

УДК 551.792:551.89:568.28:598.261.6

ТЕТЕРЕВИНЫЕ ПТИЦЫ (PHASIANIDAE: TETRAONINI) РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА КРЫМА И СТАТУС “LAGOPUS” ATAVUS

© 2024 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 28.04.2023 г.

Принята к публикации 28.04.2023 г.

Из нижнего плейстоцена пещеры Таврида (Крым) описаны остатки тетеревиных птиц (Tetraonini, Phasianidae, Galliformes) – это древнейшие находки группы в Евразии за пределами Центральной Европы (Венгрия и Польша) и Болгарии. Находка примитивного тетерева *Lagurus partium* Kretzoi, 1962 свидетельствует о том, что в раннеплейстоценовое время тетерева входили в состав саванноподобных фаунистических ассоциаций Северного Причерноморья наряду с дрофами и страусами. Обсуждается происхождение и эволюционная история современного кавказского тетерева *L. mlokosiewiczii* Taczanowski, 1875. Особенности строения хорошо сохранившегося полного тарсометатарсуса “*Lagopus*” atavus Jánossy, 1974 из пещеры Таврида указывают на отдельный родовой статус этой плохо изученной плио-плейстоценовой европейской формы, которая выделена в род *Paralagura* gen. nov. Таким образом, не подтверждается присутствие белых куропаток *Lagopus* в доледниковых плио-плейстоценовых фаунах Восточной Европы.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Galliformes, эволюция; ранний плейстоцен, гелазий, Северное Причерноморье

DOI: 10.31857/S0031031X24010118, **EDN:** FPDPLYL

Тетеревиные в узком смысле (триба Tetraonini s.s., семейство Phasianidae, отряд Galliformes) – компактная (19 современных видов в составе девяти родов; Dickinson, Remsen, 2013) и морфологически хорошо очерченная группа довольно крупных или среднего размера наземных птиц, населяющих преимущественно бореальную и субарктическую, а также северную часть умеренной географических зон Голарктики (Потапов, 1985; de Juana, 1994). В широком смысле триба Tetraonini также включает в себя два вида современных индеек (род *Meleagris*; Dickinson, Remsen, 2013), сильно отличающихся от остальных тетеревиных морфологически. Tetraonini s.s. (далее “тетеревиные” или “Tetraonini”) как группа морфологически адаптированы к переживанию морозных зим (Потапов, 1985; Kuzmina, 1992; Богданович, 1997), их изолированные ареалы в южных регионах приурочены преимущественно к горным системам (*Lagurus mlokosiewiczii* Taczanowski, 1875 в Закавказье; *Tetrastes sewerzowi* Przewalski, 1876 в Тибете). В то же время, североамериканские степные тетерева (род *Tympanuchus*) проникают и в субтро-

пическую климатическую зону, населяя прерии и лесостепи северных окраин Мексиканского залива (Потапов, 1985).

Выраженная специализация к обитанию в высоких широтах обуславливает морфологическую специфику тетеревиных относительно других курообразных, в результате чего их долгое время рассматривали в ранге самостоятельного семейства Tetraonidae (Потапов, 1985; Kuzmina, 1992; Богданович, 1997; см. также обзор: Sibley, Ahlquist, 1990). В то же время молекулярно-генетические филогенетические исследования однозначно реконструируют тетеревиных, как довольно продвинутую субкладу семейства Phasianidae, сестринскую к индейкам (Lucchini et al., 2001; Dimcheff et al., 2002; Drovetski, 2002; Kimball et al., 2021a, b).

Тетеревиные, по-видимому, имеют североамериканское происхождение (Short, 1967; Lucchini et al., 2001; Persons et al., 2016; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; но см. Потапов, 1985), при этом базальная диверсификация трибы должна была иметь место на североамериканском кон-

тиненте в среднем—позднем миоцене (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018). Линия Tetraonini+Meleagris генетически связана с фазановыми ориентальной (Сино-Гималайской) зоогеографической области (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018), что, несомненно, объясняет представления некоторых авторов (Потапов, 1985) о происхождении тетеревиных от азиатских высокогорных фазановых. В то же время, недавно из верхнего миоцена Северной Америки был описан ископаемый род фазановых *Centuriavis* Ksepka et al., 2022, реконструируемый как представитель клады *Pucrasia* + *Meleagris* + *Tetraonini*, т.е., близкий к дивергенции индейковых и тетеревиных (Ksepka et al., 2022). Более древние ранне- и среднемиоценовые находки предполагаемых тетеревиных из Северной Америки остаются неподтвержденными (Olson, 1985; Drovetski, 2003; Mayr, 2017).

Формирование родов тетеревиных, в настоящее время населяющих Евразию (дикуши *Falci-pennis*, белые куропатки *Lagopus*, глухари *Tetrao* и тетерева *Lyrurus*; последние ранее иногда объединялись в один род *Tetrao*), оценивается второй половиной позднего миоцена — ранним плиоценом (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018). В палеонтологической летописи Евразии *Tetraonini* появляются в нижнем плиоцене (зоны MN 14–15) Центральной Европы и Балкан (местонахождения Мусилиево и Дорково в Болгарии; Венже в Польше и Чарнота-2 в Венгрии), где представлены предполагаемой ископаемой белой куропаткой *Lagopus atavus* Jánossy, 1974, ископаемыми глухарем *Tetrao macropus* Jánossy, 1976 и, по-видимому, тетеревами “*Tetrao*” *conjugens* Jánossy, 1974 и “*T.*” *rhodopensis* Voev, 1998 (Jánossy, 1974, 1976; Vocheňski, 1991; Voev, 1998, 2002). Более поздние позднеплиоценовые — раннеплейстоценовые находки тетеревиных Евразии также приурочены к указанному региону (см. Vocheňski, 1991; Voev, 2002; Mlíkovský, 2002; Tyrberg, 1998), но в середине гелазия (местонахождение Сенез; MN 17) ископаемый тетерев *Lyrurus* cf. *partium* Kretzoi, 1962 также обнаружен на территории Франции (Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998). Находка *Lyrurus* cf. *partium* в позднем миоцене Венгрии (Kessler, 2009) не может быть подтверждена (см. ниже); также, по-видимому, ошибочны указания на присутствие этого плейстоценового вида и в плиоцене Венгрии (Kessler, 2009, 2013; Kessler, Horváth, 2022). Из самых верхов нижнего плейстоцена (верхов калабрия) Испании и Франции описаны *Lagopus lagopus* и *Lyrurus tetrrix* (Mourer-Chauviré, 1993; Sanchez Marco, 2009), неопределенные тетеревиные

(*Tetraonini* indet.) указаны из позднекалалбрийского местонахождения Ногайск в Северном Причерноморье (Горобец, 2018). Других находок тетеревиных древнее среднего плейстоцена в Евразии не описано, за исключением, вероятно, ошибочного указания на *Lyrurus* cf. *tetrrix* в верхнем миоцене Внутренней Монголии (Rich et al., 1986; см. ниже). Два ископаемых европейских плейстоценовых вида тетеревиных были синонимизированы: *Lagopus balcanicus* Voev, 1995 — с современным *Lyrurus tetrrix*, *Lagopus voinstvenskii* Ganea, 1972 — с современным *Tetrastes bonasia* L., 1758 (Mlíkovský, 2002).

Ниже приведено описание костных остатков тетеревиных, собранных в 2018–2022 гг. на местонахождении пещера Таврида в Центральном Крыму, датируемом серединой раннего плейстоцена (1.5–1.8 млн л. н.; Лопатин и др., 2019; Оксиненко, Лавров, 2021). Ранее из этого богатого местонахождения ископаемых позвоночных (Лопатин, 2019) были подробно описаны гигантский страус и утиные птицы (Zelenkov et al., 2019; Зеленков, 2022). Среди других представителей авифауны кратко упоминался тетерев “*Tetrao*” sp. (Лопатин и др., 2019; Zelenkov et al., 2019), который здесь отнесен к ископаемому виду *Lyrurus partium*, характерному для раннего — низов среднего плейстоцена Европы (Vocheňski, 1991; Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Voev, 1999, 2002; Vocheňski et al., 2012). Кроме того, в сборах из пещеры Таврида обнаружены единичные остатки предполагаемой древнейшей белой куропатки *Lagopus atavus* Jánossy, 1974. Этот вид до настоящего времени оставался очень плохо изученным; отмечалось, что он имел необычные по сравнению с современными белыми куропатками пропорции конечностей (Jánossy, 1974; Vocheňski, 1991). Полный тарсометатарсус из пещеры Таврида указывает на выраженное морфологическое своеобразие *L. atavus* и свидетельствует об обособленном родовом статусе этого ископаемого вида, который здесь выделен в род *Paralyra* gen. nov.

Использованные сокращения: ПИН РАН — Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва; ISEZ — Ин-т систематики и эволюции животных Польской академии наук, Краков.

Автор признателен акад. А.В. Лопатину, А.В. Лаврову (ПИН РАН), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН) и Д.Б. Старцеву (Крымский федеральный ун-т им. В.И. Вернадского) за сбор

и передачу на изучение ископаемых остатков птиц из пещеры Таврида, а также З. Бохеньски (Краков), Л. Макади (Будапешт) за доступ к коллекциям ископаемых птиц, З. Боеву (София) за фотографии ископаемых Tetraonini, и З. Боеву и А.В. Пантелееву за рецензии. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, № 22-14-00214, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

КЛАСС AVES

ОТРЯД GALLIFORMES

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE HORSFIELD, 1821

Т р и б а Tetraonini Leach, 1820

Род *Paralyra* Zelenkov, gen. nov.

Название рода от пара *лат.* — около и *lyra lat.* — лира, отсылка к родовому названию тетеревов *Lygurus*; ж.р.

Типовой вид — *Lagopus atavus* Jánossy, 1974; плиоцен — нижний плейстоцен Центральной и Восточной Европы.

Диагноз. Стержень тарсометатарсуса заметно расширен, лишь незначительно сужается в центральной части; медиальная кромка *cotyla medialis* слабо загнута проксимально; *fossa parahypotarsalis medialis* мелкая, ее дорсальный край протягивается в проксимальном направлении косо относительно длинной оси кости и оканчивается практически на уровне дорсального края стержня; *crista hypotarsalis medialis* оканчивается на одном уровне с *crista hypotarsalis lateralis* и резко обрывается дистально; проксимолатеральная часть дорсальной поверхности стержня непосредственно дистальнее *cotyla lateralis* формирует плоскую поверхность; *trochlea metatarsi IV* выдвинут дистально (его дистальный край приближен к дистальному краю *trochlea metatarsi III*) и слабо отставлен латерально (его проксимолатеральный край полого переходит на стержень); *trochlea metatarsi III* при виде с плантарной стороны не формирует заостренного проксимального “язычка”; *foramen vascularis distalis* приближено к *incisura intertrochlearis lateralis* на вентральной поверхности.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение (рис. 1). От *Lagopus* тарсометатарсус отличается расширенным стержнем; слабо загнутой проксимально медиальной кромкой *cotyla medialis*; протягивающимся практически до дорсального края стержня дорсальным краем *fossa parahypotarsalis medialis*; уплощенной

дорсальной поверхностью стержня непосредственно дистальнее *cotyla lateralis*; слабо отставленным латерально (рис. 1, s1) и сильно выдвинутым дистально (рис. 1, g1) *trochlea metatarsi IV*; отсутствием заостренного язычка в проксимальной части плантарной поверхности *trochlea metatarsi III* (этот признак варьирует у *Lagopus*). От *Lygurus* отличается большей робустностью проксимального эпифиза и стержня, слабо отставленным латерально относительно стержня и выдвинутым дистально *trochlea metatarsi IV* (у *Lygurus*, как и у *Lagopus*, переход латеральной кромки стержня на *trochlea metatarsi IV* более резкий, а сам *trochlea* оставлен проксимальнее), субквадратным *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны (прямоугольный и высокий дорсовентрально у *Lygurus*), а также приближенным к *incisura intertrochlearis lateralis* вентральной апертурой *foramen vascularis distalis*.

З а м е ч а н и я . Некрупная тетеревиная птица *Lagopus atavus* была описана из верхнего плиоцена Южной Польши (Jánossy, 1974) в качестве ископаемого подвида современной белой куропатки *L. lagopus* (L., 1758), а затем была поднята до ранга вида (Jánossy, 1976) и позднее — вновь включена в синонимы современного *L. lagopus* (Mlíkovský, 2002). Отнесение этого вида к роду *Lagopus* (белые куропатки) во многом основывается на размерах (крупнее *Tetrastes* и мельче *Lygurus*). При этом различие родов *Lagopus* и *Lygurus* по посткраниальной остеологии представляется во многих случаях проблематичным — мною не было обнаружено однозначных критериев различения этих родов (за исключением размеров), которые могли бы быть прослежены на описанных материалах по *L. atavus*. Современный *Lygurus mlokosiewiczzi* по размерам костей передней конечности несущественно отличается от наиболее крупных *Lagopus* (но имеет заметно более длинную цевку), а опора на размеры при определении родовой принадлежности ископаемых плио-плейстоценовых представителей линии и вовсе выглядит необоснованной. При этом важно, что для типовой серии *L. atavus* характерны отличные от современных *Lagopus* пропорции конечностей (Bocheński, 1991).

Для плечевой кости *L. atavus*, являющейся голотипом этого вида, характерно наличие желоба на месте отпечатка *m. latissimus dorsi posterior* (Jánossy, 1974), однако подобный желоб обнаружен нами и у *Lygurus mlokosiewiczzi*, в то время как у *Lagopus* этот желоб, напротив, обычно не выражен (Bocheński, 1991; наши данные). Вогнутость на проксимальной поверхности *tuberculum*

ventrale, отмеченная для *L. atavus* (Jánossy, 1974), также имеется у тетеревов как индивидуальная вариация, но у *Lagopus* она (если имеется) развита все же сильнее — этот признак можно считать единственным, сближающим этот ископаемый вид с родом *Lagopus*.

Но наиболее примечательно строение тарсометатарсуса *L. atavus* — по этому элементу скелета *Lagopus* и *Lyrurus*, а также другие роды тетеревиных, хорошо различимы (рис. 1). Ранее был известен только один дистальный фрагмент (рис. 1, в), по которому предыдущими авторами не было сделано содержательных замечаний. Полный тарсометатарсус из пещеры Таврида (о видовой принадлежности этого экз. см. ниже) указывает на выраженную морфологическую специфичность *L. atavus* по сравнению с современными *Lagopus*. От современных видов *Lagopus* тарсометатарсус *L. atavus* отличается выраженной утолщенностью стержня, а также заметно выдвинутым дистально и несколько слабее оставленным латерально *trochlea metatarsi IV*. По размеру проксимальной суставной поверхности тарсометатарсус *L. atavus* соответствует таковому *L. lagopus*, но существенно короче.

Несмотря на относительно небольшие размеры, строение цевки сближает *L. atavus* с современными *Lyrurus*. В связи с этим отнесение *L. atavus* к роду *Lagopus* выглядит необоснованным. С учетом неясности филогенетической близости *L. atavus* по отношению к современным родам *Lagopus* и *Lyrurus* и специфичности устройства тарсометатарсуса, здесь принимается отдельный родовой статус для этого вида. Отличия от современных видов *Lagopus* в строении дистальной суставной поверхности, заключающиеся в выраженном дистальном сдвиге и менее выраженной латеральной отставленности *trochlea metatarsi IV*, указывают на иной характер взаимодействия с субстратом у обитавшей в саваннах или степных ландшафтах виллафранкской *Paralyra atavus* (Jánossy, 1976) comb. nov. по сравнению с современными видами *Lagopus*, населяющими преимущественно субарктику.

Тарсометатарсус *Paralyra* по общим пропорциям сходен с таковым североамериканских *Dendragapus obscurus* (рис. 1, е), но отличается широким и невысоким *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны. *Trochlea metatarsi IV* имеет хорошо выраженный, хотя и неглубокий желоб на дистальной и дорсальной сторонах блока — как у *Lagopus*, в то время как у *Dendragap-*

pus этот желоб исчезает в средней части *trochlea*. Виды рода *Falcipennis* имеют зауженный стержень тарсометатарсуса с расширенным дистальным эпифизом, в чем сходны с *Lagopus*, но отличаются от *Dendragapus* и *Paralyra*. От *Tympanuchus* тарсометатарсус *Paralyra* отличается дорсоплантарно низким *trochlea metatarsi III* и дорсально расположенным *trochlea metatarsi IV* при виде с дистальной стороны, приближенной к *incisura intertrochlearis lateralis* вентральной апертуре *foramen vasculare distale*, отсутствием выраженного проксимального “язычка” на латеральном крае *trochlea metatarsi III* при виде с плантарной стороны; менее развитой *fossa parhypotarsalis lateralis*. Таким образом, несмотря на пропорциональное сходство с *Dendragapus*, по структуре плюсно-фаланговых суставов *Paralyra* все же ближе к *Lagopus* и *Lyrurus*. Отнесение *P. atavus* к эволюционной линии тетеревов — белых куропаток также косвенно подтверждается отсутствием представителей таежных фаун (к которым относится *Dendragapus*) в комплексе позвоночных из Тавриды, для которого характерен саванно-лесостепной экологический облик (Лопатин, 2019).

Кораконд из типового местонахождения Рембелицы Крулевски 1, отнесенный к *L. atavus* (Jánossy, 1974), подтверждает отдельный родовой статус этой формы (рис. 1). Экз. ISEZ, № AF/16-RK1:12 (краниальный фрагмент левого кораконида) схож с *Lagopus* формой *facies articularis clavicularis*, но заметно отличается более укороченным и не выдвинутым медиально *processus acrocoracoideus*, в чем более схож с *Lyrurus*.

Пересмотр систематического положения плиоценовой *L. atavus* требует ревизии и других предполагаемых находок белых куропаток в плиоцене Восточной Европы. Так, *Lagopus aff. L. atavus* была определена на основании, главным образом, размеров по очень фрагментарной плечевой кости из раннего плиоцена местонахождения Муселиево в Болгарии (Воев, 2001). Строение сохранившегося участка кости едва ли позволяет определять близкие роды тетеревиных, однако, исходя из размерного сходства и возраста, этот экземпляр можно предварительно обозначать как *Paralyra sp.*

Тибиотарсус *Lagopus* из Венже, по замечаниям Бохеньски (Bocheński, 1991), демонстрирует морфологию, промежуточную между современными *Lagopus* и *Lyrurus* и, таким образом, подтверждает отдельный родовой статус плиоцен-раннеплейстоценовых восточноевропейских

белых куропаток. Принадлежность этой находки к тетеревиным (в качестве *Paralyra* sp.) здесь подтверждается.

Paralyra atavus (Jánossy, 1974), comb. nov.

Lagopus lagopus atavus: Jánossy, 1974, с. 534, табл. 24.

Lagopus avatus: Jánossy, 1976, с. 33; Bocheński, 1991, с. 570; Bocheński et al., 2012, с. 58.

Lagopus lagopus (part.): Mlíkovský, 2002, с. 168.

Голотип – ISEZ, № AF/26-RK1:22, проксимальный фрагмент плечевой кости; Польша, местонахождение Рембелицы Крулевски 1; верхний плиоцен.

Описание (рис. 1, б, г, м, ж, и, к, п, р). См. диагноз рода, а также первоописание вида (Jánossy 1974).

Размеры, в мм. Тарсометатарсус: общая длина – 36.5; ширина проксимального эпифиза – 8.1; минимальная ширина стержня – 3.6; высота стержня в средней части – 2.8; ширина дистального эпифиза – 8.3; высота trochlea metatarsi III – 4.2. Тибиотарсус: ширина дистального эпифиза ~ 7.7.

Сравнение. В роде *Paralyra* один вид.

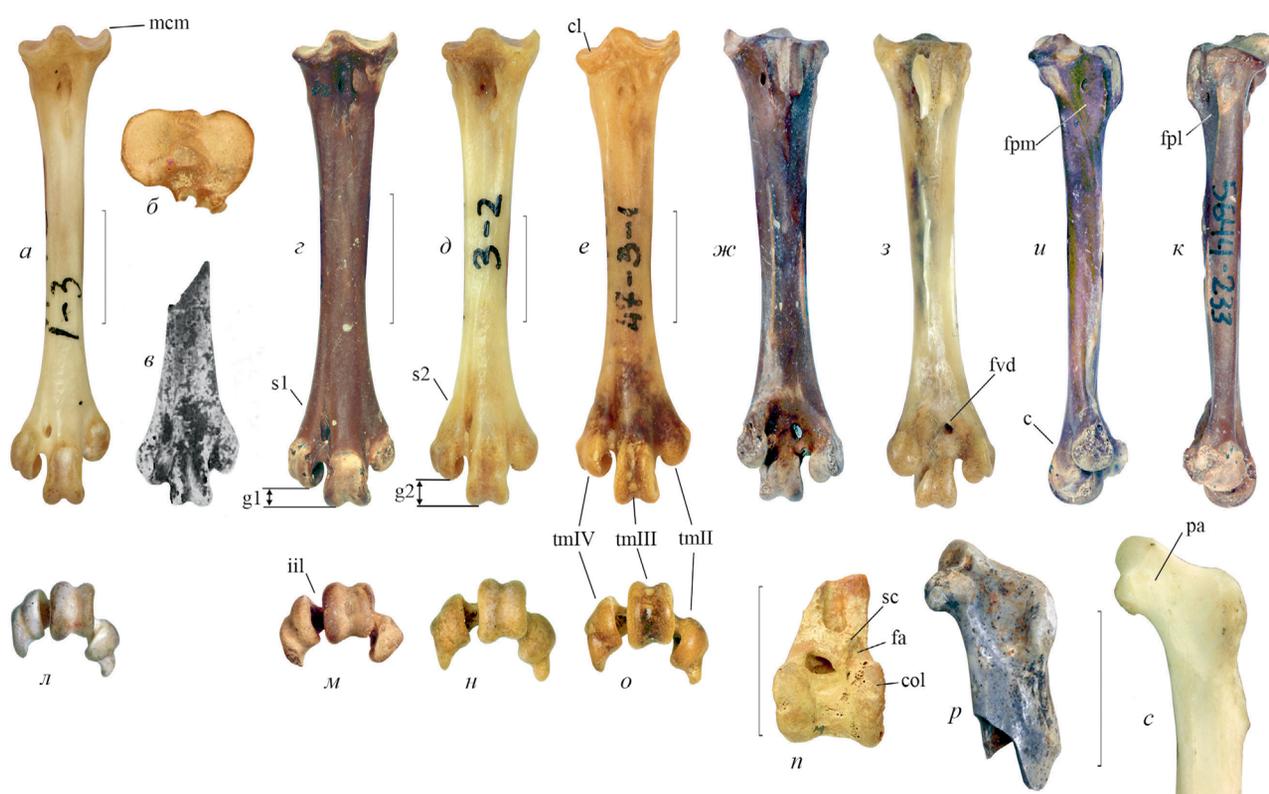


Рис. 1. Тарсометатарсусы (а–о), тибиотарсус (п) и коракоиды (р, с) *Paralyra atavus* (Janossy, 1974) из верхнего плиоцена – нижнего плейстоцена Восточной Европы в сравнении с избранными современными Tetraonini: а, л, с – *Lagopus lagopus* (L., 1758), экз. остеол. коллекции ПИН 47-4-3, современный; б–г, ж, и, к, м, н, р – *Paralyra atavus*: б, г, ж, и, к, м – экз. ПИН, № 5644/233, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; в – экз. б/н в колл. ISEZ (Jánossy, 1974), Польша, Рембелицы Крулевски 1; верхний плиоцен; н – экз. ПИН, № 5644/232, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; р – экз. ISEZ, № AF/16-RK1:12, Польша, Рембелицы Крулевски 1; верхний плиоцен; д, з, н – *Lyrurus tetrix* (L., 1758), экз. остеол. коллекции ПИН 47-8-2, современный; е, о – *Dendragapus obscurus* (Say, 1823), экз. остеол. коллекции ПИН 47-3-1, современный. а, в–е – с дорсальной стороны; б – с проксимальной стороны; ж, з – с плантарной стороны; и – с медиальной стороны; к – с латеральной стороны; л–о – с дистальной стороны; н – с краниальной стороны; р, с – с вентральной стороны. Обозначения: с – trochlea metatarsi III при виде с медиальной стороны выступает краниально; cl – cotyla lateralis; col – condylus lateralis; fa – площадка, отделяющая сухожильный шрам от condylus lateralis; fpl – fossa parahypotarsalis lateralis; fpm – fossa parahypotarsalis medialis; fvd – foramen vasculare distale; g1 – trochlea metatarsi IV сильно выдвинут дистально, приближен к trochlea metatarsi III; g2 – trochlea metatarsi IV слабо выдвинут дистально, удален от trochlea metatarsi III; iil – incisura intertrochlearis lateralis; mcm – медиальная кромка cotyla medialis; pa – processus ascocoracoideus; sc – сухожильный шрам (arophysis externum ligamenti obliqui); s1 – слабо оставленный латерально (постепенно расширяющийся) trochlea metatarsi IV у *Paralyra atavus*; s2 – резко (сильно) оставленный латерально trochlea metatarsi IV; tm II–IV – trochleae metatarsorum II–IV. Длина масштабной линейки 10 мм.

Замечания. Тарсометатарсус из пещеры Таврида (экз. ПИН, № 5644/233) характеризуется общей укороченностью и, таким образом, надежно отличается от такового подавляющего большинства Phasianidae, в т.ч. Alectoris, с которым он сходен размером суставных поверхностей. Этот экземпляр также отличается от Alectoris (самого близкого по пропорциям представителя тетеревиных Phasianidae) следующими признаками: trochlea metatarsi III имеет сильно выпуклую дорсальную поверхность и при виде с медиальной и латеральной сторон выступает краниально (рис. 1, с; Богданович, 1997, с. 27); trochlea metatarsi IV развернута дорсальным краем наружу (латерально), в результате чего incisura intertrochlearis lateralis (рис. 1, iil) расширена дорсально; fossa parahypotarsalis lateralis не расширяется дорсально при виде с латеральной стороны (ее дорсальный край субпараллелен длинной оси кости) – по этим чертам тарсометатарсус из Тавриды сходен с таковым Tetraonini. У Alectoris trochlea metatarsi III находится на одном уровне с дорсальной кромкой стержня, trochlea metatarsi IV не развернута (incisura intertrochlearis lateralis имеет одинаковую ширину при виде с дистальной стороны); fossa parahypotarsalis lateralis отчетливо расширяется дорсально при виде с латеральной стороны (ее дорсальный край скошен).

По размеру экземпляр из Тавриды соответствует самым мелким *L. lagopus* или самым крупным *L. muta* (см. Stewart, 2007) и, таким образом, сопоставим с ископаемым *L. atavus*, известным из позднего плиоцена – раннего плейстоцена (MN 16–MN 17) Польши и, предположительно, раннего плиоцена Болгарии (Jánossy, 1974; Vocheňski, 1991; Bovev, 2001, 2002; Vocheňski et al., 2012). Полные тарсометатарсусы для *L. atavus* не были описаны, поэтому пропорции цевки для этого вида оставались неизвестными. В то же время, фрагментарный дистальный тарсометатарсус из Рембелиц Крулевских 1, отнесенный к *L. atavus* (см. Jánossy, 1974), сходен с экз. ПИН, № 5644/233 слабо отставленным латерально и сильно сдвинутым дистально trochlea metatarsi IV, а также, судя по сохранившемуся фрагменту, утолщенным (расширенным) стержнем. Это (и в особенности необычная для тетеревиных морфология trochlea metatarsi IV) позволяют относить экз. ПИН, № 5644/233 к *L. atavus*.

Дистальный фрагмент тибиотарсуса (экз. ПИН, № 5644/232) по абсолютным размерам сходен с таковыми *L. lagopus* и *Alectoris graeca* и также соответствует по размерам суставной ча-

сти дистальному тарсометатарсусу экз. ПИН, № 5644/233. Тибиотарсус из пещеры Таврида (экз. ПИН, № 5644/232) сходен с таковым *Lagopus* и отличается от *Alectoris* следующими признаками: pons supratendineus неширокий и ориентирован под небольшим углом к длинной оси кости (у *Alectoris* он заметно шире и ориентирован косо); дистальная апертура canalis extensorius ориентирована в значительной степени субперпендикулярно длинной оси кости (косо у *Alectoris*; связано с предыдущим признаком); canalis extensorius и pons supratendineus приближены к латеральному краю кости (к медиальному у *Alectoris*); condylus lateralis слабо выдается дистально относительно condylus medialis при виде с краниальной и каудальной сторон (у *Alectoris* латеральный мыщелок выдается значительно дистальнее медиального, в результате чего дистальный край тибиотарсуса выражено асимметричный); incisura intercondylaris довольно широкая (шире каждого из мыщелков) при виде с дистальной стороны (узкая у *Alectoris*; уже мыщелков). По всем указанным признакам экз. ПИН, № 5644/233 отличается и от *P. perdix*, к тому же имеющего более мелкие размеры. Очень характерной особенностью описываемого экземпляра является наличие удлиненного сухожильного шрама (apophysis externum ligamenti obliqui), располагающегося на латеральном крае pons supratendineus и отделенного от condylus lateralis площадкой (рис. 1, fa), как у *Lagopus* и *Lyrurus*. У *Alectoris*, *Perdix* и других фазановых этот шрам имеет форму бугристости и приближен или сливается с condylus lateralis. Экз. ПИН, № 5644/232 по абсолютным размерам схож с тибиотарсусом “*Francolinus*” *capeki* Lambrecht, 1933, от которого отличается отмеченной выше морфологией шрама, краниокаудально узким эпифизом при виде с дистальной стороны и краниально невысоким condylus lateralis.

Тибиотарсус куропатки из пещеры Таврида (экз. ПИН, № 5644/232) отличается от такового *P. atavus* из типового местонахождения некоторой краниокаудальной укороченностью при виде с дистальной стороны, а также тем, что мускульный отпечаток на латеральной части pons supratendineus отодвинут от проксимальной кромки этого мостика (у *P. atavus* из Рембелиц Крулевских 1 – сильнее приближен к этой кромке). По строению sulcus intercondylaris экз. ПИН, № 5644/232 сближается с *P. atavus* из Польши и современными *Lagopus muta*, у которых выражен перегиб при переходе от sulcus к condylus lateralis; у *L. lagopus* перегиб в этой области отсутствует и sulcus intercondylaris плавно переходит на лате-

ральный мышцелок при виде с краниальной стороны. Не исключено, что форма из пещеры Таврида может представлять отдельный вид, однако плохая сохранность всех известных тибиотарсусов *P. atavus* (в т.ч. описываемого экземпляра) не позволяет делать заключения об отдельном видовом статусе крымской формы.

Распространение. Верхний плиоцен – нижний плейстоцен Польши (Bocheński, 1991; Bocheński et al., 2012), нижний плейстоцен Крыма.

Материал. Экз. ПИН, №№ 5644/1522, краниальный фрагмент грудины; 5644/232, дистальный фрагмент левого тибиотарсуса; 5644/233, правый тарсометатарсус; пещера Таврида, Крым; нижний плейстоцен.

Род *Lyrurus* Swainson, 1832

***Lyrurus partium* Kretzoi, 1962**

Lyrurus partium: Kretzoi, 1962, с. 171; Jánossy, 1976, с. 20, табл. II, фиг. 5–7.

Tetrao partium: Brodkorb, 1964, с. 322; Boev, 1999, с. 85, рис. 1; Bocheński et al., 2012, с. 60.

Tetrao tetrrix (part.): Mlíkovský, 2002, с. 167.

Голотип – NMB G-50.155/1, правый тарсометатарсус; Румыния, местонахождение Бетфия 2; средняя часть калабрия, нижний плейстоцен.

Описание (рис. 2, а, в–ж, к). В коракоиде *impressio bicipitalis* выставлен медиально; плечевая и локтевая кости массивные; olecranon широкий. См. также: Kretzoi, 1962; Jánossy, 1976.

Размеры, в мм. Плечевая кость: максимальная (косая) ширина дистального эпифиза – 17.0 (экз. ПИН, № 5644/238), 15.7 (экз. ПИН, № 5644/1508); поперечная (дорсовентральная) ширина дистального эпифиза – 16.6 (экз. ПИН, № 5644/238), 15.2 (экз. ПИН, № 5644/1508); краниокаудальная высота condylus dorsalis – 9.6 (экз. ПИН, № 5644/238), 8.6 (экз. ПИН, № 5644/1508); ширина стержня на уровне проксимального края fossa brachialis – 10.6 (экз. ПИН, № 5644/238), 9.6 (экз. ПИН, № 5644/1508). Локтевая кость: дорсовентральная высота проксимального эпифиза – 10.7 (экз. ПИН, № 5644/1740); максимальная ширина дистального эпифиза – 11.2 (экз. ПИН, № 5644/1508).

Сравнение. Коракоид отличается от такового *L. conjugens* из нижнего плиоцена Венже (Польша) заметно выставленным медиально *impressio bicipitalis* (у *L. conjugens* этот отпечаток расположен практически на линии медиального края стержня) – по этому признаку *L. partium* не отличим от современных *Lyrurus*. Плечевая и

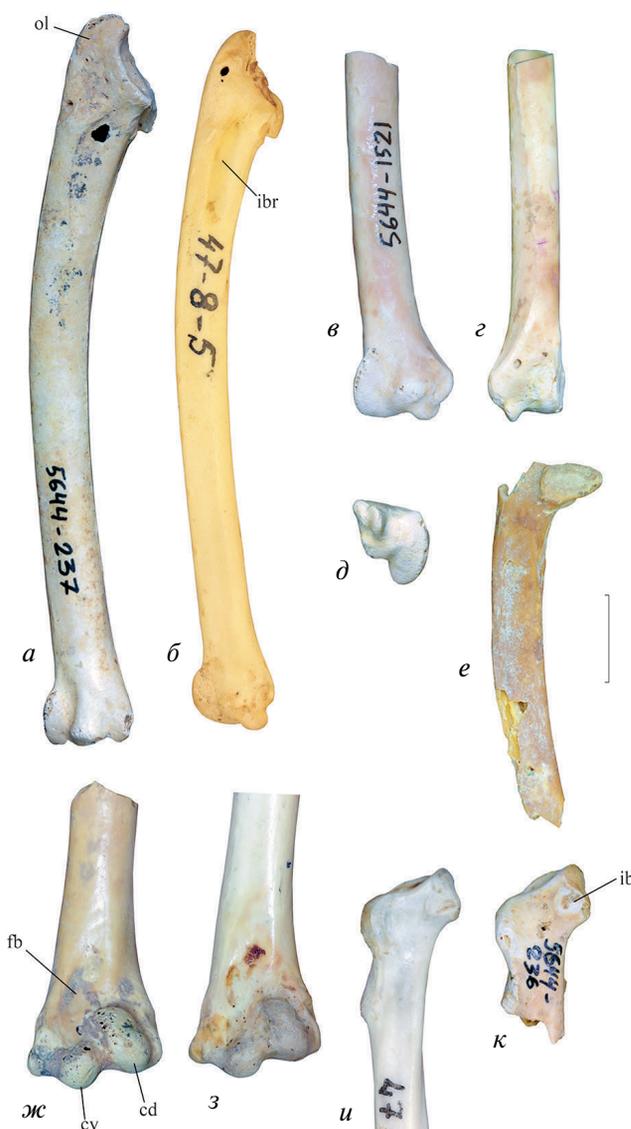


Рис. 2. Ископаемый раннеплейстоценовый тетерев *Lyrurus partium* Kretzoi, 1962 в сравнении с современным луговым тетеревом *L. tetrrix* (L., 1758): а, в–ж, к – *L. partium*; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен: а – экз. ПИН, № 5644/237, левая локтевая кость; в–д – экз. ПИН, № 5644/1521, дистальный фрагмент левой локтевой кости; е – экз. ПИН, № 5644/1507, неполная правая лопатка; ж – экз. ПИН, № 5644/1508, дистальный фрагмент левой плечевой кости; к – экз. ПИН, № 5644/236, краниальный фрагмент правого коракоида; б, з, и – *L. tetrrix*, экз. остеол. коллекции ПИН, № 47-8-5, самец, современный. а–в, и, к – с вентральной стороны; г – с дорсальной стороны; д – с дистальной стороны; е – с латеральной стороны; ж, з – с краниальной стороны. Обозначения: cd – condylus dorsalis; cv – condylus ventralis; fb – fossa m. brachialis; ib – impressio bicipitalis; ibr – impressio brachialis; ol – olecranon. Длина масштабной линейки 10 мм.

локтевая кости несколько мощнее и крупнее таковых *L. tetrrix*, локтевой отросток локтевой кости более широкий, чем у *L. tetrrix*. Значительно крупнее *L. mlokosiewiczii*.

Замечания. К *L. partium* относят ранне- и среднеплейстоценовых тетеревов Европы, близких к *L. tetrrix* (Jánossy, 1976). При этом взаимоотношения *L. partium* и современных видов тетеревов остаются неясными. Судя по молекулярным данным (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018), дивергенция современных видов датируется ранним плейстоценом; таким образом, *L. partium* может представлять собой общего предка *L. tetrrix* и *L. mlokosiewiczii*. Более поздние (среднеплейстоценовые) популяции *L. partium* уже, несомненно, должны относиться к *L. tetrrix*.

Древнейшие находки *L. aff. partium* указаны из гелазия (MN 17) местонахождения Выршец в Болгарии (~2.23 млн л. н.; Boev, 1999; Spassov, 2003) и Виллань-3 (*L. cf. partium*) в Венгрии (~1.8 млн л.н.; Jánossy, 1976; Tyrberg, 1998). Типичные материалы по *L. partium* происходят из более молодых (~1.2 млн л.) калабрийских местонахождений Острамош 2 и 8 в Венгрии (Jánossy, 1976). Вид также предположительно отмечен в местонахождении Жабя в Польше (Bocheński et al., 2012). Более древние находки из миоцена–плиоцена Венгрии, указанные Е. Кесслером, представляются ошибочными. Так, к *L. partium* была отнесена фрагментарная локтевая кость из позднемиоценового местонахождения Польгарди (Kessler, 2009), которая, в действительности, не принадлежит Phasianidae и может представлять совообразных (наши данные). Требуют подтверждения и другие определения *L. partium* из нижнего и верхнего плиоцена Венгрии и Румынии (Kessler, 2009, 2013; Kessler, Horváth, 2022), которые здесь не принимаются.

3. Боев (Boev, 2002) отметил сосуществование *L. partium* и *L. tetrrix* в среднем плейстоцене Европы, но это утверждение требует подтверждения – вероятно, все или большинство среднеплейстоценовых указаний на *L. partium* в действительности представляют *L. tetrrix*. Так, например, статус тетерева из местонахождения Вертешцёлёш (Vértesszőlős) в Венгрии, указанного как *L. partium*, не ясен даже Д. Яноши, который изучал эти остатки и первоначально определил их как *L. tetrrix* (см. Bocheński, 1991). Остатки *L. partium* из местонахождения Тарко (низы среднего плейстоцена Венгрии) представлены костями стопы и кисти (преимущественно фаланги: Jánossy, 1976), имеющим очень ограниченную диагностичность у птиц. С другой стороны, требуют подтверждения определения *T. tetrrix* из местонахождений Бетфия 3 и 13 в Венгрии, выполненные Кесслером (Tyrberg, 1998; см. также Kessler, 2013). Но даже если тетерева с морфотипом *L. partium* действительно дожили

до начала среднего плейстоцена в Центральной или Восточной Европе, это не отрицает возможного аллопатрического видообразования, в целом характерного для тетеревиных (Потапов, 1985), с формированием *L. tetrrix* в одной из частей предкового ареала. Несомненные *L. tetrrix* известны, начиная со второй половины среднего плейстоцена Франции и Польши (местонахождение Монтоуссе 3; слои 19–18 пещеры Бишник; Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Bocheński et al., 2012; Tomek et al., 2012).

Ранее остатки тетерева из пещеры Таврида были предварительно определены как *Tetrao sp.* (Лопатин и др., 2019). Здесь эти находки отнесены к *L. partium* на основании геологического возраста, больших размеров элементов крыла и общего морфологического сходства с таковыми современных *Lyrurus*. Дистальный фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 5644/238) отличается от таковых современных *L. tetrrix* большими размерами (у последних ширина дистального эпифиза не превышает 16.5; Erbersdobler, 1968). Локтевая кость из пещеры Таврида может быть отнесена к *Lyrurus* по наличию округлого проксимокаудального края *impressio brachialis*, который у *Tetrao* скошен. Локтевая кость также крупнее и заметно робустнее, чем у *L. tetrrix* – при этом по длине существенно короче таковых самок *T. urogallus* и не может представлять глухарей. Ранее крупные размеры элементов крыла, превышающие таковые современных тетеревов, уже отмечались для материалов по *L. partium* из калабрийских (~1.2 млн л.) местонахождений Острамош 2 и 8 (Венгрия; Jánossy, 1976). Важно отметить, что более молодая популяция из среднеплейстоценового (~0.7 млн л.) местонахождения Странска Скала (Чехия) характеризуется меньшими размерами, не превышающими таковые современных *L. tetrrix* (Jánossy, 1976).

Материал. Экз. ПИН, №№ 5644/235, 236, краниальные (плечевые) фрагменты правых коракоидов; 5644/1507, правая лопатка; 5644/238, дистальный фрагмент правой плечевой кости; 5644/1508, дистальный фрагмент левой плечевой кости; 5644/237, левая локтевая кость, 5644/1521, дистальный фрагмент левой локтевой кости; пещера Таврида, Крым; нижний плейстоцен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Куропатка *Paralyra atavus* и тетерев *Lyrurus partium* из пещеры Таврида в Крыму – это первые диагностичные находки тетеревиных птиц в раннем плейстоцене Евразии к востоку от Польши, Венгрии и Болгарии. Достаточно хорошая

сохранность материалов по ископаемым *Tetraonini* из Тавриды и их древний возраст имеют важное значение для реконструкции эволюции этой специализированной группы птиц. Согласно общепринятым представлениям (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003; Persons et al., 2016; Cai et al., 2018), тетеревиные должны были иметь длительный период эволюции в Северной Евразии, однако достоверных находок этой группы за пределами Восточной Европы в плиоцене – раннем плейстоцене нет. Указание на *Lyrurus* cf. *tetrix* из позднего миоцена местонахождения Эртемте во Внутренней Монголии (Китай) выглядит крайне сомнительным (Bate, 1931; Potapov et al., 2003): в хорошо изученной и представительной фауне птиц из свиты хиргис-нур (Западная Монголия), сходной по возрасту с фауной Эртемте (Вангенгейм и др., 2005), тетеревиные отсутствуют (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, 2013, 2016). Тетеревиных нет в позднеплиоценовых фаунах Северной Монголии и Забайкалья (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009, 2010; Zelenkov, 2013, 2016), а также в представительной фауне раннего и среднего плейстоцена Чжоукоудяня в окрестностях Пекина (Ню, 1993).

Замечания о ранней эволюции *Tetraonini* и рода *Lagopus*. Тетеревиные по своему происхождению – несомненно, лесная группа (Потапов, 1985; Kuzmina, 1992; de Juana, 1994; Богданович, 1997; Lucchini et al., 2001). Экологический тип лесных (таежных) представителей, рябчиков и дикуш, наиболее близкий к предковому типу для трибы, характеризует базальные роды *Tetrastes* и *Bonasa*, но также сохраняется у родов *Dendragapus* и *Falcipectnis*, входящих в состав двух продвинутых клад тетеревиных. При этом в обеих субкладах тетеревиных лесные *Dendragapus* и *Falcipectnis* занимают довольно продвинутое положение, что указывает на независимое освоение открытых ландшафтов как минимум два раза в истории каждой из субгрупп. Так, в исключительно североамериканской кладе, включающей в себя роды *Tympanuchus*, *Dendragapus* и *Centrocercus*, первыми (в позднем миоцене; Persons et al., 2016) в открытые ландшафты вышли предки современных полынных тетеревов *Centrocercus*, а затем (в плиоцене) – степные тетерева *Tympanuchus*. Во второй, североамериканско-евроазиатской кладе, впервые в открытые ландшафты вышли представители рода *Lagopus* (также в позднем миоцене; Persons et al., 2016), а затем (в плиоцене) – тетерева *Lyrurus*.

Таким образом, первый исторический эпизод выхода тетеревиных в открытые местообитания, очевидно, имел место в позднем миоцене Северной Америки и/или Берингии. Истинным реликтом этого эволюционного этапа являются североамериканские полынные тетерева *Centrocercus*. Морфологически хорошо обособленные (Богданович, 1997) белые куропатки (род *Lagopus*) также исторически связаны своим происхождением с этим хронологическим эпизодом, однако, судя по распространению наиболее примитивного вида *Lagopus leucura* (Потапов, 1985), они первоначально освоили совсем иные, чем полынные перепела, местообитания – субальпийский и альпийский ландшафтные пояса. Выраженная связь с каменистыми местообитаниями (альпийского и тундрового типа) сохраняется и у тундряной куропатки *L. muta*, предполагаемого потомка *L. leucura* (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003), и только у *L. lagopus* экологическая зона расширена до полуоткрытых кустарниковых и лесных ландшафтов в умеренной зоне Голарктики. При этом *L. leucura* и *L. muta* схожи не только по ландшафтной приуроченности, но и по морфологическим признакам, что позволяет считать их морфологический тип отчасти примитивным для рода *Lagopus*, а таковой *L. lagopus* – продвинутым (Потапов, 1985; Богданович, 1997; Potapov et al., 2003). По представлениям молекулярной биологии, основанным на распространении исключительно современных форм, род *Lagopus* произошел в Северной Америке, а последующая диверсификация могла происходить в Северной Евразии (Lucchini et al., 2001; Drovetski, 2003; Persons et al., 2016; Cai et al., 2018). В то же время, более вероятным выглядит гипотеза происхождения рода *Lagopus* в альпийской области Берингии с последующей изоляцией *L. leucura* на западе Северной Америки (Кищинский, 1974; Потапов, 1985; Potapov et al., 2003).

Белые куропатки исключительно хорошо адаптированы к жизни в условиях снежных зим и, в целом, высоко специализированы к холодным условиям (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003). В связи с этим не удивительно, что представители рода *Lagopus* становятся обычны в палеонтологической летописи среднего и, особенно, позднего плейстоцена Евразии, входя в состав холодных тундростепных ассоциаций (см. Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Potapov et al., 2003; Stewart, 2007). Они, в частности, обитали и в позднем плейстоцене Крыма

(Baryshnikov, Potapova, 1992; Цвелых, 2016), в то время как сейчас приурочены к значительно более северным или высокогорным территориям (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003). Примечательно, что в палеонтологической летописи Евразии первым появляется более теплолюбивый вид *L. lagopus*, известный, начиная с самого конца раннего плейстоцена (позднего калабрия), в то время как арктоальпийский *L. muta* известен только с конца среднего плейстоцена (Mourer-Chauviré, 1993; Potapov et al., 2003). В Северной Америке *Lagopus* известны, начиная со среднего плейстоцена, причем наиболее древние находки представлены базальным видом *L. leucura* (Emslie, 2004; Harington, 2011).

Находки предполагаемых белых куропаток в плиоцене Центральной Европы (Jánossy, 1974, 1976; Vocheňski, 1991; Voev, 1998) поставили под сомнение устоявшиеся представления о формировании морфологического типа *Lagopus* в условиях холодного субальпийского климата Северной Голарктики и даже позволили высказать предположения о лесостепном (саванном) происхождении рода или тетеревиных в целом (Voev, 1995, 2016). Древнейшие тетеревиные, относимые к родам *Lagopus* и *Tetrao* s.l., сосуществовали в плиоцене Юго-Восточной Европы с павлинами *Pavo* и другими представителями субтропической авифауны, что с позиции неонтолога выглядит необъяснимым (Potapov et al., 2003). В то же время, стоит отметить, что все ранее описанные материалы по плиоценовым белым куропаткам из Центральной и Юго-Восточной Европы представлены единичными и крайне фрагментарными костными остатками (обломками эпифизов длинных костей), которые, по-видимому, не позволяют корректно оценить систематическое положение ископаемых форм. “*Lagopus*” *atavus* была отнесена к современному роду *Lagopus* исключительно на основании размеров (Jánossy, 1974). Последующая ревизия (Vocheňski, 1991) также в основном ориентировалась на размеры и пропорции, при этом исчерпывающее детальное сравнение с другими родами тетеревиных не проводилось. В связи с этим родовая принадлежность этого и других плиоценовых видов тетеревиных Евразии справедливо ставилась под сомнение (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003).

Полный тарсометатарсус из пещеры Таврида однозначно указывает на неправомочность отнесения “*Lagopus*” *atavus* к роду *Lagopus*; здесь этот вид трактуется в составе отдельного рода

Paralyra. Тарсометатарсус — элемент скелета, в первую очередь отражающий экологические взаимодействия организма с окружающей средой и субстратом (Kuzmina, 1992; Богданович, 1997; Proveni, Höfling, 2020; De Mendoza, Gomez, 2022), поэтому выраженные различия между *Paralyra atavus* и видами рода *Lagopus* не позволяют сопоставлять экологические предпочтения этих таксонов. Судя по строению тарсометатарсуса, *P. atavus* была морфологически намного ближе к тетеревам и *Dendragapus*, чем к *Lagopus*.

Paralyra atavus, скорее всего, является автохтонным европейским представителем тетеревиных, независимо освоившим лесостепные ландшафты уже на территории Евразии, но этот вид также теоретически может представлять собой вселенцев из Северной Америки — потомков первой позднемиоценовой волны тетеревиных открытых ландшафтов (правда, пока нет палеонтологических данных, подтверждающих эту гипотезу). При этом едва ли можно считать *Paralyra* непосредственной предковой формой современных тетеревов *Lyrurus*, поскольку оба рода сосуществуют длительное время в плио-плейстоценовых фаунах Восточной Европы. Более вероятно, что *Paralyra* представляет собой боковую ветвь эволюции тетеревиных, филогенетически близкую к *Lyrurus* и *Tetrao*, но экологически связанную с местообитаниями саванного типа юга Восточной Европы. В таком случае *Paralyra* могут быть частичными экологическими аналогами североамериканских степных тетеревов *Tympanuchus*. Примечательно, что исторические местообитания степных тетеревов *Tympanuchus cupido* в лесостепной зоне Северной Америки также были приурочены к зоне так называемых дубовых саванн (Потапов, 1985).

Эволюция *Lyrurus* в плио-плейстоцене Европы. Тетерева — эволюционно молодая палеарктическая группа с не полностью выясненной эволюционной историей (Потапов, 1985, 2008, Drovetski, 2003; Potapov, 2005; Джамирзоев, 2009, 2013; Persons et al., 2016). Предполагаемый древнейший представитель тетеревов и глухарей — “*Tetrao*” *rhodopensis* Voev, 1998 из нижнего плиоцена (MN 14) Болгарии (Voev, 1998). Эта крупная птица была синонимизирована с современными глухарем *T. urogallus* (Mlíkovský, 2002), однако ее таксономическая принадлежность (и, в частности, принадлежность к тетеревиным) остается неясной, поскольку этот вид известен только по крайне фрагментарному дистальному эпифизу плечевой кости, имеющему невысокую

диагностическую ценность у фазановых. Для всех тетеревиных характерен сильно выступающий и несколько заостренный *condylus ventralis*, в то время как у голотипа *T. rhodopensis* он более округлен (Bov, 1998).

Несколько лучше известен “*Tetrao*” *conjungens* из нижнего и верхнего (MN 15–16) плиоцена Венгрии и Польши, описанный как остеологически промежуточный между глухарями и тетеревами, но метрически сходный с последними (Jánossy, 1974). В верхах нижнего плиоцена (верхи зоны MN 15; местонахождение Чарнота 2; Венгрия) появляется еще один крупный представитель группы — “*Tetrao*” *macropus*. Последние два вида последовательно синонимизировались с *T. urogallus* (Mlíkovský, 2002) и с *L. tetrix* (Sanchez Marco, 2009), однако с учетом несомненной плейстоценовой дивергенции современных видов *Lyrurus* и *Tetrao* (Drovetski, 2003; Persons et al., 2016) синонимизация плиоценовых форм с рецентными выглядит необоснованной, поскольку противоречит филогенетической концепции биологического вида. Кроме того, строение, по меньшей мере, коракоида подтверждает таксономическую самостоятельность *T. conjungens* (наши данные), хотя родовая принадлежность этого вида неочевидна.

Палеонтологическая летопись ископаемых плиоценовых крупных тетеревиных Восточной Европы не противоречит результатам недавних молекулярно-генетических исследований, согласно которым именно к раннему плиоцену (менее 5 млн л. н.) была приурочена как дивергенция линии тетеревов (*Lyrurus*) и глухарей (*Tetrao*) от *Falcipecten*-подобного предка, так и последовавшее вскоре расхождение современных родов *Tetrao* и *Lyrurus* (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Предыдущая оценка дивергенции линии *Falcipecten*–*Tetrao*–*Lyrurus* относительно других тетеревиных в позднем плиоцене — раннем плейстоцене (3.2–1.9 млн л. н.) и расхождение родов *Tetrao* и *Lyrurus* в конце раннего плейстоцена (1.4–0.9 млн л. н.; Drovetski, 2003) палеонтологической летописью не подтверждается. В раннем плейстоцене (гелазии) уже появляются остатки ископаемого тетерева *Lyrurus partium*, который морфологически очень сходен с современным *L. tetrix* (Jánossy, 1976) и, несомненно, является непосредственным предком или ближайшим родственником современных видов тетеревов (лугового *L. tetrix* и кавказского *L. mlokosiewiczii*). Появление *L. partium* в целом соответствует времени расхождения со-

временных видов, которое оценивается интервалом 2.0–1.7 млн л. (Persons et al., 2016).

Находка тетерева в пещере Таврида, датированная интервалом 1.5–1.8 млн л. н., — одна из древнейших для *L. partium* и самая восточная. Кроме того, это первое свидетельство присутствия этого вида в равнинных или, по меньшей мере, низкогорных ландшафтах Северного Причерноморья — все отмеченные выше находки, так или иначе, приурочены к горным массивам Балкан или Карпат. Крымская находка впервые показывает, что в раннеплейстоценовое время тетерева населяли лесостепные биомы и входили в состав саванноподобных фаунистических ассоциаций вместе с дрофами и страусами (Лопатин, 2019; Zelenkov et al., 2019) — это, наряду с отсутствием ископаемых остатков тетеревов в плиоцене — раннем плейстоцене Греции и Анатолии, в целом поддерживает гипотезу о северном (предкавказском) пути проникновения на Большой Кавказ предков современного кавказского тетерева *L. mlokosiewiczii* (Джамирзоев, 2009, 2013). Ранее именно отсутствие тетеревов в плио–плейстоценовых фаунах саванного типа Причерноморья являлось аргументом против возможного северного (лесостепного) происхождения кавказского тетерева (Potapov, 2005; Потапов, 2008). При этом пока палеонтологическая летопись указывает не на восточный (contra: Джамирзоев, 2009), но скорее на западный путь проникновения тетеревов на Кавказ — из их предполагаемого плиоценового центра диверсификации в Восточной Европе через Крым и Предкавказье, которые составляли единый массив суши в раннем плейстоцене (Krijgsman et al., 2019). Более древняя доакчагыльская дисперсия тетеревов на Кавказ из Западной Сибири (Джамирзоев, 2009) теоретически возможна, но пока не подтверждается палеонтологической летописью и выглядит менее вероятной, чем в эпоху широкого распространения степей в Предкавказье в позднем гелазии — калабрии (Naidina, Richards, 2016). В среднем плейстоцене специализированный высокогорный кавказский тетерев уже известен в ископаемом состоянии (Potapov, 2005).

Эволюционное становление адаптивного типа кавказского тетерева, по-видимому, можно связать со значительным поднятием Большого Кавказа (более 2000 м), имевшим место с конца калабрии, и формированием, начиная с этого времени, выраженной высотной поясности (Trifonov et al., 2019). В предшествующую эпоху позднего гелазия — раннего калабрия (в т.ч. во

время формирования тафоценоза пещеры Таврида) рельеф понто-каспийской географической области был значительно более ровным, а горы Большого Кавказа вздымались только на высоту до 2000 м (Trifonov et al., 2019). Относительно теплый климат раннего плейстоцена (напр., Miller et al., 2020) не позволяет предполагать широко распространения в этой области субальпийских и альпийских поясов (см. также Potarov, 2005). Альтернативная точка зрения, согласно которой кавказский тетерев имеет более древнюю историю и сформировался еще в плиоцене в горных системах Восточной Европы (Potarov, 2005, Потапов, 2008) и лишь в среднем плейстоцене проник на Кавказ через Анатолию, пока не подтверждается палеонтологической летописью. Древнейшие тетерева с территории горных областей Западной Болгарии уже существовали в составе теплолюбивых фаун саванного типа (Воев, 2016), как и тетерев из крымской пещеры Таврида, и не были высокогорными обитателями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фауне раннего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму присутствуют две формы тетеревиных: примитивный крупный тетерев *Lyrurus pectus* Kretzoi, 1962 и средних размеров куропатка *Paralyra atavus* (Jánossy, 1974), ранее относившаяся к роду *Lagopus*. Это первые находки обоих ископаемых видов в Северном Причерноморье и самые древние для *Tetraonini* из обширного региона Евразии к востоку от Польши, Венгрии и Болгарии. Для *P. atavus* это, кроме того, самая молодая находка в палеонтологической летописи. Строение тарсометатарсуса указывает на отдельный родовой статус *P. atavus* и не позволяет включать этот вид в род белых куропаток *Lagopus*, как считалось ранее. Таким образом, существование специализированных субарктических тетеревиных *Lagopus* в саваннах фауны Юго-Восточной Европы в плио-плейстоцене не подтверждается. По всей видимости, род *Paralyra* представляет собой особую группу лесостепных плиоценовых тетеревиных — возможных экологических аналогов североамериканских степных тетеревов *Tympanuchus*. Находка в пещере Таврида остатков *Lyrurus partium* подтверждает присутствие ископаемых тетеревов в фаунистических ассоциациях саванного типа в Северном Причерноморье наряду со страусами *Rachystruthio* и дрофами; предполагается, что потомки этих тетеревов могли проникнуть на

Большой Кавказ, где позднее (в позднем калабрии — среднем плейстоцене) дали начало современному кавказскому тетереву *L. mlokosiewiczii*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданович И.А.* Аппарат наземной локомоции тетеревиных (*Tetraonidae*, *Galliformes*) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика // *Вестн. Зоол.* 1997. Отд. вып. № 3. С. 1–152.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С.* Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // *Стратигр. Геол. корреляция.* 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.
- Горобец Л.* Птахи як індикатори палеоєкологічних змін екосистем півдня східної Європи (на прикладі еоцен-голоценових авіфаун). Дисс... д.б.н. Киев: Київ. нац. унів. ім. Т. Шевченка, 2018. 406 с.
- Джамирзоев Г.С.* О вероятных путях формирования на Кавказе эндемичного вида тетерева // *Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы.* Махачкала, 2009. С. 236–239.
- Джамирзоев Г.С.* К вопросу о вероятных путях проникновения предковой формы кавказского тетерева *Lyrurus mlokosiewiczii* на Кавказ // *Рус. орнитол. журн.* 2013. Т. 22. Вып. 868. С. 987–998.
- Зеленков Н.В.* Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконоска (*Spatula praeclypeata* sp. nov.) — древнейшие раннеплейстоценовые утиные (*Aves: Anatidae*) Крыма // *Палеонтол. журн.* 2022. № 6. С. 92–104.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (*Aves: Phasianidae*) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux* // *Палеонтол. журн.* 2009. № 3. С. 79–86.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (*Aves: Phasianidae*) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrnaticus* // *Палеонтол. журн.* 2010. № 3. С. 79–87.
- Кищинский А.А.* Арктоальпийская фауна и ее происхождение // *Зоол. журн.* 1974. Т. 53. № 7. С. 1036–1051.
- Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с.
- Лопатин А.В.* Затерянный мир Тавриды: древнейшая ископаемая пещерная фауна в Крыму // *Природа.* 2019. № 6 (1246). С. 53–61.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др.* Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // *Докл. Акад. наук.* 2019. Т. 485. С. 381–385.
- Оксиненко П.В., Лавров А.В.* История формирования пещеры Таврида — памятника фауны позвоночных позднего виллафранка и ее палеонтологическое значение // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. геогр.* 2021. № 1. С. 27–42.

- Потанов Р.Л.* Отряд курообразные (Galliformes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 638 с.
- Потанов Р.Л.* О времени и путях проникновения предка кавказского тетерева *Lagopus mlokosiewiczii* на Кавказ // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17. Вып. 437. С. 1295–1307.
- Цвельх А.Н.* Ревизия позднеплейстоценовой и голоценовой фауны Galliformes горного Крыма // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 11. P. 1354–1361.
- Baryshnikov G., Potapova O.* Paleolithic birds of the Crimean Peninsula, USSR // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Cty, Sci. Ser. 1992. V. 36. P. 293–305.
- Bate D.M.A.* Remains of carinate birds from China and Mongolia // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1931. V. 6. P. 41–47.
- Bochenski Z.* Pliocene grouse of the genus *Lagopus* from Poland // Acta Zool. Cracov. 1991. V. 34. P. 563–577.
- Bocheński Z., Bocheński Zb., Tomek T.* A History of Polish Birds. Kraków: Inst. Syst. Evol. Anim. Pol. Acad. Sci., 2012. 226 p.
- Boev Z.* Middle Villafranchian birds from Varshets (Western Balkan Range – Bulgaria) // Cour. Forschungsinst. Senckenb. 1995. Bd 181. P. 259–269.
- Boev Z.N.* Fossil birds of Dorkovo – an Early Pliocene site in the Rhodope Mts. (Southern Bulgaria) // Geol. Balcan. 1998. V. 28. P. 53–60.
- Boev Z.N.* On the presence of *Tetrao partium* (Kretzoi, 1962) (Aves: Tetraonidae) in the Late Pliocene of Bulgaria // Hist. Natur. Bulg. 1999. V. 10. P. 85–96.
- Boev Z.N.* Early Pliocene avifauna of Muselievo (C Northern Bulgaria) // Acta Zool. Cracov. 2001. V. 44. № 1. P. 37–52.
- Boev Z.N.* Tetraonidae Vigors, 1825 (Galliformes – Aves) from the Neogene-Quaternary record of Bulgaria and the origin and evolution of the family // Acta Zool. Cracov. 2002. V. 45. Spec. iss. P. 263–282.
- Boev Z.* Paleobiodiversity of the Vrachanska Planina Mountains in the Villafranchian: a case study of the Varshets (Dolno Ozirovo) Early Pleistocene locality of fossil fauna and flora // Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park / Eds. Bechev D., Georgiev D. Plovdiv: Plovdiv Univ. Press, 2016. P. 299–323. (Zoonotes. Suppl. 3).
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 1964. V. 8. P. 195–335.
- Cai T., Fjeldså J., Wu Y. et al.* What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? // J. Biogeogr. 2018. V. 45. № 3. P. 640–651.
- Chen D., Hosner P.A., Dittmann D.L. et al.* Divergence time estimation of Galliformes based on the best gene shopping scheme of ultraconserved elements // BMC Ecol. Evol. 2021. V. 21. № 1: 209.
- De Mendoza R.S., Gómez R.O.* Ecomorphology of the tarsometatarsus of waterfowl (Anseriformes) based on geometric morphometrics and its application to fossils // Anat. Rec. 2022. V. 305. № 11. P. 3243–3253.
- 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.
- Dimcheff D.E., Drovetski S.V., Mindell D.P.* Phylogeny of Tetraoninae and other galliform birds using mitochondrial 12S and ND2 genes // Mol. Phylog. Evol. 2002. V. 24. P. 203–215.
- Drovetski S.V.* Molecular phylogeny of grouse: individual and combined performance of W-linked, autosomal, and mitochondrial loci // Syst. Biol. 2002. V. 51. № 6. P. 930–945.
- Drovetski S.V.* Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily // J. Biogeogr. 2003. V. 30. P. 1173–1181.
- Ebersdobler K.* Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittelgroßer Hühnervögel. München, 1968.
- Emslie S.D.* The Early and Middle Pleistocene avifauna from Porcupine cave // Biodiversity Response to Climate Change in the Middle Pleistocene / Ed. Barnosky A.D. Berkeley, Los Angeles, L.: Univ. California Press, 2004. P. 127–140.
- Harington C.R.* Pleistocene vertebrates of the Yukon Territory // Quatern. Sci. Rev. 2011. V. 30. № 17-18. P. 2341–2354.
- De Juana E.* Family Tetraonidae (Grouse) // Handbook of the Birds of the World. V. 2. New World Vultures to Guineafowl / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. Barcelona: Lynx Eds., 1994. P. 376–411.
- Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary avifauna of the Carpathian basin, Part I // Földt. Közl. 2009. V. 139. P. 445–468.
- Kessler E.* A Kárpát-medence madárvilágának őslénytani kézikönyv. Könyvműhel: Miskolc, 2013. 506 p.
- Kessler E., Horváth I.* Presentation of so far undetermined bird remains from the Pliocene of Beremend 26 and Csarnóta 2 and 4 (Baranya County, South Hungary) // Ornith. Hung. 2022. V. 30. № 1. P. 47–68.
- Kimball R.T., Hosner P.A., Braun E.L.* A phylogenomic supermatrix of Galliformes (Landfowl) reveals biased branch lengths // Mol. Phylog. Evol. 2021a. V. 158: 107091.
- Kimball R.T., Guido M., Hosner P.A., Braun E.L.* When good mitochondria go bad: Cyto-nuclear discordance in landfowl (Aves: Galliformes) // Gene. 2021b. V. 801: 145841.
- Kretzoi M.* Madár-maradványok a betfiai alsópleisztocén faunából // Aquila. 1962. V. 67–68. P. 167–174.

- Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T. et al.* Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // *Earth-Sci. Rev.* 2019. V. 188. P. 1–40.
- Ksepka D.T., Early C.M., Dzikiewicz K., Balanoff A.M.* Osteology and neuroanatomy of a phasianid (Aves: Galliformes) from the Miocene of Nebraska // *J. Paleontol.* 2022: DOI:10.1017/jpa.2022.80.
- Kuzmina M.A.* Tetraonidae and Phasianidae of the USSR. Ecology and morphology. Washington D.C.: Smithsonian Lib., 1992. 302 p.
- Miller K.G., Browning J.V., Schmelz W.J. et al.* Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records // *Sci. Adv.* 2020. V. 6: eaaz1346.
- Mlíkovský J.* Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C.* The Pleistocene avifaunas of Europe // *Archaeofauna.* 1993. V. 2. P. 53–66.
- Hou L.* Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // *Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin.* 1993. V. 19. P. 165–297.
- Jánossy D.* Upper Pliocene and Lower Pleistocene bird remains from Poland // *Acta Zool. Cracov.* 1974. V. 19. P. 531–566.
- Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin I. Galliformes. 1. Tetraonidae // *Aquila.* 1976. V. 82. P. 13–36.
- Lowe P.R.* Struthious remains from northern China and Mongolia; with descriptions of *Struthio wimani*, *S. anderssoni* and *S. mongolicus* Spp. Nov. // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1931. V. 6. P. 1–47.
- Lucchini V., Högglund J., Klaus S. et al.* Historical biogeography and a mitochondrial DNA phylogeny of Grouse and Ptarmigan // *Mol. Phylog. Evol.* 2001. V. 20. № 1. P. 149–162.
- Mayr G.* Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Naidina O.D., Richards K.* Pollen evidence for Late Pliocene – Early Pleistocene vegetation and climate change in the North Caucasus, North-Western Caspian Region // *Quatern. Intern.* 2016. V. 409. P. 50–60.
- Olson S.L.* The fossil record of birds // *Avian Biology.* V. 8. / Eds. Farner D.S., King J.R., Parkes K.C. N.-Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–238.
- Persons N.W., Hosner P.A., Meiklejohn K.A. et al.* Sorting out relationships among the grouse and ptarmigan using intron, mitochondrial, and ultra-conserved element sequences // *Mol. Phylog. Evol.* 2016. V. 98. P. 123–132.
- Potapov R.L.* Genus *Lyrurus* Swainson, 1831 (Black Grouse): taxonomic position, composition, distribution, phylogenetic relationships and origin // *Рус. орнитол. журн.* 2005. Т. 14. Вып. 296. С. 723–741.
- Potapov R.L., Potapova O.R., Pavlova E.A.* The genus *Lagopus* Brisson, 1760: taxonomy, paleontological dates, and evolution // *Proc. Zool. Inst. Rus. Acad. Sci.* 2003. V. 299. P. 101–120.
- Provini P., Höfling E.* To hop or not to hop? The answer is in the bird trees // *Syst. Biol.* 2020. V. 69. № 5. P. 962–972.
- Rich P.V., Hou L.H., Ono K., Baird R.F.* A review of the fossil birds of China, Japan and Southeast Asia // *Geobios.* 1986. № 19. Fasc. 6. P. 755–772.
- Sánchez Marco A.* New Iberian Galliformes and reappraisal of some Pliocene and Pleistocene Eurasian taxa // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. № 4. P. 1148–1161.
- Short L.L.* A review of the genera of Grouse (Aves, Tetraoninae) // *Amer. Mus. Novit.* 1967. № 2289. P. 1–40.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E.* Phylogeny and Classification of Birds: a Study in Molecular Evolution. New Heaven, L.: Yale Univ. Press, 1990. 976 p.
- Spassov N.* The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe // *Rev. Paléobiol.* 2003. V. 22. P. 197–229.
- Stewart J.R.* An evolutionary study of some archaeological significant avian taxa in the Quaternary of the Western Palearctic // *BAR Intern. Ser.* 2007. № 1653. P. 1–272.
- Trifonov V.G., Tesakov A.S., Simakova A.N., Bachmanov D.M.* Environmental and geodynamic settings of the earliest hominin migration to the Arabian-Caucasus region: A review // *Quatern. Intern.* 2019. V. 534. P. 116–137.
- Tyrberg T.* Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1998. 720 p.
- Wang N., Kimball R.T., Braun E.L. et al.* Ancestral range reconstruction of Galliformes: the effects of topology and taxon sampling // *J. Biogeogr.* 2017. V. 44. № 1. P. 122–135.
- Zelenkov N.V.* New finds and revised taxa of early Pliocene birds from Western Mongolia // *Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol* / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 153–170.
- Zelenkov N.V.* Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 12. P. 1421–1433.
- Zelenkov N.V., Lavrov A.V., Startsev D.B. et al.* A giant early Pleistocene bird from Eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early Homo arrival // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1605521.

Grouse (Aves: Phasianidae: Tetraonini) from the Early Pleistocene of Crimea, and the Status of *Lagopus atavus*

N. V. Zelenkov

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

From the Early Pleistocene of the Taurida Cave (Crimea), the remains of *Lyrurus partium* Kretzoi, 1962 and “*Lagopus*” *atavus* Jánossy, 1974 (tribe Tetraonini of the family Phasianidae; order Galliformes) are described – these are the oldest finds of the grouse group in Eurasia outside the region of Central and Eastern Europe (Bulgaria, Hungary and Poland). The discovery of the primitive Black Grouse *L. partium* indicates that in the Early Pleistocene these birds were part of the savanna-like faunal associations of the Northern Black Sea region along with Otididae and Struthionidae. The origin and evolutionary history of the modern Caucasian Black Grouse *T. mlokosiewiczi* Taczanowski, 1875 is discussed. The complete tarsometatarsus of “*Lagopus*” *atavus* from the Taurida Cave indicates a separate generic status of this poorly studied Plio-Pleistocene form, which in this work is allocated to the genus *Paralyra* gen. nov. Thus, the presence of ptarmigans (genus *Lagopus*) in the pre-glacial Plio-Pleistocene faunas of Eastern Europe is not confirmed.

Keywords: fossil birds, Galliformes, evolution, early Pleistocene, Gelasian, Northern Black Sea area