

УДК 551.782.1:568.24:598.252.1

МЕЛКИЕ УТКИ (AVES: ANATIDAE) РАННЕГО–СРЕДНЕГО МИОЦЕНА ЕВРАЗИИ. 1. РЕВИЗИЯ ANAS VELOX MILNE-EDWARDS, 1868 И ANAS SOPORATA KUROCHKIN, 1976

© 2023 г. Н. В. Зеленков*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 22.03.2023 г.

Принята к публикации 22.03.2023 г.

Ревизия мелких (размером с современного чирка *Anas crecca* или мельче) утиных из среднего миоцена Франции (местонахождение Сансан) и Монголии (местонахождение Шарга) позволила уточнить таксономический статус и систематическое положение хорошо известных видов *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 и *A. soporata* Kurochkin, 1976. Показано, что в фауне местонахождения Сансан присутствуют три мелких представителя семейства Anatidae: *A. velox* представляет собой нырковую утку, отчасти сходную с современными *Histrionicus*, но более мелкую — здесь этот вид перемещен в ископаемый род *Protomelanitta* Zelenkov, 2011 (базальные *Mergini*). Несколько более мелкая форма из Сансана представляет экологическую группу речных уток и относится к *Anas soporata* — виду, который ранее был описан из Монголии и здесь перемещен в род *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012. Кроме того, в фауне Сансана присутствует еще одна очень мелкая утка неясного систематического положения. Также описаны новые материалы по *Mioquerquedula soporata* comb. nov. и *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012 из среднего миоцена Монголии.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Anseriformes, эволюция, таксономия, неоген, средний миоцен, Франция, Монголия

DOI: 10.31857/S0031031X23040153, **EDN:** OHZGLE

Птицы из семейства утиных (Anseriformes: Anatidae s.l.) — одни из характерных и наиболее заметных компонентов современных околводных экосистем. Группа относительно хорошо представлена в палеонтологической летописи, начиная с позднего олигоцена — раннего миоцена (Mlíkovský, 2002; Mourer-Chauviré et al., 2004; Worthy et al., 2007, 2022; Worthy, 2009; Зеленков, 2012, 2019; Mayr, 2017; Zelenkov et al., 2018 и др.); это указывает на стабильно важную роль утиных в фаунистических сообществах позвоночных на протяжении значительной части позднего кайнозоя.

Базальные представители отряда Anseriformes (как стволовые, так и кроновые) — в основном, относительно крупные птицы (размером с гуся или лебедя; Tambussi et al., 2019; Zelenkov, 2019 и др.). Мелкий размер, по-видимому, является продвинутой чертой экологической формы “уток”, что может хотя бы отчасти быть связано с их способностью фильтровать очень мелкие пищевые объекты (Zelenkov, Stidham, 2018; Зеленков, 2019). Уже древнейшие позднеэоценовые евроазиатские утки из ископаемого семейства Ro-

mainvilliidae были представлены мелкими (с современного чирка) формами (Mayr, 2008; Зеленков, 2018), но особенно обычными в палеонтологической летописи раннего и среднего миоцена становятся миниатюрные Anatidae. В Евразии они представлены несколькими ископаемыми таксонами, в т.ч. “*Mionetta*” natator (Milne-Edwards, 1867) и “*Anas*” velox Milne-Edwards, 1868 в Западной Европе и “*A.*” soporata Kurochkin, 1976 и *Mioquerquedula* spp. в Центральной Азии (Cheneval, 1983, 1987, 2000; Курочкин, 1985; Mlíkovský, 2002; Зеленков, Курочкин, 2012). Различение указанных мелких видов утиных зачастую проблематично, а их систематика остается слабо разработанной. В частности, материалы из среднего миоцена местонахождения Сансан (Франция), относимые к классическому таксону “*Anas*” velox, в действительности представляют собой смесь как минимум двух таксонов (Зеленков, 2013, 2019; Zelenkov, 2017), при этом они до настоящего времени не сопоставлялись с морфологически сходными центрально-азиатскими “*A.*” soporata (Зеленков, Курочкин, 2015). В то же время такое сопоставление необходимо, поскольку в раннем и среднем мио-

цене отдельные роды и виды утиных имели очень широкие (в том числе, пан-евроазиатские) ареалы (Mayr, Smith, 2017; Stidham, Zelenkov, 2017; Zelenkov et al., 2018).

Родовая принадлежность ранне- и среднемиоценовых мелких уток Евразии также проблематична (Olson, 1985; Livezey, Martin, 1988; Зеленков, 2012). Основатель палеорнитологии А. Мильн-Эдвардс не вкладывал современного филогенетического понимания в используемое им родовое название *Anas* (речные утки) и даже включил в этот род плавающих птиц из других отрядов, помимо гусеобразных (Howard, 1964). Тем не менее, установленный им биномен *A. velox* активно используется вплоть до настоящего времени. Отнесение к *Anas* близких по возрасту среднеазиатских “*A.*” *soporata* также вызывает сомнение — особенно с учетом того, что среднемиоценовые фауны птиц из Монголии включают в себя очень мало представителей современных родов (Zelenkov, 2016). Другой описанный Мильн-Эдвардсом вид, раннемиоценовый *A. patator*, был перенесен в род *Mionetta* (Livezey, Martin, 1988), выделенный для более крупного *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863. Б. Лайвизи и Л. Мартин отмечали предварительный характер предложенной ими классификации *A. patator*, во многом основанной на близком геологическом возрасте и плезiomорфной морфологии обоих видов (Livezey, Martin, 1988). Современные речные утки, долгое время относившиеся к одному роду *Anas* s.l., в настоящее время разделены на несколько родов (Dickinson, Remsen, 2013). Это ставит дополнительные вопросы в таксономии обсуждаемых ископаемых форм, никогда не подвергавшихся филогенетическому тестированию.

В данном цикле статей описаны новые материалы и приведена таксономическая ревизия мелких уток (размерный класс с чирка или меньше) из ряда местонахождений раннего–среднего миоцена Евразии. Первое сообщение посвящено ревизии двух близкоразмерных форм — “*Anas*” *velox* и “*A.*” *soporata* — и сопутствующих материалов по мелким утиным из типовых для этих видов среднемиоценовых местонахождений Сансан (Франция) и Шарга (Монголия). Показано, что в фауне Сансана присутствуют, по меньшей мере, три мелких утки, из которых одна конспецифична *A. sorogata*, первоначально установленной из Монголии (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2012). Новые материалы по этому виду из местонахождения Шарга позволяют относить его к ископаемому роду *Mioquequedula*. *Anas velox* представляет отдельный таксон нырковых утиных и предварительно перемещен в ископаемый род *Protomelanitta*.

Номенклатура скелета в этой и последующих статьях приведена по “*Nomina Anatomica Avium*”

(Baumel et al., 1993) с дополнениями (Зеленков, 2015). Автор выражает благодарность Р. Аллану за доступ к коллекции ископаемых птиц Музея естественной истории (Париж, Франция; далее MNHN), Д. Сигису (Музей естественной истории Штутгарта, Германия; далее SMNS) и Н.В. Волковой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борова РАН, Москва; далее ПИН РАН) за предоставление фотографий ископаемых и современных птиц. А также крайне признателен А.Б. Савинецкому, А.В. Пантелееву, З. Боеву и Н.В. Мартыновичу за рецензии всех статей этой серии. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 18-74-10081, <https://rscf.ru/project/18-74-10081>.

РЕВИЗИЯ МЕЛКИХ УТИНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ САНСАН

Традиционно все мелкие утиные из среднего миоцена (MN 6) местонахождения Сансан относились к *Anas velox* (Milne-Edwards, 1868; Cheneval, 1987, 2000; Mlíkovský, 2002 и др.). В то же время материал по мелким уткам из этого местонахождения явно свидетельствует о присутствии трех таксонов, дифференциация которых в первую очередь возможна по коракоиду — элементу, лучше остальных представленному в выборке из Сансана.

Коракоид. Одну группу коракоидов представляет паралектотип *A. velox* (экз. MNHN, № SA 1232; табл. XII, фиг. 3; см. вклейку), а также экз. MNHN, № SA 14003 — оба характеризуются несколько более крупными размерами по сравнению с остальными экземплярами, крупным и субокруглым *cotyla scapularis*, а также заостренным *angulus medialis*. Степень медиального смещения вершины *processus acrocoracoideus* у двух обсуждаемых коракоидов варьирует, но в целом *facies articularis clavicularis* несильно выступает медиальнее медиального края стержня. Размеры *cotyla scapularis* и форма *angulus medialis* этих экземпляров соответствуют таковым нырковых уток (*Oxyurinae*, *Mergini*, *Aythiini*), однако *Aythiini* и, особенно, *Oxyurinae* характеризуются иными пропорциями коракоида, выражающимися в заметно более удлиненном стержне при сходных относительных размерах краниальной суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*). Пропорции, сходные с описываемыми экземплярами, имеет коракоид современных *Mergini*, при этом более всего экземпляры из Сансана сходны с современным родом *Histrionicus* (табл. XII, фиг. 1), для которого характерен несколько отставленный медиально относительно стержня *facies articularis clavicularis*. У других *Mergini* (и в еще более значительной степени у *Aythya*) *facies articularis clavicularis* прижата к стержню и не выступает медиальнее его. Отличия

от современных *Histrionicus* у обсуждаемых экземпляров из Сансана незначительны, и выражаются в первую очередь в более наклонной ориентации более толстого *crista acrocoracoidea*. Среди ископаемых форм экз. MNHN, № SA 1232 весьма сходен с *Manuherikia primadivida* Worthy et al., 2022 из нижнего миоцена Новой Зеландии, который отличается от французской формы несколько более длинным стержнем и несколько укороченным *processus acrocoracoideus* при сходных размерах краниальной суставной части (*facies articularis humeralis + cotyla scapularis*) – эти отличия в целом соответствуют морфологии коракоида *Oxypinae*, к стволовым представителям которых и относят *Manuherikia* (Worthy et al., 2022).

Дистинктивную морфологию имеет практически полный правый коракоид (экз. MNHN, № SA 10283; табл. XII, фиг. 4), отличающийся от упомянутых выше экземпляров меньшим размером, менее крупным и несимметричным *cotyla scapularis*, тупым *angulus medialis* и заметно сильнее выдвинутым медиально *processus acrocoracoideus*. Кроме того, *processus procoracoideus* у этого экземпляра более широкий, с выпуклым каудальным краем. По всем указанным признакам экз. MNHN, № SA 10283, ранее отнесенный к *Anas velox* (Cheneval, 2000), заметно отличается от нырковых уток (и, в частности, *Histrionicus*) и паралектотипа *A. velox* (экз. MNHN, № SA 1232), но практически идентичен голотипу *A. sorogata* из среднего миоцена местонахождения Шарга в Монголии (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2012; табл. XII, фиг. 5) и на этом основании здесь отнесен к этому виду.

Третий морфотип коракоидов из местонахождения Сансан представляет еще более мелких утиных, по размеру несколько более мелких, чем современные *A. strepera* и сопоставимых с *Mioquerquedula minutissima* из местонахождения Шарга (Зеленков, Курочкин, 2012), или даже более мелких. К этому морфотипу относятся неполные левые коракоиды (экз. MNHN, №№ SA 14003, 14006; табл. XII, фиг. 8), отличающиеся наличием вентрально очерченной ямки внутри *sulcus m. supracoracoidei* (у *M. minutissima* поверхность *sulcus* плоская или слегка вогнутая, но без очерченной ямки) и зауженного стержня кости в его средней части (каудальнее *processus procoracoideus*). Морфология *processus acrocoracoideus* и *angulus medialis* у коракоидов этого типа остается неизвестной.

Карпометакарпус. Трём типам коракоидов соответствуют три размерных типа карпометакарпусов из местонахождения Сансан. Карпометакарпус – менее диагностичный элемент скелета утиных, в связи с чем дифференциация таксонов по нему не всегда бывает возможна. Наиболее крупные карпометакарпусы мелких уток из Сан-

сана в обсуждаемом размерном классе представлены лектотипом *Anas velox* (экз. MNHN, № SA 1230; табл. XII, фиг. 9), который характеризуется несколько укороченными пропорциями, умеренно глубоким *impressio muscularis interna*, слабо выраженной вырезкой в каудальном крае дорсальной части *trochlea carpalis* и невысоким *processus extensorius* с притупленной вершиной. По длине этот экземпляр соответствует коракоиду – паралектотипу *A. velox* и несколько превышает коракоид экз. MNHN, № SA 10283, относимый в этой работе к *A. sorogata*. Таким образом, по относительным размерам экз. MNHN, № SA 1230 может быть причислен как к нырковым уткам (у современных *Mergini* карпометакарпус равен или короче коракоида – продвинутый признак), так и к речным – у *Anatini* карпометакарпус значительно превышает коракоид по длине. Я принимаю первый вариант (отнесение экз. MNHN, № SA 1230 к нырковым уткам) на основании того, что у экз. MNHN, № SA 1230 имеется проксимально выдвинутый проксимодорсальный угол *trochlea carpalis*, а также на основании более низкого *processus extensorius* (оба признака характеризуют *Mergini*) по сравнению с остальными карпометакарпусами из Сансана. Следует отметить, что пропорциональное соотношение коракоида и карпометакарпуса (лектотипа и паралектотипа) *A. velox* соответствует таковому у современных *Histrionicus histrionicus*, что согласуется с общим морфологическим сходством коракоида (паралектотипа) с этим современным таксоном; карпометакарпус *Histrionicus* по пропорциям также сходен с лектотипом *Anas velox*. Примечательно, что ископаемый *Manuherikia primadivida* также имеет укороченный карпометакарпус относительно коракоида (Worthy et al., 2022).

Вторую группу карпометакарпусов представляет серия экземпляров, среди которых лучше всего сохранились экз. MNHN, №№ SA 1250 и SA 1463 (табл. XII, фиг. 10, 11). Эти экземпляры отличаются от лектотипа *Anas velox* меньшим размером, более вертикально ориентированным и несколько более узким *processus extensorius*, более глубокой (особенно в дистальной части) *impressio muscularis interna*, отсутствием проксимально выдающегося проксимодорсального угла *trochlea carpalis*, а также в целом некоторой укороченностью (экз. MNHN, № SA 1250 по толщине *os metacarpale majore* сходен с лектотипом *A. velox*, но при этом заметно короче). По пропорциям эти карпометакарпусы соответствуют современным *Nettarus*, при этом по абсолютной длине экз. MNHN, № SA 1250 несколько превосходит коракоид экз. MNHN, № SA 10283 и, таким образом, может быть отнесен к *A. sorogata*. Экз. MNHN, № SA 1463 по длине соответствует голотипу *Mio-*

querquedula minutissima и, таким образом, может сопоставляться с описанными выше наиболее мелкими коракоидами из Сансана.

Плечевая кость. Ранее плечевых костей *Anas velox* из Сансана описано не было. Однако в действительности к мелким уткам относится дистальный фрагмент правой плечевой кости, ранее описывавшийся (Cheneval, 2000) как паралекто-тип пастушковой птицы *Palaeoagamides beaumontii* (экз. MNHN, № SA 1238; табл. XII, фиг. 14). У *Rallidae* дистальный эпифиз не расширяется дорсально относительно стержня (нет вогнутости в дорсальном крае стержня при переходе на дистальный эпифиз), *condylus dorsalis* ориентирован наклонно, *fossa brachialis* приближена к вентральному краю стержня. У экз. MNHN, № SA 1238, как у *Anatidae*, дорсальный край стержня вогнут при переходе на дистальный эпифиз, *condylus dorsalis* ориентирован в значительной степени параллельно длинной оси кости (загибается в своей проксимальной части вентрально), *fossa brachialis* отдалена от вентрального края кости и распространяется на дорсальную половину стержня.

Дистальная часть плечевой кости имеет ограниченную диагностическую ценность у утиных, однако по размерам (ширина дистального эпифиза ~7.5 мм) экз. MNHN, № SA 1238 сходен с современными *Nettarus auritus*, и на этом основании может сопоставляться с наиболее мелкими коракоидами и карпометакарпусами из Сансана. Сходный размер (ширина дистального эпифиза 7.7 мм) имеет плечевая кость *Mioquerquedula minutissima* (экз. ПИН, № 4869/65; см. ниже) из местонахождения Шарга, при этом экз. MNHN, № SA 1238 отличается от экз. ПИН, № 4869/65 более широкой и дорсально расположенной *fossa brachialis*, несколько меньшим *tuberculum supracondylare ventrale*, а также крупным и сильнее выдающимся дорсально *condylus ventralis* при виде с дистальной стороны.

Тибиотарсус. Достаточно хорошо сохранившийся дистальный фрагмент тибиотарсуса (экз. MNHN, № SA 1213; табл. XII, фиг. 13) по морфологии и размерам соответствует *Nettarus somandelianus* и может быть отнесен к *Anas sorogata*. Для этого экземпляра характерен выраженный наклон *condylus medialis* относительно *condylus lateralis* (дистальный край кости скошен медиально), а также в целом довольно низкий краниокаудально эпифиз при виде с дистальной стороны, как у речных уток. У нырковых уток *condylus medialis* и *condylus lateralis* ориентированы более параллельно длинной оси кости, в результате чего дистальный край эпифиза не скошен. При виде с дистальной стороны тибиотарсус краниокаудально высокий у *Nettarus* и более низкий у *Anatini*.

Закключение по разнообразию мелких утиных Сансана. Совокупность материалов по коракоидам и карпометакарпусам из Сансана указывает на присутствие, по меньшей мере, трех таксонов мелких уток в фауне местонахождения. Несколько более крупная из этих форм — “*Anas*” *velox* — в действительности представляет собой нырковую форму, отчасти сходную с современными *Histrionicus histrionicus*. Прослеживается сходство с ископаемыми *Manuherikia primadivida*, однако строение коракоида и карпометакарпуса не позволяет сблизать “*Anas*” *velox* с *Oxyurinae*; отнесение к стволовым *Mergini* кажется более вероятным и соответствует молекулярным датировкам, оценивающим дивергенцию *Mergini* началом среднего миоцена (Sun et al., 2017). По абсолютным размерам “*A.*” *velox* примерно на пять процентов мельче, чем современные *Mergellus albellus* (Woelfle, 1967) и сопоставим с *Oxyura jamaicensis*. Здесь “*Anas*” *velox* предварительно помещен в ископаемый род *Protomelanitta* (см. ниже).

Более мелкая форма из Сансана, материалы по которой ранее относились к “*Anas*” *velox* (Cheneval, 2000), может быть отнесена к “*A.*” *soporata* на основании практически идентичной морфологии коракоида. Карпометакарпусы “*A.*” *velox* и “*A.*” *soporata* близки по размерам, что связано с пропорциональным укорочением кисти у нырковых уток, однако различия в размерах и морфологии между двумя формами более отчетливо проявляются на коракоидах.

Третья форма из Сансана (здесь обозначается как *Anatidae* gen. indet.; табл. XII, фиг. 8, 11, 14) по морфологии карпометакарпуса сходна с “*A.*” *soporata*, но характеризуется несколько меньшими размерами и дистинктивной морфологией коракоида. К этой форме могут быть отнесены следующие материалы: экз. MNHN, № SA 14005, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. MNHN, № SA 14006, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. MNHN, № SA 1238, дистальная часть правой плечевой кости; экз. MNHN, № SA 1463, правый карпометакарпус и, возможно, ряд других материалов. По размеру эта форма соответствует *Mioquerquedula minutissima* или немного мельче, но при этом отличается морфологически: так, коракоида из Сансана характеризуются заметным сужением в центральной части и наличием очерченной вогнутости в *sulcus m. supracoracoidei*. Систематическое положение этой формы, по-видимому, присутствующей в фауне местонахождения Тагай в Прибайкалье, пока остается неясным и будет обсуждено в следующем сообщении.

Очень мелкая утка *Anas meyerii* Milne-Edwards, 1868, описанная по плохо сохранившемуся тарсометатарсусу с фалангами из среднего миоцена Германии, была сведена в младшие синонимы

A. velox (Mlíkovský, 2002). Из-за плохой сохранности систематическое положение этого таксона остается неясным; здесь он трактуется как *pomen dubium*.

РЕВИЗИЯ МЕЛКИХ УТИНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ШАРГА

Ранее считалось, что в Шарге присутствуют три таксона мелких утиных: самая мелкая форма (размером с *Nettarus auritus*) была описана по коракоиду, как *Mioquerquedula minutissima*, а материалы по несколько более крупным формам (сопоставимым с *Anas strepera* или чуть мельче) были отнесены к *Anas sororata* и еще одному неназванному представителю *Mioquerquedula* – разделение этих двух форм не представлялось возможным, поэтому значительная часть материалов из Шарги указывалась как *Anatidae indet.* (*Anas/Mioquerquedula*; Зеленков, Курочкин, 2012). Анализ представительных материалов по коракоидам из Шарги (известно 12 экз. разной сохранности) показал, что все они (за исключением одного), вероятнее всего, принадлежали одному виду, и могут быть отнесены к *Anas sororata*. При этом на более полных экземплярах прослеживается морфологическое сходство с *Mioquerquedula minutissima*: для них, в частности, характерно наличие борозды, переходящей с медиальной на вентральную поверхность кости, и умеренно выраженной *impresio m. supracoracoidei* (признаки, отмечавшиеся в качестве диагностических для *Mioquerquedula*; Зеленков, Курочкин, 2012). Пропорции обсуждаемых коракоидов точно соответствуют таковым *M. minutissima*: расстояние от краниального края *processus coracoideus* до *angulus medialis* несколько больше у *M. minutissima* и *Anas sororata*, чем у соответствующих по размеру видов *Nettarus* (при сходных с этими видами длине суставной части: *facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*), т.е., коракоид был несколько более удлинен, чем у *Nettarus*. На основании описанного выше сходства в строении коракоида *A. sororata* здесь предварительно перемещена в род *Mioquerquedula* (см. ниже). От *Anas s.l.* этот миоценовый вид отличается укороченными пропорциями стержня и коротким *processus acrocoracoideus*: при сходной длине суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*) коракоид *A. sororata* выраженно короче.

Таким образом, не удается подтвердить присутствие в Шарге двух сходных по размеру форм мелких уток, соответствующих некрупным экземплярам современных *A. strepera*. В связи с этим подавляющее большинство костных остатков некрупной утки из Шарги, более крупной, чем *Nettarus auritus*, здесь отнесено к “*Mioquerquedula*” *soporata*. Вторая форма мелких утиных в Шарге

представлена отчетливо более мелким видом *M. minutissima*.

Из Шарги также известен один неполный коракоид (экз. ПИН, № 4869/143), который при сходных с *Anas sororata* размерах характеризуется заметно более крупным и центрально расположенным (относительно стержня) *cotyla scapularis* – этот экземпляр соответствует *Manuherikia minuta* из нижнего миоцена Новой Зеландии по размерам и общим пропорциям, и мог принадлежать очень мелкой нырковой утке. При этом экз. ПИН, № 4869/143 имеет, по-видимому, незаостренный *angulus medialis* (последнее не характерно для нырковых уток) и довольно плохую сохранность, что затрудняет идентификацию этого экземпляра. В связи с этим присутствие очень мелкой нырковой утки в Шарге требует подтверждения.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

О Т Р Я Д ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820

Т р и б а *Mergini Rafinesque, 1815*

Род *Protomelanitta Zelenkov, 2011*

Protomelanitta: Зеленков, 2011, с. 74; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 165; Stidham, Zelenkov, 2017, с. 223.

Типовой вид – *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з. См. в работе Н.В. Зеленкова (2011).

Состав. Помимо типового вида, также *P. bakeri* Stidham et Zelenkov, 2016 из среднего миоцена США и, предварительно, *P. velox* (Milne-Edwards, 1868) из среднего миоцена Франции.

З а м е ч а н и я. Род *Protomelanitta* был установлен из среднего миоцена местонахождения Шарга (Монголия) как вероятный базальный представитель *Mergini* – единственный член этой группы утиных в фауне местонахождения (Зеленков, 2011). Сходство *Anas velox* с современными *Mergini*, с одной стороны, а также наличие общих таксонов утиных в фаунах раннего–среднего миоцена Центральной Азии и Франции (Zelenkov et al., 2018; Зеленков, 2019), с другой, позволяют предварительно относить мелкую нырковую утку из Сансана к этому роду. Для *A. velox* наиболее диагностично строение коракоида (см. выше), однако для *Protomelanitta* ранее были указаны только плечевые кости и тарсометатарсусы (Зеленков, 2011; Stidham, Zelenkov, 2017). В то же время, в сборах из Шарги присутствуют несколько коракоидов нырковых уток, которые первоначально не были определены до вида (Зеленков, 2011). По меньшей мере, один неполный правый коракоид (экз. ПИН, № 4869/247) по пропорциям и абсолютным размерам близок к *Histrionicus histrionicus* и, таким образом, мог принадлежать *Protomelanitta gracilis* (голотип этого вида, плече-

вая кость, также соответствует *Histrionicus histrionicus* по абсолютным размерам). При этом от *Histrionicus* и остальных *Mergini* экз. ПИН, № 4869/247 отличается уплощенным *processus acrocoracoideus*, вершина которого при виде с краниальной стороны (с торца кости) ориентирована более медиально (у *Mergini* она ориентирована вентрально). Это подтверждает стволное положение этой формы по отношению к современным *Mergini*, что также следует из строения плечевой кости (Зеленков, 2011). Экз. ПИН, № 4869/247 отличается от паралектотипа *Anas velox* более мелким *cotyla scapularis*, несколько более толстым стержнем и немного более тупым *angulus medialis* – все эти отличия не выходят за рамки внутривидовых. При этом общие пропорции кости (длина и степень медиальной выдвинутости *processus acrocoracoideus*, размеры и ориентация *processus procoracoideus*, соотношения длин омыльной суставной части к длине от *cotyla scapularis* до *facies articularis sternalis*) у обоих экземпляров схожи.

Ocyplonessa shotwelli Brodkorb, 1961 из низов верхнего миоцена США была описана по фрагментарному тарсометатарсусу и карпометакарпусу как форма, метрически и морфологически близкая *Histrionicus* (Brodkorb, 1961). С. Олсон и П. Расмуссен (Olson, Rasmussen, 2001) переизучили голотип этого вида (дистальный тарсометатарсус) и отнесли его к современному *Histrionicus*, посчитав имеющиеся отличия несущественными; при этом морфология карпометакарпуса этими авторами не обсуждалась. Карпометакарпус *Ocyplonessa shotwelli* надежно отличается от такового *Histrionicus* и остальных *Mergini* строением *processus extensorius*, что поддерживает отдельный родовой статус этой ископаемой североамериканской формы. В то же время, указанный карпометакарпус все же имеет более низкий *processus extensorius* (продвинутый признак, сближающий с *Mergini*), выраженные вдавления на вентральной поверхности проксимального эпифиза и глубокую *fovea carpalis caudalis* (Brodkorb, 1961), чем отличается от лектотипа *Anas velox*. Таким образом, отнесение *A. velox* к роду *Ocyplonessa* выглядит менее обоснованным, чем к *Protomelanitta*. Однако родовая принадлежность *Anas velox* все же требует подтверждения после всеобъемлющей ревизии более крупных нырковых утиных среднего миоцена Евразии.

***Protomelanitta velox* (Milne-Edwards, 1868), comb. nov.**

Табл. XII, фиг. 3, 9

Anas velox: Milne-Edwards, 1867–68, с. 150, табл. 26, фиг. 1–18; Fraas, 1870, с. 280; Lydekker, 1891, с. 116; Paris, 1912, с. 290; Lambrecht, 1933, с. 359; Howard, 1964, с. 294; Cheneval, 1987, с. 142, табл. 1, фиг. 2–4 (part.); 2000, с. 329 (part.); Mlíkovský, 2002, с. 118 (part.).

Nettion velox: Brodkorb, 1964, с. 224.

Mioquerquedula velox: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 91.

Лектотип – MNHN, № SA 1230, правый карпометакарпус; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (зона MN 6) (Cheneval, 1987).

Описание. В коракоиде *cotyla scapularis* крупный и субкруглый, *angulus medialis* заостренный; *facies articularis clavicularis* несильно выступает медиальнее медиального края стержня (вершина *processus acrocoracoideus* не выдвинута заметно медиально относительно стержня) и практически не нависает над *sulcus m. supracoracoidei*; *impressio bicipitalis* располагается на уровне медиального края стержня; *sulcus m. supracoracoidei* без выраженной вогнутости и ямок; стержень умеренно удлинненный, без заметного расширения в стернальном направлении; на вентральной поверхности стержня имеется умеренно выраженное ребро (лучше выражено у лектотипа), тянущееся от медиальной кромки стержня в центральной части кости в каудальном направлении (это ребро ограничивает сухожилие *m. supracoracoideus*, при этом выраженный желоб для сухожилия отсутствует); *angulus medialis* заостренный и заметно выдается медиально.

Карпометакарпус имеет умеренно укороченные пропорции; проксимодорсальный угол *trochlea carpalis* выдвинут проксимально; *impressio muscularis interna* умеренно глубокое, *impressio infratrochlearis* слабо выражено, вырезка в каудальном крае дорсальной части *trochlea carpalis* хорошо выражена; *processus extensorius* невысокий и с притупленной вершиной.

Размеры в мм. Коракоид: медиальная длина – 35.4 (экз. MNHN, № SA 1232), ~ 35.2 (экз. MNHN, № SA 14003); длина краниального эпифиза от вершины до каудального края *cotyla scapularis* – 11.7 (экз. MNHN, № SA 1232); минимальная поперечная ширина стержня – 4.0 (экз. MNHN, № SA 1232), 3.9 (экз. MNHN, № SA 14003). Карпометакарпус (лектотип): общая длина – 34.6; дорсовентральная ширина проксимального эпифиза – 8.7.

С р а в н е н и е. От других видов рода отличается мелкими размерами (немного мельче современных *Mergellus albellus*, в то время как *P. gracilis* и *P. bakeri* сопоставимы с современными *Histrionicus histrionicus*).

З а м е ч а н и я. Данный вид первоначально был описан и долгое время трактовался в составе современного рода *Anas* (Cheneval, 1987, 2000; Mlíkovský, 2002), при этом ранее уже отмечалось, что Мильн-Эдвардс описывал в качестве *Anas* любую утку, независимо от ее родowego положения, а в некоторых случаях – и других водных птиц (Howard, 1964). Мы ранее поместили *A. velox* в род *Mioquerquedula* (Зеленков, Курочкин, 2012), однако это решение было пересмотрено

(Зеленков, Курочкин, 2015). Причиной первоначальной ошибочной трактовки явился тот факт, что в материалах по *Anas velox* из типового местонахождения Сансан смешаны остатки нескольких таксонов мелких уток (среди которых и *Mioquerquedula*; Zelenkov, 2017; см. выше). Показанное в настоящей работе отнесение *A. velox* к нырковым уткам вызывает необходимость ревизии других материалов по утиным из местонахождения Сансан относительно их вероятной принадлежности к этому виду. В частности, необходимо подтверждение видовой самостоятельности еще одной нырковой утки из Сансана — *Aythya chauvirae* Cheneval, 1987, голотипом которой является бедренная кость. У речных уток *Anatini* бедренная кость по длине примерно равна или несколько мельче, чем коракويد, в то время как у многих нырковых уток бедренная кость крупнее коракоида (ввиду увеличения задней конечности и укорочения крыла). В связи с этим голотип *A. chauvirae* по относительным размерам теоретически может относиться к *Anas velox*; сходные относительные пропорции (бедренная кость превышает по размеру коракويد) характерны, в частности, для современных *Histrionicus* и ископаемых нырковых уток *Manuherikia primadivida* (Worthy et al., 2022).

Для подтверждения таксономического статуса *Aythya chauvirae* и отнесенных к этому виду материалов требуется ревизия более крупных нырковых уток из среднего миоцена Евразии, однако синонимизация этого вида и *Anas velox* все же представляется маловероятной. Ранее уже отмечалось (Worthy et al., 2007), что *Aythya chauvirae* может относиться к *Dendrocheninae*. Голотип этого вида (бедренная кость, экз. MNHN, № SA 1457) не может относиться к роду *Aythya*, поскольку характеризуется иными пропорциями (она более короткая и с толстым стержнем). Кроме того, бедренная кость отличается от таковой *Aythya* практически не выступающим проксимально и краниально относительно головки вертелом и отчетливо глубокой *fossa poplitea*. По этим признакам, а также по пропорциям данная форма сходна с *Clangula* и *Oxyura*. В то же время, экз. MNHN, № SA 1457 отличается от *Clangula* некрупной *carpat femoris* (робустная у *Clangula*) при виде с каудальной и проксимальной сторон, при этом по форме *carpat* соответствует современным *Oxyura* и, таким образом, экз. MNHN, № SA 1457 может представлять *Oxyurinae*. Отнесенный к *Aythya chauvirae* неполный коракويد (экз. MNHN, № SA 10276; Cheneval, 1987) соответствует голотипу по длине (у современных *Oxyura* бедренная кость по длине примерно равна коракويدу), и по пропорциям стержня также сходен с *Oxyura*, при этом он отличается от паралектотипа *Anas velox* более крупным размером — это свиде-

тельствует об отдельном таксономическом статусе *Aythya chauvirae*.

Ранее для *Anas velox* упоминался хранящийся в Штутгарте коракويد из местонахождения Штайнхайм (Lambrecht, 1933; Howard, 1964; Mlíkovský, 2002), но этот экз. никогда не был описан или изображен. Экз. SMNS, № 57942 (правый коракويد), действительно, соответствует по общей морфологии и размерам паралектотипу из Сансана, но отличается заметно большей робустностью, меньшей выраженностью медиального ребра на вентральной поверхности стержня и укороченным и притупленным *angulus medialis* (последние два признака — эволюционно продвинутые, сближающие этот экземпляр с *Anatini*). Эти отличия, в свете довольно однообразной морфологии коракоида утиных, несомненно, указывают на обособленный родовой статус формы из Штайнхайма, но могут отражать и временную изменчивость внутри данной линии, учитывая несколько более молодой возраст немецкого местонахождения. Подтвердить отнесение к *A. velox* материалов из другого немецкого среднемиоценового местонахождения Атенфельд (Schlosser, 1916) не удалось, поскольку эти не изображенные экземпляры не были найдены в коллекции. Систематическая принадлежность мелкой утки из верхнего миоцена Гаргано (Италия), которая была отнесена к *A. velox* на основании размеров и общего сходства с современными *Anas* (Pavia, 2013), требует подтверждения, ввиду пересмотра материалов из Сансана.

Древнейшее указание на *A. cf. velox* в литературе относится к материалам из нижнего миоцена (MN 4b) местонахождения Дольниче в Чехии (Švec, 1981), однако изображенный в этой работе коракويد по размерам и морфологии заметно отличается от материалов из Сансана и, несомненно, представляет другой таксон утиных (возможно, относится к *Mionetta blanchardi*, с которой он сходен по размерам). Ранее И. Мликовский (Mlíkovský, 2002) отнес эту находку к *Mionetta natator*.

Материал. Кроме лектотипа, из типового местонахождения: экз. MNHN, № SA 1232, правый коракويد (паралектотип; Cheneval, 1987), SA 14003 правый коракويد; SA 1231, проксимальный фрагмент левой локтевой кости (паралектотип; Cheneval, 1987); SA 1404, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса.

Под *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012

Mioquerquedula minutissima Zelenkov et Kurochkin, 2012

Табл. XII, фиг. 7

Mioquerquedula minutissima: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 1, з, д, табл. XVII, фиг. 6; 2015, с. 170, рис. 57, табл. XV, фиг. 20, 21.

Голотип – ПИН, № 4869/193, левый коракоид; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена.

Описание. В плечевой кости дистальный эпифиз заметно расширяется относительно стержня; при виде с дорсальной стороны эпифиз не загибается краниально; *impressio m. pronator superficialis* крупное, приближено к *tuberculum supracondylare ventrale*; *tuberculum supracondylare ventrale* отчетливо выдается относительно прилегающей части стержня; *impressio brachialis* узкое, практически не расширяется дорсопроксимально; *epicondylus dorsalis* узкий; *condylus ventralis* при виде с краниальной стороны некрупный, его проксимальный край несильно наклонен относительно длинной оси кости. Описание коракоида см. в работе Зеленкова и Курочкина (2012). Размеры мелкие, с современного *Nettapus auritus*.

Размеры. См. Зеленков, Курочкин, 2012.

Изменчивость. Из местонахождения Шарга известно три фрагментарных коракоида, по абсолютным размерам сопоставимых с голотипом и на этом основании относимых к данному виду. Экз. ПИН, №№ 4869/191, 239 характеризуются более прямым стержнем на уровне *facies articularis humeralis* по сравнению с голотипом, отсутствием вырезки в каудальном крае *facies articularis clavicularis* (имеется у голотипа), отсутствием ямки в краниальной части *sulcus m. supracoracoidei* (*facies articularis clavicularis* у указанных экземпляров не нависает над *sulcus*). Представляется маловероятным, что в Шарге присутствуют два таксона идентичных по размеру карликовых утиных, поэтому данные вариации трактуются как внутривидовая изменчивость. Они согласуются с повышенной изменчивостью коракоида (за исключением общих пропорций) у современных речных уток (Зеленков, 2022).

Сравнение. Отличается от других видов рода мелкими размерами.

Замечания. Плечевая кость из Шарги (экз. ПИН, № 4869/56), ранее обозначенная как *Anatidae indet.*, может быть отнесена к этому виду на основании относительных размеров (соответствует *N. auritus*) и морфологии, сходной с более крупным экз., относимым к *M. sorogata* (см. ниже). У экз. ПИН, № 4869/56 стержень несколько тоньше, а эпифиз несколько сильнее расширен относительно стержня – эта особенность может быть как индивидуальной, так и характерной для *M. minutissima*. Примечательно, что ширина стержня – самый изменчивый параметр у современных речных уток (Зеленков, 2022). *Malacothynchus* имеет еще более расширенный эпифиз и более крупный *epicondylus dorsalis*. У современных *Anatini*, напротив, стержень очень робустный.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, №№ 4869/56, дистальный фрагмент левой плечевой кости; 4869/191, 239, краниальные фрагменты правых коракоидов.

Mioquerquedula sorogata (Kurochkin, 1976), *comb. nov.*

Табл. XII, фиг. 4–6, 10, 12, 13, 16

Anas sorogata: Курочкин, 1976, с. 61, рис. 8; 1985, с. 43, рис. 18, табл. V, фиг. 1–6 (part.); Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 1, б, в, табл. XVII, фиг. 3; 2015, с. 171, табл. XV, фиг. 23–25.

Dendrocygna sorogata: Mlíkovský, Švec, 1986, с. 262.

Anas velox (part.): Cheneval, 1987, с. 142, non табл. 1, фиг. 2–4; 2000, с. 32; Mlíkovský, 2002, с. 118.

Anatinae gen. indet.: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 94.

Голотип – ПИН, № 2614/95, краниальная половина правого коракоида; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

Описание. В плечевой кости *tuberculum dorsale* субтреугольный и незначительно приподнятый над плоскостью кости; каудальный гребень стержня выражен несильно и ориентирован на *tuberculum dorsale*; пропорции плечевой кости укороченные; стержень кости умеренно грацильный; *fossa brachialis* приближена к *tuberculum supracondylare ventrale*; *epicondylus dorsalis* хорошо выражен, но некрупный. В коракоиде присутствует желоб, переходящий с медиального края стержня на вентральную поверхность стернального расширения; *impressio m. supracoracoidei* умеренно выражено; общие пропорции укороченные; см. также описание коракоида в работе Зеленкова и Курочкина (2012).

Размеры в мм. Карпометакарпус: полная длина – 33.1 (экз. ПИН, № 4869/242), 33.0 (экз. MNHN SA 1250); краниокаудальная ширина проксимального эпифиза – 8.2 (экз. ПИН, № 4869/242), 8.4 (экз. MNHN SA 1250); длина *os metacarpale alulare* – 4.8 (экз. ПИН, № 4869/242); дорсовентральная высота проксимального эпифиза – 3.6 (экз. ПИН, № 4869/242); дорсовентральная высота *os metacarpale major* в центральной части – 2.8 (экз. ПИН, № 4869/242).

Сравнение. От *M. minutissima* отличается несколько более крупными размерами (соответствует современным *Nettapus coromandelianus* или самым мелким экземплярам *Anas crecca*), несколько более удлиненным краниокаудально (эволюционно продвинутый признак) и заметно сильнее выдвинутым медиально (плезiomорфный признак) *processus acrocoracoideus* коракоида.

Замечания. *Anas sorogata* здесь отнесена к роду *Mioquerquedula* на основании сходного с *M. minutissima* строения *processus acrocoracoideus*, *cotyla scapularis*, *processus procoracoideus* и в целом сходных пропорций коракоида. Ранее для

Anas sororata указывались только фрагментарные коракоиды (Зеленков, Курочкин, 2012, 2015), однако проведенная ревизия позволяет относить к этому виду и несколько достаточно полных экземпляров из типового местонахождения Шарга. На основании этих коракоидов (а также практически полного экз. MNHN, SA 10283 из Сансана) видно, что коракоид *Anas sororata* был укорочен по сравнению с таковым современных *Anatini*, отчасти как у *Nettapus*. При сходной длине гленоидной суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*) длина кости (от вершины *processus acrocoracoideus* до *angulus medialis*) заметно меньше у *Mioquerquedula*, чем у *Anas s.l.* У современных *Nettapus* коракоид укорочен несколько сильнее, чем у *Mioquerquedula*; еще более короткий коракоид у *Malacorhynchus*, с которыми *M. sororata* отчасти сходна строением *processus acrocoracoideus*.

Ранее одной из отличительных черт *M. sororata* называлось наличие пневматического отверстия под *facies articularis clavicularis* (Зеленков, Курочкин, 2012). Мы относим наличие отверстия у голотипа *M. sororata* на счет изменчивости (вероятно, внутривидовой), поскольку индивидуальная изменчивость в развитии пневматизации обнаружена у современных *Nettapus* (наши данные). Необходимо отметить, что значительная изменчивость акрокоракоидной части характеризует и коракоиды *M. minutissima* (см. выше). Не исключено, что *M. sororata* может в действительности представлять отдельный род утиных (на это может указывать несколько более удлиненный *processus acrocoracoideus* – продвинутый признак для *Anatinae*), однако общая морфологическая близость *M. sororata* и *M. minutissima* и их одинаковый возраст указывают на их принадлежность, по меньшей мере, к одному эволюционному уровню и вероятное близкое родство. Решение о родовой самостоятельности *M. sororata* пока кажется преждевременным, но может быть подтверждено дополнительными материалами по обоим видам. В первую очередь представляется важным отметить некорректность отнесения *M. sororata* к группе *Anas s.l.*, как это было сделано ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2012, 2015).

К этому виду здесь отнесена проксимальная часть плечевой кости из Шарги (экз. ПИН, № 4869/107), которая, хотя имеет плохую сохранность, надежно отличается от таковой *Anas* субтреугольным *tuberculum dorsale*, как у примитивных утиных (у *Anas* этот бугорок всегда вытянутый). Короткий и приподнятый *tuberculum dorsale* характеризует и *Mioquerquedula* sp. из местонахождения Рудабанья (Zelenkov, 2017). У обсуждаемых плечевых костей прослеживается несильно выраженный каудальный гребень стержня, ориентированный на *tuberculum dorsale* – у *Anas s.l.* он не

выражен. Неполная плечевая кость из Шарги (экз. ПИН, № 4869/54), также здесь отнесенная к *M. sororata*, по размеру соответствует *N. sogomandelianus*, как и голотип. От *Anas s.l.* экз. ПИН, № 4869/54 отличается заметно меньшей робустностью стержня (плезеоморфный признак для *Anatinae*) и укороченностью – при абсолютных размерах дистального эпифиза, сходных с таковыми мелких экземпляров современных *A. crecca*, указанная плечевая кость короче (расстояние от дистального края до дистального окончания *crista deltopectoralis* короче на 10% у *M. sororata*).

К *M. sororata* здесь также отнесен ряд костей из местонахождения Сансан, в т.ч. коракоид (экз. MNHN, № SA 10283), практически идентичный голотипу *A. sororata* как морфологически, так и по размерам. Для этого экз. характерно наличие, в т.ч., желоба, переходящего на вентральную плоскость кости, как у *M. minutissima*. Единственным различием экз. MNHN, № SA 1232 и голотипа *M. sororata* является форма основания *processus acrocoracoideus* при виде с вентральной стороны: у голотипа *M. sororata* угол между *impressio bicipitalis* и прилегающей частью стержня на уровне *facies articularis humeralis* сглажен, в то время как у экз. MNHN, № SA 10283 он срезан, в результате чего формируется угловатая вырезка. Отмеченное различие, по всей видимости, относится к разряду внутривидовой изменчивости – вариации в форме каудального края *processus acrocoracoideus* характерны для коракоидов *M. sororata* из Шарги и современных утиных.

Лопатка (экз. ПИН, № 4869/80) по размерам соответствует таковой современных *N. sogomandelianus* и *A. crecca*. Для этого экземпляра характерен относительно короткий акромион, как у современных *Nettapus*, и, по-видимому, слабая изогнутость (однако последний признак трудно оценить точно ввиду неполной сохранности стержня кости).

Практически полные (без *os metacarpale minus*) карпометакарпусы из Шарги (экз. ПИН, № 4869/242) и Сансана (экз. MNHN, № SA 1250) здесь предварительно отнесены к *M. sororata*: они имеют очень близкие абсолютные размеры и сходные пропорции, сходны по ориентации *processus extensorius*, длине дистального симфиза и прочим признакам. Окатанность экз. ПИН, № 4869/242, по-видимому, объясняет несколько меньшую проксимальную ширину этого экземпляра по сравнению с экз. MNHN, № SA 1250. По размеру проксимального эпифиза экз. ПИН, № 4869/242 сопоставим с современным *N. sogomandelianus*, но несколько удлинен и имеет немного более тонкую *os metacarpale major*. Общие пропорции карпометакарпуса сходны с таковыми *Anatini*. Этот экз. схож с *Nettapus* и *Anas* и существенно отличается от *Oxyurinae* высоким процес-

mus extensorius и удлинённым *symphysis distalis*. Из продвинутых черт, указывающих на отнесение к *Anatinae*, стоит упомянуть наличие хорошо очерченной вырезки в дорсальном крае *trochlea carpalis* при виде с каудальной стороны и проксимодистально укороченного основания *os metacarpale alulare* (у *Oxyurinae*, в частности, основание *os metacarpale alulare* удлинено, *processus extensorius* низкий, а вышеупомянутая вырезка в дорсальном крае *trochlea carpalis* выражена неявно). Примечательно, что дорсальный край *trochlea carpalis* выступает лишь незначительно проксимальнее, чем вентральный (это хорошо заметно при виде с каудальной и вентральной сторон), как у *Anas s.l.* и в отличие от *Mergini*, при этом сильнее, чем у *Mionetta*. От *Mionetta* данный экз. также отличается рядом особенностей: вентральная поверхность *processus extensorius* и проксимального эпифиза невогнута (вогнутая у *Mionetta*), на каудальной поверхности малой метакарпалии вблизи ее основания есть ямка (не выражена у *Mionetta*), *fossa infratrochlearis caudalis* едва выражена и небольшая (глубокая у *Mionetta*, *Oxyurinae* и *Mergini*). Все эти особенности сближают данный экземпляр с *Anatinae*.

Несколько костей ранее некорректно определялись как *Anas/Mioquerquedula* (Зеленков, Курочкин, 2012). Бедренная кость (экз. ПИН, № 4869/5) принадлежит *Strigidae*, еще одна бедренная кость (экз. ПИН, № 4869/99) также не относится к *Anatidae* и, по-видимому, представляет *Phasianidae*. Не относится к *Anatidae* и фрагментарная локтевая кость экз. ПИН, № 4869/19.

Распространение. Средний миоцен Франции (Сансан; MN 6) и Монголии (Шарга; MN 7+8).

Материал. Из типового местонахождения, кроме голотипа: экз. ПИН, №№ 4869/71, 102, 144, 189, 192, 240, 243, 244, неполные левые коракоиды; 4869/156, 159, 246, неполные правые коракоиды; 4869/80, левая неполная лопатка; 4869/107, проксимальный эпифиз правой плечевой кости; 4869/54, неполная левая плечевая кость; 4869/25, дистальный эпифиз правой плечевой кости; 2614/119, проксимальная половина правой локтевой кости; 4869/242, правый карпометакарпус; 4869/241, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса.

Из местонахождения Сансан, Франция: экз. MNHN, №№ SA 10283, правый коракоид; SA 1250, правый карпометакарпус; SA 1213, дистальная половина левого тибиятарсуса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленков Н.В. Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 70–77.

Зеленков Н.В. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в неогене // Палеонтол. журн. 2012. № 5. С. 74–85.

Зеленков Н.В. История уток Евразии в миоцене // Казарка. 2013. Вып. 16. С. 13–36.

Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2015. С. 61–83.

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. Изменчивость посткраниального скелета речных уток (*Anas s.l.*): выявление узлов прилегания естественного отбора // Современные проблемы биологической эволюции: Матер. IV междунар. конф. М.: ГДМ, 2022. С. 308–310.

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. Класс *Aves* // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.

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.

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

Brodkorb P. Birds from the Pliocene of Juntura, Oregon // Quart. J. Florida Acad. Sci. 1961. V. 24. № 3. P. 169–184.

Brodkorb P. Catalogue of fossil birds: Part 2 (*Anseriformes* through *Galliformes*) // Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 1964. V. 8. P. 195–335.

Cheneval J. Les Anatidae (*Aves*, *Anseriformes*) du gisement aquitain de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France) // Actes de symposium paléontologique Georges Cuvier / Eds. Buffetaut E., Mazin J.M., Salmon E. Montbelliard: Musée de Chateau, 1983. P. 85–98.

Cheneval J. Les Anatidae (*Aves*, *Anseriformes*) du Miocène de France. Révision systématique et évolution // Docum. Lab. Géol. Lyon. 1987. V. 99. P. 137–156.

Cheneval J. L'avifaune de Sansan // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 2000. V. 138. P. 321–388.

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.

Fraas O. Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens // Jg. Ver. Vaterländ. Natur. Württemberg. 1870. Bd 26. S. 145–306.

- Howard H. Fossil Anseriformes // Waterfowl of the World / Ed. Delacour J. L.: Country Life, 1964. P. 233–326.
- Lambrecht K. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Borntraeger, 1933. 1029 s.
- Livezey B.C., Martin L.D. The systematic position of the Miocene anamid *Anas* [?] *blanchardi* Milne-Edwards // J. Vertebr. Paleontol. 1988. V. 8. P. 196–211.
- Lydekker R. Catalogue of the Fossil Birds in the British Museum (Natural History). L.: Taylor and Francis, 1891. xxvii + 368 p.
- Mayr G. Phylogenetic affinities and morphology of the late Eocene anseriform bird *Romainvillia stehlini* Lebedinsky, 1927 // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2008. Bd 248. № 3. P. 36–380.
- Mayr G. Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Mayr G., Smith T. First Old World record of the poorly known, swan-sized anseriform bird *Paranyroca* from the late Oligocene/early Miocene of France // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2017. Bd 286. № 3. P. 349–354.
- Milne-Edwards A. Recherches Anatomiques et Paléontologiques pour Servir à l'Histoire des Oiseaux Fossiles de la France. P.: G. Masson, 1867–1871.
- Mlíkovský J. Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mlíkovský J., Švec P. Review of the Tertiary waterfowl (Aves: Anseridae) of Asia // Věst. Čs. Společ. Zool. 1986. V. 50. P. 249–272.
- Mourer-Chauviré C., Berthet D., Huguency 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. V. 84. P. 303–315.
- Olson S.L. The fossil record of birds // Avian Biology. Vol. 8 / Eds. Farner D.S., King J.R., Parkes K.C. N.Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–238.
- Olson S.L., Rasmussen P.C. Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek Mine, North Carolina // Smithsonian Contrib. Paleobiol. 2001. № 90. P. 233–365.
- Paris P. Oiseaux fossiles de France // Rev. Fr. Ornithol. 1912. V. 37. P. 283–298.
- Pavia M. The Anatidae and Scolopacidae (Aves: Anseriformes, Charadriiformes) from the late Neogene of Gargano, Italy // Geobios. 2013. V. 46. P. 43–48.
- Schlosser M. Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl. 1916. Bd 28. № 6. S. 1–78.
- Stidham T.A., Zelenkov N.V. North American–Asian aquatic bird dispersal in the Miocene: evidence from a new species of diving duck (Anseriformes: Anatidae) from North America (Nevada) with affinities to Mongolian taxa // Alcheringa. 2017. V. 41. P. 222–230.
- 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. № 9. P. e0184529.
- Švec P. Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia. Pt II // Čas. Miner. Geol. 1981. V. 26. P. 45–56.
- Woelfle E. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. Diss. Dokt. Univ. München, 1967. 257 s.
- 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. V. 156. № 2. P. 411–454.
- Worthy T.H., Scofield R.P., Salisbury S.W. et al. A new species of *Manuherikia* (Aves: Anatidae) provides evidence of faunal turnover in the St Bathans Fauna, New Zealand // Geobios. 2022. V. 70. P. 87–107.
- 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. V. 5. № 1. P. 1–39.
- 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. № 12. P. 1421–1433.
- Zelenkov N.V. The revised avian fauna of Rudabánya (Hungary, Late Miocene) // Paleontología y evolución de las Aves / Eds. Acosta Hospitaleche C., Agnolin F., Haidr N. et al. Buenos-Aires: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, 2017. P. 253–266.
- Zelenkov N.V. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 38. e1531879.
- 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.
- Zelenkov N.V., Stidham T.A., Martynovich N.V. et al. The middle Miocene duck *Chenoanas* (Aves, Anatidae): new species, phylogeny and geographical range // Pap. Palaeontol. 2018. V. 4. № 3. P. 309–326.

Объяснение к таблице XII

Коракоиды (фиг. 1–8), карпометакарпусы (фиг. 9–12), тиботарсус (фиг. 13) и плечевые кости (фиг. 14–16) среднемиоценовых и современных Anatidae с дорсальной (фиг. 1а–8а), вентральной (фиг. 1б–8б, 9–12), краниальной (фиг. 13а, 14б–16б) и дистальной (фиг. 13б, 14а–16а) сторон.

Фиг. 1. *Histrionicus histrionicus* Lesson, 1828; современный, экз. остеологической коллекции птиц ПИН РАН, № 41-6-1.

Фиг. 2. *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011; экз. ПИН, № 4869/247; местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен.

Фиг. 3, 9. *Protomelanitta velox* (Milne-Edwards, 1868): 3 – паралектотип MNHN, № SA 1232; 9 – лектотип MNHN, № SA 1230; оба из местонахождения Сансан, Франция; средний миоцен.

Фиг. 4–6, 10, 12, 13, 16. *Mioquerquedula sororata* (Kurochkin, 1976): 4 – экз. MNHN, № SA 10283, местонахождение Сансан, Франция; 5 – голотип ПИН, № 2614/95, местонахождение Шарга, Монголия; 6 – экз. 4689/189, местонахождение Шарга, Монголия; 10 – экз. MNHN, № SA 1250, местонахождение Сансан, Франция; 12 – экз. 4869/242, местонахождение Шарга, Монголия; 13 – экз. MNHN, № SA 1213, местонахождение Сансан, Франция; 16 – экз. ПИН, № 4869/54, местонахождение Шарга, Монголия.

Фиг. 7, 15. *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012: 7 – голотип ПИН, № 4869/193; 15 – экз. ПИН, № 4869/56; оба из местонахождения Шарга, Монголия.

Фиг. 8, 11, 14. Anatidae gen. indet.: 8 – экз. MNHN, № SA 14006; 11 – экз. MNHN, № 1463; 14 – экз. MNHN, № SA 1238; все из местонахождения Сансан, Франция.

Обозначения: am – angulus medialis; cs – cotyla scapularis; fac – facies articularis clavicularis; fah – facies articularis humeralis; ib – impressio bicipitalis; pa – processus acrocoracoideus; pp – processus procoracoideus.

Длина масштабной линейки 10 мм. Фиг. 13б, 14а, 15а и 16а – вне масштаба.

Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia.

1. A Revision of *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 and *Anas soporata* Kurochkin, 1976

N. V. Zelenkov

Borissiak Paleontological institute of Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

A revision of small (the size of the modern teal *Anas crecca* or smaller) ducks from the middle Miocene of France (Sansan locality) and Mongolia (Sharga locality) clarified the taxonomic status and systematic position of the well-known species *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 and *Anas soporata* Kurochkin, 1976. It is shown that three small representatives of the family Anatidae are present in the fauna of the Sansan locality: *Anas velox* is a diving duck, partly similar to modern *Histrionicus*, but smaller—here this species is transferred to the fossil genus *Protomelanitta* Zelenkov, 2011 (basal Mergini). A somewhat smaller taxon from Sansan represents an ecological group of dabbling ducks and belongs to *Anas soporata*, a species that was previously described from Mongolia and here transferred to the genus *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012. In addition, yet another very small duck of unclear systematic position is present in the fauna of Sansan. New materials on *Mioquerquedula soporata* comb. nov. and *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012 are also described from the middle Miocene of Mongolia.

Keywords: fossil birds, Anseriformes, evolution, taxonomy, Neogene, middle Miocene, France, Mongolia

