УДК 551.782.1:568.24:598.252.1

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

© 2023 г. Н. В. Зеленков\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия \*e-mail: nzelen@paleo.ru Поступила в редакцию 02.03.2023 г. После доработки 22.03.2023 г.

Принята к публикации 22.03.2023 г.

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

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

DOI: 10.31857/S0031031X23060119, EDN: GBEAQL

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

62

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

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

# СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ КЛАСС AVES ОТРЯД ANSERIFORMES СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820 Род Mionetta Livezey et Martin, 1988

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

Типовой вид – Anas blanchardi Milne-Edwards, 1863.

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

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

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

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

Филогенетическое положение Mionetta как одних из древнейших и хорошо известных в палеонтологической летописи утиных (Mayr, 2017) представляет значительный интерес для понимания эволюции семейства. Шеневаль (Cheneval, 1983) отнес виды этого рода к подсемейству Dendrocygninae, базальной группе современных Anatidae (Sun et al., 2017). Лайвизи и Мартин (Livezey, Martin, 1988) включили Mionetta в отдельное подсемейство Dendrocheninae, которые они помещали между Dendrocygninae и Thalassornithidae (с единственным родом Thalassornis, который в настоящее время также относят к Dendrocygninae). Позднее Т. Уорти и М. Ли (Worthy, Lee, 2008) по результатам филогенетического анализа перенесли Mionetta в современное подсемейство Охушипае в качестве базального представителя; новый филогенетический анализ (Worthy et al., 2022) помещает Mionetta в промежуточное положение между подсемействами Dendrocygninae и Охушипае ("Erismaturinae" sensu Worthy et al., 2022), что лучше соответствует морфологии M. blanchardi (см. Зеленков, Курочкин, 2015) и подтверждает валидность Dendrocheninae.

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

Таксономические взаимоотношения родов Dendrochen и Mionetta требуют прояснения. Общая морфологическая близость типовых видов Mionetta blanchardi и Dendrochen robusta Miller, 1944 из нижнего миоцена США была очевидна предшествующим авторам (Cheneval, 1983; Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002), при этом отдельный родовой статус M. blanchardi обосновывался рядом морфологических отличий этого вида в строении плечевой кости (Livezey, Martin, 1988; см. также Mlíkovský, 2002). Привлечение значительного сравнительного материала по M. blanchardi не позволяет подтвердить многие из указанных отличий (наши данные), что ставит под вопрос валидность рода Mionetta.

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

#### Mionetta defossa Zelenkov, sp. nov.

#### Табл. Х, фиг. 2, 3, 9, 12, 15

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

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

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

### Объяснение к таблице Х

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

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

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

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

Коракоиды (фиг. 1–7), плечевые кости (фиг. 8–10), карпометакарпусы (фиг. 11–13) и локтевые кости (фиг. 14–16) ранне-среднемиоценовых и современных Anatidae с дорсальной (фиг. 1а–7а, 116), вентральной (фиг. 36–7б, 11а, 12а, 13а, 14–16), каудальной (фиг. 8–10, 126, 136) и проксимальной (фиг. 11в) сторон.

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

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

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

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



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

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

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

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

Замечания. Среди материалов по утиным из Сен-Жеран-ле-Пюи присутствуют остатки некрупной утки, морфологически очень близкой к M. blanchardi, но заметно более мелкой. Ранее (Cheneval, 1983; Mlíkovský, 2022) все материалы по мелким уткам из раннего миоцена Западной Европы относили к "Mionetta" natator, который, как показано ниже, представляет более продвинутую линию Anatidae и здесь выделен в отдельный род. Разграничение крупных экз. М. defossa sp. nov. и мелких экз. М. blanchardi может быть затруднено или даже невозможно, однако представляется необходимым обозначить сам факт присутствия еще одной мелкой формы в фауне раннемиоценовых утиных Западной Европы – более примитивной, чем "Mionetta" nataror. Сходство с Mionetta (и Dendrocygninae) в строении коракоида указывает на то, что и другие элементы скелета M. defossa должны были быть устроены сходным образом и отличались от таковых более продвинутых Caerulonettion, проявляющих сходство с Mioquerquedula. На этом основании к M. defossa отнесены мелкие плечевые и локтевые кости, а также карпометакарпусы, характеризующиеся морфологическим и пропорциональным сходством с таковыми M. blanchardi. Элементы крыла M. defossa несколько длиннее, чем таковые у "M." natator.

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

Карпометакарпус из Алтыншокысу (нижний миоцен Приаралья, Казахстан) по размерам и морфологически сходен с материалами из Сен-Жеран-ле-Пюи, относимым к этому виду. Для этого экземпляра характерен выступающий каудально дорсальный полублок trochlea carpalis (заметно при виде с проксимальной стороны; табл. X, dtc), как у М. defossa. У современных утиных (в т.ч. Oxyurinae) этот полублок сильно редуцирован. При виде с дорсальной стороны этот полублок имеет форму каудально ориентированного субтреугольного выступа, как у М. defossa из Сен-Жеран-ле-Пюи (экз. MNHN, № SG 10069). У материалов, относимых к M. blanchardi, степень выраженности этого угла варьирует (он может быть закругленным). У современных Malacorhynchus и Nettapus, а также у ископаемых Mioquerquedula и "Mionetta" natator этот угол отчетливо срезан. Вырезка в каудальном крае дорсальной части trochlea carpalis (табл. X, itc) развита несильно. Выраженный вентрально ориентированный отросток на основании оs metacarpale minor отсутствует (имеется у "М." natator; табл. Х, р). Зона проксимального симфиза между os metacarpale minus и os metacarpale majus короткая, как у Mionetta.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи: экз. МВ, №№ Аv 325-5, левый коракоид; Av 326-1, правая плечевая кость; Av 327-2, Av 327-3, левые плечевые кости; Av 328-1, Av 328-3, правые карпометакарпусы; Av 328-2, левый карпометакарпус; экз. MNHN, №№ Av 6433, левая локтевая кость; SG 10069, правый карпометакарпус; SG 9096, левый карпометакарпус.

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

#### Род Caerulonettion Zelenkov, gen. nov.

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

Типовой вид – Anas natator Milne-Edwards, 1867.

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

В плечевой кости caput humeri широкая и имеет выпуклый дистальный край (при виде с каудальной стороны) и выраженно нависает над проксимальной частью дорсальной триципитальной фоссы; дорсальная триципитальная фосса неглубокая, слабовыемчатая; tuberculum dorsale с опущенным на уровень стержня кости дистальным углом, субтреугольный; каудальный гребень стержня выражен несильно и ориентирован на вентральный край tuberculum dorsale; tuberculum ventrale ориентирован в значительной мере каудально, перекрывает примерно половину fossa pneumotricipitalis при виде с каудальной стороны; incisura capitis формирует слабо выраженную вырезку в проксимальном профиле кости; стержень утолщен, общие пропорции кости несколько укороченные.

Видовой состав. Типовой вид.

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

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

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

От Mioquerquedula коракоид отличается очень крупным cotyla scapularis, по ширине превышающим минимальную ширину стержня, а также более заметным расширением грудинной части кости относительно стержня. Плечевая кость отличается от таковой Mioquerquedula более слабо выраженной вырезкой incisura capitis в проксимальном профиле кости, а также более глубокой дорсальной триципитальной фоссой.

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

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

По строению коракоида Caerulonettion также в общих чертах сходен с ископаемым Pinpanetta tedfordi из верхнего олигоцена Австралии – одними из древнейших представителей Anatidae (Worthy, 2009). При этом плечевая кость Pinpanetta имеет плезиоморфную морфологию по сравнению с Caerulonettion, что соответствует базальному положению Pinpanetta относительно Mionetta на филогенетическом дереве утиных (Worthy et al., 2022). Caerulonettion, напротив, реконструируется как более продвинутый таксон утиных по сравнению с Mionetta. Однако изображенный в работе Уорти (Worthy, 2009) коракоид P. tedfordi (если он корректно отнесен к этому виду) существенно отличается от такового Dendrocygninae и Mionetta и, таким образом, не вполне соответствует эволюционному уровню Р. tedfordi, как это следует из строения плечевых костей, представляющихся надежным филогенетическим маркером у утиных (Зеленков, 2012).

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

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

#### Табл. Х, фиг. 4, 5, 10, 13, 14

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

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

Dendrochen natator: Cheneval, 1983, с. 93, табл. 1, фиг. 3.

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

Лектотип – MNHN, № Аv-6428, левая локтевая кость; Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен (обозначен: Storer, 1956).

Описание. См. диагноз рода.

Размеры в мм (материалы из типового местонахождения). Коракоид (n = 3): медиальная длина — 30.7—32.8; длина краниального эпифиза от вершины до каудального края cotyla scapularis -10.7-11.4; минимальная ширина стержня - 3.2-4.0. Плечевая кость: общая длина - 56.6 (экз. MNHN, № SG 10064), 56.9 (экз. MNHN, № SG 10066); ширина проксимального эпифиза – 13.7 (экз. MNHN, № SG 10066); минимальная дорсовентральная ширина стержня – 4.3 (экз. MNHN, № SG 10064), 4.4 (экз. МNHN, № SG 10066); ширина дистального эпифиза – 9.0 (экз. MNHN, № SG 10064), 9.2 (экз. MNHN, № SG 10066); краниокаудальная высота condylus dorsalis -5.0 (экз. MNHN, № SG 10064), 5.3 (экз. MNHN, № SG 10066). Локтевая кость: общая длина – 50.7 (лектотип), 52.2 (экз. МNHN, № Аv 6429), 52.1 (экз. МNHN, № Аv 6430); дорсовентральная ширина проксимального эпифиза — 6.3 (лектотип), 6.4 (экз. МNHN, № Av 6429), 6.5 (экз. МNHN, № Av 6430); минимальная высота стержня — 3.4 (лектотип), 3.2 (экз. МNHN, № Av 6429), 3.3 (экз. МNHN, № Av 6430); максимальная (косая) ширина дистального эпифиза — 6.6 (лектотип и экз. МNHN, № Av 6429). Карпометакарпус (n=3): общая длина — 31.2—33.7; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза — 8.2—8.9; дорсовентральная высота trochlea carpalis — 3.7—3.9; дорсовентральная высота оз metacarpale majus в центральной части — 2.7—3.1.

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

### Сравнение. В роде Caerulonettion один вид.

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

Бедренная кость (экз. MNHN, № SG 8642), помимо мелких размеров, имеет выпрямленный стержень (без изгибов при виде с латеральной или медиальной сторон) и узкий дистальный эпифиз, в чем отличается от бедренных костей M. blanchardi на этом основании этот экземпляр здесь предварительно отнесен к С. natator. Дистальный фрагмент тибиотарсуса (экз. MNHN, № 6436; см. Cheneval, 1983, табл. 1, фиг. 3; но не экз. MNHN, № 6622 см. Mlíkovský, 2002) характеризуется очень мелкими размерами и косой ориентацией дистальной суставной части; у более крупных видов Міоnetta дистальный край тибиотарсуса ориентирован субперпендикулярно длинной оси кости (Cheneval, 1983, табл. I; Livezey, Martin, 1988, рис. 7). Шеневаль (Cheneval, 1983) ошибочно отметил, что экз. MNHN, № 6436 похож на тибиотарсус, изображенный А. Мильн-Эдвардсом при первоописании Anas natator, который в действительности не принадлежит утиным (Storer, 1956; Howard, 1964). Экз. MNHN, № 6436, несомненно, принадлежит утиным и не может относиться к типовой серии А. natator. Тарсометатарсусы для мелких утиных из Сен-Жеран-ле-Пюи неизвестны (Cheneval, 1983), отнесенный к этому виду экземпляр (Lambrecht, 1933) имеет более крупные размеры (Howard, 1964).

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

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

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

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

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

Материал. Кроме лектотипа, экз. МNHN, №№ SG 10071, Av 6853, практически полные правые коракоиды; SG 10064, правая плечевая кость; SG 10066, полная левая плечевая кость; Av 6429, правая локтевая кость; Av 6430, левая локтевая кость; SG 9099, SG 10061, левые карпометакарпусы; SG 10062, полный правый карпометакарпус; SG 8642, левая бедренная кость; Av 6436, дистальная половина правого тибиотарсуса; экз. MB, № Av 325-7, правый коракоид – все из серии местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен. Экз. BSP, №№ 1959 II 8269, 1959 II 8982, краниальные части левых коракоидов из местонахождения Зандельсхаузен, Германия; низы среднего миоцена. К этому виду также могут быть отнесены фрагментарные коракоиды из нижнего миоцена местонахождения Дольниче (Чехия; Švec, 1981, табл. I, фиг. 1).

### ОБСУЖДЕНИЕ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

надлежность к Romainvilliidae, Paranyrocidae или Dendrocheninae из Anatidae.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова Н.В. Лесные птицы дочетвертичного кайнозоя Азии – ключ к пониманию эволюции и расселения воробьеобразных (Passeriformes) // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 227–228.

Волкова Н.В. Лесные птицы Восточной Сибири и Европы в период миоценового климатического оптимума. Биогеографическое значение сходств и различий орнитокомплексов // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сессии Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 201–202.

Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Когтелазающая воробыная птица (Passeriformes, Certhioidea) из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 53–60.

Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 1. Heterosminthus (Lophocricetinae) // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 90–102.

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

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

Зеленков Н.В. Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.

Зеленков Н.В. Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннегосреднего миоцена Евразии. 1. Ревизия Anas velox Milne-Edwards, 1868 и Anas soporata Kurochkin, 1976 // Палеонтол. журн. 2023а. № 4. С. 94–105.

Зеленков Н.В. Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннегосреднего миоцена Евразии. 2. Фауна местонахождения Тагай (Прибайкалье; Восточная Сибирь) // Палеонтол. журн. 20236. № 5. С. 82–93.

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

Курочкин Е.Н. Новые олигоценовые птицы Казахстана // Палеонтол. журн. 1968. № 1. С. 92–101.

Штегман Б.К. Исследования о полете птиц // Памяти академика Петра Петровича Сушкина. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 237–265.

*Bocheński Z*. List of European fossil bird species // Acta Zool. Cracov. 1997. V. 40. P. 293–333.

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

Buckner J.C., Ellingson R., Gold D.A. et al. Mitogenomics supports an unexpected taxonomic relationship for the extinct diving duck Chendytes lawi and definitively places the extinct Labrador Duck // Mol. Phylog. Evol. 2018. V. 122. P. 102–109.

*Burleigh J.G., Kimball R.T., Braun E.L.* Building the avian tree of life using a large-scale, sparse supermatrix // Mol. Phylog. Evol. 2015. V. 84. P. 53–63.

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

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

*Cheneval J.* L'avifaune de Sansan // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 2000. T. 138. P. 321–388.

*Daxner-Höck G., Mörs T., Kazansky A. Yu. et al.* A synthesis of fauna, palaeoenvironments and stratigraphy of the Miocene Tagay locality (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia) // Palaeobiodiv. Palaeoenvir. 2022. V. 102. P. 969–983.

*De Pietri V.L.* Interrelationships of the Threskiornithidae and the phylogenetic position of the Miocene ibis 'Plegadis' paganus from the Saint-Gérand-le-Puy area in central France // Ibis. 2013. V. 155. № 3. P. 544–560.

*De Pietri V.L., Costeur L., Güntert M., Mayr G.* A revision of Lari (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérand-le-Puy // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31. № 4. P. 812–828.

*De Pietri V.L., Mayr G.* An assessment of the diversity of early Miocene Scolopaci (Aves, Charadriiformes) from Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France) // Palaeontology. 2012. V. 55. Pt 6. P. 1177–1197.

*De Pietri V.L., Mayr G.* Reappraisal of early Miocene rails (Aves, Rallidae) from central France: diversity and character evolution // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2014a. V. 52. № 4. P. 312–322.

*De Pietri V.L., Mayr G.* The enigmatic Ibidopodia from the early Miocene of France – the first Neogene record of Cariamiformes (Aves) in Europe // J. Vertebr. Paleontol. 2014b. V. 34.  $\mathbb{N}$  6. P. 1470–1475.

*Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr.* (Eds). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. Vol. 1: Non-Passerines. Eastbourne, U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.

*Dufour P., Descamps S., Chantepie S. et al.* Reconstructing the geographic and climatic origins of long-distance bird migrations // J. Biogeogr. 2020. V. 47. № 1. P. 155–166.

*Emslie S.D.* Two new late blancan avifaunas from Florida and the extinction of wetland birds in the Plio-Pleistocene // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser. 1992. № 36. P. 249–269.

*Göhlich U.B.* The avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germania) // Zitteliana. 2002. V. 22. P. 169–190.

*Göhlich U.B.* Catalogue of the fossil bird holdings of the Bavarian State Collection of Palaeontology and Geology in Munich // Zitteliana. 2017. V. 89. P. 331–349.

*Howard H*. Fossil Anseriformes // Waterfowl of the World / Ed. Delacour J. L.: Country Life, 1964. P. 233–326.

*Kazansky A.Yu., Shchetnikov A.A., Matasova G.G. et al.* Palaeomagnetic data from the late Cenozoic Tagay section (Olkhon Island, Baikal region, Eastern Siberia) // Palaeobiodiv. Palaeoenvir. 2022. V. 102. P. 943–967.

*Kessler E.* Review of the Neogene waterfowl (Aves: Anatidae) of Eastern Paratethys // Studia Univ. Babes-Bolyai, Biol. 1992. V. 37. № 2. P. 47–54.

*Lambrecht K.* Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Borntraeger, 1933. 1029 s.

*Lopatin A.V.* Early Miocene small mammals from the North Aral Region (Kazakhstan) with special reference to their biostratigraphic significance // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 3. P. S217–S323.

*Louchart A*. Emergence of long distance bird migrations: a new model integrating global climate changes // Naturwiss. 2008. V. 95. № 12. P. 1109–1119.

*Livezey B.C., Martin L.D.* The systematic position of the Miocene anatid Anas [?] blanchardi Milne-Edwards // J. Vertebr. Paleontol. 1988. V. 8. P. 196–211.

*Lydekker R.* Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Natural History). L.: Taylor and Francis, 1891. XXVII+368 p.

*Manegold A., Mayr G., Mourer-Chauviré C.* Miocene songbirds and the composition of the European passeriform avifauna // Auk. 2004. V. 121. № 4. P. 1155–1160.

*Mayr G*. Two-phase extinction of "Southern Hemispheric" birds in the Cenozoic of Europe and the origin of the Neotropic avifauna // Palaeobiodiv. Palaeoenvir. 2011. V. 91.  $\mathbb{N}_{2}$  4. P. 325–333.

*Mayr G.* Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.

*Miller A.H.* An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota // Univ. California Publ. Bull. Dept. Geol. Sci. 1944. V. 27. № 4. P. 85–100.

*Milne-Edwards A*. Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. P.: G. Masson, 1867–1871.

*Mirzaie Ataabadi M., Liu L., Eronen J. et al.* Continentalscale patterns in Neogene mammal community evolution and biogeography: a Europe-Asia perspective // Fossil Mammals of Asia. Neogene Biostratigraphy and Chronology. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 629–655.

*Mlíkovský J.* Early Miocene birds of Skyřice, Czech Republic // Čas. Národ. Muz. Řada Přirod. 2000. V. 169. P. 97– 100.

*Mlíkovský J.* Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.

*Mourer-Chauviré C.* Birds (Aves) from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia // Mem. Geol. Surv. Namibia. 2008. V. 20. P. 147–167.

*Mourer-Chauviré C., Berthet D., Hugueney M.* The late Oligocene birds of the Créchy quarry (Allier, France), with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae) // Senckenb. Leth. 2004. V. 84. P. 303–315.

*Pavia M.* The parrots (Aves: Psittaciformes) from the Middle Miocene of Sansan (Gers, Southern France) // Paläontol. Z. 2014. V. 88. № 3. P. 353–359. Saupe E.E., Farnsworth A., Lunt D.J. et al. Climatic shifts drove major contractions in avian latitudinal distributions throughout the Cenozoic // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2019. V. 116. № 26. P. 12895–12900.

*Stidham T.A., Zelenkov N.V.* North American–Asian aquatic bird dispersal in the Miocene: evidence from a new species of diving duck (Anseriformes: Anatidae) from North America (Nevada) with affinities to Mongolian taxa // Alcheringa. 2017. V. 41. P. 222–230.

*Storer R.W.* The fossil loon, Colymboides minutus // Condor. 1956. V. 58. P. 413–426.

*Sun Z., Pan T., Hu C. et al.* Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // PLoS One. 2017. V. 12. № 9. P. e0184529.

*Švec P.* Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia. Pt II // Čas. Miner. Geol. 1981. V. 26. P. 45–56.

*Tedford R.H., Albright L.B., Barnosky A.D. et al.* Mammalian biochronology of the Arikareean through Hemphilian interval (Late Oligocene through Early Pliocene epochs) // Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America / Ed. Woodburne M.O. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2004. P. 169–231.

*Volkova N.V.* The first fossil barbet (Aves, Ramphastidae) from Siberia // J. Ornithol. 2020. V. 161. P. 325–332.

Winger B.M., Auteri G.G., Pegan T.M., Weeks B.C. A long winter for the Red Queen: rethinking the evolution of seasonal migration // Biol. Rev. 2019. V. 94. № 3. P. 737–752.

*Worthy T.H.* Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // Zool. J. Linn. Soc. 2009. V. 156. № 2. P. 411–454.

*Worthy T.H., Lee M.S.Y.* Affinities of Miocene waterfowl (Anatidae: Manuherikia, Dunstanetta and Miotadorna) from the St Bathans Fauna, New Zealand // Palaeontology. 2008. V. 51. Pt 3. P. 677–708.

*Worthy T.H., Scofield R.P., Salisbury S.W. et al.* A new species of Manuherikia (Aves: Anatidae) provides evidence of faunal turnover in the St Bathans Fauna, New Zealand // Geobios. 2022. V. 70. P. 87–107.

Worthy T.H., Tennyson A.J.D., Jones C. et al. Miocene waterfowl and other birds from central Otago, New Zealand // J. Syst. Palaeontol. 2007. V. 5. № 1. P. 1–39.

Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // Paleontol. J. 2016a. V. 50. № 12. P. 1421–1433.

Zelenkov N.V. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // Biol. Lett. 2016b. 12: 20160717.

Zelenkov N.V., Stidham T.A., Martynovich N.V. et al. The middle Miocene duck Chenoanas (Aves, Anatidae): new species, phylogeny and geographical range // Pap. Palaeontol. 2018. V. 4.  $\mathbb{N}$  3. P. 309–326.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 6 2023

# Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia. 3. A Revision of *Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867)

## N. V. Zelenkov

## Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

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

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