЗИЯ ПАЛЕОЦЕН–ЭОЦЕНОВЫХ МОНГОЛЬСКИХ PRESBYORNITHIDAE (AVES: ANSERIFORMES)

© 2021 г. Н. В. Зеленков*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.09.2020 г.

После доработки 19.11.2020 г.

Принята к публикации 19.11.2020 г.

Остатки ствольных гусеобразных Presbyornithidae доминируют среди материалов по птицам из местонахождения Цаган-Хушу в Южной Монголии (свита наран-булак; верхний палеоцен–нижний эоцен). Ревизия материалов, ранее относимых к Presbyornis, показала, что в действительности они принадлежат двум таксонам Presbyornithidae, а также одному или двум таксонам ствольных фламингообразных (Phoenicopterimorphae). Относительно крупный пресбиорнитид морфологически сходен с мелкими экземплярами Presbyornis pervetus Wetmore, 1926 из нижнего эоцена США. Еще одна мелкая форма здесь описана как *Bumbalavis anatoides* gen. et sp. nov. и представляется морфологически более продвинутой, чем Presbyornis. Таким образом, монгольские материалы не подтверждают наличия существенного размерного диморфизма у Presbyornis. Ствольные Phoenicopterimorphae из Цаган-Хушу предварительно отнесены к Juncitarsidae, к которым относится и голотип Presbyornis mongoliensis Kurochkin et Dyke, 2010.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Центральная Азия, таксономия, эоцен, Presbyornithidae

DOI: 10.31857/S0031031X21030132

Presbyornithidae – вымершее семейство длинноногих околоводных птиц из отряда Anseriformes, известное преимущественно из позднего палеоцена и раннего эоцена Северной и Южной Америки, а также Монголии (см. Ericson, 2000; Stidham, 2001; Mayr, 2009, 2017; Kurochkin, Dyke, 2010; Tambussi, Degrange, 2013; Stidham, Eberle, 2016; Hood et al., 2019 и ссылки в этих работах). Филогенетическое положение пресбиорнитид остается не до конца ясным – они могут представлять либо ствольных Anseriformes (Tambussi et al., 2019), либо относиться к кроновой радиации отряда (Worthy et al., 2017). Предполагается (Зеленков, 2018, 2019), что какие-то пресбиорнитиды могли быть предками современных Anatoidea (клада, включающая в себя, в том числе, Anatidae), поскольку ствольные Anatoidea (вымершее семейство Romainvilliidae) еще демонстрируют плезиоморфное сходство с Presbyornithidae (Mayr, 2008). В то же время, пресбиорнитиды еще не были способны к специализированному фильтрационному питанию мелкими пищевыми объектами, что характерно для современных уток, но при этом уже имели специализированный челюстной аппарат утиного типа (Olson, Feduccia, 1980; Zelenkov, Stidham, 2018).

Хронология существования Presbyornithidae не вполне ясна. Пресбиорнитиды неоднократно определялись по крайне фрагментарным материалам из верхнемеловых (кампан–маастрихтских) отложений (Курочкин, 1988; Kurochkin, 2000; Норе, 2002), однако семейственная и даже отрядная принадлежность меловых находок предполагаемых пресбиорнитид остается неподтвержденной. Принадлежность *Teviornis gobiensis* из маастрихта Монголии (Kurochkin et al., 2002) к отряду Anseriformes была недавно подтверждена (Зеленков, Курочкин, 2015; De Pietri et al., 2016), однако отнесение *Teviornis* к семейству Presbyornithidae может считаться только предварительным, ввиду существования в палеоцене–раннем эоцене ряда ствольных гусеобразных неясного систематического положения (Olson, 1999; Zelenkov, 2018; Tambussi et al., 2019). Более того, сходство с гусеобразными проявляется и у других меловых птиц (напр., Iacsoernis), отнесение которых к этому отряду (и даже кроновой группе современных птиц Neornithes) остается под вопросом (Норе, 2002; Clarke, 2004; Mayr, 2017). К концу эоцена пресбиорнитиды повсеместно исчезают из палеонтологической летописи, но в Австралии aberrantные представители этой линии (род *Wilaru*) доживают до раннего миоцена (De Pietri et al., 2016).

Одна из репрезентативных коллекций ископаемых остатков пресбиорнитид известна из верхнепалеоцен–нижнеоэоценовых отложений свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в Южной Монголии (Kurochkin, Dyke, 2010). Несколько фрагментарных дистальных тарсометатарсусов из Цаган-Хушу были описаны как *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, в то время как еще более 150 костей были указаны как *Presbyornis* sp. (Kurochkin, Dyke, 2010; Зеленков, Курочкин, 2015). Заметная размерная изменчивость пресбиорнитид из Цаган-Хушу была объяснена тем, что данные материалы, по-видимому, представляют из себя смесь нескольких таксонов (Kurochkin, Dyke, 2010; см. также Elzanowski, 2014). Ранее П. Эриксон (Ericson, 2000) предположил, что несколько видов пресбиорнитид могут быть представлены среди материалов по этой группе из нижнего эоцена США, но не исключил и половой диморфизм как объяснение размаха размерной изменчивости.

В этой работе приведены результаты изучения материалов по пресбиорнитидам из местонахождения Цаган-Хушу. Проведенная ревизия показала, что значительная часть выборки в действительности представляет стволовых *Phoenicopterimorphae* и, в частности, может относиться к вымершему семейству *Juncitarsidae* или близким формам. Современные *Phoenicopterimorphae* (фламинго и поганки) заметно отличаются от *Anseriformes* остеологически, однако стволовые раннеэоценовые представители обеих групп характеризовались менее дивергентной морфологией (Feduccia, 1978). Ранее уже отмечалось морфологическое сходство между семействами *Juncitarsidae* и *Presbyornithidae*, которые также сосуществовали в раннем эоцене Северной Америки (Ericson, 1999). Кроме того, в материалах из Цаган-Хушу обнаружен мелкий и морфологически продвинутый представитель пресбиорнитид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Местонахождение Цаган-Хушу расположено в западной части Нэмэгэтинской впадины в 6 км к западу от родника Наран-Булак (Девяткин, 1981; Бадамгарав, Решетов, 1985; Russel, Zhai, 1987). Отложения свиты наран-булак представлены тремя пачками, из которых пачки жигден и наран относят к верхнему палеоцену (век Gashatan), а пачку бумбан – к низам эоцена (Bumbanian; Бадамгарав, Решетов, 1985; Russel, Zhai, 1987; Missiaen, 2011; Ting et al., 2011). Богатая фауна местонахождения, включающая в себя разнообразных млекопитающих, амфибий и рептилий, изучалась многими авторами (обзор фауны см.: Dashzeveg et al., 1998; Lopatin, 2006; Данилов и др., 2017). Из птиц ранее были описаны *Eostrix taganica* Kurochkin et Dyke, 2011 (*Strigiformes*), стволовые *Charadrii-*

formes, *Galliformes* и *Mirandornithes*, а также стволовая гусеобразная птица *Naranbulagornis khun* Zelenkov, 2018 (Hwang et al., 2010; Курочкин, Дайк, 2011; Zelenkov, 2018; Hood et al., 2019). Остатки предполагаемых *Presbyornithidae* наиболее многочисленны в пачке бумбан, но происходят из всех трех пачек свиты наран-булак (Kurochkin, Dyke, 2010) и в данной работе анализируются вместе; различий между материалами из пачки бумбан и немногочисленными материалами из палеоценовых пачек на данный момент не выявлено.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ PRESBYORNIS И JUNCITARSIDAE

Коракоид. Представители *Phoenicopterimorphae* (в том числе, вымершие *Palaelodidae*) надежно отличаются от *Anseriformes* заметно более робустным коракоидом, хотя в целом его общая морфологическая организация сохраняет общий тип с гусеобразными. В то же время, коракоид *Juncitarsus* имел плезиоморфную морфологию и по пропорциям был сходен с таковым пресбиорнитид (Ericson, 1999, рис. 2). Ранее для коракоидов *Juncitarsus* и *Presbyornis* указывались лишь различия в строении медиальной части *processus acrocoracoideus* (в частности, *facies articularis clavicularis*; Ericson, 1999), однако наше исследование индивидуальной изменчивости на примере речных уток (Zelenkov, 2019) показало, что эта часть кости очень вариабельна; таким образом, возможность ее использования с целью различения таксонов может быть ограничена. В связи с этим однозначная таксономическая идентификация коракоидов *Presbyornis* и *Juncitarsidae* из свиты наран-булак, с учетом их фрагментарности, затруднена.

Тем не менее, имеющиеся материалы позволяют установить наличие как минимум двух морфотипов, соответствующих, по-видимому, трем таксонам. Более крупные формы представлены полными коракоидами (экз. ПИН, №№ 3104/46, 47), которые при сходных размерах плечевой суставной части (что, по-видимому, отражает сходные размеры головки плечевой кости) различаются пропорциями и морфологией *angulus medialis* (рис. 1, а, б). При этом общая длина коракоида, по нашим данным (Zelenkov, 2019), – очень стабильный морфологический параметр, и поэтому представляется надежным таксономическим признаком. Экз. ПИН, № 3104/46 имеет более длинный стержень и заостренный *angulus medialis*, в то время как у экз. ПИН, № 3104/47 стержень короче и *angulus medialis* тупой. Наблюдаемая у этих двух экземпляров разница в наклоне *extremitas omalis* может отчасти объясняться деформацией при реставрации экз. ПИН, № 3104/47, однако нельзя исключить, что для экз. ПИН, № 3104/47,

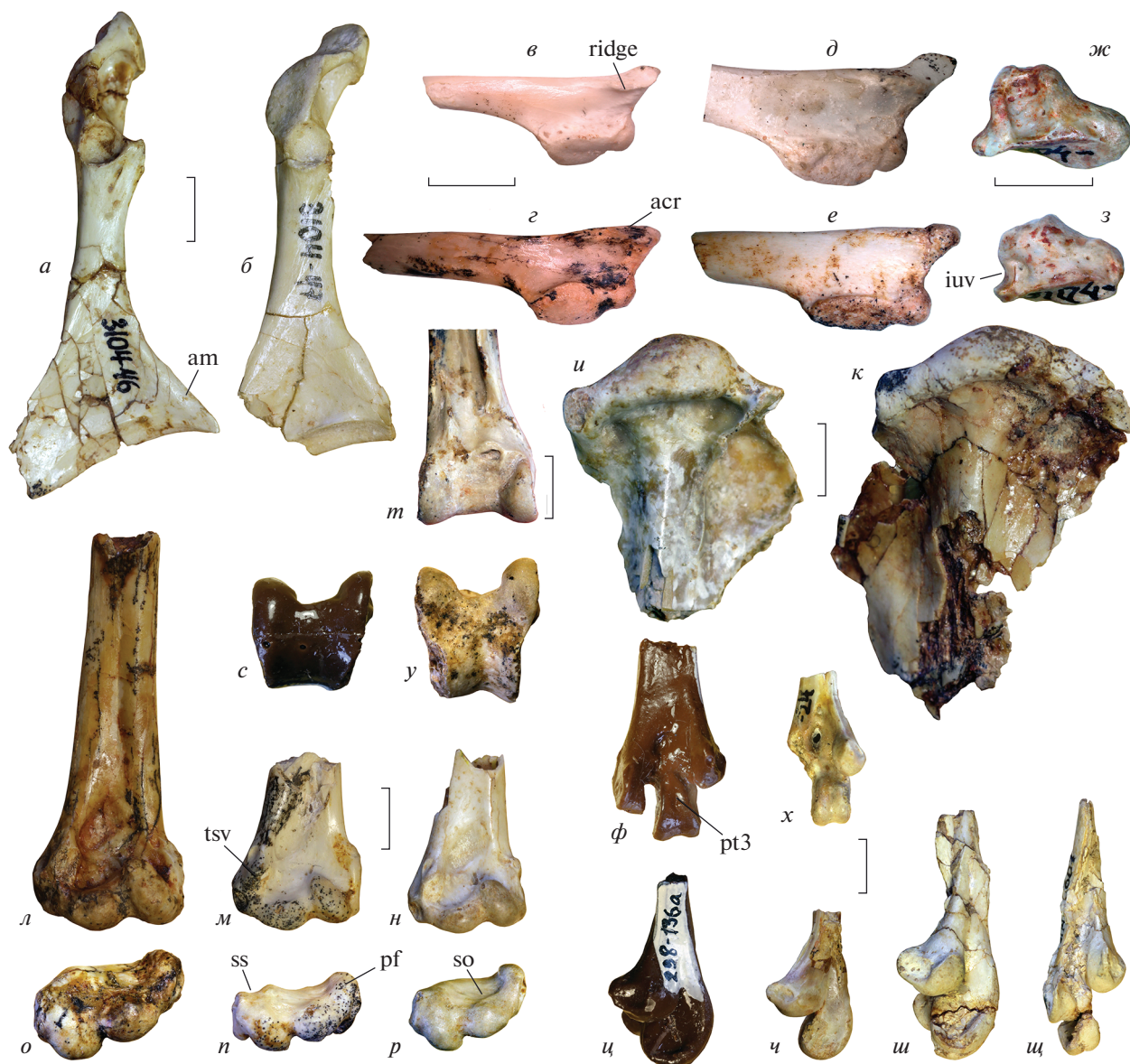


Рис. 1. Presbyornithidae и Phoenicopterimorphae из нижнего эоцена местонахождения Цаган-Хушу (Монголия) в сравнении с Presbyornis sp. (нижний эоцен США): *a, б* – два не идентифицированных морфотипа коракоеидов: *a* – экз. ПИН, № 3104/46; *б* – экз. ПИН, № 3104/47; *в, и, н, р* – *Vumbalavis anatoides* gen. et sp. nov.: *в* – экз. ПИН, № 3104/118, правая лопатка; *и* – голотип ПИН, № 3104/149, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; *н, р* – экз. ПИН, № 3104/214, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *г, е, з, м, н, т, у, х–щ* – Phoenicopterimorphae gen. indet.: *г* – экз. ПИН, № 3104/506, правая лопатка; *е* – экз. ПИН, № 3104/158, правая лопатка; *з* – экз. ПИН, № 3104/586, левая лучевая кость запястья; *м, н* – экз. ПИН, № 3104/148, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *т, у* – экз. ПИН, № 3104/158, дистальный фрагмент левого тибиотарсуса; *х, ч* – экз. ПИН, № 3104/24, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса; *ш, щ* – экз. ПИН, № 3104/607, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса (голотип Presbyornis mongoliensis Kurochkin et Dyke, 2010); *д, ж, к, л, о, с, ф, ц* – Presbyornis sp.: *д* – экз. ПИН, № 3104/158, левая лопатка (отражено); *ж* – экз. ПИН, № 3104/583, левая лучевая кость запястья; *к* – экз. ПИН, № 3104/55, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; *л, о* – экз. ПИН, № 3104/603, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *с* – экз. ПИН, № 298/134 (Presbyornis cf. *P. pervetus*; слепок); *ф, ц* – экз. ПИН, № 298/136 (Presbyornis cf. *P. pervetus*; нижний эоцен США; слепок). Обозначения: *acr* – acromion; *am* – angulus medialis; *iuv* – вырезка для сухожилия *m. ulnometacarpalis ventralis*; *pf* – processus flexorius; *pt3* – плантарная поверхность trochlea metatarsi III; *ridge* – гребень на латеральной поверхности акромиона; *so* – sulcus olecrani; *ss* – sulcus *m. scapulotriceps*; *tsv* – tuberculum supracondylare ventrale; Длина масштабной линейки 0.5 см.

действительно, был характерен несколько более сильный наклон *extremitas omalis* относительно длинной оси кости. Еще один таксон представля-

ют мелкие экземпляры с тонким стержнем (экз. ПИН, №№ 3104/14, 102, 487), сходные с экз. ПИН, № 3104/46 заостренным *angulus medialis*.

Лопатка. Ранее отмечалось (Ericson, 1999), что *Presbyornis* отличается от *Juncitarsus* дорсально выступающим акромионом. У *Phoenicopterimorphae* дорсальный край лопатки ровный (практически не расширяется дорсально) и акромион направлен краниально (рис. 1, асг). Для *Juncitarsus* было характерно более плезиоморфное состояние; акромион все же был несколько отклонен дорсально, однако, действительно, в меньшей степени, чем у *Presbyornis*. Важная черта, характеризующая современных гусеобразных и *Presbyornis*, – наличие характерного латерально направленного ребра, разделяющего акромион на основание и выдающуюся дорсально часть (рис. 1, ridge). У стволых *Phoenicopterimorphae* из Бумбана это ребро либо неявно выражено, либо располагается на самом дорсальном крае акромиона, в то время как у гусеобразных оно смещено вентрально.

Среди материалов, отнесенных ранее к *Presbyornis*, преобладают лопатки с отчетливой морфологией *Anseriformes* – все они, за исключением одного очень мелкого экземпляра (ПИН, № 3104/118), по размерам соответствуют *P. pervetus* (рис. 1, д). Пять экз. (ПИН, №№ 3104/100, 107, 116, 158, 681) относятся к близкому по размеру представителю стволых *Phoenicopterimorphae* (рис. 1, е). Еще четыре экз. (ПИН, №№ 3104/73, 506, 645, 693) представляют мелких стволых *Phoenicopterimorphae* (рис. 1, з).

Плечевая кость (проксимальный эпифиз). Для проксимальной части плечевой кости *Presbyornis* характерно наличие углубления на ее каудальной поверхности непосредственно дистальнее *carut humeri* – таким образом, *carut* нависает над прилегающей частью эпифиза (Ericson, 1999). Для *Juncitarsus* характерно отсутствие подобного углубления. По данному признаку описанный ранее экз. ПИН, № 3104/55, несомненно, относится к *Presbyornis*; у экз. ПИН, № 3104/48 отмеченные углубления не развиты, однако общей морфологией он схож и также, по-видимому, представляет *Presbyornis*. Отсутствие отмеченных углублений можно отнести на счет возрастной изменчивости (экз. ПИН, № 3104/48 может принадлежать неполностью взрослой птице). В то же время, среди неописанных материалов из пачки Бумбан имеется фрагмент плечевой кости *Presbyornis* (экз. ПИН, № 3104/149), отличающийся мелкими размерами и необычной формой *carut humeri* – ниже он описывается в качестве нового рода и вида пресбиорнитид (рис. 1, и).

Плечевая кость (дистальный эпифиз). Мелкие плечевые кости стволых *Phoenicopterimorphae* отличаются от *Presbyornis* тремя признаками, ранее отмеченными Эриксоном (Ericson, 1999), как характеризующие *Juncitarsus*: высоким и дорсовентрально (изначально “латеромедиально”) сплюсну-

тым *tuberculum supracondylare ventrale* (рис. 1, tsv), несильно выдвинутым каудально (изначально “вентрально”) *processus flexorius* (рис. 1, pf), выраженным *sulcus m. scapulotriceps* (изначально ошибочно названным “*scapulohumeralis*”); рис. 1, ss). Хорошая сохранность имеющихся материалов позволяет установить еще ряд отличий: для плечевых костей стволых *Phoenicopterimorphae* характерны дорсовентрально зауженный, более островершинный и косо ориентированный *condylus dorsalis*, более узкий проксимодистально *condylus ventralis* и практически не выраженный *sulcus olecrani*. У *Presbyornis* *tuberculum supracondylare ventrale* невысокий и плоский, *processus flexorius* заметно выдвинут каудально (при виде с дистальной стороны кость выглядит расширенной краниокаудально), *sulcus m. scapulotriceps* практически не выражен, *condylus dorsalis* более широкий и ориентирован более продольно, *condylus ventralis* более округлый, а *sulcus olecrani* отчетливо выражен (рис. 1, л–р).

По указанным выше признакам к *Presbyornis* удается надежно отнести экз. ПИН, № 3104/603 – сходный по размеру с *P. pervetus* и морфологически идентичный плечевым костям *Presbyornis* из раннего эоцена США. Экз. ПИН, № 3104/604 плохо сохранился, но также может принадлежать *Presbyornis*. Экз. ПИН, № 3104/542, также принадлежавший крупной форме, скорее всего, представляет стволых *Phoenicopterimorphae*, как и все остальные экземпляры, ранее отнесенные к *Presbyornis*.

Среди материалов из свиты наран-булак имеется один дистальный фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 3104/214), сходный с *Presbyornis* всеми выше отмеченными признаками (за исключением формы *condylus ventralis*), но отличающийся заметно меньшими размерами (рис. 1, н, р). Этот экземпляр, несомненно, представляет *Presbyornithidae*, но отличается от *Presbyornis* плоской (невогнутой) поверхностью кости между *condylus dorsalis* и *tuberculum supracondylare ventrale*.

Карпометакарпус. Ранее Эриксон (Ericson, 1999) отметил единственный морфологический признак, отличающий карпометакарпус *Juncitarsus* от *Presbyornis*: отсутствие ярко выраженной *fovea carpalis cranialis* у *Juncitarsus* (в результате чего краниальный край *trochlea carpalis* выпуклый). На основании этого признака удается отнести к стволым *Phoenicopterimorphae* несколько проксимальных фрагментов карпометакарпусов, характеризующихся средними и относительно крупными размерами. Крупный экземпляр (экз. ПИН, № 3104/657) по размеру немного уступает карпометакарпусам с выраженной *fovea carpalis cranialis*, здесь относимых к *P. pervetus*. Карпометакарпусы *Juncitarsidae* также отличаются от *Presbyornis* тем, что каудальный край *trochlea carpalis* при-

виде с вентральной стороны у них субпараллельна длинной оси кости (выглядит “срезанным”, в то время как у *Presbyornis* он более округлый). При виде с каудальной стороны дорсальный и вентральный края *trochlea carpalis* сближаются дистально у *Presbyornis*, в результате чего *fovea carpalis caudalis* более узкая, чем у ствольных *Phoenicopterimorphae*, для которых характерны в общем субпараллельные края блока при виде с каудальной стороны и, как следствие, более широкая *fovea carpalis caudalis*.

Среди изучаемых материалов присутствует один мелкий экземпляр (экз. ПИН, № 3104/712), который удается отнести к *Presbyornithidae* на основании присутствия выраженной *fovea carpalis cranialis* и суженной *fovea carpalis caudalis*. Этот карпометакarpus отличается от таковых более крупных *Presbyornis* низким и более проксимально ориентированным *processus extensorius*.

Ранее не отмечалось различий в строении дистальной части карпометакarpуса между *Juncitarsus* и *Presbyornis*. В то же время, среди обсуждаемых материалов имеется несколько крупных экземпляров, характеризующихся хорошо выраженной ямкой на дорсо-краниальной поверхности стержня непосредственно вблизи дистального края кости. Имелась ли такая ямка у *Juncitarsus* — не известно, но такое же углубление есть у ствольных фламингообразных *Palaelodidae*. Это позволяет относить данные фрагменты к *Phoenicopterimorphae* — от *Palaelodidae* они отличаются укороченным дистальным симфизом. У карпометакarpусов, здесь относимых к *Presbyornis*, данная ямка отсутствует.

Лучевая кость запястья. В целом, *radiale* современных *Phoenicopteridae* и *Anatidae* устроено сходно (Mayr, 2014a), но для *Phoenicopteridae* и *Juncitarsus* характерно наличие четко выраженного желоба для *m. ulnometacarpalis ventralis*, формирующего явственную вырезку в вентральном крае кости (рис. 1, iuv; Ericson, 1999; Mayr, 2014a). У гусеобразных и *Presbyornis* эта вырезка выражена неявно и представлена углублением с довольно пологими краями (Ericson, 1999; Mayr, 2014a). Еще один признак, отличающий *Juncitarsus* от *Presbyornis* — отсутствие у *Juncitarsus* глубокой ямки в центральной части каудальной поверхности кости (Ericson, 1999). Среди изученных материалов, не включенных в оригинальную публикацию (Kurochkin, Dyke, 2010), но предварительно определенных авторами как *Presbyornis*, имеется несколько экземпляров среднего размера, характеризующихся наличием указанной вырезки (рис. 1, iuv) и мелкой ямки — все они, несомненно, принадлежат ствольным *Phoenicopterimorphae*.

Тибитарсус. Из наранбулакской свиты известно два фрагментарных дистальных тибитарсуса (экз. ПИН, №№ 3104/98, 605), отнесенных к *Presbyornis* (Kurochkin, Dyke, 2010). Экз. ПИН,

№ 3104/605 (рис. 1, m, y) демонстрирует типичную морфологию *Phoenicopteriformes* и, несомненно, принадлежал ствольным *Phoenicopterimorphae*. Он отличается от тибитарсусов *Presbyornithidae* выпуклым медиальным краем стержня на уровне *pons supratendineus*, слабо выдающимся дистально *condylus lateralis*, узкой *incisura intercondylaris*. При виде с дистальной стороны экз. ПИН, № 3104/605 выглядит медиолатерально узким, но при этом он удлинен кранио-кадуально за счет сильного развития *trochlea cartilaginis tibiotarsi* — как у *Phoenicopteriformes*. На дистальной поверхности кости развиты две ямки, также характеризующие *Phoenicopteriformes*, но отсутствующие у *Presbyornis*. Экз. ПИН, № 3104/98 сохранился плохо, но характеризуется заметно более тонким стержнем и кранио-кадуально заметно менее высоким эпифизом при виде с дистальной стороны. В основании *condylus lateralis* имеется неясная вырезка, имеющаяся у *Presbyornis*, но отсутствующая у экз. ПИН, № 3104/605. По размерам и общей морфологии этот экземпляр сходен с *Presbyornis pervetus*.

Тарсометатарсус. Несколько фрагментарных дистальных тарсометатарсусов, ранее относимых к *Presbyornis*, характеризуются узким стержнем, а также заметно приближенным к длинной оси кости (т.е., смещенным латерально, за счет чего дистальный эпифиз выглядит сжатым) и сдвинутым плантарно *trochlea metatarsi II*. Сжатость стержня и дистального эпифиза тарсометатарсуса уже отмечались ранее как характерные признаки *Juncitarsus* (Ericson, 1999). Кроме того, плантарная сочленовная поверхность *trochlea metatarsi III* у обсуждаемых экземпляров имеет тупую проксимальную вершину, как у *Juncitarsus* (Mayr, 2014b) и в отличие от гусеобразных и *Presbyornis*, имеющих проксимально заузенную (заостренную) плантарную сочленовную поверхность (рис. 1, pt3). Таким образом, указанные экземпляры относятся к ствольным *Phoenicopterimorphae*.

Таксономическая принадлежность двух крупных экземпляров (голотипа *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, ПИН, № 3104/607 и экз. ПИН, № 3104/229) остается не до конца ясной, в основном из-за плохой сохранности. Морфология плантарной сочленовной поверхности *trochlea metatarsi III* и степень медиолатеральной сжатости стержня и дистального эпифиза, которые могли бы подтвердить или опровергнуть отнесение этих фрагментов к гусеобразным, у обоих экземпляров не ясна, поскольку кости сильно сдавлены. В то же время, оба экземпляра отличаются от более мелких представителей ствольных *Phoenicopterimorphae* из свиты наран-булак дорсальным сдвигом *trochlea metatarsi II* — у экз. ПИН, №№ 3104/229 и 607 дорсальный край этого блока при виде с медиальной стороны располагается примерно на уровне середины *trochlea*

metatarsi III, в то время как у Juncitarsidae он сдвинут заметно плантарнее (рис. 1, *ч, ш*). По этому признаку экз. ПИН, №№ 3104/229 и 607 сходны с *Presbyornis*, однако они заметно отличаются от него тем, что *trochlea metatarsi II* сдвинут проксимально относительно *trochlea metatarsi III*, в результате чего при виде с медиальной стороны *trochlea metatarsi III* сильно выдвинут дистально (рис. 1, *ч, ш*). По другим известным элементам скелета монгольские пресбиорнисы практически неотличимы от североамериканских, поэтому маловероятно, что экз. ПИН, №№ 3104/229 и 607 представляют собой отдельный род пресбиорнитид. В то же время, проксимальное смещение *trochlea metatarsi II* характерно для *Juncitarsus* (Ericson, 1999), поэтому эти два экземпляра, вероятнее всего, также представляют стволых *Phoenicopterimorphae*.

Заключение по остеологической вариации. Приведенные выше данные указывают, что среди костей, первоначально отнесенных к *Presbyornis* (Kurochkin, Duke, 2010), присутствуют материалы как минимум по четырем таксонам, из которых два относятся к *Presbyornithidae*, а еще два — к стволым *Phoenicopterimorphae* (по-видимому, представляют семейство *Juncitarsidae*). Крупный монгольский пресбиорнитид по размеру соответствует некрупным экземплярам североамериканского *Presbyornis pervetus* и может относиться к этому же или остеологически близкому виду. При этом материалы по крупному монгольскому *Presbyornis* составляют значительную часть представленной коллекции, но их обилие в целом не уступает среднеразмерным *Juncitarsidae*. Мелкий монгольский пресбиорнитид представлен единичными костями; он заметно отличается морфологически от *Presbyornis* и демонстрирует более продвинутое остеологию, сближающую его с современными *Anseriformes*. Ниже эта форма описана в качестве нового рода и вида.

Около половины всех материалов из изученной коллекции представляют стволых *Phoenicopterimorphae*. Материалы по крупной форме, сравнимой по размерам с некрупными *P. pervetus*, немногочисленны, но к ним, по-видимому, относится голотип *P. mongoliensis* Kurochkin et Duke, 2010. Более мелкая форма (несколько крупнее мелкого монгольского пресбиорнитиды) из пачки бумбан представлена обильными материалами и составляет значительную часть первоначальной коллекции по “*Presbyornis*”. Строение тарсометатарсуса указывает на таксономическую обособленность этого некрупного представителя стволых *Phoenicopterimorphae*.

Таким образом, отмеченная ранее (Kurochkin, Duke, 2010) значительная размерная изменчивость, характеризующая раннепалеогеновых монгольских пресбиорнитид, в значительной ме-

ре объясняется гетерогенностью материалов, отнесенных к этой группе. Кости из наранбулакской свиты, сопоставимые с североамериканскими *Presbyornis pervetus*, достаточно однородны по размерам и соответствуют мелким экземплярам из раннего эоцена США, а еще более мелкая монгольская форма, несомненно, представляет собой отдельный таксон. Таким образом, монгольские материалы не подтверждают высказанных ранее предположений о возможном наличии выраженного размерного диморфизма у *Presbyornis* (см. Ericson, 2000). В Монголии в раннем эоцене существовал только один из видов пресбиорнитид, известных из Северной Америки. Размерная гетерогенность североамериканских материалов (Ericson, 2000), скорее всего, объясняется их принадлежностью к совокупности нескольких таксонов.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

О Т Р Я Д ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHIDAE WETMORE, 1926

Род *Bumbalavis* Zelenkov, gen. nov.

Название рода от *Bumban* — нижнеэоценовая пачка в местонахождении Цаган-Хушу, *ala lat.* — крыло (типовой вид известен по костям передней конечности), и *avis lat.* — птица; ж. р.

Типовой вид — *Bumbalavis anatoides* sp. nov.

Диагноз. В плечевой кости *caput humeri* заметно выступает проксимально, формируя явную выпуклость в проксимальном профиле кости, и расширено проксимодистально (особенно в своей вентральной части). *Tuberculum dorsale* короткий и субтреугольный, заметно выдается относительно прилегающей части стержня. Дистальнее *tuberculum dorsale* имеется выраженное округлое углубление, не связанное с *incisura capitis*. *Incisura capitis* глубоковыемчатая, вентральная часть *caput humeri* заметно нависает над ней. Каудальный гребень стержня (“caudal shaft ridge”, или *margo caudalis*) хорошо выражен. Поверхность стержня дорсальнее *margo caudalis* явственно вогнутая. *Crus dorsale fossae* оканчивается вентральнее каудального гребня стержня. Отпечаток *m. scapulohumeralis cranialis* удлиненный и имеет форму узкого овала, он начинается от окончания *crus dorsale fossae* и маркирует дорсальный край *fossa pneumaticipitalis*; сама *fossa* имеет вогнутую поверхность вентральнее отпечатка *m. scapulohumeralis cranialis* и не пневматизирована.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Плечевая кость отличается от таковой *Presbyornis* проксимодистально расширенной и асимметричной при виде с каудальной стороны *caput humeri* (вентральная часть значительно шире дорсальной). Также *caput humeri* сильно выступает проксимально. От рода *Telmabates* проксимальная часть плечевой кости отличается

наличием явственного углубления дистальнее *tuberculum dorsale* (отсутствует у *Telmabates*), а также тем, что *crus dorsale fossae* не соединяется с каудальным гребнем стержня (“caudal shaft ridge”), но оканчивается вентральнее на каудальной поверхности кости.

В дистальном эпифизе плечевой кости краниальная поверхность между *epicondylus dorsalis et ventralis* слабовогнутая, а в своей вентродистальной части (между *condylus dorsalis* и *tuberculum supracondylare ventrale*) — практически плоская (у *Presbyornis* — явственно вогнутая). Весь дистальный эпифиз выглядит сжатым дорсовентрально по сравнению с состоянием у *Presbyornis*.

З а м е ч а н и я. *Bumbalavis* отнесен к *Presbyornithidae*, поскольку имеет характерные для этого семейства (см. Ericson, 2000) углубления на каудальной поверхности проксимального эпифиза плечевой кости и нависающую над ними *caput humeri* при отсутствии *fossa tricipitalis dorsalis*; не пневматизированную *fossa pneuomotricipitalis*; крупный отпечаток *m. scapulohumeralis cranialis*; приподнятый треугольный *tuberculum dorsale* и вогнутую каудальную поверхность *crista deltopectoralis* (дорсальнее *margo caudalis* стержня). Все эти черты могут оказаться плезиоморфиями для *Presbyornithidae*, поскольку они характерны и для позднемеловых *Graculavus velox* (Olson, Parris, 1987).

В то же время, морфология *caput humeri*, которая у *Bumbalavis* по общей геометрии сходна с таковой у современных *Anatidae*, указывает на относительную эволюционную продвинутость этого рода. При этом наличие продвинутой морфологии головки плечевой кости у *Telmabates* (она кранио-каудально расширенная и асимметричная при виде с каудальной стороны) может свидетельствовать о возможной близости *Telmabates* и *Bumbalavis*. Другие элементы скелета *Bumbalavis* (лопатка, дистальный эпифиз плечевой кости) также морфологически более схожи с современными *Anatidae*, чем таковые *Presbyornis*. В частности, плоская краниальная поверхность дистального эпифиза плечевой кости сближает *Bumbalavis* с современными *Anatidae* и отличает от *Presbyornis*. Нельзя исключить, что *Bumbalavis* (и, вероятно, *Telmabates*) могут представлять каких-то более прогрессивных *Anseriformes*, чем *Presbyornithidae*. В таком случае *Presbyornithidae* в традиционном понимании (*sensu* Ericson, 2000) могут оказаться парафилетическими.

Bumbalavis anatoides Zelenkov, sp. nov.

Presbyornis sp. indet. (part.): Kurochkin, Dyke, 2010, с. 378.

Н а з в а н и е вида от современного семейства *Anatidae*.

Г о л о т и п — ПИН 3104/149, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; Южная Монголия, Цаган-Хушу; нижний эоцен, пачка бумбан.

О п и с а н и е (рис. 1, *в, и, м, п*). См. диагноз рода. Который также составляет диагноз нового вида.

С р а в н е н и е. В роде *Bumbalavis* один вид.

З а м е ч а н и я. К *Bumbalavis anatoides* я отношу остатки отчетливо более мелкого пресбиорнитиды, чем более крупный *Presbyornis* sp. Остатки *Bumbalavis anatoides* единичны среди собранных в Цаган-Хушу материалов по птицам и, таким образом, существенно уступают в обилии костям *Presbyornis* и *Phoenicopterimorphae*, которые ранее были описаны как *Presbyornis* sp. (Kurochkin, Dyke, 2010). Помимо указанных материалов, *Bumbalavis anatoides* могут принадлежать самые мелкие экземпляры коракоеидов, однако различные коракоеиды *Presbyornithidae* и стволовых *Phoenicopterimorphae* из пачки Бумбан на данный момент затруднено (см. выше).

Лопатка (экз. ПИН, № 3104/118) морфологически сходна с таковой *Presbyornis* и характеризуется крупным *tuberculum coracoideum* и умеренно выступающим дорсально *acromion*. От лопаток *Presbyornis* из пачки бумбан отличается несколько укороченной *facies articularis humeralis*. Карпометакарпус (экз. ПИН, № 3104/712) отнесен к этому виду предварительно, ввиду не очень хорошей сохранности. Он имеет характерную для пресбиорнитид *fovea carpalis cranialis* (Ericson, 1999), но отличается от карпометакарпусов *Presbyornis* невысоким *processus extensorius* с отчетливо более проксимально ориентированной вершиной.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3104/118, неполная правая лопатка; экз. ПИН, № 3104/214, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3104/712, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса — все из типового местонахождения.

* * *

Автор благодарен М. Флоренсу (Mark Florence) за возможность изучения материалов по *Presbyornithidae* в коллекции Национального музея естественной истории в Вашингтоне (США) и А.О. Аверьянову за замечания по тексту статьи. Работа поддержана грантом РФФИ 20-04-00975.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 25).
- Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Суханов В.Б. Подкласс *Testudinata* // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2017. С. 27–375.

- Девяткин Е.В.* Кайнозой внутренней Азии (стратиграфия, геохронология, корреляция). М.: Наука, 1981. 196 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. геол. экспед. Вып. 27).
- Зеленков Н.В.* Древнейшая утка (Anseriformes, Romainvillia) в Азии и происхождение Anatidae // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 483. С. 228–230.
- Зеленков Н.В.* Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
- Курочкин Е.Н.* Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. М.: Наука, 1988. С. 33–42.
- Курочкин Е.Н., Дайк Г.Дж.* Первые ископаемые совы (Aves: Strigiformes) из палеогена Азии и обзор палеонтологической летописи отряда своеобразных // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 85–97.
- Clarke J.A.* Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of Ichthyornis and Apatornis (Avialae: Ornithurae) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2004. V. 286. P. 1–179.
- De Pietri V.L., Scofield R.P., Zelenkov N. et al.* The unexpected survival of an ancient lineage of anseriform birds into the Neogene of Australia: the youngest record of Presbyornithidae // Roy. Soc. Open Sci. 2016. V. 3: 150635.
- Elzanowski A.* More evidence for plesiomorphy of the quadrate in the Eocene anseriform avian genus Presbyornis // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. P. 821–825.
- Ericson P.G.P.* New material of Juncitarsus (Phoenicopteriformes), with a guide for differentiating that genus from the Presbyornithidae (Anseriformes) // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1999. V. 89. P. 245–251.
- Ericson P.G.P.* Systematic revision, skeletal anatomy, and paleoecology of the New World early Tertiary Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // PaleoBios. 2000. V. 20. P. 1–23.
- Feduccia A.* Presbyornis and the evolution of ducks and flamingos // Amer. Sci. 1978. V. 66. P. 298–304.
- Hood S.C., Torres C.R., Norell M.A., Clarke J.A.* New fossil birds from the earliest Eocene of Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2019. № 3934. P. 1–24.
- Hope S.* The Mesozoic radiation of Neornithes // Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Berkeley, Los Angeles, L.: Univ. California Press, 2002. P. 339–388.
- 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. V. 30. P. 1642–1644.
- Kurochkin E.N.* Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 533–559.
- 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. V. 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. Novit. 2002. № 3386. P. 1–11.
- Lopatin A.V.* Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 3. P. 205–405.
- Dashzeveg D., Hartenberger J.-L., Martin T., Legendre S.* A peculiar minute Glires (Mammalia) from the early Eocene of Mongolia // Bull. Carn. Mus. Natur. Hist. 1998. V. 34. P. 194–209.
- Mayr G.* Phylogenetic affinities and morphology of the late Eocene anseriform bird Romainvillia stehlini Lebedinsky, 1927 // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2008. V. 248. P. 365–380.
- Mayr G.* Paleogene Fossil Birds. Berlin, Heidelberg: Springer, 2009. 262 p.
- Mayr G.* Comparative morphology of the radial carpal bone of neornithine birds and the phylogenetic significance of character variation // Zoomorphol. 2014a. V. 133. P. 425–434.
- Mayr G.* The Eocene Juncitarsus – its phylogenetic position and significance for the evolution and higher-level affinities of flamingos and grebes // C. R. Palevol. 2014b. V. 13. P. 9–18.
- Mayr G.* Avian evolution. The fossil record of birds and its paleobiological significance. Chichester: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Missiaen P.* An updated mammalian biochronology and biogeography for the early Paleogene of Asia // Vertebr. Palasiat. 2011. V. 49. P. 29–52.
- Olson S.L.* The anseriform affinities of Anatalavis Olson and Parris (Anseranatidae), with a new species from the Lower Eocene London Clay // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1999. V. 89. P. 231–243.
- Olson S.L., Feduccia A.* Presbyornis and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae) // Smithson. Contrib. Zool. 1980. V. 323. P. 1–24.
- Olson S.L., Parris D.C.* The Cretaceous birds of New Jersey // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1987. V. 63. P. 1–22.
- Russel D.E., Zhai R.J.* The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. C. 1987. V. 52. P. 1–488.
- Stidham T.A.* The origin and ecological diversification of modern birds: evidence from the extinct wading ducks, Presbyornithidae (Neornithes: Anseriformes). Unpubl. PhD. diss. Berkeley: Univ. California, 2001. 257 p.
- Stidham T.A., Eberle J.J.* The palaeobiology of high latitude birds from the early Eocene greenhouse of Ellesmere Island, Arctic Canada // Sci. Rep. 2016. V. 6. P. 20912.
- Tambussi C.P., Degrange F.J.* South American and Antarctic Continental Cenozoic Birds. Paleobiogeographic Affinities and Disparities. Dordrecht, Heidelberg, N.Y., L.: Springer, 2013. 113 p.
- Tambussi C.P., Degrange F.J., De Mendoza R.S. et al.* A stem anseriform from the early Palaeocene of Antarctica provides new key evidence in the early evolution of waterfowl // Zool. J. Linn. Soc. 2019. V. 186. P. 673–700.
- Ting S.-Y., Tong Y.-S., Clyde W.C. et al.* Asian Early Paleogene chronology and mammalian faunal turnover events // Vertebr. Palasiat. 2011. V. 49. P. 1–28.

Worthy T.H., Degrange F.J., Handley W.D., Lee M.S.Y. The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres) // Roy. Soc. Open Sci. 2017. V. 4. P. 170975.

Zelenkov N.V. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2018. V. 38. P. e1531879.

Zelenkov N.V. Variability in the postcranial skeleton of the European dabbling ducks (Aves, Anatidae): identifying nodes of strong and relaxed selection // J. Morphol. 2019. V. 280. Suppl. 1. P. S243.

Zelenkov N.V., Stidham T.A. Possible filter-feeding in the extinct *Presbyornis* and the evolution of Anseriformes (Aves) // Зоол. журн. 2018. Т. 97. С. 943–956.

A Revision of the Palaeocene–Eocene Mongolian Presbyornithidae (Aves: Anseriformes)

N. V. Zelenkov[#]

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

[#]*E-mail: nzelen@paleo.ru*

Remains of stem anseriforms Presbyornithidae dominate among the avian materials from the Tsagaan-Khushu locality in southern Mongolia (Naran-Bulak Formation; Upper Paleocene–Lower Eocene). Revision of the materials previously attributed to *Presbyornis* showed that they actually belong to two taxa of Presbyornithidae plus one or two taxa of stem flamingos (stem Phoenicopterimorphae). The relatively large presbyornithids are morphologically similar to smaller specimens of *Presbyornis pervetus* Wetmore, 1926 from the Lower Eocene of the United States. Another small form is described here as *Bumbalavis anatoides* gen. et sp. nov. and appears to be morphologically more derived than *Presbyornis*. Thus, Mongolian materials do not confirm the presence of significant body size dimorphism in *Presbyornis*. Flamingos from Tsagaan-Khushu are tentatively assigned to Juncitarsidae, to which further belongs the holotype of *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010.

Keywords: fossil birds, Central Asia, taxonomy, Eocene, Presbyornithidae