

УДК 551.782.23:568.28/.29:598.28/.29

ИСКОПАЕМАЯ ОВСЯНКА *EMBERIZA SHAAMARICA* (AVES, EMBERIZIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ПЛИОЦЕНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

© 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 30.10.2019 г.

После доработки 24.01.2020 г.

Принята к публикации 29.01.2020 г.

Описаны новые материалы по “*Rhodospiza*” *shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012 из верхнего плиоцена местонахождений Шамар (Северная Монголия) и Береговая (Южное Забайкалье; Россия). Показано, что *R. shaamarica* следует относить к роду *Emberiza* семейства овсянковых (*Emberizidae*) – таким образом, это первый ископаемый вид овсянок для территории Азии. Отмечено морфологическое сходство *Emberiza shaamarica* comb. nov. и современных тростниковых овсянок *E. schoeniclus*. В статье анализируются палеонтологическая летопись и эволюционная история *Emberiza*. Проведена таксономическая ревизия ранее описанных ископаемых видов *Emberiza*.

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

DOI: 10.31857/S0031031X20060070

Овсянковые (Passeriformes, Emberizidae) – многочисленное семейство воробьиных птиц (Passeriformes), включающее 44 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016). Его представители населяют различные ландшафты и климатические зоны, но многие виды приурочены к полуоткрытым или открытым местообитаниям (Коблик, 2001; Winkler et al., 2015; Рябицев и др., 2019). В современной фауне Азии овсянки весьма разнообразны: на территории Забайкалья и Прибайкалья в настоящее время встречается 18 видов овсянковых (Доржиев, 2011), на территории Северной Монголии – 12 (Цэвээнмядаг и др., 2005). По-видимому, овсянки и в прошлом были обычным компонентом различных континентальных авифаун, однако их эволюция остается очень слабо изученной. В частности, практически нет данных по разнообразию позднеплиоценовых овсянок.

В настоящей статье показано, что выюрок *Rhodospiza shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012, описанный из верхнего плиоцена Северной Монголии, в действительности относится к овсянковым – это первый ископаемый вид овсянок с территории Азии. Мы обсуждаем морфологию и экологию этого вида, а также анализируем палеонтологическую летопись семейства *Emberizidae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на ревизии ранее описанных (Zelenkov, Kurochkin, 2012) и изучении новых

костных остатков, отнесенных нами к *Emberiza shaamarica* (Passeriformes: Emberizidae), из местонахождений Береговая и Шамар. Материал был получен для изучения от М.А. Ербаевой и В.С. Зажигина и хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

Местонахождение Береговая расположено на правом берегу р. Чикой (правый приток Селенги) в Бичурском р-не Республики Бурятия; местонахождение Шамар – на левом берегу р. Орхон около пос. Шамар (Селенгский Аймак) в Северной Монголии. Оба местонахождения относятся к верхнему плиоцену (Вангенгейм и др., 1966; Девяткин и др., 1989), однако Шамар (MN 16a) немного старше Береговой (MN 16b). Границы зон MN 16b и MN 16a рассматриваются нами в соответствии с хронологической шкалой, приведенной В.А. Вангенгейм и М.А. Певзнером (2005).

Для сравнения использовались остеологические коллекции Палеонтологического и Зоологического институтов РАН. Были изучены скелеты следующих современных видов: *Emberiza citrinella*, *E. cirrus*, *E. leucoccephala*, *E. bruniceps*, *E. calandra*, *E. hortulana*, *E. aureola*, *E. schoeniclus*, *E. tristrami*, *E. pusilla*, *E. rustica*, *E. godlewskii*, *E. cioides*, *E. stewarti*, *E. buchani*, *E. chrysophris*, *E. cia*, *E. elegans*, *E. flaviventris*, *E. fucata*, *E. jankowskii*, *E. melanocephala*, *E. pallasi*, *E. spodocephala* и *E. yessoensis*. Номенклатура скелета рассматривается в соответствии с руководством Н.В. Зеленкова (2015). Все виды овсянок рассматриваются нами в рамках одного ро-

да в соответствии с классификацией Х. дель Ойо и Н. Кольяр (del Hoyo, Collar, 2016).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОСТЕОЛОГИЯ *EMBERIZIDAE*

Специальных работ, посвященных остеологии *Emberizidae*, нам не известно, поэтому здесь приведен обзор сравнительной остеологии представителей этого семейства. Овсянковые могут быть отличены от других мелких палеарктических семейств *Passeriformes* сходного размерного класса по основным диагностическим элементам скелета (отдельные признаки по выборочным элементам скелета также указаны в ряде работ: Jánosy, 1983; Moreno, 1985; Коблик, 1994; Пантелеев, 2004, 2005б). Ниже семейства воробьиных рассматриваются нами в “широком смысле” (*sensu lato*), если не указано иное. Так, *Sylviidae* s.l. включает в себя *Sylviidae* s.s. и недавно выделенные из него семейства *Phylloscopidae*, *Acrocephalidae* и *Locustellidae* (del Hoyo, Collar, 2016). *Muscicapidae* s.l. включает в себя *Muscicapinae* и *Saxicolinae*.

Коракоед *Emberizidae* отличается от такового большинства семейств воробьиных близкой размерной группы – *Fringillidae*, *Muscicapidae*, *Sylviidae* и *Alaudidae* – хорошо выраженным, треугольной формы прокоракоедным отростком (иногда его выступающая медиально вершина может быть сглажена, как у представителей родов *Zonotrichia*, *Melospiza* и *Plectrophenax*). При этом медиолатеральная ширина прокоракоедного отростка имеет внутривидовую вариабельность. От представителей *Alaudidae* коракоед *Emberizidae* надежно отличается отсутствием пневматического отверстия на акрокоракоедном отростке при виде с дорсальной стороны. От большинства *Fringillidae*, а также *Prunellidae*, *Sylviidae* и *Muscicapidae* коракоед отличается узкой вырезкой между крючком акрокоракоедного отростка и его “шейкой”; от *Motacillidae* – узкой и грациальной апикальной частью головки акрокоракоедного отростка; от *Ploceidae* и *Passeridae* – отсутствием бугра на головке акрокоракоедного отростка, от *Ploceidae* – также медиолатерально широкой апикальной частью этого отростка.

Плечевая кость *Emberizidae* хорошо отличается от таковой других воробьиных строением проксимальной части. От *Alaudidae*, *Ploceidae*, *Passeridae*, *Prunellidae*, *Muscicapidae* и *Sylviidae* надежно отличается наличием одной пневматической впадины, образованной слиянием вентральной и дорсальной впадинами, а также отсутствием в связи с этим дорсального гребня пневматической впадины (Jánosy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). От этих же семейств и от некоторых *Motacillidae* (*Anthus trivialis*, *A. pratensis* и *A. godlewskii*) при виде с каудальной стороны отличается наличием продольного утол-

щения, идущего вдоль биципитального гребня, который у представителей *Motacillidae* к тому же удлинен вентрально. От *Sylviidae* и *Muscicapidae* проксимальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается длинным пекторальным гребнем, также у представителей первых двух семейств вентральная часть проксимального эпифиза сильнее выдается вентрально. Кроме этого, от *Muscicapidae* проксимальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается более широкой (проксимодистально) головкой; от большинства *Fringillidae* – широким костным мостиком, соединяющим вентральный бугорок и головку (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Дистальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается от таковой *Alaudidae* и *Passeridae* меньшей высотой дорсального надмышелка с отростком. Кроме этого, от *Alaudidae* отличается сильнее выдающимся дистально сгибаемым отростком, более широкой локтевой ямкой, а также в целом дорсовентрально вытянутым и проксимодистально более узким дистальным эпифизом. От *Muscicapidae* и *Sylviidae* дистальная часть плечевой кости отличается коротким сгибаемым отростком и меньшей высотой дорсального надмышелка с отростком; также у представителей этих семейств шире локтевая ямка. От *Motacillidae* дистальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается выраженным утолщением, идущим вдоль вентрального края отпечатка *m. pronator superficialis*; от некоторых представителей семейства (*Motacilla citreola*, *M. flava*, *Anthus campestris*, *A. pratensis*, *A. trivialis* и *A. richardi*) и от представителей *Ploceidae* и *Prunellidae* – более массивным дорсальным надмышелком с отростком, от *Prunellidae* – также вентрально выступающим сгибаемым отростком. От *Fringillidae* дистальная часть плечевой кости отличается более грацильным и зачастую дорсально изогнутым сгибаемым отростком.

Тарсометатарсус *Emberizidae* отличается от такового *Alaudidae* проксимодистально вытянутыми блоками метатарсалий III и IV, узким блоком метатарсалии IV и более грацильным и изогнутым блоком метатарсалии II. Кроме этого, при виде с дорсальной и вентральной сторон у *Emberizidae* на медиальной стенке блока метатарсалии II в его проксимальной части присутствует выраженный выступ (Пантелеев, 2004). В отличие от представителей *Fringillidae*, межблоковые вырезки у *Emberizidae* зачастую имеют одинаковую глубину (у *Fringillidae* латеральная межблоковая вырезка глубже); блоки метатарсалий II и IV у *Emberizidae*, как правило, имеют одинаковую длину, блок метатарсалии III не расширяется дистально. От представителей семейств *Muscicapidae* и *Sylviidae* тарсометатарсус *Emberizidae* отличается широкими межблоковыми вырезками и общей относительной массивностью дистального эпифиза; от *Sylviidae* – также узким блоком метатарсалии

III, меньшим размером блока метатарсалии II и ровной медиальной поверхностью стержня в дистальной части; от Motacillidae – большими размерами и относительной массивностью всех блоков метатарсалий и дистального эпифиза в целом; от Ploceidae и Passeridae – проксимодистально короткими межблоковыми вырезками; от Ploceidae – также широким блоком метатарсалии II; от Prunellidae – проксимодистально длинными блоками метатарсалий.

Традиционно семейство Emberizidae также включало в себя группу американских овсянок (Raymond, Paynter, 1970), которые сейчас выделяются в самостоятельное семейство Passerellidae (del Hoyo, Collar, 2016), а также роды Calcarius и Plectrophenax, которых в настоящее время относят к Calcariidae (Grapputo et al., 2001; Päckert et al., 2015; del Hoyo, Collar, 2016; Oliveros et al., 2019).

Кораконд *Emberiza* отличается от такового представителей семейств Passerellidae (*Ammodramus*, *Zonotrichia* и *Melospiza*) и Calcariidae (*Calcarius*, *Plectrophenax*) латерально ориентированной апикальной частью головки акрокоракоида, которая у Passerellidae и Calcariidae, в отличие от Emberizidae, ориентирована параллельно оси стержня. От представителей *Ammodramus* кораконд отличается массивным крючком акрокоракоидного отростка; от *Plectrophenax* и *Zonotrichia* – прямым и неизогнутым прокоракоидным отростком; от *Plectrophenax* – также узкой плечевой суставной поверхностью; от *Zonotrichia* – меньшим размером апикальной части головки акрокоракоида. От представителей *Melospiza* кораконд отличается массивной апикальной частью акрокоракоида, коротким крючком акрокоракоидного отростка, выраженной шейкой и массивной головкой акрокоракоида.

Плечевая кость *Emberiza* хорошо отличается от таковой рода *Melospiza*, у представителей которого дорсальная пневматическая впадина почти отсутствует, и в связи с этим присутствует костный мостик, соединяющий дорсальный гребень пневматической впадины и головку. Кроме этого, от *Melospiza* плечевая кость отличается менее глубокой вырезкой между сгибательным отростком и дорсальной триципитальной бороздой и латерально ориентированным сгибательным отростком, который у *Melospiza* ориентирован вентрально. От *Zonotrichia* плечевая кость отличается грацильным сгибательным отростком и массивным дорсальным надмышечковым отростком; от *Calcarius*, *Plectrophenax* и *Ammodramus* – меньшей высотой дорсального надмышечка с отростком и при виде с каудальной стороны узкой локтевой ямкой, которая у представителей названных родов шире в области сгибательного отростка. От *Calcarius* и *Plectrophenax* плечевая кость *Emberiza* отличается грацильным сгибательным отрост-

ком, от *Calcarius* – менее загнутым сгибательным отростком при виде с дистальной стороны, который у *Calcarius* сильно загнут вентрально, а также коротким дорсальным надмышечковым отростком при виде с дистальной стороны. От *Ammodramus* плечевая кость отличается широким дорсальным надмышечком с отростком.

Тарсометатарсус *Emberiza* отличается от такового *Calcarius* и *Plectrophenax* узкими межблоковыми вырезками и длинными суставными поверхностями блоков метатарсалий; от *Zonotrichia* – длинными латеральной межблоковой вырезкой и блоком метатарсалии II; от *Melospiza* – более широкой латеральной межблоковой вырезкой; от *Ammodramus* – длинным блоком метатарсалии II.

О Т Р Я Д PASSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО EMBERIZIDAE VIGORS, 1825

Род *Emberiza* Linnaeus, 1758

Типовой вид – *Emberiza citrinella* L., 1758.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 44 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016); *E. polgardiensis* Kessler, 2013 из верхнего миоцена Венгрии; *E. parva* Kessler, 2013, *E. gaspariki* Kessler, 2013 и *E. media* Kessler, 2013 из плиоцена Венгрии; *E. shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012) из верхнего плиоцена Северной Монголии и Южного Забайкалья.

С р а в н е н и е. В семействе Emberizidae один род.

З а м е ч а н и я. В составе рода было описано несколько ископаемых видов, однако проведенная нами ревизия показала, что некоторые из них не могут быть отнесены к *Emberiza*. Голотип *E. pannonica* Kessler, 2013 из верхнего миоцена Венгрии не относится к овсянковым и, по-видимому, принадлежит Muscicapidae (см. ниже). *E. bartkoi* Kessler et Hír, 2012 из среднего миоцена Венгрии представлен недиагностичным материалом, позволяющим рассматривать этот таксон только как *nomen dubium*.

Emberiza shaamarica (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov.

Табл. X, фиг. 6. (см. вклейку)

Rhodospiza shaamarica: Zelenkov, Kurochkin, 2012, с. 329, рис. 3: 24, 25; 5; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 256, рис. 88, табл. XXXVI, фиг. 24, 25.

Г о л о т и п – ПИН, № 3381/475, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; Северная Монголия, местонахождение Шамар; верхний плиоцен.

О п и с а н и е. В кораконде крючок акрокоракоидного отростка короткий; прокоракоидный отросток крупный, выступает медиально относительно стержня, его основание краниокаудально удлинено; плечевая суставная поверхность ко-

Таблица 1. Измерения костей *Emberiza shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov., в мм

КОРАКОИД ($n = 1$)	
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.2
Наименьшая переднезадняя ширина стержня	1.4
Длина головки акрокоракоеидного отростка	2.7
Наименьшая ширина гленоидной губы	1.2
ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ ($n = 2$)	
Наименьшая поперечная (дорсовентральная) ширина стержня	1.9
Наименьшая переднезадняя (краниокаудальная) ширина стержня	1.6–1.7
Наибольшая ширина дистального эпифиза	4.4–4.5
ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ ($n = 1$)	
Наименьшая краниальная ширина стержня	1.9
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.6
Наибольшая ширина дистального эпифиза	2.9
ТАРСОМЕТАТАРСУС ($n = 3$)	
Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза	2.0–2.1
Наименьшая поперечная ширина стержня	0.8–1.0
Наименьшая переднезадняя ширина стержня	0.9–1.0
Наибольшая длина дистального эпифиза от наиболее дистального края foramen vasculare distale	1.6–1.7

роткая, ее краниальная вершина не заостренная; на акрокоракоеидном отростке присутствует пневматическая впадина небольшого размера. Локтевая ямка плечевой кости в вентральной части проксимодистально широкая, сгибательный отросток ориентирован дистально (его вершина не загнута дорсально). Пястный бугорок локтевой кости массивный. На латеральной поверхности дистального эпифиза тарсометатарсуса в месте перехода его в блок метатарсалии IV присутствует умеренно выраженный бугор; межблоковые вырезки широкие; при виде с дистальной стороны дистальный эпифиз медиолатерально вытянут, блок метатарсалии II ориентирован косо (его плантарный край наклонен латерально, дорсальный — медиально).

Вышеперечисленные признаки составляют диагноз вида.

Размеры. См. табл. 1.

Сравнение (табл. X, фиг. 1–7). По комплексу морфологических признаков *E. shaamarica* наиболее близок к группе видов, включающей современные *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella* и *E. leucosephala* (монофилия этой группы поддерживается молекулярно-генетическими данными; Päckert et al., 2015). Элементы скелета этих видов несут ряд признаков (см. ниже), в комплексе отличающий их от других представителей рода, но по отдельности эти признаки все же встречаются и у других представителей рода *Emberiza*. Кроме

того, прослеживается сходство между *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*, особенно в строении тарсометатарсусов.

Коракоеид *E. shaamarica* характеризуется выдвинутым медиально относительно стержня прокоракоеидным отростком, немного выступающей медиально каудальной частью головки акрокоракоеидного отростка и относительно короткой гленоидной губой, в чем схож с *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucosephala* и *E. schoeniclus*. От этих видов коракоеид *E. shaamarica* отличается краниокаудально длинным прокоракоеидным отростком. Кроме этого, от *E. cirrus* и *E. stewarti* коракоеид *E. shaamarica* отличается коротким и широким крючком; от *E. citrinella* и *E. leucosephala* — более короткой плечевой суставной поверхностью; от *E. schoeniclus* — меньшими абсолютными размерами. По-видимому, узкий и длинный крючок коракоеида *E. cirrus* и *E. stewarti* является плезиоморфной чертой, поскольку дивергенция этих видов произошла раньше, чем расхождение *E. citrinella* и *E. leucosephala* (Päckert et al., 2015). Примечательно, что у *E. shaamarica* присутствует небольшое пневматическое отверстие, что, в целом, не характерно для клады *Emberizoidea* (sensu Barker et al., 2015). Тем не менее, отверстие все же было нами найдено у некоторых представителей этой клады: *Piranga olivacea* и *Passerina caerulea* (Cardinalidae), едва заметное (рудиментарное) отверстие имеется также и у *Emberiza citrinella*. При этом у некоторых *Emberizoidea* наблюдается

предположительно переходное состояние: наличие характерного углубления на акрокоракоиде. Пневматическое отверстие, по-видимому, является примитивным признаком, который сохранился лишь у некоторых современных *Emberizidae*.

Плечевая кость *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucoscephala*, *E. schoeniclus* и *E. shaamarica* характеризуется проксимодистально широкой локтевой ямкой в ее вентральной части и относительно длинным и узким дорсальным надмышечковым отростком. При этом плечевая кость *E. citrinella*, *E. schoeniclus* и *E. shaamarica* имеет дистально ориентированный (не загнутый вентрально) и более грацильный сгибаемый отросток по сравнению с остальными *Emberiza* из рассматриваемой группы, чей отросток массивный и немного загнут вентрально. Кроме этого, плечевая кость *E. shaamarica* отличается от таковой *E. cirrus* длинным стержнем при сходных размерах дистального эпифиза; от *E. schoeniclus* — изогнутым длинным стержнем и коротким пекторальным гребнем.

Для локтевой кости характерна значительная вариабельность, что не позволяет выявить отличительные признаки, характеризующие рассматриваемую группу видов. Локтевая кость (экз. ПИН, № 2614/271) отнесена к *E. shaamarica* на основании морфологического и размерного сходства с *E. citrinella* и *E. leucoscephala*. От *E. cirrus* и *E. stewarti* этот экземпляр отличается большим размером пястного бугорка.

Для тарсометатарсуса *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucoscephala*, *E. schoeniclus* и *E. shaamarica* характерен бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV, относительно широкие межблоковые вырезки и медиолатерально расширенный дистальный эпифиз при виде с дистальной стороны. При этом тарсометатарсус *E. shaamarica* имеет специфически косо ориентированный (латерально наклоненный) блок метатарсалии II при виде с дистальной стороны, в чем сходен с тарсометатарсусом *E. schoeniclus*. Кроме этого, от *E. cirrus* тарсометатарсус *E. shaamarica* отличается грацильным блоком метатарсалии II и широкими межблоковыми вырезками; от *E. stewarti* — проксимодистально длинным блоком метатарсалии III; от *E. leucoscephala* и *E. schoeniclus* — несколько более широкой медиальной межблоковой вырезкой и проксимодистально коротким блоком метатарсалии IV.

Помимо отмеченных выше морфологических особенностей *E. shaamarica* отличается от *E. cirrus* и *E. stewarti* большими абсолютными размерами. Также *E. shaamarica* надежно отличаются от многих не упомянутых выше представителей *Emberiza* по размерам: от *E. calandra* — отчетливо мень-

шими, от *E. pusilla*, *E. tristrami*, *E. cioides*, *E. aureola*, *E. elegans*, *E. pallasi*, *E. spodocephala* и *E. yessoensis* — большими.

З а м е ч а н и я. *Emberiza shaamarica* comb. nov. первоначально был описан как представитель рода *Rhodospiza* в составе семейства *Fringillidae* (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Проведенная нами ревизия показала, что этот вид следует относить к *Emberizidae* на основании типичной морфологии, характеризующей это семейство (см. выше). Кроме того, тарсометатарсус *E. shaamarica* отличается от *Rhodospiza* следующими признаками: блок метатарсалии II с дистальной стороны узкий и косо ориентирован, дистальный эпифиз медиолатерально сужен при виде с дистальной стороны и постепенно расширяется в дистальном направлении при виде с дорсальной стороны, дистальное сосудистое отверстие сдвинуто проксимальнее. У *Rhodospiza* дистальный эпифиз тарсометатарсуса расширен при виде с дистальной стороны, неявно расширяется дистально при виде с дорсальной стороны, дистальное питательное отверстие сдвинуто дистально (приближено к латеральной межблоковой вырезке), а блок метатарсалии II ориентирован в значительной степени менее наклонно (табл. X, фиг. 8).

Известен ряд находок ископаемых неогеновых *Emberizidae*. В частности, из верхнего плиоцена (MN 16) Испании описана отнесенная к *Emberiza citrinella* плечевая кость, имеющая наименьшие абсолютные размеры по сравнению с изученными современными экземплярами (Sanchez Marco, 2005). Так, наименьшая ширина стержня испанского экземпляра составляет 1.6 мм (у *E. shaamarica* — 1.7 и 1.9; у современных *E. citrinella* — в среднем 2.1). Не исключено, что эта близкая по возрасту испанская форма также может быть родственна *E. shaamarica*: плечевые кости обеих овсянок схожи морфологически.

Несколько ископаемых представителей *Emberiza* описаны из миоцена и плиоцена Венгрии, однако корректность отнесения отдельных видов к этому роду вызывает сомнения. Так, из среднего миоцена (MN 5) местонахождения Литке 2 по дистальному фрагменту плечевой кости и краниальному фрагменту лопатки описан *E. bartkoi* (Kessler, Hír, 2012). Крайняя фрагментированность материалов не позволяет уверенно диагностировать этот вид как представителя *Emberizidae*. Из верхнего миоцена (MN 13) местонахождения Полгарди 4 и 5 по плечевой и локтевой костям, карпометакarpусу и трем тибиятарсусам описан *E. rannonica* (Kessler, 2013). Голотип этого вида, плечевая кость, характеризуется признаками, позволяющими относить ее к *Muscicapidae* s. l.: головка своеобразно дорсовентрально вытянута, вентральный гребень пневматической впадины в краниальной части массивный. Отсутствие

Таблица 2. Сравнение размерных характеристик *E. shaamarica* и *E. media*

	<i>E. media</i>	<i>E. shaamarica</i> (экз. ПИН, №№ 2614/273, 274)
ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ		
Ширина дистального эпифиза	4.7	4.4, 4.5
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.8	1.9
Краниокаудальная высота дистального эпифиза	2.3	2.4
ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ		
Ширина дистального эпифиза	3.2	2.9
Краниокаудальная высота дистального эпифиза	2.4	1.9

дорсальной пневматической впадины в особенности не позволяет относить эту кость к *Emberiza*. Дистальный эпифиз тибиотарсуса *E. pannonica* расширен медиолатерально и тем самым кажется прямоугольным, в то время как у *Emberiza* дистальный эпифиз имеет трапециевидную форму (дистальная вырезка между мышелками составляет меньшее основание трапеции). Подобная форма дистального эпифиза тибиотарсуса, как у *E. pannonica*, в целом характерна для *Alaudidae*. Таким образом, *E. bartkoi* и *E. pannonica* нами из овсянковых исключаются.

Еще одна ископаемая овсянка из верхнего миоцена (MN 13) местонахождений Полгарди 4 и 5 — *E. polgardiensis*, известная по плечевым, локтевым костям, тибиотарсусам и тарсометатарсусам (Kessler, 2013). Голотип этого вида (полная плечевая кость) морфологически сходен с *Emberiza*, но отличается от *E. shaamarica* меньшими абсолютными размерами. Латеральный мышелок тибиотарсуса *E. polgardiensis* ориентирован параллельно стержню, а у представителей *Emberiza* — обычно под углом, что ставит вопрос о корректности отнесения тибиотарсуса к этому роду и виду.

Из плиоцена (MN15–16) местонахождений Чарнота 2 и Беременд 26 описаны три ископаемые овсянки — *E. parva*, *E. gaspariki* и *E. media* (Kessler, 2013). При этом *E. parva* отличается от *E. shaamarica* значительно меньшими, а *E. gaspariki* — большими абсолютными размерами. *E. media* описана по плечевой и локтевой костям, которые имеют близкие к *E. shaamarica* размеры, но все же отличаются соотношением размерных характеристик (табл. 2).

Материал. Местонахождение Береговая: краниальная половина правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/270). Местонахождение Шамар: левая (экз. ПИН, № 2614/273) и правая (экз. ПИН, № 2614/274) плечевые кости без проксимальных эпифизов; дистальный фрагмент левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/271); два дистальных фрагмента левых (экз. ПИН, №№ 3381/476, 2614/272) и правого (голотип ПИН, № 3381/475) тарсометатарсусов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Emberiza shaamarica — первый ископаемый вид овсянок с территории Азии, а также первая достоверная находка рода в плиоценовой летописи этого региона. Остеологически *E. shaamarica* наиболее схож с представителями древней филогенетической группы, включающей *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella* и *E. leucoccephala* (см. Сравнение). Дивергенция этой группы относительно других *Emberiza* датируется еще поздним миоценом (Päcker et al., 2015). Названные овсянки имеют похожие биотопические предпочтения и населяют полуоткрытые ландшафты: разреженные леса, опушки, степные колки, редколесья (Дементьев и др., 1954), что типично для подавляющего большинства представителей *Emberiza*, населяющих семиаридные и аридные, открытые и полуоткрытые ландшафты (Коблик, 2001, 2007). При этом примечательно, что тарсометатарсус *E. shaamarica* имеет специфически косо ориентированный блок метатарсалии II при виде с дистальной стороны. Такая необычная ориентация встречается редко у воробьиных птиц и у овсянок в частности. Среди изученных нами овсянковых косо ориентированный блок найден только у тростниковой (*E. schoeniclus*). Такая необычная для воробьиных птиц ориентация блока может быть связана с образом жизни птиц, что позволяет предполагать схожие экологические предпочтения для *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*. Однако сходная морфология блока иногда встречается и среди других воробьиных — в частности, она обнаружена нами у некоторых вьюрковых (*Fringillidae*): королькового (*Serinus pusillus*) и мозамбикского (*S. mozambicus*) вьюрков, а также у американской овсянки *Melospiza georgiana* (*Passerellidae*). Это обстоятельство ставит под сомнение предположение о схожем образе жизни для *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*. В то же время стоит отметить, что все перечисленные виды воробьиных имеют общую особенность — избегают сплошных лесных массивов, предпочитая полуоткрытые пространства с кустарничковой или злаковой растительностью (Дементьев и др., 1954; Clement, 2019).

Присутствие *E. shaamarica* в фауне местонахождений Береговая и Шамар соответствует представлениям о наличии полуоткрытых ландшафтов в регионе в эпоху позднего плиоцена. По сопутствующим фаунам млекопитающих и птиц Береговой и Шамара реконструируется мозаичный ландшафт: преобладание открытых пространств с примесью островных лесов (Erbajeva, Alexeeva, 1997). Показательно высокое разнообразие и обилие остатков обитателей открытых пространств: крупных и мелких млекопитающих (Вислобокова и др., 1993; Erbajeva, Alexeeva, 2000; Алексеева, 2005), а также птиц — чекана, нескольких видов жаворонков, перепела и страуса (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Паластрова, Зеленков, 2020). Палеоклиматические данные также предполагают широкое распространение открытых ландшафтов и сокращение лесных сообществ в позднем плиоцене, что связано с перестройками природной среды Западного Забайкалья и прилегающих территорий (Зубаков, 1990; Demske et al., 2002; Зыкин, 2012).

Эволюционная история *Emberiza*. Сведения о разнообразии ископаемых овсянковых весьма скудны и отрывочны. Древнейшая несомненная (см. Замечания) ископаемая овсянка — *E. polgardiensis* из верхнего миоцена Венгрии (MN 13; Kessler, 2013). Достоверные находки овсянок (*Emberiza* sp.) также известны из верхнего миоцена местонахождений Павлодар (Северо-Восточный Казахстан; Курочкин, 1985) и Морская 2 (Ростовская обл.; Пантелеев, 2005а). Несколько таксонов ископаемых овсянок — *E. parva*, *E. gaspariki*, *E. media* — описано из плиоцена Венгрии (MN15–16; Kessler, 2013). Кроме этого, овсянки, отнесенные в основном к *Emberiza* sp., известны из нижнего плейстоцена различных местонахождений Европы (Jánossy, 1979; Voev, 1997, 2000; Mlíková, 2002; Sanchez Marco, 2005) и одна *Emberiza* sp. — из Ближнего Востока (Turberg, 1998). Некоторые из этих форм также могут представлять собой самостоятельные ископаемые виды.

Таким образом, палеонтологическая летопись свидетельствует о миоценовом происхождении овсянок и широком распространении группы в умеренных широтах Евразии уже в позднем миоцене. Это соответствует общим представлениям о времени формирования большинства современных родов птиц (Зеленков, 2014; Zelenkov, 2016) и молекулярно-генетическим данным, датирующим происхождение *Emberiza* средним миоценом (~13 млн л. н.; Päckert et al., 2015; Oliveros et al., 2019) и связывающим основные этапы дивергенции внутри рода с поздним миоценом (Päckert et al., 2015).

Согласно молекулярным данным (Barker et al., 2015; Oliveros et al., 2019), *Emberizidae* представля-

ют собой часть радиации крупной клады воробьиных птиц Нового Света *Emberizoidea* и, таким образом, несомненно, имеют американское происхождение (см. также Коблик, 2001). Е.А. Коблик (2001) предполагает существование в прошлом двух волн вселения представителей *Emberizidae* s.s. в Старый Свет: в среднем — позднем миоцене (ядро рода *Emberiza* — виды открытых пространств) и в плиоцене (таежные виды *Ocyris*, родственные некоторым североамериканским *Passerellidae*). Однако монофилия *Emberizidae* s.s. (в том числе, помещение *Ocyris* внутрь радиации остальных *Emberiza*; см. Barker et al., 2015; Päckert et al., 2015) и их исключительно старосветское распространение свидетельствуют о том, что дивергенция *Emberiza* происходила уже в Старом Свете — после проникновения общего предка в Евразию через Берингию на рубеже среднего и позднего миоцена или уже в позднем миоцене.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарности М.А. Ербаевой и В.С. Зажигину за сбор и передачу материалов, а также А.В. Пантелееву за предоставление доступа к сравнительной коллекции Зоологического музея РАН (С.-Петербург) и за замечания по тексту статьи. Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 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 В.А., Певзнер М.А. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. №5. С. 78–95.
- 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).
- 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., Судилова 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., 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.
- 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.
- Зубаков В.А.* Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 224 с.
- Зыкин В.С.* Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2012. 487 с.
- Коблик Е.А.* Сравнительный анализ типов неба палеарктических овсянок рода *Emberiza* // Современная орнитология / Ред. Курочкин Е.Н. М.: Наука, 1994. С. 7–30.
- Коблик Е.А.* Разнообразие птиц. Часть 4 (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ, 2001. 384 с.
- Коблик Е.А.* Таксономическая ревизия рода *Emberiza sensu lato* L. (Emberizidae, Aves). Комментарии к списку птиц Российской Федерации // Орнитология. 2007. Вып. 34. С. 141–162.
- Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 120 с.
- Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемый вид *Egypthophila* и другие жаворонки (Aves, Alaudidae) из верхнего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия) // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 94–110.
- Пантелеев А.В.* Основные признаки для определения дистальных частей певков воробьиных птиц // Рус. орнитол. журн. 2004. Т. 13. Вып. 275. С. 961–965.
- Пантелеев А.В.* Изучение миоценовых птиц юга Европейской России // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Матер. междунар. конф. Ростов-на-Дону: Южный научн. центр, 2005а. С. 73–74.
- Пантелеев А.В.* Определение семейств воробьиных птиц по дистальной части локтевой кости // Рус. орнитол. журн. 2005б. Т. 14. Вып. 304. С. 1033–1038.
- Рябицев В.К., Абдулназаров А.Г., Белялов О.В. и др.* Птицы Средней Азии: справочник-определитель: в 2 т. / Ред. Рябицев В.К. М.: Екатеринбург: Кабинетный ученый, 2019. 392 с.
- Цэвээнмядаг Н., Болд А., Болдбаатар Ш., Майнжаргал Г.* Хэнтийн уулархаг мужийн шувуу лавлах бичиг / Ред. Болд А. Улаанбаатар, 2005. 128 с.
- Barker F.K., Burns K.J., Klicka J. et al.* New insights into New World biogeography: An integrated view from the phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies // *Auk*. 2015. V. 132. № 2. P. 333–348.
- Boev Z.N.* *Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae – Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // *Geol. Balcan.* 1997. V. 27. № 3–4. P. 69–78.
- Boev Z.N.* Neogene avifaunas of Bulgaria // *Vertebr. Palasiat.* 2000. V. 38. P. 2–3.
- Clement P.* Yellow-fronted Canary (*Crithagra mozambica*), 2019 // *Handbook of the Birds of the World Alive* / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. et al. Barcelona: Lynx Edicions (retrieved from <https://www.hbw.com/node/61308> on 28 October 2019).
- del Hoyo J., Collar N.G.* HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Vol. 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.
- Erbajeva M.A., Alexeeva N.V.* Neogene mammalian sequence of the Eastern Siberia // *Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier.* 1997. V. 21. P. 241–258.
- 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.
- Grapputo A., Pilastro A., Baker A.J., Marin G.* Molecular evidence for phylogenetic relationships among buntings and American sparrows (Emberizidae) // *J. Avian Biol.* 2001. V. 32. № 2. P. 95–101.
- Jánossy D.* Humeri of central european smaller Passeriformes // *Fragm. Mineral. Palaeontol.* 1983. V. 11. P. 85–112.
- Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes // *Aquila.* 1979. V. 85. P. 11–39.
- Kessler E.* Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary // *Hantkeniana.* 2013. V. 8. P. 37–149.
- Kessler E., Hír J.* The avifauna in North Hungary during the Miocene. Part II // *Földt. Közl.* 2012. V. 142. № 2. P. 149–168.
- Mlíkovský J.* *Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe.* Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Moreno E.* Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes Ibéricos. I. Aegithalidae, Remizidae, Rariidae, Emberizidae, Passeridae, Frigillidae, Alaudidae // *Ardeola.* 1985. V. 32. № 2. P. 295–377.
- Oliveros C.H., Field D.J., Ksepka D.T. et al.* Earth history and the passerine superradiation // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2019. V. 116. № 16. P. 7916–7925.
- Päckert M., Sun Y.-H., Strutzenberger P. et al.* Phylogenetic relationships of endemic bunting species (Aves, Passeriformes, Emberizidae, Emberiza) from the eastern Qinghai-Tibet Plateau // *Vertebr. Zool.* 2015. V. 65. № 1. P. 135–150.
- Raymond A., Paynter J.R.* Check-List of Birds of the World. Vol. XIII: A Continuation of the Work of James L. Peters. Cambridge, Mass.: Museum of Compar. Zool., 1970. 443 p.
- Sanchez Marco A.* Aves del plioceno superior de la meseta sur ibérica: una asociación ornítica aparentemente cuaternaria // *Rev. Esp. Paleontol.* 2005. V. 20. № 2. P. 143–157.
- Tyrberg T.* Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue. Cambridge, Mass: Nuttall Ornithol. Club, 1998.
- Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J.* *Bird Families of the World: An Invitation to the Spectacular Diversity of Birds.* Barselona: Lynx Edicions, 2015. 600 p.
- Zelenkov N.V.* Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the Neogene fossil record of Asian birds // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. P. 1421–1433.
- 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 X

Костные остатки *Emberiza shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012), comb. nov. в сравнении с современными представителями *Emberiza* и *Rhodospiza*.

Фиг. 1. *Emberiza aureola*, современный: 1а – коракоид с вентральной стороны; 1б – коракоид с дорсальной стороны; 1г – плечевая кость с каудальной стороны; 1е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 1ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 1з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 2. *Emberiza stewarti*, современный: 2а – коракоид с вентральной стороны; 2б – коракоид с дорсальной стороны; 2г – плечевая кость с каудальной стороны; 2ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны.

Фиг. 3. *Emberiza cirrus*, современный: 3в – коракоид с латеральной стороны; 3е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 3з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 4. *Emberiza schoeniclus*, современный: 4а – коракоид с вентральной стороны; 4б – коракоид с дорсальной стороны; 4г – плечевая кость с каудальной стороны; 4ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 4з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 5. *Emberiza citrinella*, современный: 5а – коракоид с вентральной стороны; 5б – коракоид с дорсальной стороны; 5в – коракоид с латеральной стороны; 5г – плечевая кость с каудальной стороны; 5е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 5ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 5з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 6. *Emberiza shaamarica*, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, №№ 2614/271–274, 3381/475, 476) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/270): 6а–6в – коракоид, экз. ПИН, № 2614/270: 6а – с вентральной стороны, 6б – с дорсальной стороны, 6в – с латеральной стороны; 6г, 6д – плечевая кость, экз. ПИН, № 2614/274: 6г – с каудальной стороны, 6д – с краниальной стороны; 6е – экз. ПИН, № 2614/271, локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 5ж, 5з – тарсометатарсус, голотип ПИН, № 3381/47: 5ж – с дорсальной стороны, 5з – с дистальной стороны.

Фиг. 7. *Emberiza leucoserphala*, современный: 7а – коракоид с вентральной стороны; 7б – коракоид с дорсальной стороны; 7в – коракоид с латеральной стороны; 7г – плечевая кость с каудальной стороны; 7е – локтевая кость с вентрокаудальной стороны; 7ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 7з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фиг. 8. *Rhodospiza obsoleta*, современный: 8ж – тарсометатарсус с дорсальной стороны; 8з – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Обозначения: сар – головка акрокоракоидного отростка; кол – шейка акрокоракоидного отростка.

The Fossil Bunting *Emberiza shaamarica* (Aves, Emberizidae) from the Upper Pliocene of Central Asia

E. S. Palastrova, N. V. Zelenkov

New fossil bones of *Rhodospiza shaamarica* Zelenkov et Kurochkin, 2012 from the Upper Pliocene localities of Shaamar (Northern Mongolia) and Beregovaya (South Transbaikalia; Russia) are described. It is revealed that *R. shaamarica* indeed belongs to *Emberiza* of the family Emberizidae—it is the first fossil species of buntings known for Asia. Morphological similarity of *E. shaamarica* with modern Common Reed bunting *E. schoeniclus* is noted. The fossil record and evolutionary history of *Emberiza* is reviewed and analyzed. A taxonomical revision of the previously described fossil species of *Emberiza* is conducted.

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

Таблица X

