

УДК 551.782.1:568.24:598.252.1

МЕЛКИЕ УТКИ (AVES: ANATIDAE) РАННЕГО–СРЕДНЕГО МИОЦЕНА ЕВРАЗИИ. 3. РЕВИЗИЯ MIONETTA NATATOR (MILNE-EDWARDS, 1867)

© 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.

Приведены результаты таксономической и морфологической ревизии *Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867) из нижнего миоцена Западной и Центральной Европы. Показано, что в сборах по мелким утиным из серии местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи (Франция), действительно, присутствуют материалы мелкого вида рода *Mionetta*, который в этой работе описан как *Mionetta defossa* sp. nov. При этом *Mionetta natator* представляет собой отдельный таксон родового уровня и здесь выделен в род *Saerulonettion* gen. nov., проявляющий морфологическое сходство с современным *Malacorhynchus* и ископаемыми *Mioquerquedula* spp. Также описаны первые находки мелких утиных из нижнего миоцена Казахстана (аральская свита, местонахождения Агыспе, Алтыншоқысу; акжарская свита, местонахождение Голубые пески), предварительно отнесенные к *Mionetta defossa* и *Mionetta* sp. Обсуждается разнообразие и родственные отношения мелких утиных раннего–среднего миоцена Евразии.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Anseriformes, таксономия, эволюция, неоген, нижний миоцен, Казахстан, Франция

DOI: 10.31857/S0031031X23060119, EDN: GBEAQL

Данное сообщение завершает серию публикаций, посвященных мелким утиным раннего и среднего миоцена Евразии (Зеленков, 2023а, б). В этой статье приведена таксономическая ревизия “*Anas*” (*Mionetta*) *natator* Milne-Edwards, 1867 — мелкой (с чирка) утки, известной из верхнего олигоцена–среднего миоцена Западной и Центральной Европы. Систематическое положение *A. natator* до настоящего времени оставалось неясным (Howard, 1964; Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002). Этот вид традиционно объединялся в составе одного рода с более крупным *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863 из тех же аквитанских отложений Сен-Жеран-ле-Пюи: первоначально в роде *Anas* в самой широкой таксономической трактовке (Howard, 1964), позднее в роде *Dendrocygna* (Cheneval, 1983), а затем — в роде *Mionetta* (Livezey, Martin, 1988). Только П. Бродкорб (Brodkorb, 1964) принимал отдельный родовой статус *A. natator* относительно *A. blanchardi* и помещал первый вид в современный род *Querquedula* Stephens, 1824 (= *Spatula* Boie, 1822), однако такая трактовка не стала общепринятой. В последние десятилетия оба вида традиционно относят к роду *Mionetta* Livezey et Martin, 1988.

Ранее автором уже отмечалась необычная морфология некоторых материалов, относимых к “*Anas*” *natator*, и их отличие от таковых *Mionetta blanchardi* (Зеленков, 2012). Костные остатки *M. blanchardi* очень многочисленны в сборах из Сен-Жеран-ле-Пюи (тысячи экз.), в то время как мелкие утки из этих местонахождений известны по очень небольшому (несколько десятков) числу костей. В настоящей работе представлены результаты ревизии этих материалов, которая показала, что в сборах по мелким утиным из Сен-Жеран-ле-Пюи в действительности присутствуют остатки двух близких по размеру видов: один представляет собой мелкий вид *Mionetta* (описан в этой работе как *Mionetta defossa* sp. nov.), характеризующийся сходными с *Dendrocygnae* пропорциями и морфологией, в то время как другой — эволюционно более продвинутый представитель Anatidae, отчасти сходный с *Malacorhynchus* и *Mioquerquedula* и отнесенный здесь к новому роду *Saerulonettion* gen. nov. Именно к этому таксону относится лектотип “*Anas*” *natator*, который в настоящей работе рассматривается как *Saerulonettion natator* (Milne-Edwards, 1867) comb. nov.

В работе использованы сокращения: ПИН РАН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН; BSP – Баварская государственная коллекция палеонтологии и геологии (Мюнхен); MB – Музей естественной истории Берлина (Германия); MNHN – Национальный музей естественной истории (Париж, Франция). Автор выражает благодарность Н.В. Волковой (ПИН РАН) за фотографии скелетов современных и ископаемых птиц, а также Р. Аллану (Париж) и О. Рауту (Мюнхен) за доступ к коллекциям и Г. Майру (Франкфурт-на-Майне) за предоставление скелета *Malacorhynchus membranaceus*. Исследование выполнено за счет гранта РФФИ № 18-74-10081, <https://rscf.ru/project/18-74-10081/>.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С AVES

О Т Р Я Д ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820

Род *Mionetta* Livezey et Martin, 1988

Mionetta: Livezey, Martin, 1988, с. 208; Mlíkovský, 2002, с. 109; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 157.

Типовой вид – *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863.

Диагноз (измененный). В плечевой кости каудальный гребень стержня ориентирован на *tuberculum dorsale*; *tuberculum dorsale* субтреугольный и заметно выдается относительно каудальной поверхности кости; *caput humeri* нависает над дорсальной порцией *fossa pneumaticipitalis*; *fossa pneumaticipitalis* не пневматизирована; *incisura capituli* практически не формирует вырезки в проксимальном профиле кости (при виде с каудальной или краниальной сторон); дорсальная поверхность *crista deltopectoralis* явно вогнутая; *crista bicipitalis* удлинен, отвесно подходит к стержню; *sulcus transversus* короткий; расстояние между *tuberculum supracondylare ventrale* и *condylus dorsalis* не меньше, чем ширина *tuberculum supracondylare ventrale*; выступающий *tuberculum supracondylare dorsale* отсутствует; *tuberculum supracondylare ventrale* несильно выступает краниально; проксимальная вершина *condylus dorsalis* слабо загибается вентрально.

Видовой состав. *M. blanchardi* (Milne-Edwards, 1863), поздний олигоцен и ранний миоцен Франции, ранний и средний миоцен Германии и Чехии (Зеленков, 2012); *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868), ранний и средний миоцен Франции, Германии и Чехии; *M. defossa* sp. nov., ранний миоцен Франции и Казахстана.

Сравнение. Исчерпывающее сравнение приведено в работе Б. Лайвизи и Л. Мартина (Livezey, Martin, 1988).

З а м е ч а н и я. Род *Mionetta* был выделен Лайвизи и Мартином (Livezey, Martin, 1988) для раннемиоценовых утиных “*Anas*” *blanchardi*, которых до этого включали в род *Dendrochen*, первоначально установленный из нижнего миоцена США (Cheneval, 1983). Еще два вида, мелкий *Anas natator* и крупный *A. consorbina*, были включены в род *Mionetta* предварительно; с тех пор родовое положение этих видов не пересматривалось. Здесь подтверждается отнесение *A. natator* к отдельному роду утиных (см. ниже), однако достаточно мелкий (с крупного чирка) вид *Mionetta* все же присутствует в раннем миоцене Франции (описан ниже как *M. defossa* sp. nov.). Иногда считается, что *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868) представляет собой крупных особей *M. blanchardi* (Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002). Тем не менее для *M. consorbina* указаны морфологические отличия (Cheneval, 1983; Mourer-Chauviré, 2008), что, наряду с крупными размерами, позволяет считать этот вид валидным. При этом следует учитывать, что различие крупных экземпляров *M. blanchardi* и некрупных – *M. consorbina* может оказаться невозможным, однако этот факт не влияет на валидность обоих видов. Наиболее поздний представитель *M. blanchardi* из среднего миоцена Германии (Göhlich, 2002) отличается морфологически от раннемиоценовых форм и, по нашему мнению, представляет собой отдельный неназванный вид. И. Мликовский (Mlíkovský, 2002) также включил в род *Mionetta* крупную утиную птицу *Anas robusta* (Milne-Edwards, 1868) из среднего миоцена местонахождения Сансан (Франция), отметив сходство этого вида с современными *Dendrocygninae* (Mlíkovský, 2002). Автор настоящей работы, вслед за Ж. Шеневалем (Cheneval, 2000), исключает “*A.*” *robusta* из рода *Mionetta* (в частности, на основании дистинктивной морфологии бедренной кости), однако включение этого вида в род *Anserobranta* (см. Cheneval, 2000) также не может быть подтверждено (наши данные). “*Anas*” *integra* из нижнего миоцена США была предварительно помещена в род *Dendrochen* (Cheneval, 1987), но морфологически она схожа с *Mioquerquedula* и в рамках настоящей работы рассматривается в этом ископаемом роде (Зеленков, 2023б).

Филогенетическое положение *Mionetta* как одних из древнейших и хорошо известных в палеонтологической летописи утиных (Mayr, 2017) представляет значительный интерес для понимания эволюции семейства. Шеневаль (Cheneval, 1983) отнес виды этого рода к подсемейству *Dendrocygninae*, базальной группе современных *Anatidae* (Sun et al., 2017). Лайвизи и Мартин (Livezey, Martin, 1988) включили *Mionetta* в отдельное подсемейство *Dendrocheninae*, которые

они помещали между Dendrocygninae и Thalassornithidae (с единственным родом Thalassornis, который в настоящее время также относят к Dendrocygninae). Позднее Т. Уорти и М. Ли (Worthy, Lee, 2008) по результатам филогенетического анализа перенесли Mionetta в современное подсемейство Oxyurinae в качестве базального представителя; новый филогенетический анализ (Worthy et al., 2022) помещает Mionetta в промежуточное положение между подсемействами Dendrocygninae и Oxyurinae ("Eristaturinae" sensu Worthy et al., 2022), что лучше соответствует морфологии M. blanchardi (см. Зеленков, Курочкин, 2015) и подтверждает валидность Dendrocheninae.

Приведенный выше ревизованный диагноз основан на диагнозе рода, предложенном Лайви-зи и Мартином (Livezey, Martin, 1988) с учетом наших данных, а также по работам Уорти с соавт. (Worthy et al., 2007; Worthy, Lee, 2008). Здесь приведен только диагноз по плечевой кости как наиболее изученному и диагностичному элементу скелета. Отличия в строении других элементов, в частности, карпометакарпуса (Livezey, Martin, 1988), требуют подтверждения.

Таксономические взаимоотношения родов Dendrochen и Mionetta требуют пояснения. Общая морфологическая близость типовых видов Mionetta blanchardi и Dendrochen robusta Miller, 1944 из нижнего миоцена США была очевидна предшествующим авторам (Cheneval, 1983; Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002), при этом отдельный родовой статус M. blanchardi обосновывался рядом морфологических отличий этого вида в строении плечевой кости (Livezey, Martin,

1988; см. также Mlíkovský, 2002). Привлечение значительного сравнительного материала по M. blanchardi не позволяет подтвердить многие из указанных отличий (наши данные), что ставит под вопрос валидность рода Mionetta.

Здесь к роду Mionetta отнесен краниальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 2976/1149) из местонахождения Голубые пески в Зайсанской котловине Казахстана; акжарская свита, нижний миоцен (MN 4; Зажигин, Лопатин, 2000). Этот экземпляр по размеру соответствует некрупным M. blanchardi и характеризуется очень крупным округлым cotyla scapularis, некрупным и заостренным facies articularis humeralis. Современные Dendrocygna сходны по морфологии facies articularis humeralis, но имеют меньший cotyla scapularis. Плохая сохранность экземпляра не позволяет подтвердить его видовой статус, но предполагается его принадлежность к M. blanchardi.

Mionetta defossa Zelenkov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 2, 3, 9, 12, 15

Dendrochen natator (part.): Cheneval, 1983, с. 93.

Mionetta natator (part.): Livezey, Martin, 1988, с. 208, Mlíkovský, 2002, с. 111.

Название вида defossa лат. — похороненный. Название встречается на этикетках XIX в. для некрупных уток из Сен-Жеран-ле-Пюи в колл. MNHN. Предположительно, это название предназначалось для одного из мелких видов утиных из местонахождения, но так и не было опубликовано.

Объяснение к таблице X

Коракоиды (фиг. 1–7), плечевые кости (фиг. 8–10), карпометакарпусы (фиг. 11–13) и локтевые кости (фиг. 14–16) ранне-среднемиоценовых и современных Anatidae с дорсальной (фиг. 1а–7а, 11б), вентральной (фиг. 3б–7б, 11а, 12а, 13а, 14–16), каудальной (фиг. 8–10, 12б, 13б) и проксимальной (фиг. 11в) сторон.

Фиг. 1, 16. Mionetta blanchardi (Milne-Edwards, 1863): 1 — экз. MNHN, № Av 6888; 16 — экз. MNHN, № SG 6867 (отражен); Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен.

Фиг. 2. Mionetta sp., экз. ПИН, № 2976/1149; Казахстан, Зайсанская котловина, местонахождение Голубые пески; нижний миоцен.

Фиг. 3, 8, 9, 11, 12, 15. Mionetta defossa sp. nov., нижний миоцен: 3 — голотип MB, № 325-1 (отражен); 8 — экз. ПИН, № 210/761; 9 — экз. MB, № 326-1 (отражен); 11 — экз. ПИН, № 2614/604 (отражен); 12 — экз. MNHN, № SG 10069; 15 — экз. MNHN, № Av 6433. Фиг. 3, 9, 12, 15 — Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; 8 — Казахстан, Приаралье, местонахождение Агыспе (Акеспе); 11 — Западный Казахстан, местонахождение Алтыншоқысу.

Фиг. 4, 5, 10, 13, 14. Caerulonetion natator (Milne-Edwards, 1867): 4 — экз. MNHN, № SG 10071; 5 — экз. MNHN, № Av 6853; 10 — экз. MNHN, № 10066; 13 — экз. MNHN, № 10062; 14 — лектотип MNHN, № Av 6428; Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен.

Фиг. 6. Malacorhynchus membranaceus (Latham, 1801), экз. остеологической коллекции ПИН РАН, № 40-53-1, современный.

Фиг. 7. Mioquerquedula sororata (Kurochkin, 1976), экз. MNHN, № SA 10283; Франция, местонахождение Сансан; средний миоцен.

Обозначения: ch — caput humeri; cs — cotyla scapularis; dtc — выступающий дорсальный полублок trochlea carpalis; dtf — дорсальная триципитальная фossa; fah — facies articularis humeralis; ib — impressio bicipitalis; iic — вырезка incisura capitis в вентропроксимальном профиле плечевой кости; p — вентрально ориентированный отросток на os metacarpale minus; pa — processus acrocoracoideus; pp — processus procoracoideus; ppi — processus pisiformis; td — tuberculum dorsale.

Длина масштабной линейки 10 мм. Фиг. 11в — вне масштаба.

Таблица X



Голотип — МВ, № Av 325-1, правый коракоид; Франция, группа местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен.

Описание. Коракоид морфологически идентичен таковому *M. blanchardi*, но заметно мельче. *Processus acrocoracoideus* ориентирован субпараллельно длинной оси стержня и практически не отклоняется медиально; *cotyla scapularis* очень крупный, округлый, занимает большую часть стержня при виде с дорсальной стороны; *facies articularis humeralis* с заостренным краниальным углом; *facies articularis clavicularis* без вырезки в каудальном крае, выраженно не нависает над *sulcus m. supracoracoidei*; *sulcus m. supracoracoidei* умеренно вогнутое.

Размеры в мм. Коракоид: медиальная длина — 33.0 (голотип), 34.2 (экз. МВ, № Av 325-5); длина краниального эпифиза от вершины до каудального края *cotyla scapularis* — 12.0 (голотип, экз. МВ, № Av 325-5); минимальная ширина стержня — 3.4 (голотип), 3.6 (экз. МВ, № Av 325-5). Плечевая кость: общая длина — 67.3 (экз. МВ, № Av 326-1), 65.6 (экз. МВ, № Av 327-2), 67.4 (экз. МВ, № Av 327-3); ширина проксимального эпифиза — 15.1 (экз. МВ, № Av 326-1), 15.6 (экз. МВ, № Av 327-3); минимальная дорсовентральная ширина стержня — 4.8 (экз. МВ, № Av 326-1, 327-3), 4.5 (экз. МВ, № Av 327-2); ширина дистального эпифиза — 10.4 (экз. МВ, № Av 326-1), 9.3 (экз. МВ, № Av 327-2), 10.1 (экз. МВ, № Av 327-3); краниокаудальная высота *condylus dorsalis* — 6.3 (экз. МВ, № Av 326-1, 327-2), 6.1 (экз. МВ, № Av 327-3). Локтевая кость: общая длина — 55.5; дорсовентральная ширина проксимального эпифиза — 6.5; минимальная высота стержня — 3.2; максимальная (косая) ширина дистального эпифиза — 7.1. Карпометакарпус ($n = 5$; типовое местонахождение): общая длина — 36.2–38.2; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза — 9.0–9.2; дорсовентральная высота *trochlea carpalis* — 3.6–4.1; дорсовентральная высота *os metacarpale majus* в центральной части — 3.1–3.3.

Сравнение. Заметно мельче, чем *M. blanchardi*; по размерам соответствует крупным экземплярам *Caerulonettion natator* и современным *Anas querquedula*. Данное сравнение составляет диагноз вида.

Замечания. Среди материалов по утиным из Сен-Жеран-ле-Пюи присутствуют остатки не крупной утки, морфологически очень близкой к *M. blanchardi*, но заметно более мелкой. Ранее (Cheneval, 1983; Mlíkovský, 2022) все материалы по мелким уткам из раннего миоцена Западной Европы относили к “*Mionetta*” *natator*, который, как показано ниже, представляет более продвинутую

линию Anatidae и здесь выделен в отдельный род. Разграничение крупных экз. *M. defossa* sp. nov. и мелких экз. *M. blanchardi* может быть затруднено или даже невозможно, однако представляется необходимым обозначить сам факт присутствия еще одной мелкой формы в фауне раннемиоценовых утиных Западной Европы — более примитивной, чем “*Mionetta*” *natator*. Сходство с *Mionetta* (и *Dendrocygninae*) в строении коракоида указывает на то, что и другие элементы скелета *M. defossa* должны были быть устроены сходным образом и отличались от таковых более продвинутых *Caerulonettion*, проявляющих сходство с *Mioquerquedula*. На этом основании к *M. defossa* отнесены мелкие плечевые и локтевые кости, а также карпометакарпусы, характеризующиеся морфологическим и пропорциональным сходством с таковыми *M. blanchardi*. Элементы крыла *M. defossa* несколько длиннее, чем таковые у “*M.*” *natator*.

Фрагмент проксимального эпифиза правой плечевой кости (экз. ПИН, № 210/761) из местонахождения Агыспе (нижний миоцен Приаралья, Казахстан) по размерам соответствует *M. defossa* из Сен-Жеран-ле-Пюи и здесь предварительно отнесен к этому виду. Несмотря на частичную сохранность, видно, что *tuberculum dorsale* был очень крупный (его проксимальный край сильно отстает дорсально относительно *caput humeri*); *caput humeri* умеренно расширена при виде с каудальной стороны; дорсальная триципитальная фосса несколько не доходит до каудального края *caput humeri*; *incisura capitis* формирует несильно выраженную вырезку в проксимальном профиле кости. У “*M.*” *natator* каудальный край *caput humeri* более выпуклый, а сама *caput* выраженно нависает над дорсальной триципитальной фоссой.

Карпометакарпус из Алтыншокусу (нижний миоцен Приаралья, Казахстан) по размерам и морфологически сходен с материалами из Сен-Жеран-ле-Пюи, относимым к этому виду. Для этого экземпляра характерен выступающий каудально дорсальный полублок *trochlea carpalis* (заметно при виде с проксимальной стороны; табл. X, dtc), как у *M. defossa*. У современных утиных (в т.ч. *Oxyurinae*) этот полублок сильно редуцирован. При виде с дорсальной стороны этот полублок имеет форму каудально ориентированного субтреугольного выступа, как у *M. defossa* из Сен-Жеран-ле-Пюи (экз. MNHN, № SG 10069). У материалов, относимых к *M. blanchardi*, степень выраженности этого угла варьирует (он может быть закругленным). У современных *Malacorhynchus* и *Nettapus*, а также у ископаемых *Mioquerquedula* и “*Mionetta*” *natator* этот угол отчетливо срезан. Вырезка в каудальном крае дорсальной части *trochlea carpalis* (табл. X, itc) развита несиль-

но. Выраженный вентрально ориентированный отросток на основании *os metacarpale minor* отсутствует (имеется у “*M.*” *natator*; табл. X, p). Зона проксимального симфиза между *os metacarpale minus* и *os metacarpale majus* короткая, как у *Mionetta*.

Материал. Кроме голотипа, из местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи: экз. MB, №№ Av 325-5, левый коракоид; Av 326-1, правая плечевая кость; Av 327-2, Av 327-3, левые плечевые кости; Av 328-1, Av 328-3, правые карпометакарпусы; Av 328-2, левый карпометакарпус; экз. MNHN, №№ Av 6433, левая локтевая кость; SG 10069, правый карпометакарпус; SG 9096, левый карпометакарпус.

Из местонахождения Алтыншокусы, Западный Казахстан; аральская свита, верхний костеносный горизонт, нижний миоцен (MN 1; см. Lopatin, 2004): экз. ПИН, № 2614/604, проксимальная половина левого карпометакарпуса. Из местонахождения Агыспе (Акеспе), Казахстан; нижний миоцен (MN 1; см. Lopatin, 2004): экз. ПИН, № 210/761, фрагмент проксимального эпифиза правой плечевой кости; сборы А.А. Карху, 1993 г.

Род *Caerulonettion* Zelenkov, gen. nov.

Название рода — от *caerulus* *лат.* — лазурный (“чирковый”) и *Nettion*, устаревшее родовое название для мелких современных чирков.

Типовой вид — *Anas natator* Milne-Edwards, 1867.

Диагноз. В коракоиде вершина *processus acrocoracoideus* сдвинута отчетливо медиально, в результате чего *impressio bicipitalis* располагается заметно медиальнее медиального края стержня; *cotyla scapularis* очень крупный, его ширина несколько превышает наименьшую ширину стержня кости; вершина *processus procoracoideus* слабо выдается краниально относительно краниального края отростка; сам коракоид умеренно укорочен и заметно расширен в грудинной части.

В плечевой кости *caput humeri* широкая и имеет выпуклый дистальный край (при виде с каудальной стороны) и выраженно нависает над проксимальной частью дорсальной триципитальной фоссы; дорсальная триципитальная фossa неглубокая, слабо выемчатая; *tuberculum dorsale* с опущенным на уровень стержня кости дистальным углом, субтреугольный; каудальный гребень стержня выражен несильно и ориентирован на вентральный край *tuberculum dorsale*; *tuberculum ventrale* ориентирован в значительной мере каудально, перекрывает примерно половину *fossa pneumaticipitalis* при виде с каудальной стороны; *incisura capitis* формирует слабо выраженную вы-

резку в проксимальном профиле кости; стержень утолщен, общие пропорции кости несколько укороченные.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Mionetta* отличается несколько укороченным коракоидом с медиально выдвинутым *processus acrocoracoideus* (в результате чего *impressio bicipitalis* располагается заметно медиальнее прилегающего края стержня кости), вентральная плоскость которого плоская (ориентирована параллельно плоскости стернального расширения кости), а также сжатым краниокаудально (менее округлым) *cotyla scapularis*, и наличием выраженного вентрокаудального угла *facies articularis humeralis*. *Facies articularis clavicularis* у *Caerulonettion* нависает над *sulcus m. supracoracoidei*. По всем этим признакам коракоиды *Caerulonettion* более сходны с таковыми *Mioquerquedula*.

Плечевая кость отличается от таковой *Mionetta* широкой *caput humeri* с выпуклым каудальным краем, явственно нависающей над дорсальной триципитальной фоссой; менее выступающим *tuberculum dorsale* с несколько удлинением и “опущенным” (приближенным к поверхности стержня) дистальным углом, а также менее выраженным каудальным гребнем стержня и менее глубокой дорсальной триципитальной фоссой. Кроме того, *tuberculum dorsale* у *Caerulonettion* слабее выступает проксимально (его проксимальный край формирует меньший перегиб с прилегающей частью *caput humeri*), чем у *Mionetta*. В дистальном эпифизе *fossa m. brachialis* имеет тенденцию формировать ямку с отчетливым дорсопроксимальным краем у *Mionetta*, в то время как у *Caerulonettion* этот отпечаток сходит на нет дорсопроксимально. Сходной морфологией и пропорциями, насколько можно судить, обладает и плечевая кость *Mioquerquedula sororata* из Шарги (Зеленков, 2023a).

Карпометакарпус отличается от такового *Mionetta* относительной укороченностью и более выраженными мускульными и сухожильными впадинами на вентральной поверхности проксимального эпифиза, а также явно выраженным вентрально ориентированным отростком в основании *os metacarpale minus* (как у современных *Malacorhynchus* и *Nettapus*; табл. X, p).

От *Mioquerquedula* коракоид отличается очень крупным *cotyla scapularis*, по ширине превышающим минимальную ширину стержня, а также более заметным расширением грудинной части кости относительно стержня. Плечевая кость отличается от таковой *Mioquerquedula* более слабо выраженной вырезкой *incisura capitis* в прокси-

мальном профиле кости, а также более глубокой дорсальной триципитальной фоссой.

От *Pinpanetta* (на примере типового вида *P. tedfordi*; Worthy, 2009) отличается заметной грацильностью и удлинёнными пропорциями, а также более удлинённым *processus acrocoracoideus* и зауженным основанием *processus procoracoideus*. Плечевая кость отличается от таковой *Pinpanetta* отсутствием дистального сужения и наличием вырезки *incisura capitis* в проксимальном профиле кости, а также менее выступающим *tuberculum dorsale* с “опущенным” на уровень стержня дистальным углом.

З а м е ч а н и я. “*Anas*” *natator* из нижнего миоцена Франции выделен здесь в отдельный род, в первую очередь, на основании строения коракоида, который у этого вида значительно отличается от такового *Mionetta blanchardi* (а также *M. defossa* sp. nov.). Общее строение коракоида *Mionetta* сходно с таковым *Dendrocygninae*, в то время как коракоид *Caerulonettion* сходен с таковым *Malacorhynchus* и характеризуется отставленным медиально *processus acrocoracoideus*, широким и несколько сплюснутым краниокаудально *cotyla scapularis*, а также расширенным *extremities sternalis*. В то же время, возможное близкое родство *Caerulonettion* и *Malacorhynchus* не подтверждается другими известными элементами скелета. Так, плечевая кость *Caerulonettion* отличается от таковой *Malacorhynchus* укороченностью, массивным стержнем и нерасширенным дистальным эпифизом. У *Malacorhynchus*, при в целом схожем размере коракоида, плечевая кость (а также локтевая) заметно длиннее, имеет тонкий стержень и расширенный дистальный эпифиз. Мелкие плечевые кости из Сен-Жеран-ле-Пюи, относимые к *S. natator*, по пропорциям сходны с *Nettarus* и миоценовыми *Mioquerquedula*. В связи с этим сходство коракоидов *Caerulonettion* и *Malacorhynchus* (укороченные пропорции с медиально отставленным *processus acrocoracoideus*) может рассматриваться как плезиоморфное для *Anatidae*, более продвинутых, чем *Dendrocygninae*.

По строению коракоида *Caerulonettion* также в общих чертах сходен с ископаемым *Pinpanetta tedfordi* из верхнего олигоцена Австралии — одним из древнейших представителей *Anatidae* (Worthy, 2009). При этом плечевая кость *Pinpanetta* имеет плезиоморфную морфологию по сравнению с *Caerulonettion*, что соответствует базальному положению *Pinpanetta* относительно *Mionetta* на филогенетическом дереве утиных (Worthy et al., 2022). *Caerulonettion*, напротив, реконструируется как более продвинутый таксон утиных по сравнению с *Mionetta*. Однако изображенный в работе Уорти (Worthy, 2009) коракоид *P. tedfordi*

(если он корректно отнесен к этому виду) существенно отличается от такового *Dendrocygninae* и *Mionetta* и, таким образом, не вполне соответствует эволюционному уровню *P. tedfordi*, как это следует из строения плечевых костей, представляющих надежным филогенетическим маркером у утиных (Зеленков, 2012).

Общее сходство в строении коракоида и плечевой кости, а также временное и географическое распространение, позволяют считать *Caerulonettion natator* возможным предком мелких среднемиоценовых утиных *Mioquerquedula* (в качестве базального вида этого рода рассматривается *M. integra*). Переход от *Caerulonettion* к *Mioquerquedula* отмечен редукцией крупного плезиоморфного *cotyla scapularis* — устойчивого признака базальных таксонов утиных (от *Dendrocygninae* до *Malacorhynchus*) — и преобразованием проксимальной плечевой кости (увеличение вырезки *incisura capitis*; некоторая редукция дорсальной триципитальной фоссы). Отмеченные различия, очевидно, связаны с перестройкой летательного аппарата при формировании филогенетически прогрессивных *Anatidae*.

Caerulonettion natator (Milne-Edwards, 1867), comb. nov.

Табл. X, фиг. 4, 5, 10, 13, 14

Anas natator: Milne-Edwards, 1867, с. 148, табл. 25, фиг. 19–22; Lydekker, 1891, с. 120; Lambrecht, 1933, с. 357, рис. 122 (part.); Howard, 1964, с. 292.

Querquedula natator: Brodkorb, 1964, с. 223; Švec, 1981, табл. I, фиг. 1.

Dendrochen natator: Cheneval, 1983, с. 93, табл. I, фиг. 3.

Mionetta natator (part.): Livezey, Martin, 1988, с. 208; Bocheński, 1997, с. 304; Mlíkovský, 2002, с. 111; Göhlich, 2002, с. 172, табл. 1, фиг. 5; 2017, с. 335.

Л е к т о т и п — MNHN, № Av-6428, левая локтевая кость; Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен (обозначен: Storer, 1956).

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

Р а з м е р ы в мм (материалы из типового местонахождения). Коракоид ($n = 3$): медиальная длина — 30.7–32.8; длина краниального эпифиза от вершины до каудального края *cotyla scapularis* — 10.7–11.4; минимальная ширина стержня — 3.2–4.0. Плечевая кость: общая длина — 56.6 (экз. MNHN, № SG 10064), 56.9 (экз. MNHN, № SG 10066); ширина проксимального эпифиза — 13.7 (экз. MNHN, № SG 10066); минимальная дорсовентральная ширина стержня — 4.3 (экз. MNHN, № SG 10064), 4.4 (экз. MNHN, № SG 10066); ширина дистального эпифиза — 9.0 (экз. MNHN, № SG 10064), 9.2 (экз. MNHN, № SG 10066); краниокаудальная высота *condylus dorsalis* — 5.0 (экз. MNHN, № SG 10064), 5.3 (экз. MNHN, № SG 10066). Локтевая кость: общая длина — 50.7 (лек-

тотип), 52.2 (экз. MNHN, № Av 6429), 52.1 (экз. MNHN, № Av 6430); дорсовентральная ширина проксимального эпифиза — 6.3 (лектотип), 6.4 (экз. MNHN, № Av 6429), 6.5 (экз. MNHN, № Av 6430); минимальная высота стержня — 3.4 (лектотип), 3.2 (экз. MNHN, № Av 6429), 3.3 (экз. MNHN, № Av 6430); максимальная (косая) ширина дистального эпифиза — 6.6 (лектотип и экз. MNHN, № Av 6429). Карпометакарпус (n=3): общая длина — 31.2–33.7; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза — 8.2–8.9; дорсовентральная высота trochlea carpalis — 3.7–3.9; дорсовентральная высота os metacarpale majus в центральной части — 2.7–3.1.

Изменчивость. Несколько коракоидов из Сен-Жеран-ле-Пюи, отнесенные здесь к *C. natator*, демонстрируют изменчивость в строении *angulus medialis*, которая трактуется как индивидуальная (внутривидовая). Так, для экз. MNHN, № SG 10071 характерен заостренный *angulus medialis*, в то время как у экз. MNHN, № Av 6953 *angulus medialis* тупой. Притупленный *angulus medialis* имеется у *Mioquerquedula* и *Anatini* и, таким образом, может рассматриваться как апоморфное состояние. Информация о стратиграфической привязке обсуждаемых экземпляров отсутствует, но нельзя исключить, что указанная изменчивость может отражать морфологическую эволюцию *C. natator* во времени.

Сравнение. В роде *Caerulonetion* один вид.

Замечания. Лектотипом “*Anas*” *natator* является локтевая кость, характеризующаяся заметно более мелкими размерами по сравнению с таковыми *Mionetta blanchardi*. Однако в фауне Сен-Жеран-ле-Пюи, помимо “*Anas*” *natator*, присутствует еще одна сходная по размерам мелкая утка, морфологически сходная с *Mionetta blanchardi* и обозначенная здесь как *M. defossa* sp. nov. В связи с этим необходимо подтверждение родовой принадлежности типового экземпляра “*Anas*” *natator*. Действительно, лектотип “*A.*” *natator* отличается от локтевых костей *M. blanchardi* не только мелкими размерами, но и заметной укороченностью и робустностью стержня (табл. X, фиг. 14–16). Это позволяет отличать экз. MNHN Av-6428 от *M. defossa* и указывает на принадлежность “*Anas*” *natator* к отдельному роду утиных (не *Mionetta*). Локтевая кость *M. blanchardi* и *M. defossa* более удлинена, имеет более вытянутый, прямой и грацильный стержень, в чем проявляет значительное сходство с *Oxyura* и *Dendrocygninae*. Лектотип “*Anas*” *natator* характеризуется более апоморфными пропорциями, сходными с *Anatini*.

Бедренная кость (экз. MNHN, № SG 8642), помимо мелких размеров, имеет выпрямленный стержень (без изгибов при виде с латеральной или

медиальной сторон) и узкий дистальный эпифиз, в чем отличается от бедренных костей *M. blanchardi* — на этом основании этот экземпляр здесь предварительно отнесен к *C. natator*. Дистальный фрагмент тибиятарсуса (экз. MNHN, № 6436; см. Cheneval, 1983, табл. 1, фиг. 3; но не экз. MNHN, № 6622 — см. Mlíkovský, 2002) характеризуется очень мелкими размерами и косой ориентацией дистальной суставной части; у более крупных видов *Mionetta* дистальный край тибиятарсуса ориентирован субперпендикулярно длинной оси кости (Cheneval, 1983, табл. I; Livezey, Martin, 1988, рис. 7). Шеневаль (Cheneval, 1983) ошибочно отметил, что экз. MNHN, № 6436 похож на тибиятарсус, изображенный А. Мильн-Эдвардом при первоописании *Anas natator*, который в действительности не принадлежит утиным (Storer, 1956; Howard, 1964). Экз. MNHN, № 6436, несомненно, принадлежит утиным и не может относиться к типовой серии *A. natator*. Тарсометатарсусы для мелких утиных из Сен-Жеран-ле-Пюи неизвестны (Cheneval, 1983), отнесенный к этому виду экземпляр (Lambrecht, 1933) имеет более крупные размеры (Howard, 1964).

“*Anas*” *natator* был первоначально известен из нижнего миоцена Франции (Milne-Edwards, 1867–1871). Позднее к этому виду были отнесены материалы из ряда местонахождений верхнего олигоцена—низов среднего миоцена Западной и Центральной Европы (Lambrecht, 1933; Švec, 1981; Göhlich, 2002; Mlíkovský, 2002; Mourer-Chauviré et al., 2004; Зеленков, 2012). Наиболее древняя находка из верхнего олигоцена Франции (Mourer-Chauviré et al., 2004) была отнесена к *Mionetta natator* на основании размеров и представлена очень слабо диагностичным проксимальным тибиятарсусом. Систематическое положение этой находки требует пересмотра в связи с присутствием, по меньшей мере, двух мелких уток в раннем миоцене Франции. Принадлежность плохо сохранившегося карпометакарпуса из нижнего миоцена Скирице в Чехии (см. Mlíkovský, 2000) остается неясной. Находка из низов верхнего миоцена местонахождения Кишинев в Молдавии (Kessler, 1992) не была принята из-за молодого возраста (Mlíkovský, 2002; Зеленков, 2012). Мелкая утка из Кишинева была отнесена к *Mionetta natator* на основании размерного сходства и не была изображена; вероятно, она представляет род *Mioquerquedula*, обычный на рубеже среднего и позднего миоцена Евразии (Зеленков, 2019, 2023а, б). В то же время, коракоиды *M. natator* из низов среднего миоцена местонахождения Зандельсхаузен (Göhlich, 2002) очень сходны по морфологии с таковыми из Сен-Жеран-ле-Пюи и Дольниче (нижний миоцен Чехии; Švec, 1981), относимыми здесь к данному виду. При

Таблица 1. Стратиграфическое распространение мелких утиных раннего и среднего миоцена Евразии

Местонахождения	Таксоны							
	<i>Mionetta defossa</i>	<i>Caerulonetion natator</i>	<i>Mioquerquedula palaeotagaica</i>	<i>Mioquerquedula soporata</i>	<i>Mioquerquedula minutissima</i>	<i>Tagayanetta palaeobaikalensis</i>	<i>Selenonetta lacustrina</i>	<i>Protomelanitta velox</i>
Шарга (MN 7+8); Монголия				+	+			
Сансан (MN 6); Франция				+			?	+
Тагай (MN 5); Восточная Сибирь, Россия			+			+	+	
Зандельсхаузен (MN 5); Германия		+						
Дольниче (MN 4); Чехия		+						
Сен-Жеран-ле-Пюи (MN 2a); Франция	+	+						
Алтыншоқысу, Агыспе (MN 1); Казахстан	+							

этом плечевая кость (экз. BSP, № 1959 II 8272; Göhlich, 2002, табл. 1, рис. 4) заметно отличается от таковых из Сен-Жеран-ле-Пюи (как относящихся к *C. natator*, так и к *M. defossa*) — для нее характерна краниокаудально узкая *caput humeri* с ровным каудальным краем, как у *Protomelanitta* (Зеленков, 2011; Stidham, Zelenkov, 2017), более глубокая дорсальная триципитальная фосса и сильнее выраженный треугольный в сечении стержень (в проксимальной части) за счет выраженности каудального гребня. Все эти особенности, а также отмеченная ранее мелкая *fossa pneu-motricipitalis* (Göhlich, 2002), характеризуют нырковых утиных. На этом основании экз. BSP, № 1959 II 8272 здесь предварительно исключен из *C. natator*; предположительно, он может представлять *Protomelanitta velox* или другую мелкую нырковую утку (от *P. gracilis* отличается коротким *crista bicipitalis*). Отнесение дистальной части локтевой кости и тибиотарсуса из Зандельсхаузена (Göhlich, 2002) к определенному таксону не ясно.

Распространение. Ранний миоцен Франции и Чехии, начало среднего миоцена Южной Германии.

Материал. Кроме лектотипа, экз. MNHN, №№ SG 10071, Av 6853, практически полные правые коракоиды; SG 10064, правая плечевая кость; SG 10066, полная левая плечевая кость; Av 6429, правая локтевая кость; Av 6430, левая локтевая кость; SG 9099, SG 10061, левые карпометакарпу-

сы; SG 10062, полный правый карпометакарпус; SG 8642, левая бедренная кость; Av 6436, дистальная половина правого тибиотарсуса; экз. MB, № Av 325-7, правый коракоид — все из серии местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен. Экз. BSP, №№ 1959 II 8269, 1959 II 8982, краниальные части левых коракоидов из местонахождения Зандельсхаузен, Германия; низы среднего миоцена. К этому виду также могут быть отнесены фрагментарные коракоиды из нижнего миоцена местонахождения Дольниче (Чехия; Švec, 1981, табл. I, фиг. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ревизия мелких утиных (размером с современных *Anas crecca* или меньше), выполненная с привлечением новых материалов из Монголии и Прибайкалья (Зеленков, 2023а, б, эта работа), указывает на заметное таксономическое разнообразие Anatidae этого размерного класса в раннем—среднем миоцене Евразии (табл. 1). В основных представительных фаунах этого интервала (Сен-Жеран-ле-Пюи и Сансан во Франции, Шарга в Монголии, Тагай в Восточной Сибири) присутствуют по два—три таксона мелких уток, большинство из которых ранее объединялись в один вид на основании мелких размеров. Трактовки предыдущих авторов, вероятно, отчасти базировались на составе современных фаун утиных Евразии, в которых обычно представлена только

одна очень мелкая форма (*Anas crecca*) из эволюционно продвинутой группы *Anatini*; очень мелкие представители других филогенетических линий, характерных для фаун первой половины миоцена (напр., крошечные *Mergini* или базальные *Anatinae*), отсутствуют. В то же время, два или три вида мелких уток различных родов характерны для современных фаун других регионов: в частности, тропической Африки и Северной Австралии, с которыми миоценовые фауны умеренного пояса Евразии проявляют заметное экологическое и отчасти таксономическое сходство (Mayr, 2011, 2017; Zelenkov, 2016a). В целом повышенное таксономическое разнообразие птиц, характерное для тропических регионов в настоящее время, является относительно недавним по геологическим меркам феноменом (Saupe et al., 2019). На современный состав авифаун Северного полушария значительное влияние оказала серия вымираний — в т.ч., среднемиоценовое; при этом еще в раннем и среднем миоцене в Европе сохранялся ряд групп птиц, ныне имеющих тропическое распространение (Mayr, 2011, 2017).

Архаичный эволюционный облик ранне- и среднемиоценовых европейских авифаун был первоначально установлен для лесных птиц — представителей экзотических для современной европейской фауны семейств (попугаи, птицы-мыши, трогоны, кричащие воробьиные и др.; Cheneval, 2000; Manegold et al., 2004; Pavia, 2014). В последнее время появились первые данные и по ранне–среднемиоценовым фаунам птиц Центральной Азии и Сибири, подтвердившие общность эволюционного уровня лесных авифаун этого хронологического интервала для всей прото-палеарктической области Евразии (Zelenkov, 2016a, b; Волкова, Зеленков, 2018; Zelenkov et al., 2018; Волкова, 2020, 2022; Volkova, 2020). Околоводные птицы раннего и среднего миоцена Евразии, напротив, долгое время относились к современным или близким к ним палеарктическим родам (например, *Anas* для речных уток, *Larus* или *Laricola* — для чаек) и, таким образом, рассматривались как более продвинутые по сравнению с представителями лесных фаун (исключение — не подтвердившееся отнесение раннемиоценовых утиных к современной тропической группе *Dendrocygninae*; Cheneval, 1983). Однако недавние работы по ржанкообразным, пастушковым и аистообразным (De Pietri et al., 2011; De Pietri, Mayr, 2012, 2014a; De Pietri, 2012) показали, что раннемиоценовые европейские таксоны этих групп в действительности представляют базальные этапы дивергенции соответствующих филогенетических линий, относятся к ископаемым родам и даже семействам (напр., *Laricolidae*) и не имеют близких родственников в современных фаунах

Палеарктики (см. также De Pietri, Mayr, 2014b). Результаты ревизии мелких уток, представленные в настоящей работе, также указывают на архаичность ранне- и среднемиоценовых евроазиатских фаунистических сообществ *Anatidae*.

Мелкие *Anatidae* появляются в палеонтологической летописи Евразии в нижнем миоцене. Уже в древнейших для изучаемого интервала фаунах из серии местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи присутствуют две формы — мелкий представитель рода *Mionetta*, описанный как *M. defossa*, и эволюционно более продвинутая форма *Caerulonetion natator*, отчасти сходная с современными *Malacorhynchus*. Остатки *M. defossa* отмечены также из нижнего миоцена Казахстана. Таксономическая принадлежность позднеолигоценовой французской находки, относимой к “*Mionetta*” *natator* на основании размеров (Mourer-Chauviré et al., 2004), пока остается неясной.

Эволюционно более продвинутый род *Mioquerquedula*, морфологически отчасти сходный с современными *Nettapus* и характерный для конца раннего — среднего, а также, по-видимому, начала позднего миоцена Евразии, может происходить от раннемиоценовых *Caerulonetion* или близких таксонов. Переходной между двумя родами формой представляется *Mioquerquedula integra* из нижнего миоцена США (19–18 млн л. н.; Miller, 1944; Tedford et al., 2004), которая по общему строению коракоида сходна с *C. natator*, но имеет редуцированный *cotyla scapularis* (продвинутый признак), сближающий этот вид с остальными представителями *Mioquerquedula*. Древнейшие евроазиатские *Mioquerquedula* представлены несколько более молодым *M. palaeotagaica* из раннего миоцена (не древнее 16.5 млн л.; Kazansky et al., 2022; Daxner-Höck et al., 2022) Восточной Сибири. В Европе род *Caerulonetion* сохраняется до начала среднего миоцена (местонахождение Зандельсхаузен; ~15 млн л. н.) и заменяется представителями *Mioquerquedula* только в фауне Сансана (около 14 млн л. н.), обогащенной, как было показано ранее, азиатскими мигрантами (Mirzaie Ataabadi et al., 2013). Таким образом, становление рода *Mioquerquedula* могло иметь место в Северной Америке в раннем миоцене, откуда эти мелкие утки затем (во времена миоценового климатического оптимума) расселились через Северную Пацифику в Евразию, где получили широкое распространение и просуществовали до начала позднего миоцена. Сохранявшаяся в Северной Америке линия этих мелких утиных могла дожить до плиоцена, где она известна в качестве плохо изученного рода *Helonetta*, также проявляющего сходство с *Nettapus* (Emslie, 1992). Отсутствие тропического рода *Nettapus* в Америке указывает на его позднее (не ра-

нее конца среднего миоцена) происхождение, когда субтропические условия в Северной Азии, пригодные для межконтинентальной дисперсии этих утиных, уже не существовали.

Укороченные коракоид и плечевая кость *Mioquerquedula* по сравнению с таковыми *Anatini* (Зеленков, 2023б) указывают на ограниченные летные (и, следовательно, дисперсионные) способности этих миоценовых утиных, в чем они, по-видимому, сходны с современными *Nettapus*. Основанная на палеонтологических данных модель смещения гнездовых ареалов (“shifting-home model”), объясняющая появление мигрирующих таксонов палеарктических птиц (Louchart, 2008; но см.: Winger et al., 2019), предполагает сохранение биотопической приуроченности у не мигрирующих тропических предков параллельно с возникновением перелетов у их потомков в высоких широтах по мере изменения климата — в частности, в позднем миоцене. В соответствии с этой моделью современные *Nettapus* могут рассматриваться как достаточно близкие родственники миоценовых *Mioquerquedula*, сохранившие изначальные биотопические предпочтения этой эволюционной линии утиных.

В более продвинутой группе *Anatini* эволюционное развитие летных способностей, по-видимому, стимулировалось похолоданием и аридизацией климата в позднем миоцене (см. Dufour et al., 2020), что создало предпосылки для появления масштабных кочевок, которые при последующих похолоданиях обусловили формирование выраженных миграций. По молекулярным данным дивергенция *Anatini* как раз и оценивается концом среднего миоцена (Sun et al., 2017) — это соответствует окончанию климатического оптимума миоцена, а также эпохе масштабных преобразований природной среды и континентальных биомов в Евразии. Древнейшей известной формой, близкой к филогенетическому стволу *Anatini* (sensu Dickinson, Remsen, 2013), является *Tagayanetta palaeobaikalensis* из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири, которая здесь рассматривается как возможный стволовой представитель этой трибы. Это предполагает происхождение *Anatini* в Северном полушарии. Первоначально к *Anatini* был отнесен род *Matanas* из раннего миоцена Новой Зеландии, но он морфологически сходен с современными *Chenonetta* (Worthy et al., 2007) и, таким образом, по-видимому, представляет собой более примитивных *Anatinae* (может быть близок палеарктическим *Chenoanas*; Зеленков, 2012; Zelenkov et al., 2018). Первоначальное отнесение *Matanas* к *Anatini* обусловлено широкой таксономической трактовкой данной трибы в работе Уорти с соавт. (Worthy et al., 2007).

Примечательно выраженное пропорциональное и структурное сходство в строении коракоида у раннемиоценовых европейских утиных *Caerulonetion* и современных австралийских *Malacorhynchus*. При этом другие материалы по *Caerulonetion* пока не подтверждают филогенетическую близость этих двух родов, в связи с чем отмеченное сходство в строении коракоида трактуется как плезиоморфное. Сходный в общих чертах коракоид также имеют и олигоценовые *Pinpanetta* из Австралии (Worthy, 2009). При этом удлинённая плечевая кость *Malacorhynchus* соответствует представлениям о филогенетической близости этого рода с *Anserinae* (Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017), также имеющими удлинённую переднюю конечность. Таким образом, *Malacorhynchus* и миоценовые *Caerulonetion*/*Mioquerquedula*, по-видимому, иллюстрируют альтернативные эволюционные траектории, реализованные в двух группах утиных (*Anserinae* и *Anatinae*) на общей основе строения плечевого пояса (и, в частности, коракоида), но направленные на различные полетные специализации, характеристика которых требует специальных исследований. Укорочение крыла в группе *Anatinae* может быть связано с усилением локомоторного модуля задней конечности (Штегман, 1950), что соответствует неоднократному возникновению в эволюции этой группы ныряющих форм (*Mergini*, *Aythiini*; Buckner et al., 2018).

Дивергенция трибы *Mergini* — несомненно, наиболее примитивных из ныряющих *Anatinae*, оценивается началом среднего миоцена (~15 млн л.; Sun et al., 2017). Такая датировка вполне соответствует появлению и широкому распространению группы в палеонтологической летописи Северного полушария в среднем миоцене (см. обзор: Зеленков, 2012, 2019). *Protomelanitta velox* из среднего миоцена Сансана — по-видимому, древнейший несомненный представитель этой группы, но при этом еще относящийся к стволовой части радиации *Mergini* (Зеленков, 2011, 2023а); *Selenonetta lacustrina* из верхов нижнего миоцена Прибайкалья может оказаться еще более базальным представителем этой линии, однако точное филогенетическое положение этой формы пока остается неясным. Примечателен мелкий размер этих древнейших похожих на *Mergini* уток. В более древних раннемиоценовых и предшествующих им авифаунах *Mergini* отсутствуют. “*Somateria*” sp. из нижнего олигоцена Казахстана (Курочкин, 1968; Зеленков, Курочкин, 2015) однозначно не может быть отнесена к этому роду и трибе *Mergini* (наши данные; contra Зеленков, Курочкин, 2015); систематическое положение этой достаточно крупной формы остается неясным, не исключена ее при-

надлежность к Romainvilliidae, Paranyrocidae или Dendrocheninae из Anatidae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова Н.В. Лесные птицы дочетвертичного кайнозоя Азии — ключ к пониманию эволюции и расселения воробьеобразных (Passeriformes) // Биogeография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 227–228.
- Волкова Н.В. Лесные птицы Восточной Сибири и Европы в период миоценового климатического оптимума. Биogeографическое значение сходств и различий орнитокомплексов // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сессии Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 201–202.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Когтелазающая воробьиная птица (Passeriformes, Certhioidea) из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 53–60.
- Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 1. Heterosminthus (Lophocricetinae) // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 90–102.
- Зеленков Н.В. Ныrkовые 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. Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.
- Зеленков Н.В. Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннего–среднего миоцена Евразии. 1. Ревизия Anas velox Milne-Edwards, 1868 и Anas sporata Kurochkin, 1976 // Палеонтол. журн. 2023а. № 4. С. 94–105.
- Зеленков Н.В. Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннего–среднего миоцена Евразии. 2. Фауна местонахождения Тагай (Прибайкалье; Восточная Сибирь) // Палеонтол. журн. 2023б. № 5. С. 82–93.
- 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. Новые олигоценые птицы Казахстана // Палеонтол. журн. 1968. № 1. С. 92–101.
- Штегман Б.К. Исследования о полете птиц // Памяти академика Петра Петровича Сушкина. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 237–265.
- Bocheński Z. List of European fossil bird species // Acta Zool. Cracov. 1997. V. 40. P. 293–333.
- Brodkorb P. Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 1964. V. 8. P. 195–335.
- Buckner J.C., Ellingson R., Gold D.A. et al. Mitogenomics supports an unexpected taxonomic relationship for the extinct diving duck *Chendytes lawi* and definitively places the extinct Labrador Duck // Mol. Phylog. Evol. 2018. V. 122. P. 102–109.
- Burleigh J.G., Kimball R.T., Braun E.L. Building the avian tree of life using a large-scale, sparse supermatrix // Mol. Phylog. Evol. 2015. V. 84. P. 53–63.
- Cheneval J. Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du gisement aquitainien de Saint-Gérard-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. T. 138. P. 321–388.
- Daxner-Höck G., Mörs T., Kazansky A. Yu. et al. A synthesis of fauna, palaeoenvironments and stratigraphy of the Miocene Tagay locality (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia) // Palaeobiodiv. Palaeoenviron. 2022. V. 102. P. 969–983.
- De Pietri V.L. Interrelationships of the Threskiornithidae and the phylogenetic position of the Miocene ibis 'Plegadis' paganus from the Saint-Gérard-le-Puy area in central France // Ibis. 2013. V. 155. № 3. P. 544–560.
- De Pietri V.L., Costeur L., Güntert M., Mayr G. A revision of Lari (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérard-le-Puy // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31. № 4. P. 812–828.
- De Pietri V.L., Mayr G. An assessment of the diversity of early Miocene Scolopaci (Aves, Charadriiformes) from Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France) // Palaeontology. 2012. V. 55. Pt 6. P. 1177–1197.
- De Pietri V.L., Mayr G. Reappraisal of early Miocene rails (Aves, Rallidae) from central France: diversity and character evolution // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2014a. V. 52. № 4. P. 312–322.
- De Pietri V.L., Mayr G. The enigmatic Ibidopodia from the early Miocene of France — the first Neogene record of Cariamiformes (Aves) in Europe // J. Vertebr. Paleontol. 2014b. V. 34. № 6. P. 1470–1475.
- 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.
- Dufour P., Descamps S., Chantepie S. et al. Reconstructing the geographic and climatic origins of long-distance bird migrations // J. Biogeogr. 2020. V. 47. № 1. P. 155–166.
- Emslie S.D. Two new late blancan avifaunas from Florida and the extinction of wetland birds in the Plio-Pleistocene // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser. 1992. № 36. P. 249–269.
- Göhlich U.B. The avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germania) // Zitteliana. 2002. V. 22. P. 169–190.
- Göhlich U.B. Catalogue of the fossil bird holdings of the Bavarian State Collection of Palaeontology and Geology in Munich // Zitteliana. 2017. V. 89. P. 331–349.
- Howard H. Fossil Anseriformes // Waterfowl of the World / Ed. Delacour J. L.: Country Life, 1964. P. 233–326.

- Kazansky A.Yu., Shchetnikov A.A., Matasova G.G. et al. Palaeomagnetic data from the late Cenozoic Tagay section (Olkhon Island, Baikal region, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022. V. 102. P. 943–967.
- Kessler E. Review of the Neogene waterfowl (Aves: Anatidae) of Eastern Paratethys // *Studia Univ. Babeş-Bolyai, Biol.* 1992. V. 37. № 2. P. 47–54.
- Lambrecht K. *Handbuch der Palaeornithologie*. Berlin: Borntraeger, 1933. 1029 s.
- Lopatin A.V. Early Miocene small mammals from the North Aral Region (Kazakhstan) with special reference to their biostratigraphic significance // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. Suppl. 3. P. S217–S323.
- Louchart A. Emergence of long distance bird migrations: a new model integrating global climate changes // *Naturwiss.* 2008. V. 95. № 12. P. 1109–1119.
- Livezey B.C., Martin L.D. The systematic position of the Miocene anatid *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.
- Manegold A., Mayr G., Mourer-Chauviré C. Miocene songbirds and the composition of the European passeriform avifauna // *Auk*. 2004. V. 121. № 4. P. 1155–1160.
- Mayr G. Two-phase extinction of “Southern Hemispheric” birds in the Cenozoic of Europe and the origin of the Neotropical avifauna // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2011. V. 91. № 4. P. 325–333.
- Mayr G. *Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance*. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Miller A.H. An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota // *Univ. California Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.* 1944. V. 27. № 4. P. 85–100.
- Milne-Edwards A. *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France*. P.: G. Masson, 1867–1871.
- Mirzaie Ataabadi M., Liu L., Eronen J. et al. Continental-scale patterns in Neogene mammal community evolution and biogeography: a Europe-Asia perspective // *Fossil Mammals of Asia. Neogene Biostratigraphy and Chronology*. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 629–655.
- Mlíkovský J. Early Miocene birds of Skyřice, Czech Republic // *Čas. Národ. Muz. Řada Přírod.* 2000. V. 169. P. 97–100.
- Mlíkovský J. *Cenozoic Birds of the World*. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C. Birds (Aves) from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia // *Mem. Geol. Surv. Namibia*. 2008. V. 20. P. 147–167.
- Mourer-Chauviré C., Berthet D., Huguéy 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.
- Pavia M. The parrots (Aves: Psittaciformes) from the Middle Miocene of Sansan (Gers, Southern France) // *Paläontol. Z.* 2014. V. 88. № 3. P. 353–359.
- Saupe E.E., Farnsworth A., Lunt D.J. et al. Climatic shifts drove major contractions in avian latitudinal distributions throughout the Cenozoic // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2019. V. 116. № 26. P. 12895–12900.
- 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.
- Storer R.W. The fossil loon, *Colymboides minutus* // *Condor*. 1956. V. 58. P. 413–426.
- 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.
- Tedford R.H., Albright L.B., Barnosky A.D. et al. Mammalian biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (Late Oligocene through Early Pliocene epochs) // *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America* / Ed. Woodburne M.O. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2004. P. 169–231.
- Volkova N.V. The first fossil barbet (Aves, Ramphastidae) from Siberia // *J. Ornithol.* 2020. V. 161. P. 325–332.
- Winger B.M., Auteri G.G., Pegan T.M., Weeks B.C. A long winter for the Red Queen: rethinking the evolution of seasonal migration // *Biol. Rev.* 2019. V. 94. № 3. P. 737–752.
- 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., Lee M.S.Y. Affinities of Miocene waterfowl (Anatidae: *Manuherikia*, *Dunstanetta* and *Miotadorna*) from the St Bathans Fauna, New Zealand // *Palaeontology*. 2008. V. 51. Pt 3. P. 677–708.
- 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.* 2016a. V. 50. № 12. P. 1421–1433.
- Zelenkov N.V. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // *Biol. Lett.* 2016b. 12: 20160717.
- 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.

Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia.**3. A Revision of *Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867)****N. V. Zelenkov***Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The results of a taxonomic and morphological revision of *Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867) from the lower Miocene of Western and Central Europe are presented. It is shown that the collections of small ducks from Saint-Gérard-le-Puy localities (France) indeed contain a small species of the genus *Mionetta*, which is here described as *Mionetta defossa* sp. nov. At the same time, *Mionetta natator* represents a separate taxon and is here assigned to the genus *Caerulonettion* gen. nov., showing morphological similarities with modern *Malacorhynchus* and fossil *Mioquerquedula* spp. The first finds of small ducks from the lower Miocene of Kazakhstan are also described (Aral Svita, the Agyspe and Altynshokysu localities; Akzhar Svita, the Blue Sands locality), tentatively attributed to *Mionetta defossa* and *Mionetta* sp. The diversity and relationships of small ducks of the early–middle Miocene of Eurasia are discussed.

Keywords: fossil birds, Anseriformes, taxonomy, evolution, Neogene, lower Miocene, Kazakhstan, France