УДК 551.782.23:568.28/.29:598.28/.29

ИСКОПАЕМЫЙ ВИД EREMOPHILA И ДРУГИЕ ЖАВОРОНКИ (AVES, ALAUDIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ПЛИОЦЕНА ДОЛИНЫ РЕКИ СЕЛЕНГА (ЦЕНТРАЛЬНАЯ АЗИЯ)

© 2020 г. Е. С. Паластрова^{а, *}, Н. В. Зеленков^{а, **}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия
*e-mail: e.palastrova@paleo.ru
**e-mail: nzelen@paleo.ru
Поступила в редакцию 08.02.2019 г.
После доработки 30.05.2019 г.
Принята к публикации 03.06.2019 г.

Описаны костные остатки жаворонковых (Alaudidae) из верхнего плиоцена местонахождений Береговая (Южное Забайкалье) и Шамар (Северная Монголия). В этих местонахождениях установлено присутствие четырех вымерших форм, среди которых выявлен новый вид рогатых жаворонков — Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov. Это древнейшая находка Eremophila в палеонтологической летописи, что свидетельствует в пользу центральноазиатского происхождении рода. Два других жаворонка — Alaudala aff. A. rufescens и Calandrella aff. C. brachydactyla — представляют собой вымершие формы, родственные современным видам. В работе подробно описывается остеология жаворонковых и приводится ее сравнение с другими воробьиными близкого размерного класса. Обсуждается эволюционная история Eremophila, рассматриваются экологические предпочтения найденных жаворонковых и их связь с позднеплиоценовыми ландшафтами Центральной Азии.

Ключевые слова: неоген, плиоцен, Азия, Passeriformes, Alaudidae, морфология

DOI: 10.31857/S0031031X20020130

Отряд воробьеобразных (Passeriformes) - самый многочисленный по числу видов в современной авифауне, однако эволюционная история многих семейств этой группы остается очень слабо изученной. Это, в частности, справедливо для жаворонковых (Alaudidae) — одних из наиболее характерных обитателей современных открытых местообитаний. По своему происхождению жаворонки – африканская группа (de Juana et al., 2004), однако, уже начиная со среднего миоцена, формирование ряда эволюционных линий Alaudidae, по-видимому, проходило во внутренней Азии, где в отдельные эпизоды неогена открытые аридные ландшафты получили достаточно широкое распространение (Зеленков, 2017). Интересен плиоценовый этап эволюции Alaudidae, поскольку становление многих современных родов и видов воробьеобразных, по всей видимости, имело место в плиоцене—плейстоцене (Зеленков, 2014). Палеонтологическая летопись плиоценовых жаворонков внутренней Азии очень небогата и до настоящего времени была представлена только несколькими находками в Северной Монголии и Южном Забайкалье (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Тем не менее, данные по плиоценовым жаворонкам этого региона очень важны, поскольку Северная Монголия и прилегающие территории юга

Восточной Сибири в период позднего плиоцена претерпевали ряд климатических и ландшафтных изменений (Девяткин, Малаева, 1989; Зубаков, 1990; Demske et al., 2002), что непосредственно отражалось на эволюционной истории авифауны этого региона. Нарастающая аридизация климата Центральной Азии в конце плиоцена влекла за собой смену сообществ птиц, а распространение в это же время открытых ландшафтов (Demske et al., 2002; Алексеева, 2005) должно было способствовать диверсификации Alaudidae.

Настоящая работа посвящена изучению материалов по Alaudidae из двух верхнеплиоценовых местонахождений Центральной Азии (Береговая в Южном Забайкалье и Шамар в Северной Монголии), откуда ранее были кратко описаны отдельные кости Eremophila и Calandrella s.l. (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Изучение дополнительных материалов позволило выявить новый вид рогатых жаворонков (Eremophila), к которому, как оказалось (см. ниже), принадлежит коракоид из местонахождения Шамар, ранее послуживший голотипом Pliocalcarius orkhonensis (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Установлено присутствие в этих местонахождениях еще как минимум двух форм жаворонковых, которые также, по всей видимости, представляют неназванные вымершие виды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на ревизии ранее описанного (Zelenkov, Kurochkin, 2012) и изучении неизученного материала по жаворонковым (Passeriformes: Alaudidae) из местонахождений Береговая и Шамар. Материал был передан на изучение М.А. Ербаевой и В.С. Зажигиным и хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

Местонахождение Береговая расположено на правом берегу р. Чикой (правый приток Селенги) в Бичурском р-не Республики Бурятия и относится к верхнему плиоцену (MN 16b). Местонахождение Шамар расположено на левом берегу р. Орхон около дер. Шамар (Селенгийский Аймак) в Северной Монголии. Это местонахождение также относится к верхнему плиоцену, но оно немного старше Береговой (MN 16a). Границы зон MN 16b и MN 16a рассматриваются нами в соответствии с хронологической шкалой, приведенной Э.А. Вангенгейм и др. (2005). Геологические характеристики для разрезов местонахождений Шамар (Девяткин и др., 1989) и Береговая (Вангенгейм и др., 1966) приведены ранее. Фаунам млекопитающих (Вислобокова и др., 1993: Erbajeva, Alexeeva, 2000) и птиц (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012) из этих местонахождений посвящен ряд предыдущих публикаций.

Для сравнения использовались остеологические коллекции ПИН РАН и Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИП-ЭЭ). Были изучены скелеты Galerida cristata (3 экз.), Calandrella brachydactyla (3), Alaudala rufescens (2), Melanocorypha calandra (2), M. mongolica (2), M. veltoniensis (1), Eremophila alpestris (10). Lullula arborea (1). Alauda arvensis (3). A. gulgula (1), Ammomanes deserti (1). Изученные скелеты Eremophila alpestris, судя по географии распространения, относятся к E. alpestris s.s. (Ghorbani et al., 2019). Также использовались фотографии скелетов африканских жаворонков (Mirafra africana, Eremopterix verticalis, Certhilauda albofasciata, Certhilauda albescens, Ammomanopsis grayi, Spizocorys starki — по 1 экз., Alaemon alaudipes — 2 экз.) из коллекции Национального музея естественной истории (Вашингтон, США). Номенклатура скелета рассматривается в соответствии с руководством Н.В. Зеленкова (2015).

Все семейства рассматриваются в традиционном "широком смысле" (sensu lato), если не указано иное. Так, Sylviidae s.l. включает Sylviidae s.s. и недавно выделенные семейства Phylloscopidae, Acrocephalidae и Locustellidae (del Hoyo, Collar, 2016). Muscicapidae s.l. включает Muscicapidae s.s. и подсемейство Saxicolinae. Emberizidae s. l. включает Emberizidae s. s. и семейство Calcariidae (del Hoyo, Collar, 2016).

История таксономии и классификации отдельных форм (видов, подвидов и рас) малых жаворонков (роды Alaudala и Calandrella в современ-

ной трактовке) довольно сложная. Ранее все представители этой группы относились к довольно обширному роду Calandrella, однако уже Е.В. Козлова (1975) предполагала, что современные малые жаворонки включают две независимые линии переселенцев из Африки. По молекулярным данным (Alström et al., 2013; Stervander et al., 2016) оказалось, что род Calandrella не монофилетичен, и часть видов была отнесена к отдельному роду Alaudala, который включает 4 вида: Alaudala somalica, A. cheleensis, A. rufescens, A. ravtal (Dickinson, Christidis, 2014). При этом A. somalica — это бывший подвид Calandrella rufescens athensis (Mayr, Greenway, 1960), а для А. rufescens ранее также использовался синоним Calandrella pispoletta. Род Calandrella по современным представлениям включает только 4 вида: C. acutirostris, C. cinerea, C. blanfordi и C. brachydactvla (Dickinson, Christidis, 2014).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОСТЕОЛОГИЯ ALAUDIDAE

Alaudidae относительно хорошо отличаются остеологически от большинства палеарктических семейств Passeriformes, при этом нижнечелюстная кость, тарсометатарсус и коракоид — наиболее диагностичные элементы скелета. Ниже приведено сравнение с палеарктическими семействами, представители которых зачастую характеризуются сходными размерами и пропорциями элементов скелета (см. также Moreno, 1985).

Нижнечелюстная кость Alaudidae надежно отличается при виде с латеральной стороны прямыми ветвями, которые на всем протяжение не имеют резких изгибов. От Fringillidae и Emberizidae нижнечелюстная кость отличается грацильностью и заметно более острым углом между ветвями челюсти, от Motacillidae — более тупым углом сочленения ветвей челюсти и широким симфизом. От Muscicapidae s. s. и Sylviidae отличается длинным симфизом, от Muscicapidae s. s. — также его грацильностью.

Лопатка Alaudidae характеризуется комплексом признаков, выраженность которых у отдельных родов может варьировать: шейка не изогнута при виде с латеральной и медиальной сторон; латеральный отросток акромиона при виде с латеральной стороны длинный, тонкий и расширенный краниально (у некоторых Alaudidae присутствует характерная овальная ямка); головка краниокаудально удлиненная. У некоторых Alaudidae на гленоидной суставной поверхности при виде с краниальной стороны присутствует вырезка. У Muscicapidae, Motacillidae, Emberizidae, Fringillidae и многих представителей Sylviidae гленоидная суставная поверхность ориентирована вентральнее. От Motacillidae лопатка Alaudidae отличается более краниально ориентированной гленоидной суставной поверхностью.

Коракоид палеарктических Alaudidae при виде с вентральной стороны отличается от такового других палеарктических семейств Passeriformes выраженным выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы; при виде с дорсальной стороны — наличием пневматического отверстия на акрокоракоидном отростке (не обнаружено у одной особи Alauda arvensis). От Muscicapidae и Sylviidae коракоид отличается трапециевидной формой головки акрокоракоидного отростка (медиальная стенка акрокоракоидного отростка принимается за большее основание трапеции), менее выраженным крючком, а также заметно менее прямым стержнем, который у жаворонков несколько изогнут в плечевой части кости. От Sylviidae также отличается выраженным прокоракоидным отростком; от Muscicapidae — узкой и закругленной вырезкой между крючком акрокоракоидного отростка и стержнем (вырезка у Muscicapidae pacширена медиально). От Emberizidae отличается изогнутым в своей каудальной части прокоракоидным отростком.

Плечевая кость Alaudidae хорошо отличается от таковой других воробьиных строением проксимальной части. От большинства семейств близкого размерного класса, таких как Fringillidae, Emberizidae и Motacillidae, проксимальный эпифиз плечевой кости Alaudidae належно отличается практически не выраженной дорсальной пневматической впадиной (Jánossy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Неглубокая впадина также имеется у Sylviidae и некоторых Muscicapidae, но у них она все же выражена лучше. Также у Sylviidae и Muscicapidae дорсальный гребень пневматической впадины массивней, чем у Alaudidae. У Alaudidae, в отличие от Sylviidae и Muscicapidae, вентральное пневматическое отверстие шире, а вентральный блок пневматической впадины при виде с вентральной стороны имеет форму двояковогнутого блока. Менее диагностична форма головки при виде с каудальной стороны: y Alaudidae головка вытянута дорсовентрально и проксимодистально сужена, в то время как у представителей остальных семейств головка расширена проксимодистально, отчего выглядит куполообразной.

Дистальная часть плечевой кости Alaudidae хорошо отличается от таковой Sylviidae и Muscicapidae. Так, вентральный надмыщелок вместе со сгибательным отростком у Alaudidae короче; дорсальный надмыщелок вытянут проксимодистально, тогда как у Sylviidae и Muscicapidae — дорсально; вырезка над локтевой ямкой при виде с каудальной стороны у Sylviidae и Muscicapidae более округлая и ровная, у Alaudidae в дорсальной части вырезки присутствует выступ, образованный дорсальной триципитальной бороздой. От остальных семейств дистальный эпифиз можно отличить по комплексу признаков. У Alaudidae при виде с краниальной стороны сгибательный отросток не-

много выступает дистальнее относительно вершины вентрального мыщелка; проксимальная часть дорсального надмыщелка имеет округлую форму. Помимо этого, дорсальный надмыщелок у Alaudidae вытянут проксимодистально и имеет пологую вырезку.

Локтевая кость Alaudidae очень вариабельна, поэтому от представителей других семейств эту кость можно отличить только по комплексу признаков, кажлый из которых по отлельности может встречаться в других линиях воробьиных. При этом более диагностичен дистальный эпифиз локтевой кости (Пантелеев, 2005). С вентрокаудальной стороны у Alaudidae дистальный эпифиз расширен краниокаудально, отчего образует более прямоугольный контур; вырезка между дорсальным и вентральным мыщелками пологая и плавная, изогнута незначительно. При виде с краниальной стороны локтевой отросток ориентирован дорсально, имеет примерно равную толшину на всем протяжении: отпечаток вентральной коллатеральной связки хорошо выражен и ориентирован медиальнее, чем у представителей других семейств; вентральная суставная ямка имеет прямоугольную (реже – округлую) форму. Стержень локтевой кости незначительно изогнут в своей проксимальной части при виде с вентрокаудальной стороны.

Карпометакарпус Alaudidae от представителей других семейств отличается характерным округлым и дорсовентрально расширенным пястным блоком при виде с вентральной стороны; также в краниальной части пястного блока у Alaudidae присутствует небольшой изгиб, отсутствующий, в частности, у Motacillidae.

Фаланга большого пальца крыла Alaudidae от представителей других семейств воробьиных близких размерных групп отличается наличием продолговатого утолщения в каудальном обрамлении вентральной ямки.

Бедренная кость Alaudidae отличается от таковой Muscicapidae s. s. и Sylviidae массивными латеральным и медиальным мыщелками. От других семейств палеарктических воробьиных близкого размерного класса бедренная кость Alaudidae отличается по комплексу признаков: при виде с каудальной стороны медиальная сторона медиального мыщелка в проксимальной ее части закруглена латерально, медиальный надмыщелок и медиальный надмыщелковый гребень небольшого размера.

Тибиотарсус Alaudidae отличается от такового других семейств по комплексу характерных признаков. При виде с краниальной стороны у Alaudidae латеральный край латерального мыщелка ориентирован практически параллельно длинной оси стержня. Этот край может быть слегка выпуклым, но мыщелок в дистальной части не изогнут медиально. Межмыщелковая вырезка имеет плавный изгиб на всем своем протяжении. Меди-

альный мыщелок также ориентирован практически параллельно длинной оси стержня, но может быть незначительно изогнут латерально в своей листальной части.

Тарсометатарсус жаворонковых надежно отличается от представителей других семейств следующими признаками: межблоковые вырезки (особенно латеральная) имеют небольшую длину; блоки метатарсалий приблизительно равны по длине, что лучше видно с дорсальной стороны; дистальная поверхность блока метатарсалии ІІ ровная, ориентирована медиолатерально; дистальная вырезка на блоке метатарсалии ІІІ небольшая и имеет плавный изгиб (за исключением некоторых представителей родов Аттоманев, Сеrthilauda и Alaemon); борозда между валиками на блоке метатарсалии ІІІ плохо выражена.

ОТРЯД PASSERIFORMES СЕМЕЙСТВО ALAUDIDAE VIGORS, 1825 Род Eremophila Boie, 1828

Типовой вид — Alauda alpestris Linnaeus, 1758.

Диагноз. Современный род.

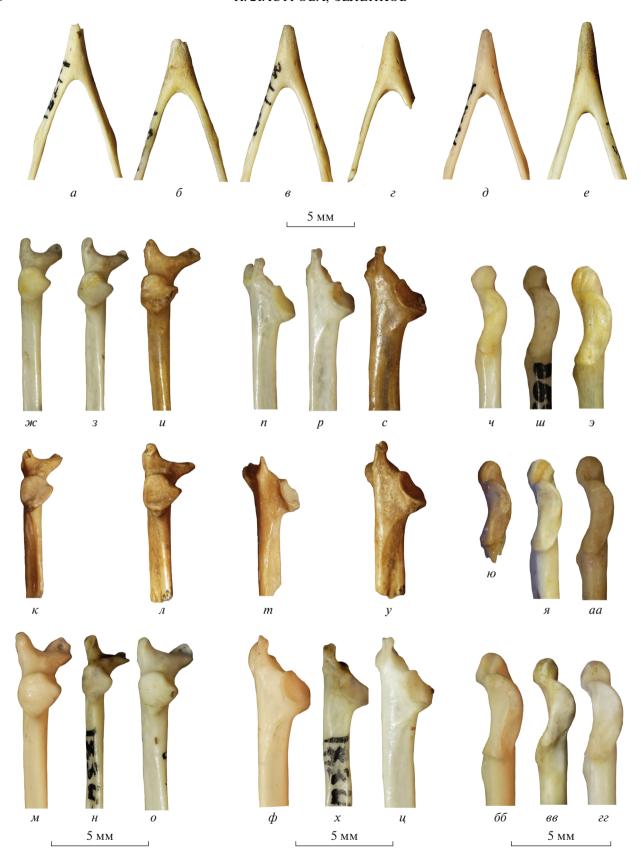
Видовой состав. Два современных вида и ископаемый Е. orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012) из плиоцена Монголии и Забайкалья.

С р а в н е н и е. Нижнюю челюсть представителей рода рогатых жаворонков Eremophila можно отличить (рис. 1) по величине угла расхождения ветвей. У Eremophila этот угол больше, чем у Mirafra, Lullula и Galerida, меньше, чем у Alaudala. Нижнечелюстной симфиз у Eremophila короче, чем у Mirafra, Galerida, Alauda и Melanocorypha, длиннее, чем у Calandrella, массивнее, чем у Lullula.

Лопатку Eremophila (рис. 1) можно отличить от таковой Lullula и Galerida при виде с вентральной стороны по овальной, несколько вытянутой краниокаудально гленоидной суставной поверхности, тогда как у представителей названных родов эта поверхность имеет округлую форму. От этих же родов лопатка Eremophila отличается длинным латеральным отростком акромиона, что лучше видно с вентральной стороны. От Galerida и Alauda, помимо этого, лопатка отличается более вентрально ориентированной гленоидной суставной поверхностью при виде с латеральной стороны и грацильными отростками акромиона при виде с вентральной стороны; от Ammomanes отличается коротким латеральным отростком акромиона, который у Eremophila в своей краниальной части загнут вентрально. Также у Eremophila, в отличие от Ammomanes, шире медиальный отросток акромиона при виде с краниальной стороны. Лопатка Eremophila морфологически схожа с таковой Calandrella и Alaudala, от которых она отличается только общей массивностью.

Коракоид Eremophila (табл. X; см. вклейку) отличается от такового Ammomanes меньшим изгибом прокоракоидного отростка, медиолатерально узкой апикальной (выступающей краниально) частью головки акрокоракоидного отростка при виде с вентральной и дорсальной сторон, а также в целом грацильной головкой акрокоракоида. Также у Ammomanes и Mirafra шейка акрокоракоида выражена хуже. Помимо этого, от Mirafra коракоид отличается более прямым стержнем и в большей степени выступающей медиально головкой акрокоракоида. От Lullula и Alauda при виде с вентральной стороны коракоид Eremophila отличается менее выраженным выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы. который у названных родов к тому же более округлый. От Alauda отличается менее массивной апикальной поверхностью акрокоракоида и менее массивной гленоидной губой; от Lullula округлым прокоракоидным отростком, более грацильным крючком акрокоракоидного отростка и краниокаудально вытянутой апикальной частью головки акрокоракоида при виде с вентральной и дорсальной сторон. Коракоид Eremophila морфологически более сходен с таковыми Alaudala, Calandrella, Melanocorypha и Galerida. От Galerida коракоил Eremophila отличается большим относительным размером апикальной поверхности акрокоракоида и узкой гленоидной губой; от Melanocorypha - грацильным и менее уплощенным крючком акрокоракоида и меньшими абсолютными размерами. От Alaudala и Calandrella коракоид отличается менее выступающей медиально каудальной частью головки акрокоракоида (отсутствует явно выраженный бугор в средней части медиального контура головки акрокоракоидного отростка). От Alaudala также – более широкой шейкой акрокоракоидного отростка и большей массивностью коракоида. Кроме того, гребень на дорсальной поверхности стержня у Alaudala начинается краниальнее. От Calandrella коракоид Eremophila отличается в меньшей степени выраженным при виде с вентральной стороны выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы, и большей массивностью кости.

Проксимальный эпифиз плечевой кости Eremophila (рис. 2) надежно отличается морфологически от такового родов Ammomanes, Alauda и Lullula. От Ammomanes отличается коротким пекторальным гребнем, менее изогнутым стержнем и каудально ориентированным дорсальным гребнем пневматической впадины. Пневматическая впадина у Eremophila ориентирована вентрально, у Ammomanes — более проксимально. От Lullula при виде с каудальной стороны плечевая кость отличается более коротким вентральным обрамлением пневматической впадины и широким профилем вентрального бугорка при виде с вентральной стороны; от Alauda — более коротким



стержнем, более коротким пекторальным гребнем и дорсовентрально расширенным проксимальным эпифизом. От Mirafra плечевая кость отличается проксимодистально сжатым проксимальным эпифизом; от Galerida — проксимально более выпуклым контуром вентрального бугорка при виде с вентральной стороны, и длинным пекторальным гребнем. От Alaudala проксимальный эпифиз плечевой кости отличается более широкой пневматической впадиной, от Calandrella — массивностью.

Дистальный эпифиз плечевой кости (рис. 2) отличается от такового представителей родов Lullula, Ammomanes и Galerida краниокаудально узким сгибательным отростком при виде с вентральной стороны, а от Alauda и Lullula — коротким сгибательным отростком. От Ammomanes отличается сильнее выступающим дорсально дорсальным надмыщелковым отростком; от Mirafra — длинным дорсальным надмыщелковым отростком. От Alaudala дистальный эпифиз плечевой кости отличается более дорсально загнутым сгибательным отростком и массивностью, от Calandrella — массивностью.

Сильная морфологическая вариабельность локтевой кости позволяет проводить определение на уровне родов, основываясь только на соотношении ширины, длины и изгиба стержня в проксимальной части, а также сопоставляя размеры проксимальных и дистальных эпифизов. Локтевая кость Eremophila от представителей других родов отличается (рис. 2) пропорциями стержня и размерами проксимального эпифиза. От представителей Alauda отличается коротким стержнем относительно размеров проксимального эпифиза; от Lullula – широким стержнем в его дистальной и проксимальной частях; от Galerida – коротким стержнем и грацильностью; от Melanocorypha — грацильностью; от Calandrella — массивностью. От представителей наиболее близких по размерам родов Alaudala и Ammomanes проксимальный эпифиз отличается широким отпечатком плечевой мышцы и массивной дорсальной суставной ямкой, дистальная часть – широким стержнем при виде с вентрокаудальной и дорсокраниальной сторон. Также у Ammomanes дистальный эпифиз в большей степени расширен краниокаудально.

Карпометакарпус Eremophila от представителей родов Mirafra, Ammomanes, Lullula и Alauda отличается краниально (субперпендикулярно длинной оси кости) ориентированным передним пястным отростком при виде с вентральной сто-

роны, тогда как у вышеназванных родов этот отросток загнут проксимокраниально (рис. 3). От Mirafra, Galerida, Alaudala и Calandrella карпометакарпус отличается краниокаудально узким и проксимодистально вытянутым пястным блоком при виде с дорсальной стороны, который у представителей этих родов более округлый. При виде с дорсальной стороны передний пястный отросток у Eremophila в большей степени загнут проксимально, в отличие от Galerida. От Alaudala при виде с дорсальной стороны карпометакарпус отличается более резкой и глубокой вырезкой между передним пястным отростком и отростком крылышка (вырезка у Alaudala пологая и плавная). От Calandrella карпометакарпус отличается также массивностью.

Фаланга большого пальца крыла (рис. 3) от представителей других родов отличается пропорциям: расширенной "шейкой" (кроме представителей Galerida и Alauda) и массивным проксимальным основанием.

Бедренная кость Eremophila (табл. XI; см. вклейку) отличается от таковой Alauda медиолатерально расширенным, а от Mirafra — более медиолатерально сжатым дистальным эпифизом; от Ammomanes — меньшими размерами обоих мыщелков и малоберцового блока. От Lullula и Galerida бедренная кость Eremophila отличается узкой малоберцовой вырезкой, от Galerida — меньшим размером латерального мыщелка и малоберцового блока. От Alaudala бедренная кость отличается толстым стержнем в месте перехода его в дистальный эпифиз: у Eremophila этот переход выражен плавнее, что лучше видно с каудальной стороны. От Calandrella бедренная кость отличается массивностью.

Тибиотарсус Eremophila от родов Alauda, Lullula, Ammomanes, Melanocorypha, Galerida и Alaudala отличается плохо выраженным бугорком малоберцовой мышцы и толстым стержнем в дистальной части (относительно ширины дистального эпифиза). Oт Alauda, Ammomanes, Galerida и Alaudala тибиотарсус отличается менее глубокой вырезкой между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мыщелком; кроме этого, у Lullula эта вырезка длиннее, чем у Eremophila. От Mirafra, Alauda и Lullula отличается более плавными контурами межмыщелковой вырезки; от Galerida — ориентированным более параллельным стержню латеральным мыщелком. От Ammomanes и Lullula тибиотарсус Eremophila отличается широким латеральный мыщелком; от Calandrella – массивностью.

Рис. 1. Нижние челюсти, лопатки и коракоиды Alaudidae: a, ∞, n, u — Calandrella brachydactyla, современный; $\delta, 3, p, u$ — Alaudala rufescens, современный; θ, u, c, s — Eremophila alpestris, современный; ϵ, n, y, aa — Eremophila orkhonensis, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 2614/250) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/236, 237): ϵ — экз. ПИН, № 2614/236, aa — экз. ПИН, № 2614/237; aa — aa — Alauda arvensis, современный; aa — aa —



Тарсометатарсус Eremophila от такового Mirafra отличается (табл. XI) более грацильным блоком метатарсалии II, который у Mirafra к тому же значительно выступает медиально. От родов Атmomanes, Alauda, Lullula, Melanocorypha и Galerida тарсометатарсус надежно отличается вытянутым медиолатерально дистальным эпифизом при виде с дистальной стороны. Помимо этого, от Alauda отличается грацильным блоком метатарсалии II; от Ammomanes – длинным блоком метатарсалии IV и широкими межблоковыми вырезками; от Lullula — широким блоком метатарсалии III. От Galerida тарсометатарсус отличается меньшей глубиной латеральной межблоковой вырезки при виде с дорсальной стороны; от Alaudala — массивностью и, зачастую, меньшей длиной блока метатарсалии IV, длина которого у Eremophila варьирует и у некоторых представителей все же соответствует таковой Alaudala. От Calandrella тарсометатарсус отличается массивностью и более выраженным бугорком в месте перехода стержня в блок метатарсалии IV.

Помимо отмеченных морфологических признаков, все элементы скелета Eremophila отличаются от таковых Melanocorypha и Galerida меньшими абсолютными размерами. Остеологически Eremophila значительно отличается от африканских родов Certhilauda, Eremopterix, Ammomanopsis, Alaemon и Spizocorys, подробное сравнение с которыми не приводится.

Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov.

Табл. X фиг. 6; табл. XI, фиг. 6

Pliocalcarius orkhonensis: Zelenkov, Kurochkin, 2012, с. 331, рис. 3: 33, 34; 6; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 257, рис. 89, табл. XXVII, фиг. 33, 34.

Голотип — ПИН, № 3381/486, левый коракоид; Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

Описание (рис. 1, е, л, у, аа; 2, е, к, m; 3, е, n, ц). На латеральной и медиальной стороне шейки лопатки выражена глубокая борозда. В коракоиде головка акрокоракоидного отростка короткая, гленоидная губа при виде с латеральной стороны узкая. В каудальной части головки акрокоракоидного отростка присутствует бугор, крючок этого отростка небольшой, прокоракоидный отросток хорошо выражен и виден с вентральной стороны. Дистальный эпифиз плечевой кости узкий, пекторальный гребень короткий. Пневматическая впадина плечевой кости широкая, ориентирова-

на в значительной степени вентрально; вентральный надмыщелок со сгибательным отростком при виде с вентральной стороны узкий: дорсальный надмыщелковый отросток имеет два выроста. Дистальный эпифиз локтевой кости узкий. Вырезка на карпометакарпусе между передним пястным отростком и отростком крылышка плавная, дистальный симфиз короткий. Шейка (суженная проксимальная часть) фаланги большого пальца крыла широкая; продолговатое утолщение в каудальном обрамлении вентральной ямки этой фаланги хорошо выражено. Медиальная поверхность блока метатарсалии II тарсометатарсуса выпуклая; хорошо выражен бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV; проксимальный эпифиз узкий. У тарсометатарсусов, принадлежащих молодым особям, межблоковые вырезки широкие и имеют одинаковую форму и размер.

Размеры. См. табл. 1.

Сравнение. Коракоид E. orkhonensis отличается от коракоида E. alpestris короткой головкой акрокоракоидного отростка и узкой гленоидной губой при виде с латеральной стороны, которая у E. alpestris более округлая. Плечевая кость отличается узким дистальным эпифизом (рис. 4) и коротким пекторальным гребнем (рис. 5), длина которого выходит за пределы вариабельности этого признака у E. alpestris. Локтевая кость отличается узким дистальным эпифизом. Карпометакарпус отличается более плавной вырезкой между передним пястным отростком и отростком крылышка, и коротким дистальным симфизом. Фаланга большого пальца крыла отличается широкой шейкой (суженной проксимальной частью). Тарсометатарсус отличается выпуклой медиальной поверхностью блока метатарсалии II, узким проксимальным эпифизом; также у E. orkhonensis бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV выражен лучше.

Помимо отмеченных выше морфологических отличий, элементы скелета нового вида, за исключением нижней челюсти и лопатки, отличаются от таковых E. alpestris меньшими абсолютными размерами или, по некоторым промерам, показывают наименьшие значения размеров среди вариаций у современных форм (табл. 1; рис. 4—6).

Вышеперечисленные признаки составляют дифференциальный диагноз вида.

Рис. 2. Плечевые и локтевые кости Alaudidae: a, ж, n — Calandrella brachydactyla, современный; δ , s, p — Alaudala rufescens, современный; s, s, s — Eremophila alpestris, современный; s, s, s — Eremophila orkhonensis, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 3381/471 и № 2614/251) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/242): s — экз. ПИН, № 3381/471, s — экз. ПИН, № 2614/251, s — экз. ПИН, № 2614/242; s, s, s — Alauda arvensis, современный; s, s — Ammomanes deserti, современный; s — s — Alaudala aff. A. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья: s — экз. ПИН, № 2614/256, s — экз. ПИН, № 2614/257; s, s — Galerida cristata, современный. s — s — плечевая кость с каудальной стороны; s — s — локтевая кость с краниальной стороны; s — s — локтевая кость с вентрокаудальной стороны.

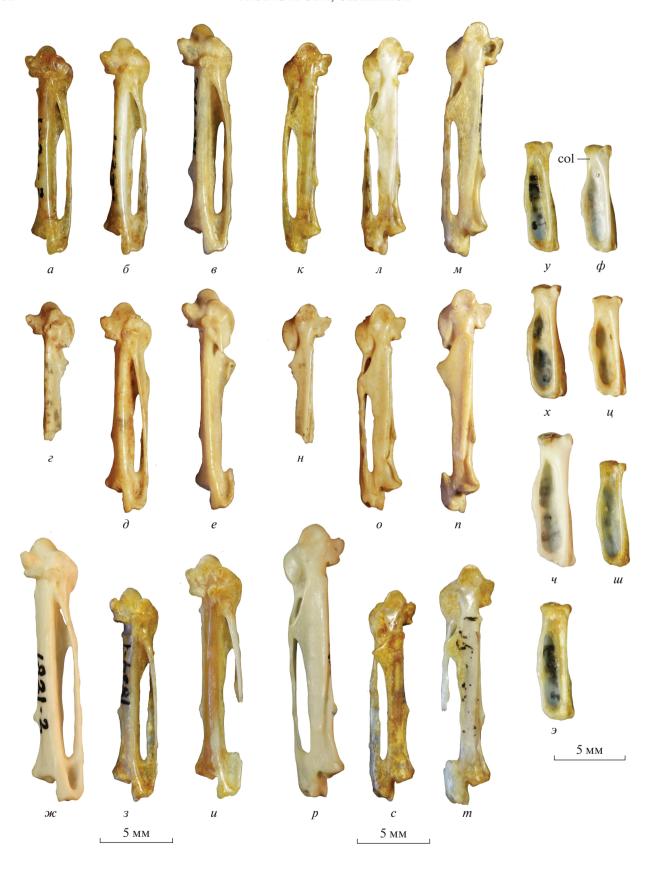


Рис. 3. Карпометакарпусы и фаланги Alaudidae: a, κ , y — Calandrella brachydactyla, современный; δ , n, ϕ — Alaudala rufescens, современный; θ , m, x — Eremophila alpestris, современный; ϵ , n — Calandrella aff. C. brachydactyla, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/260; ∂ , o — Alaudala aff. A. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН № 2975/163; e, n, u — Eremophila orkhonensis, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 2614/252) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/244): e, n — экз. ПИН, № 2614/252, u — экз. ПИН, № 2614/244; w, u — Alauda arvensis, современный; u, u, u — Сарпометакарпус с вентральной стороны; u — карпометакарпус с дорсальной стороны; u — проксимальная фаланга большого пальца крыла с вентральной стороны. Обозначения: col — шейка фаланги большого пальца крыла.

Замечания. Pliocalcarius orkhonensis был описан на основании смешанного материала, принадлежащего овсянкам и жаворонкам, при этом отмечалось существенное отличие голотипа (коракоида) от современных овсянковых (Zelenkov, Kurochkin, 2012). В действительности голотип имеет типичную морфологию Eremophila (см. сравнение выше).

Лопатки, локтевые кости и нижняя челюсть были отнесены к Е. orkhonensis на основании сопоставления с другими, более диагностичными элементами скелета Е. orkhonensis. Морфологически нижняя челюсть и лопатки не отличаются от таковых Е. alpestris. Также из местонахождения Береговая известен тибиотарсус неполностью взрослой особи, что затрудняет оценку морфологии этого экземпляра. Этот тибиотарсус, предварительно отнесенный нами к Е. orkhonensis, отличается от такового Е. alpestris отсутствием бугорка малоберцовой мышцы и вырезки между этим бугорком и латеральным мыщелком.

Стоит отметить, что плечевая и бедренная кости Е. orkhonensis морфологически сходны с таковыми Calandrella, от которых отличаются лишь большей массивностью. При этом коракоид и тарсометатарсус Е. orkhonensis надежно отличаются от таковых Calandrella и указывают на принадлежность этого вида к роду Eremophila. На промежуточную морфологию в строении некоторых элементов скелета ископаемых Eremophila из

позднего плиоцена Береговой и Шамара также обращалось внимание ранее (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Мы трактуем остеологическое сходство E. orkhonensis с представителями Calandrella как плезиоморфное.

Ранее из нижнего плейстоцена (MN 17) Болгарии по плечевой кости и проксимальному эпифизу локтевой кости был описан ископаемый Егеmophila prealpestris Boev, 2012. Среди диагностических признаков E. prealpestris указан более длинный, чем у современного E. alpestris, пекторальный гребень плечевой кости (Воеу, 2012), однако длина гребня вариабельна, и у некоторых изученных современных экземпляров равна значению, отмеченному для E. prealpestris (табл. 1). Положение linea intermuscularis на пекторальном гребне плечевой кости, отмеченное как особенность E. prealpestris, также подвержено индивидуальной изменчивости. Локтевая кость E. prealpestris отличается от таковой E. alpestris более угловатой формой вентральной суставной ямки, которая у жаворонков очень вариабельна. Важно, что биципитальный гребень и пневматическая впадина у E. prealpestris ориентированы проксимальнее, чем у E. alpestris. Ориентация биципитального гребня – надежный признак, позволяющий устанавливать родовую принадлежность представителей Alaudidae. Таким образом, голотип E. prealpestris не может быть отнесен к Eremophila, и на этом основании E. prealpestris исклю-

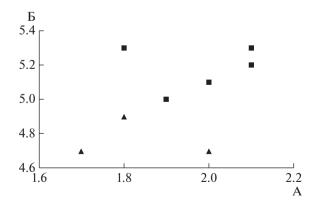


Рис. 4. Диаграмма рассеивания размеров (в мм) плечевых костей 3 экз. Eremophila orkhonensis (треугольники) и 8 экз. современного Eremophila alpestris (квадраты). А — наименьшая переднезадняя (краниокаудальная) ширина стержня; Б — наибольшая ширина дистального эпифиза.

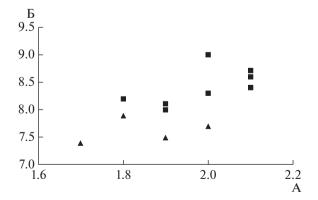


Рис. 5. Диаграмма рассеивания размеров (в мм) плечевых костей 4 экз. Eremophila orkhonensis (треугольники) и 9 экз. современного Eremophila alpestris (квадраты). А — наименьшая переднезадняя (кранио-каудальная) ширина стержня; $\mathbf{Б}$ — длина пекторального гребня.

Таблица 1. Измерения костей ископаемых и современных представителей Eremophila, в мм

Измерения	E. orkhonensis	E. alpestris
КОРАКОИД		n = 9
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.2	$1.3 \pm 0.1 (1.1 - 1.4)$
Наименьшая переднезадняя ширина стержня	1.3	$1.3 \pm 0.1 (1.2 - 1.4)$
Длина головки акрокоракоидного отростка	2.6	$2.9 \pm 0.1 (2.7-3)$
Наименьшая ширина гленоидной губы	1.3	$1.5 \pm 0.1 (1.4 - 1.6)$
ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ	11.5	1.0 = 0.1 (1.1 1.0)
ПЛЕЧЕВАЯ КОСТВ Наибольшая длина	$22.9 \pm 0.5 (22.5 - 23.5; n = 3)$	$24.0 \pm 0.7 (22.6 - 24.6; n = 8)$
		```
Длина от дорсального надмыщелкового отростка до головки	$22.4 \pm 0.5 (22.1 - 23; n = 3)$	$23.4 \pm 0.6 (22.2 - 24; n = 9)$
Наименьшая поперечная (дорсовентральная) ширина стержня	$2.1 \pm 0.1 \ (2-2.1; n=4)$	$2.2 \pm 0.2 (2-2.5; n = 9)$
Наименьшая переднезадняя (краниокаудальная) ширина стержня	$1.9 \pm 0.1 (1.7-2; n = 4)$	$2 \pm 0.1 (1.8-2.1; n = 9)$
Длина пекторального гребня	$7.6 \pm 0.2 (7.3 - 7.9; n = 5)$	$8.4 \pm 0.3 (8-9; n = 9)$
Наибольшая длина проксимального эпифиза	$6.2 \pm 0.1 \ (6-6.3; n = 4)$	$6.2 \pm 0.1 (6.1 - 6.4; n = 9)$
(от головки до основания биципитального гребня)	(:, ,	
Наибольшая ширина дистального эпифиза	$4.8 \pm 0.1 \ (4.7 - 4.9; n = 5)$	$5.2 \pm 0.1 (5-5.3; n = 8)$
ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ	n = 1	
Наибольшая ширина дорсальной суставной ямки	2.1	$2.2 \pm 0.1 \ (2-2.5; n=8)$
Наибольшее расстояние от апикальной части	4.2	$4.3 \pm 0.1 (4.1 - 4.4; n = 7)$
локтевого отростка до наиболее выступающего края дорсальной суставной ямки	112	1.5 ± 0.1 (1.1 1.1, 1/1)
Наибольшее расстояние от выступающего края	3.6	$3.9 \pm 0.1 (3.8-4; n = 7)$
вентральной суставной ямки до наиболее высту-		
пающего края дорсальной суставной ямки		
Наибольшее расстояние от апикальной части	3.4	$3.8 \pm 0.1 (3.6 - 3.9; n = 7)$
локтевого отростка до вентро-дистального края		
вентральной суставной ямки		
Наименьшая краниальная ширина стержня	1.6	$1.9 \pm 0.2 (1.7 - 2.1; n = 8)$
Наибольшая ширина проксимального эпифиза	3.4	$3.8 \pm 0.2 (3.6 - 4.0; n = 7)$
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.8	$1.9 \pm 0.1 \ (1.8-2; n=9)$
Наибольшая ширина дистального эпифиза	3.0	$3.4 \pm 0.1 (3.2 - 3.6; n = 9)$
КАРПОМЕТАКАРПУС	n = 1	n = 9
Общая наибольшая длина	15.7	$16.6 \pm 0.7  (15.1 - 17.7)$
Краниокаудальная ширина проксимального эпифиза	3.6	$4.0 \pm 0.1  (3.8 - 4.3)$
Краниокаудальная наименьшая ширина мета-	1.5	$1.7 \pm 0  (1.6 - 1.7)$
карпалии II Длина дистального симфиза	2.7	$3.2 \pm 0.1 (3-3.4)$
ФАЛАНГА БОЛЬШОГО ПАЛЬЦА КРЫЛА	n = 1	n = 8
Общая наибольшая длина	7.5	$8.7 \pm 0.4 \ (8.3 - 9.5)$
Наименьшая ширина шейки	1.9	$1.9 \pm 0.1  (1.7 - 2.1)$
Наибольшая ширина дистального расширения	2.4	$2.6 \pm 0.2 (2.3 - 2.9)$
БЕДРЕННАЯ КОСТЬ	n = 1	n=9
Наибольшая ширина дистального эпифиза	3.1	$3.4 \pm 0.1 (3.3 - 3.5)$
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.5	$1.6 \pm 0.1  (3.3 - 3.3)$
Наименьшая переднезадняя толщина стержня	1.4	$1.4 \pm 0.1  (1.4 - 1.5)$

Таблица 1. Окончание

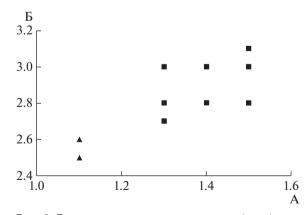
Измерения	E. orkhonensis	E. alpestris
ТИБИОТАРСУС	n=2	n = 9
Наименьшая дистальная поперечная ширина стержня	$1.4 \pm 0.1 \ (1.3 - 1.4)$	$1.5 \pm 0.1  (1.4 - 1.7)$
Наименьшая дистальная краниокаудальная толщина стержня	$1.1 \pm 0 \ (1.1)$	$1.4 \pm 0.1 \ (1.3 - 1.5)$
Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза	$2.6 \pm 0.1 \ (2.5 - 2.6)$	$2.9 \pm 0.1 \ (2.7 - 3.1)$
ТАРСОМЕТАТАРСУС		n = 9
Общая наибольшая длина	21.0	$21.9 \pm 1.0 (20-23)$
Наибольшая поперечная ширина проксимального эпифиза	$2.7 \pm 0 \ (2.7; n = 2)$	$3.2 \pm 0.1 (3 - 3.4)$
Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза	$2.5 \pm 0 \ (2.4 - 2.5; n = 9)$	$2.6 \pm 0.1 \ (2.4 - 2.8)$
Наименьшая поперечная ширина стержня	$1.0 \pm 0.1 \ (0.9-1.1; n = 10)$	$1.1 \pm 0.1  (1-1,2)$
Наименьшая дорсоплантарная высота стержня	$1.0 \pm 0 \ (1; n = 10)$	$1.0 \pm 0.1 \; (0.9 - 1.1)$
Наибольшая длина дистального эпифиза от наи- более дистального края foramen vasculare distale	$1.8 \pm 0.1 \ (1.7 - 1.9; n = 12)$	$1.9 \pm 0.1 \; (1.8 - 2.2)$

чен нами из рода Eremophila. Голотип E. prealpestris имеет косо ориентированный (относительно длинной оси кости) биципитальный гребень и в значительной степени проксимально ориентированную пневматическую впадину, а также узкий дорсальный надмыщелковый отросток — эти признаки отличают E. prealpestris от большинства изученных жаворонков и позволяют сближать этот вид с Аттомапев, с которым он не был сравнен при первописании. От современного A. deserti обсуждаемый ископаемый жаворонок из Болгарии отличается меньшими абсолютными размерами.

Материал. Местонахождение Шамар: кроме голотипа, проксимальные части левой (экз. ПИН, № 2614/249) и правой (экз. ПИН, № 2614/250) лопаток без медиальных рожков акромиона, левая плечевая кость (экз. ПИН, № 3381/471), проксимальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/251), левый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 2614/252), дистальный эпифиз левого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 3381/489), дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/253).

Местонахождение Береговая: фрагмент нижней челюсти (экз. ПИН, № 2614/236); проксимальный эпифиз правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/237); три фрагмента проксимальных эпифизов левых (экз. ПИН, № 2614/238—240) и фрагмент дистального эпифиза правой плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/241), проксимальный эпифиз левой (экз. ПИН № 2975/138), почти целая левая (экз. ПИН № 2975/140) и правая (экз. ПИН № 2975/139) плечевые кости; дистальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН,

№ 2614/242); левый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 2614/243); фаланга большого пальца крыла (экз. ПИН, № 2614/244); два дистальных эпифиза со стержнями левых бедренных костей (экз. ПИН, № 2614/245, 246); дистальный эпифиз левого тибиотарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/247); левый тарсометатарсус (экз. ПИН № 2975/148), проксимальный эпифиз левого (экз. ПИН № 2975/161) и правого (экз. ПИН, № 2614/266) тарсометатарсусов, 13 дистальных эпифизов тарсометатарсусов (экз. ПИН № 2975/149—160), дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/248).



**Рис. 6.** Диаграмма рассеивания размеров (в мм) тарсометатарсусов 2 экз. Eremophila orkhonensis (треугольники) и 9 экз. современного Eremophila alpestris (квадраты). А — наименьшая дистальная переднезадняя ширина стержня; Б — наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза.

* * *

Alaudala aff. A. rufescens. К этой форме относятся проксимальные концы правого (экз. ПИН, № 2614/254) и левого (экз. ПИН. № 2614/255) коракоидов, дистальный (экз. ПИН. № 2614/257) и проксимальный (экз. ПИН, № 2614/256) концы левых локтевых костей, правый карпометакарпус (экз. ПИН № 2975/163) и дистальный конец левого тибиотарсуса (экз. ПИН, № 2614/258) из местонахождения Береговая. Размеры коракоида (мм): длина головки акрокоракоидного отростка — 2.7 и 2.8; наименьшая поперечная ширина стержня — 1.0; наименьшая ширина гленоидной губы — 1.1 и 1.2. Локтевая кость: наибольшая ширина дорсальной суставной ямки — 1.9; наименьшая краниальная ширина стержня — 1.4; наибольшая ширина проксимального эпифиза — 3.5; наименьшая поперечная ширина стержня – 1.6; наибольшая ширина дистального эпифиза — 3. Карпометакарпус: общая наибольшая длина — 14.9; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза -3.7; длина дистального симфиза — 1.6. Тибиотарсус: наименьшая дистальная поперечная стержня — 1.4; наименьшая дистальная краниокаудальная толщина стержня — 1.2; наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза -2.6.

Остеологически Alaudala сходен с Eremophila и имеет общие с ним признаки, отличающие оба рода от других изученных жаворонков (Alauda, Lullula, Ammomanes, Galerida, Melanocorypha, Mirafra). Эти признаки подробно описаны выше (см. "сравнение" для рода Eremophila).

От остеологически схожих родов Eremophila и Calandrella коракоид Alaudala отличается несколько меньшими и большими абсолютными размерами, соответственно. Кроме этого, от Егеmophila коракоид отличается при виде с медиальной стороны плоским, а при виде с вентральной субквадратным крючком акрокоракоида, а также короткой гленоидной губой при виде с латеральной стороны. От Calandrella коракоид отличается более длинной гленоидной губой при виде с вентральной стороны и менее медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида. Локтевая кость Alaudala отличается от Eremophila и Calandrella расширенным относительно стержня дистальным концом при виде с вентрокаудальной стороны (дорсальный мыщелок и пястный бугорок в большей степени выступают в стороны относительно стержня). Кроме этого, от Егетоphila локтевая кость также отличается тонким стержнем и грацильным проксимальным концом, а от Calandrella – также массивной вентральной суставной ямкой. Карпометакарпус Alaudala отличается от Eremophila каудально выпуклой суставной поверхностью для лучевой кости запястья, что лучше видно с дорсальной стороны (эта суставная поверхность у Eremophila выглядит более вытянутой проксимодистально), а также немного меньшими абсолютными размерами. Также v Alaudala вырезка в дистокраниальном крае переднего пястного отростка имеет более плавные очертания и зачастую менее глубокая. От Calandrella карпометакарпус отличается массивностью. Тибиотарсус Alaudala отличается от Eremophila и Calandrella при виде с краниальной стоболее параллельно ориентированным роны стержню медиальным мыщелком (его медиальная стенка параллельна оси стержня, тогда как у Eremophila и Calandrella эта стенка в дистальной части выгнута латерально). От Eremophila, кроме этого, тибиотарсус отличается большей глубиной вырезки между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мышелком, а также заметно более v3ким стержнем, особенно в его дистальной части.

Alaudala aff. A. rufescens остеологически отличается от современного А. rufescens и, по-видимому, представляет собой самостоятельный вид. Так, коракоид Alaudala aff. А. rufescens отличается от такового А. rufescens массивным акрокоракоидным отростком. Локтевая кость отличается от таковой А. rufescens тонким локтевым отростком. Тибиотарсус имеет более широкий стержень. Карпометакарпус Alaudala aff. А. rufescens морфологически схож с таковым А. rufescens.

Calandrella aff. C. brachvdactvla. К этой форме мы относим следующие материалы: проксимальный фрагмент правой лопатки (экз. ПИН, № 2614/262), проксимальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/263) из местонахождения Шамар, а также проксимальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 2614/259) и два проксимальных фрагмента правых карпометакарпусов без малых метакарпалий (экз. ПИН, № 2614/260, 261) из местонахождения Береговая. Размеры (мм) лопатки: наибольшая ширина гленоидной суставной поверхности — 1.7. Коракоид: длина головки акрокоракоидного отростка — 2.4 и 2.6; наименьшая поперечная ширина стержня — 1.2; наименьшая переднезадняя ширина стержня — 1.4; наименьшая ширина гленоидной губы — 1.2 (2 экз.). Карпометакарпус: краниокаудальная ширина проксимального эпифиза -3.6 (2 экз.); краниокаудальная наименьшая ширина большой метакарпалии -1.3 и 1.4.

Остеологически Calandrella очень сходен с Егеторhila и зачастую отличается от этого рода только размерами. Общие с Егеторhila признаки, отличающие Calandrella от других родов (Alauda, Lullula, Ammomanes, Galerida, Melanocorypha, Mirafra), приведены выше (в рубрике "сравнение" для Егеторhila). Морфологические данные согласуются с молекулярными, которые предполагают сестринские отношения между родами Calandrella и Eremophila (Alström et al., 2013).

Лопатка Calandrella отличается от Alaudala узкой гленоидной суставной поверхностью при виде с вентральной стороны (у Alaudala латеральный край поверхности выдается латерально). От

Eremophila лопатка отличается тонкой шейкой, грацильной головкой, и в связи с этим грацильностью обоих ветвей акромиона и гленоилного отростка. Коракоид Calandrella отличается от Eremophila и Alaudala более медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида, а также меньшими абсолютными размерами и некоторой общей грацильностью. Карпометакарпус Calandrella отличается от Eremophila более округлым, краниокаудально широким пястным блоком при виде с дорсальной стороны. От Alaudala отличается меньшими абсолютными размерами и грацильностью. Тарсометатарсус Calandrella отличается от Alaudala более коротким блоком метатарсалии IV. который v Alaudala находится почти на одном уровне с блоком метатарсалии III. От Eremophila тарсометатарсус Calandrella отличается узкими межблоковыми вырезками и общей грацильностью.

Calandrella aff. C. brachydactyla также, по-видимому, представляет собой вымерший вид. Лопатка Calandrella aff. C. brachydactyla отличается от C. brachydactyla широким медиальным акромионом; коракоид — широкой шейкой акрокоракоидного отростка, а карпометакарпус — массивным передним пястным отростком. От C. gali из позднего миоцена Венгрии (MN13; Kessler, 2013) коракоид Calandrella aff. C. brachydactyla отличается медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида, узким крючком акрокоракоидного отростка и большими абсолютными размерами.

Аlaudidae indet. (?Calandrella sp.). Два дистальных фрагмента левых тарсометатарсусов (экз. ПИН, № 2614/264, 265) (у одного экз. отсутствует блок метатарсалии IV) из местонахождения Береговая представляют еще один вид жаворонков, предположительно из рода Calandrella. Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза (мм) — 2.5; наименьшая поперечная ширина стержня — 1.3 и 1.2; наименьшая переднезадняя ширина стержня — 1.0 (2 экз.).

Эти тарсометатарсусы не могут быть отнесены к Eremophila и Alaudala. От Eremophila они отличаются узкой латеральной межблоковой вырезкой и меньшими абсолютными размерами; от Alaudala — значительно суженным в своей плантарной части блоком метатарсалии II при виде с дистальной стороны.

Тарсометатарсус Calandrella sp. отличается от такового С. brachydactyla широкой медиальной межблоковой вырезкой и общими очертаниями дистальной части (у С. brachydactyla латеральная выпуклость стержня простирается заметно проксимальнее). Блок метатарсалии II у Calandrella sp. при виде с дистальной стороны сужен в своей плантарной части. Массивность тарсометатарсуса не позволяет отнести эти материалы к описанному выше Calandrella aff. С. brachydactyla, который имеет меньшие размеры.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, жаворонки в позднем плиоцене долины р. Селенги (современная Северная Монголия и юг Западного Забайкалья) были представлены как минимум тремя видами: ископаемым E. orkhonensis, серым жаворонком Alaudala aff. A. rufescens и малым жаворонком Calandrella aff. C. brachydactyla. При этом две последние формы также, по-видимому, относятся к ископаемым видам. Возможно присутствие в фауне местонахождения Береговая еще одного вида (Alaudidae indet.). Найденная в местонахождении Береговая ассоциация, включающая не менее трех видов из трех родов, показывает, что уже в плиоценовое время разнообразие жаворонков в **Шентральной Азии было велико. В настоящее** время в шебнистых пустынях и злаково-полынных полупустынях Монголии обитают до пяти видов жаворонков, относящихся к пяти родам (Курочкин, 1992). В Селенгинском лесостепном районе (Селенгинское Забайкалье) также встречаются пять видов жаворонков, при этом E. alpestris имеет наиболее обширное распространение (Доржиев, 2011). Присутствие в авифауне несколько более древнего местонахождения Шамар только двух видов, вероятнее всего, связано с меньшим объемом доступного материала.

Ископаемый Е. orkhonensis представляет собой древнейшую находку Eremophila в палеонтологической летописи. При этом Е. orkhonensis морфологически ближе к Calandrella, чем современные рогатые жаворонки (см. выше; Zelenkov, Kurochkin, 2012) и, таким образом, по-видимому, базален по отношению к современным Eremophila. Примечательно, что установленное молекулярными методами (Alström et al., 2013; Drovetski et al., 2014) близкое родство современных родов Eremophila и Calandrella не было выявлено при изучении внешней морфологии жаворонков (Козлова, 1975), но впервые было предположено на основании данных остеологии и палеонтологии (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Представители рода Calandrella, сестринского к Eremophila, в настоящее время населяют как Африку, так и внутреннюю Азию, в результате чего оба этих региона могли быть историческим центром происхождения рода Eremophila. Но появление древнейших представителей Eremophila в плиоцене Северной Монголии позволяет считать именно Внутреннюю Азию центром происхождения рода (см. Zelenkov, Kurochkin, 2012). Ранее к подобному выводу пришла Е.В. Козлова (1975) на основе изучения внешней морфологии. По ее представлениям, древней родиной рода Eremophila могла быть область сухих прерий или полупустынь на холмистых равнинах и предгорий горных хребтов палеарктической Азии. По молекулярным данным, дивергенция Eremophila и сестринского Calandrella датируется или средним-поздним миоценом (12-7.5 млн л.; Alström et al., 2013), или же поздним миоценом — серединой плиоцена (6.4-3.7 млн л.; Drovetski et al., 2014). Экология современных рогатых жаворонков указывает на то, что происхождение этой группы могло быть приурочено к одному из исторических эпизодов нарастания аридности климата. С учетом молекулярных свидетельств, можно было бы связывать происхождение этой эволюционной линии с этапом аридизации климата позднего миоцена (7.2-5.3 млн л.), однако Егеmophila пока не найдены в фаунах птиц Центральной Азии, относящихся к этому временному интервалу. Поэтому более вероятно, что род Егеmophila имеет горное плиоценовое происхождение, как и ряд других элементов арктической фауны (Deng et al., 2011; Wang et al., 2014).

Происхождение современных E. alpestris, как и рода в целом, также, несомненно, связано с горной/аридной зоной Центральной Азии, откуда этот вид расселялся на запад и впоследствии (в плейстоцене) заселил зону тундры северной Голарктики. Эту гипотезу подтверждают морфологические (Козлова, 1975), биогеографические (Кищинский, 1974) и палеонтологические данные. Согласно молекулярно-генетическим данным, наиболее древним из современных форм рогатых жаворонков является тибетская раса elwesi, которая дивергировала относительно остальных рас (подвидов) в раннем плейстоцене, 1.8–1.1 млн л.н. (Drovetski et al., 2014). По другим данным тибетские жаворонки elwesi и deosaiensis, в последнее время трактуемые как отельные виды (Ghorbani et al., 2019), дивергировали относительно других Eremophila в позднем плиоцене (3.5–3 млн л.; Ghorbani et al., 2019), а дивергенция E. alpestris и африканского E. bilopha может датироваться средним-поздним плиоценом (3-2.5 млн л.; Alström et al., 2013; Ghorbani et al., 2019). По предположению Козловой (1975), в доледниковое время территория современных тундр Евразии была занята ближайшими предками E. alpestris, которые с наступлением четвертичного похолодания мигрировали на юг. Этим предковым видом, возможно, и является E. orkhonensis.

В палеонтологической летописи Северной Америки Е. alpestris появляется только в среднем плейстоцене (Emslie, 2004). По молекулярным данным, дивергенция подвидов Е. alpestris в Неарктике произошла только в позднем плейстоцене (Drovetski et al., 2014).

Палеоэкологическая реконструкция. Фауны мелких млекопитающих (Алексеева, 2005) свидетельствуют о мозаичности ландшафтов Западного Забайкалья в позднем плиоцене (сочетание степей, лугов и островных лесов). В это время климат в этом регионе становится более континентальным и аридным, что привело к увеличению доли открытых пространств и сокращению лесов (Зубаков, 1990; Demske et al., 2002; Алексее-

ва, 2005). При этом в фауне млекопитающих Береговой и (в меньшей степени) Шамара преобладают степные виды, тогда как в фауне более древнего местонахождения Удунга, по возрасту близкого Шамару, преобладают лесные виды (Вислобокова и др., 1993). Увеличение доли видов открытых и аридных ландшафтов к позднему плиоцену также регистрируется по фаунам крупных млекопитающих (Вислобокова и др., 1993).

Птицы местонахождений Береговая и Шамар подтверждают представления о доминировании открытых ланліпафтов в окрестностях местонахождений в позднеплиоценовое время (Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Xaрактерно присутствие страуса (Курочкин, 1985) и ряда воробьиных птиц - обитателей полупустынных и степных стаций (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Особенно примечательно обилие костей жаворонков, при этом остатки E. orkhonensis численно доминируют. Современный E. alpestris предпочитает безлесные ландшафты, на севере ареала высокую сухую тундру, в южных областях ареала (в том числе Забайкалье) — сухую каменистую степь, склоны сопок со скудной растительностью (Дементьев и др., 1954). Современный A. rufescens предпочитает сухие степные и пустынные пространства с редкой растительностью (Дементьев и др., 1954). Современный С. brachydactyla населяет открытые степные и пустынные ландшафты, а также солонцы с чахлой растительностью (там же). Совместное обитание Eremophila и Alaudala, отмеченное для Береговой, характерно для злаково-полынных полупустынь современной Монголии (Курочкин, 1992). Тем не менее, фауна воробыных птиц Береговой и Шамара включает и отдельные лесные элементы, такие как Turdus и Sitta (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Таким образом, в районе рассматриваемых местонахождений в позднем плиоцене могли преобладать открытые, степные или даже полупустынные ландшафты с небольшими лесными массивами по склонам.

* * *

Авторы выражают благодарность М.А. Ербаевой и В.С. Зажигину за сбор и передачу материалов, А.Б. Савинецкому за предоставление доступа к сравнительной коллекции лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН, Н.В. Волковой за предоставление фотографий скелетов Alaudidae, а также рецензентам А.Б. Савинецкому и А.В. Пантелееву за ценные замечания. Работа выполнена при поддержке РФФИ 18-34-00680.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Н.В. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2005. 141 с.

Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е. и др. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья. М.: Наука, 1966. 163 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 152). Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 78—95.

Вислобокова И.В., Ербаева М.А., Сотникова М.В. Ранневиллафранкский этап в развитии фауны млекопитающих Северной Евразии // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 5. С. 87—96.

Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др. Поздний кайнозой Монголии (стратиграфия и палеогеография). М.: Наука, 1989. 213 с.

Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Судиловская А.М. и др. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Сов. наука, 1954. 808 с.

Доржиев Ц.З. Птицы Байкальской Сибири: систематический состав, характер пребывания и территориальное размещение // Байкал. зоол. журн. 2011. Вып. 6. С. 30—54.

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

Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 61–85.

Зеленков Н.В. К истории авифаун аридного пояса Азии // Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917—2005). Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2017. Т. 3. С. 9—28.

*Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды Lophogallus gen. nov. и Syrmaticus // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 79—87.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86—290.

Зубаков В.А. Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 224 с.

*Кищинский А.А.* Арктоальпийская фауна и ее происхождение // Зоол. журн. 1974. Т. 53. Вып. 7. С. 1036—1051.

Козлова Е.В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. М.: Наука, 1975. 253 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 59).

*Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 120 с.

*Курочкин Е.Н.* Опыт анализа авифауны Гобийских пустынь Монголии // Совр. орнитол. М.: Наука, 1992. С. 125–153.

*Пантелеев А.В.* Определение семейств воробьиных птиц по дистальной части локтевой кости // Рус. орнитол. журн. 2005. Т. 14. Вып. 304. С. 1033—1038.

Alström P., Barnes K.N., Olsson U. et al. Multilocus phylogeny of the avian family Alaudidae (larks) reveals complex morphological evolution, non-monophyletic genera and hidden species diversity // Mol. Phylog. Evol. 2013. V. 69. P. 1043–1056.

*Boev Z.N.* Neogene larks (Aves: Alaudidae (Vigors, 1825)) from Bulgaria // Acta Zool. Bulgar. 2012. V. 64. № 3. P. 295–318.

de Juana E., Suárez F., Ryan P. et al. Family Alaudidae (Larks) // Handbook of the Birds of the World, vol. 9 / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. Barcelona: Lynx Edicions, 2004. P. 496–601.

*del Hoyo J., Collar N.G.* HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. 2: Passerines. Barcelona: Lynx Edicions, 2016. 1013 p.

*Demske D., Mohr B., Oberhänsli H.* Late Pliocene vegetation and climate of the Lake Baikal region, southern East Siberia, reconstructed from palynological data // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2002. V. 184. P. 107–129.

Deng T., Wang X., Fortelius M. et al. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of ice age megaherbivores // Science. 2011. V. 333. P. 1285–1288.

*Dickinson E.C., Christidis L.* The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, V. 2: Passerines. U.K.: Aves Press, 2014. 752 p.

Drovetski S.V., Raković M., Semenov G. F. et al. Limited phylogeographic signal in sex-linked and autosomal loci despite geographically, ecologically, and phenotypically concordant structure of mtDNA variation in the Holarctic avian genus Eremophila // PLoS ONE. 2014. V. 9. №. 1. P. e87570.

*Emslie S.D.* The Early and Middle Pleistocene avifauna from Porcupine cave // Biodiversity response to climate change in the Middle Pleistocene / Ed. Barnosky A.D. Berkeley, Los Angeles, L.: Univ. California Press, 2004. P. 127–140.

*Erbajeva M.A.*, *Alexeeva N.V.* Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals // Quatern. Intern. 2000. V. 68. P. 67–75.

Ghorbani F., Aliabadian M., Olsson U. et al. Mitochondrial phylogeography of the genus Eremophila confirms underestimated species diversity in the Palearctic // J. Ornithology. 2019

https://doi.org/10.1007/s10336-019-01714-2

Jánossy D. Humeri of central European smaller Passeriformes // Fragm. Mineral. Palaeontol. 1983. V. 11. P. 85–112.

*Kessler E.* Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary // Hantkeniana. 2013. V. 8. P. 37–149.

*Mayr E., Greenway J.C.* (Eds.). Check-list of bird of the world. V. IX. Cambridge, Mass.: Mus. Compar. Zool., 1960. 506 p.

*Moreno E.* Clave osteologica para la identificación de los Passerifromes Ibericos. I. Aegithalidae, Remizidae, Raridae, Emberizidae, Passeridae, Frigillidae, Alaudidae // Ardeola. 1985. V. 32. № 2. P. 295–377.

Stervander M., Alström P., Olsson U. et al. Multiple instances of paraphyletic species and cryptic taxa revealed by mitochondrial and nuclear RAD data for Calandrella larks (Aves: Alaudidae) // Mol. Phylog. Evol. 2016. V. 102. P. 233–245.

Wang X., Tseng Z.J., Li Q. et al. From 'third pole' to north pole: a Himalayan origin for the arctic fox // Proc. Roy. Soc. B. 2014. V. 281. № 1787. P. 20140893.

Zelenkov N.V., Kurochkin E.N. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // Geobios. 2012. V. 45. P. 323–334.

#### Объяснение к таблице Х

- Фиг. 1. Calandrella brachydactyla, современный: 1a коракоид с вентральной стороны: 1б коракоид с дорсальной стороны; 1в – плечевая кость с вентральной стороны.
- Фиг. 2. Alaudala rufescens, современный: 2а коракоид с вентральной стороны; 2б коракоид с дорсальной стороны. Фиг. 3. Eremophila alpestris, современный: 3а коракоид с вентральной стороны; 3б коракоид с дорсальной стороны; 3в — плечевая кость с вентральной стороны.
- Фиг. 4. Calandrella aff. C. brachydactyla, верхний плиоцен Северной Монголии, коракоид, экз. ПИН, № 2614/263: 4a с вентральной стороны; 4б – с дорсальной стороны.
- Фиг. 5. Alaudala aff. A. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья, коракоид, экз, ПИН, № 2614/254: 5а с вентральной стороны; 5б – с дорсальной стороны.
- Фиг. 6. Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), верхний плиоцен Северной Монголии: 6а коракоид с вентральной стороны (голотип ПИН, № 3381/486); 66 – коракоид с дорсальной стороны (голотип ПИН, № 3381/486); 6в – плечевая кость с вентральной стороны (экз. ПИН, № 3381/471).
- Фиг. 7. Alauda arvensis, современный: 7а коракоид с вентральной стороны; 7б коракоид с дорсальной стороны; 7в плечевая кость с вентральной стороны.
- Фиг. 8. Ammomanes deserti, современный: 8а коракоид с вентральной стороны; 8б коракоид с дорсальной стороны; 8в — плечевая кость с вентральной стороны.
- Фиг. 9. Galerida cristata, современный: 9а коракоид с вентральной стороны; 9б коракоид с дорсальной стороны; 9в — плечевая кость с вентральной стороны.
- Обозначения: ар апикальная часть акрокоракоидного отростка; сар головка акрокоракоидного отростка; соl шейка акрокоракоилного отростка.

#### Объяснение к таблице ХІ

- Фиг. 1. Calandrella brachydactyla современный: 1a бедренная кость с каудальной стороны; 1б тибиотарсус с краниальной стороны; 1в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 1д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 1е – тарсометатарсус с дистальной стороны.
- Фиг. 2. Alaudala rufescens, современный: 2a бедренная кость с каудальной стороны: 2б тибиотарсус с краниальной стороны; 2в — тарсометатарсус с дорсальной стороны; 2д — тарсометатарсус с вентральной стороны; 2е — тарсомета-
- Фиг. 3. Eremophila alpestris, современный: 3а бедренная кость с каудальной стороны; 3б тибиотарсус с краниальной стороны; 3в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 3д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 3е – тарсометатарсус с дистальной стороны.
- Фиг. 5. Alaudala aff. A. rufescens, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/258, тибиотарсус с краниальной стороны. Фиг. 6. Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), верхний плиоцен Забайкалья: 6а — бедренная кость с каудальной стороны (экз. ПИН, № 2614/245): 6в — тарсометатарсус с дорсальной стороны (экз. ПИН, № 2975/149); 6г тарсометатарсус с дорсальной стороны (экз. ПИН, № 2975/148); 6д — тарсометатарсус с вентральной стороны (экз. ПИН, № 2975/149); бе – тарсометатарсус с дистальной стороны (экз. ПИН, № 2975/149).
- Фиг. 7. Alauda arvensis, современный: 7а бедренная кость с каудальной стороны; 76 тибиотарсус с краниальной стороны; 7в — тарсометатарсус с дорсальной стороны; 7д — тарсометатарсус с вентральной стороны; 7е — тарсометатарсус с дистальной стороны.
- Фиг. 8. Ammomanes deserti, современный: 8а бедренная кость с каудальной стороны; 8б тибиотарсус с краниальной стороны; 8в – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 8д – тарсометатарсус с вентральной стороны; 8е – тарсометатарсус с дистальной стороны.
- Фиг. 9. Galerida cristata, современный: 9а бедренная кость с каудальной стороны; 9б тибиотарсус с краниальной стороны; 9в — тарсометатарсус с дорсальной стороны; 9д — тарсометатарсус с вентральной стороны; 9е — тарсометатарсус с дистальной стороны.
- Фиг. 10. Alaudidae (?Calandrella sp.), верхний плиоцен Забайкалья, тарсометатарсус, экз. ПИН, № 2614/264: 10в с дорсальной стороны; 10д - c вентральной стороны; 10e - c дистальной стороны.

## A Fossil Species of *Eremophila* and Other Larks (Aves, Alaudidae) from the Upper Pliocene of Selenga River Valley (Central Asia)

#### E. S. Palastrova, N. V. Zelenkov

Bone remains of larks (Alaudidae) from the Upper Pliocene of the Beregovaya (southern Transbaikalia) and Shaamar (northern Mongolia) localities are described. The presence of 4 extinct forms in these localities is established, including the fossil horned lark Eremophila orkhonensis (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov. This is the oldest member of *Eremophila* in the fossil record, indicating a possible Central Asian origin of the genus. Two other larks—Alaudala aff. A. rufescens and Calandrella aff. C. brachydactyla also probably represent extinct forms. The paper describes in detail the osteology of larks and compares it with other passerines of similar size class. The evolutionary history of *Eremophila* is discussed, and the environmental preferences of larks and their connection with the Late Pliocene landscapes of Central Asia are considered.

Keywords: Neogene, Pliocene, Asia, Passeriformes, Alaudidae, morphology

