

УДК 568.412:551.792(477.75)

ДРЕВНЕЙШИЕ НАХОДКИ РОДОВ MELANITTA, MARMARONETTA И ДРУГИХ УТОК (AVES: ANATIDAE) В НИЖНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ КРЫМА

© 2024 г. Н. В. Зеленков*

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

**e-mail: nzelen@paleo.ru*

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 13.05.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Материалы по утиным из нижнего плейстоцена (около 1.8 млн л. н.) пещеры Таврида в Крыму представлены новыми для местонахождения формами: *Melanitta kirbori* sp. nov., *Marmaronetta angustirostris* (Ménétriés, 1832), *Spatula querquedula* (L., 1758), *Anas* aff. *A. acuta* и *Anas* aff. *A. platyrhynchos*. Кроме того, описаны новые материалы по ранее известным таксонам *Spatula praeclupeata* Zelenkov, 2022 и *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985. Ассоциация уток из Тавриды – древнейшая репрезентативная фауна Anatidae для раннего плейстоцена Европы. Находки родов *Melanitta* и *Marmaronetta* – древнейшие в палеонтологической летописи мира. Находки уток из групп крякв (*Anas* aff. *A. platyrhynchos*) и шилохвостей (*Anas* aff. *A. acuta*) – самые древние для этих филогенетических линий, маркирующие расселение предков современных палеарктических видов из Африки в Евразию. Обсуждается эволюционная история найденных таксонов утиных.

Ключевые слова: Anatidae, эволюция, расселение, ранний плейстоцен, Крым

DOI: 10.31857/S0031031X24050124, **EDN:** QUOTIK

Разнообразие и географическое распространение утиных (семейство Anatidae отряда Anseriformes; Aves) Евразии в раннем плейстоцене (2.58–0.7 млн л. н.) известны очень фрагментарно. Представительные (пять и более таксонов) ассоциации Anatidae этого возраста описаны из местонахождений Убайдия в Израиле (Tchernov, 1980), Уэскар-1 в Испании (Sanchez Marco, 1989), Пирро Норд в Италии (Bedetti, Pavia, 2013), Бетфия-2 в Румынии (Turberg, 1998, 2008) и Дурсунлу в Турции (Louchart et al., 1998), датированных второй половиной калабрия (т.е. моложе 1.3 млн л.), а также из более древнего (гелазийского) местонахождения Малые Голы в Прибайкалье (Zelenkov et al., 2023). В остальных фаунах раннего плейстоцена утиные отсутствуют или же представлены одним-двумя видами. Местонахождение пещера Таврида в Центральном Крыму, относимое к первой половине калабрия (около 1.8 млн л.; Лопатин и др., 2019), включает в себя как разнообразную фауну наземных птиц (Zelenkov et al., 2019; Зеленков, 2023; 2024а, б, в), так и весьма примечательную ассоциацию

утиных. Ранее из нижнего плейстоцена пещеры Таврида были описаны древнейшая утка-широконоска *Spatula praeclupeata* и ископаемый огарь *Tadorna petrina* (Зеленков, 2022). В этой работе описаны новые материалы по утиным, не только обогащающие фауну местонахождения (которая теперь включает в себя семь видов Anatidae), но и расширяющие известное таксономическое разнообразие этой группы околородных птиц в раннем плейстоцене Евразии в целом.

Таксономия в данной работе приведена в соответствии со сводкой “Birds of the World” (Winkler et al., 2020). Анатомическая номенклатура следует “Nomina Anatomica Avium” (Baumel et al., 1993). Подробные данные о местонахождении пещера Таврида см. в работе А.В. Лопатина и др. (2019). Описанный материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и был собран в 2018–2023 гг. Д.Б. Старцевым (Крымский федеральный ун-т), Д.О. Гимрановым (Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН) и А.В. Лавровым (ПИН РАН).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД ANSERIFORMES
СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820Род *Melanitta* Boie, 1822*Melanitta kirbori* Zelenkov, sp. nov.

Название вида – в честь Кирилла Борисовича Герасимова (1971–2023), зоолога каф. зоологии позвоночных Московского государственного ун-та имени М.В. Ломоносова (МГУ) и одного из академических учителей автора.

Голотип – ПИН, № 5644/1635, практически полный правый коракоид; республика Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен, калабрий (сборы Д.О. Гимранова, 2023 г.).

Описание (рис. 1, *a, d, e*). Коракоид укорочен; плоскость акрокоракоидного отростка развернута по отношению к *extremitas sternalis*; при виде с вентральной стороны *impressio bicipitalis* выдвинуто относительно стержня; в дорсальной части *sulcus m. supracoracoidei* имеется небольшая ямка, располагающаяся вблизи границы *facies articularis humeralis* и *crista acrocoracoidei*; *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое и формирует отчетливую ступеньку со стержнем при виде с медиальной стороны; прокоракоидный отросток с краниально вздернутой вершиной; *angulus medialis* явно заостренный; вентральная губа *impressio sternalis* узкая. По размерам соответствует современным *M. nigra*, *M. americana* и *M. perspicillata*.

Размеры в мм. Медиальная длина коракоида 46.0; длина от краниальной вершины до каудального края *cotyla scapularis* 16.1; минимальная ширина стержня 5.4.

Сравнение. От сходных по размеру синьг *M. nigra* (L., 1758) и *M. americana* (Swainson, 1832) отличается краниокаудально узким *facies articularis clavicularis*, формирующим отчетливую ступеньку со стержнем при виде с медиальной стороны, а также медиально выдвинутым относительно стержня кости *impressio bicipitalis* (при виде с вентральной стороны). По этим признакам *M. kirbori* sp. nov. сходен с турпанами *M. fusca* (L., 1758), *M. stejnegeri* (Ridgway, 1887), *M. perspicillata* (L., 1758) и *M. deglandi* (Bonaparte, 1850). При этом новый вид выражено мельче, чем *M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi*. С *M. perspicillata* новый вид сходен краниально вздернутой вершиной прокоракоидного отростка, но отличается сильно заостренным *angulus medialis*. Данное сравнение составляет дифференциальный диагноз нового вида.

Замечания. Практически полный правый коракоид из пещеры Таврида с отломаным *angulus lateralis* может быть уверенно отнесен к морским уткам (*Mergini*), поскольку имеет выражено заостренный *angulus medialis* и плоскость акрокоракоидного отростка, развернутую по отношению к *extremitas sternalis* (в результате чего при виде с краниальной стороны вершина *processus acrocoracoideus* ориентирована вентрально). Развернутая плоскость *processus acrocoracoideus* – примитивное состояние для семейства *Anatidae* и также встречается у *Tadorna*, имеющих в целом сходные пропорции коракоида. В то же время для *Tadorna* характерен тупой *angulus medialis* и широкая (но короткая) вентральная губа *impressio sternalis*, а также обширное углубление в дорсальной части *sulcus m. supracoracoidei*. У голотипа нового вида это углубление имеет форму небольшой ямки, располагающейся вблизи границы *facies articularis humeralis* и *crista acrocoracoidei* – как у многих *Mergini*. Среди *Mergini* описываемый экземпляр может быть отнесен к роду *Melanitta* на основании общих пропорций; все остальные роды этой группы имеют выражено более вытянутый коракоид, в то время как у *Melanitta* он укорочен.

Современный род *Melanitta* включает в себя две группы видов – синьг *M. nigra* и *M. americana* (подрод *Oidemia* Fleming, 1822), и турпанов *M. fusca*, *M. stejnegeri*, *M. perspicillata* и *M. deglandi* (подрод *Melanitta*; Collinson et al., 2006; Lavretsky et al., 2021), дивергенция которых оценивается, по молекулярным данным, миоценом (Fulton et al., 2012; Sun et al., 2017). Длительная независимая эволюция синьг и турпанов подтверждается наличием явных морфологических различий между двумя группами видов (Woolfenden, 1961; Livezey, 1995). В коракоиде для синьг характерно краниокаудально широкое (практически округлое по: Woolfenden, 1961) *facies articularis clavicularis*, не формирующее ступеньку со стержнем при виде с медиальной стороны. У турпанов, напротив, *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое и формирует отчетливую ступеньку (“shelf”; рис. 1, *s*) со стержнем. При виде с вентральной стороны *impressio bicipitalis* у турпанов выдвинуто относительно стержня медиально (рис. 1, *ib*). По указанным признакам форма из Тавриды, несомненно, сближается с турпанами и не может быть отнесена к синьгам. Выражено заостренный *angulus medialis*, отчасти как у голотипа нового вида (хотя и в меньшей степени), присутствует в качестве индивидуальной вариации у *M. fusca*. По размеру *M. kirbori*

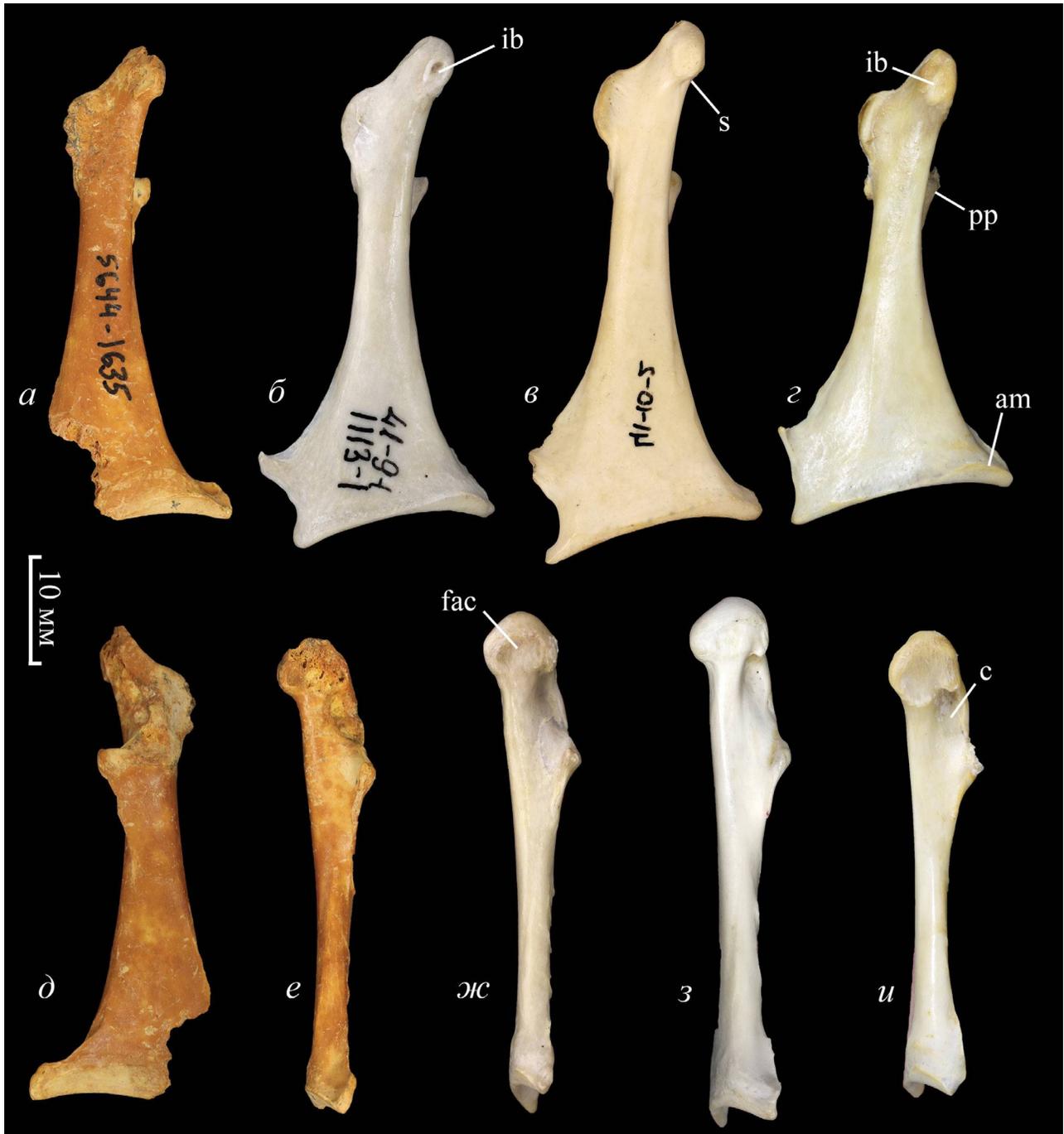


Рис. 1. Коракоиды представителей рода *Melanitta*: *a, д, е* – *M. kirbori* sp. nov., голотип ПИН, № 5644/1635; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *б, ж* – *M. perspicillata* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 41-9-1; современный; *в, з* – *M. fusca* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 41-10-2; современный; *г, и* – *M. nigra* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 41-8; современный: *а–г* – с вентральной стороны; *д* – с дорсальной стороны; *е–и* – с медиальной стороны. Обозначения: *am* – angulus medialis; *с* – ямка в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei; *fac* – facies articularis clavicularis; *pp* – processus procoracoideus; *ib* – impressio bicipitalis; *s* – ступенька (“shelf”) при переходе processus acrocoracoideus на стержень.

сходен с современными синьгами и выражен мельче, чем турпаны *M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi*. В то же время, сходные размеры имеет и североамериканский пестроносый турпан *M. perspicillata*. С *M. perspicillata* находку

также сближает краниально вздернутая вершина processus procoracoideus. У изученных экземпляров *M. fusca* и *M. nigra/americana* она ориентирована более каудально (лишь в одном случае – горизонтально).

Вопрос таксономической принадлежности крымского турпана зависит от оценки возраста современных видов рода. Время дивергенции современных видов в обоих кладах неизвестно, но выраженная морфологическая и экологическая близость, а также аллопатрические ареалы синг *M. nigra* и *M. americana*, с одной стороны, и турпанов *M. fusca*, *M. stejneri* и *M. deglandi* — с другой, указывают на относительно недавнюю (по-видимому, позднеплейстоценовую) дивергенцию современных видов в условиях ледниковой изоляции предковых популяций (Collinson et al., 2006). Пестроносый турпан *M. perspicillata*, напротив, обитает совместно с *M. americana* и *M. deglandi*, что указывает на экологическую специфичность и, как следствие, относительную древность этой формы (оба вида синг также обитают симпатрично с турпанами: *M. nigra* — с *M. fusca*, а *M. americana* — с *M. stejneri* и *M. deglandi*). Мелкие размеры *M. perspicillata*, по-видимому, являются плезиоморфным состоянием для рода; увеличение размеров произошло при формировании более специализированных *M. fusca*, *M. stejneri* и *M. deglandi*.

Морфология коракоида и размеры позволяют относить *M. kirbori* sp. nov. к предковой линии *M. fusca*, *M. stejneri* и *M. deglandi*. Этому эволюционному уровню в современной фауне соответствует североамериканский *M. perspicillata* — вероятный потомок общего ствола мелких раннеплейстоценовых турпанов. Отсутствие мелких турпанов в современной фауне Евразии и их сохранение в Америке свидетельствует в пользу происхождения линии крупных турпанов (*M. fusca*, *M. stejneri* и *M. deglandi*) в Старом Свете. Исчезновение предковой формы можно объяснить направленной эволюцией евроазиатской популяции в сторону увеличения размеров (предположительно, в среднем плейстоцене). Напротив, североамериканские популяции мелких турпанов, существовавшие в относительной изоляции, смогли сохраниться до настоящего времени, поскольку к моменту контакта с крупными продвинутыми формами в Северной Америке между ними уже накопились достаточные экологические различия. Потенциальное включение ископаемой крымской формы в *M. perspicillata* сделало бы этот современный вид парафилетичным. По этой причине крымская форма здесь выделена в самостоятельный вид.

М а т е р и а л . Голотип.

* * *

Marmaronetta angustirostris (Ménétriés, 1832).

К этому виду с уверенностью отнесена полная левая плечевая кость (экз. ПИН, № 5644/1819), характеризующаяся умеренно удлинённым *tuberculum dorsale* и выраженно пневматизированной *fossa pneumaticipitalis* (рис. 2, а, в). Последний признак отличает описываемый экземпляр от *Aythya Boie*, 1822 и *Mergini* (за исключением более крупных *Mergus* L., 1758) и указывает на принадлежность к речным уткам или неспециализированным ныркам. По размерам экз. ПИН, № 5644/1819 соответствует современным *M. angustirostris* и *Sibirionetta formosa* (Georgi, 1775), при этом он выраженно крупнее *Spatula querquedula* (L., 1758), но мельче *S. clypeata* (L., 1758). Размеры экз. ПИН, № 5644/1819, в мм: общая длина — 69.3; максимальная проксимальная ширина — 15.7; минимальная ширина стержня — 4.9; поперечная дистальная ширина — 10.2.

От *S. formosa* экз. ПИН, № 5644/1819 отличается заметно более грацильным стержнем и, в целом, укороченными пропорциями. По изгибу и пропорциям стержня и эпифизов, а также по форме *caput humeri* экз. ПИН, № 5644/1819 идентичен современным *M. angustirostris*. От представителей современных родов *Anas* L., 1758, *Mareca* Stephens, 1824 и *Spatula* Boie, 1822 отличается укороченным *tuberculum dorsale*. Относительно короткий *tuberculum dorsale* представляет собой плезиоморфное состояние для утиных (Woolfenden, 1961; Зеленков, 2012) и соответствует древней (предположительно, позднемиоценовой) дивергенции современного вида *M. angustirostris* по молекулярным данным (Sun et al., 2017). В указанной работе базовая палеоценовая оценка дивергенции Anatidae выглядит явно удревненной, однако даже с учетом более реалистичной среднеоценовой дивергенции Anatidae (напр., Kuhl et al., 2021) время формирования *Marmaronetta Reichenbach*, 1853 все равно приходится на середину позднего миоцена. При этом современный *M. angustirostris* может представлять собой реликт позднемиоценовой радиации рода.

Spatula querquedula (L., 1758). Полная правая плечевая кость (экз. ПИН, № 5644/1800; рис. 2, г, д) со следами зубов млекопитающих принадлежит более мелкой утке, чем *M. angustirostris* и отнесена к речным уткам на основании удлинённого и сильно прижатого к стержню *tuberculum dorsale* (апоморфная черта). По пропорциям и общей длине (63.5 мм) экз. ПИН, № 5644/1800 соответствует современному чирку-трескунку



Рис. 2. Anatinae из нижнего плейстоцена Крыма в сравнении с избранными современными представителями: *a, в* – *Marmaronetta angustirostris* (Ménétriés, 1832), экз. ПИН, № 5644/1819, левая плечевая кость; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *б* – *M. angustirostris*, экз. остеологической коллекции ПИН, № 40-54-2; современный; *г, д* – *Spatula querquedula* (L., 1758), экз. ПИН, № 5644/1800, правая плечевая кость; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *е, л* – *S. cluata* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 40-52-1; современный; *ж, к, ч* – *S. graescluata* Zelenkov, 2022: *ж* – экз. ПИН, № 5644/1637, правая локтевая кость; *к* – экз. ПИН, 5644/1557, левый карпометакарпус; *ч* – голотип ПИН, № 5644/220, коракоид (отражен); все – Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *з, н, о, т, ф, ц* – *Anas aff. A. acuta* L., 1758: *з* – экз. ПИН, № 5644/1532, левая локтевая кость; *н, о* – экз. ПИН, № 5644/1742, дистальная половина левой бедренной кости; *т, ф, ц* – экз. ПИН, № 5644/1552, краниальный фрагмент левого коракоида; все – Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *и, м* – *A. georgica* J.F. Gmelin, 1787, экз. остеологической коллекции ПИН, № 40-41-1; современный; *п, р, ш* – *Anas aff. A. platyrhynchos* L., 1758: *п, р* – экз. ПИН, № 5644/1741, дистальный фрагмент левой бедренной кости; *ш* – экз. ПИН, № 5644/1723, локтевая кость запястья; все – Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *а, б, г, м, о, н, с* – с каудальной стороны; *в, д* – с краниальной стороны; *е-л, т* – с вентральной стороны; *н, р* – с латеральной стороны; *ф* – с дорсальной стороны; *ц, ч* – с медиальной стороны; *ш* – с проксимальной стороны. Обозначения: *cs* – cotula scapularis; *fah* – facies articularis humeralis; *fpt* – fossa pneumotricipitalis; *ib* – impressio bicipitalis; *ifi* – отпечатки *M. iliofibularis*; *lg* – labrum glenoidale; *pa* – processus acroracordeus; *pp* – processus procoracordeus; *sd* – дистальный симфиз карпометакарпуса; *sms* – sulcus *m. supracoracordei*; *tc* – trochlea carpalis; *td* – tuberculum dorsale; стрелкой обозначен дистальный край impressio bicipitalis.

S. querquedula. Плечевая кость *A. crecca* L., 1758 короче и по результатам анализа представительной выборки не превышает 61 мм в длину (Poland, 2018; наши данные). Другие размеры экз. ПИН, № 5644/1800, в мм: максимальная проксимальная ширина – 14.3; минимальная ширина стержня – 4.9; поперечная дистальная ширина – 9.7.

***Spatula praeclypeata* Zelenkov, 2022.** Практически полная правая локтевая кость (экз. ПИН, № 5644/1637; рис. 2, ж), несмотря на общую слабую диагностичность этого элемента скелета у речных уток, может быть уверенно отнесена к этому виду на основании пропорций. По общей длине экз. ПИН, № 5644/1637 сопоставим (лишь незначительно крупнее) с локтевой костью *M. angustirostris*, однако имеет заметно более массивный стержень, что соответствует общей укороченности локтевой кости у *Anatini* по сравнению с таковым *Aythya* и примитивных *Anatinae*. Экз. ПИН, № 5644/1637 также не может быть отнесен к группе шилохвостей, для которых характерны иные пропорции этого элемента скелета. Так, у *Anas acuta* L., 1758 локтевая кость значительно крупнее и длиннее, чем у описываемого экземпляра – при сходной толщине стержня самые мелкие экземпляры *A. acuta* имеют более длинную локтевую кость и более крупный дистальный эпифиз. Локтевая кость *A. bahamensis* L., 1758 и *A. georgica* J.F. Gmelin, 1789 также заметно длиннее экз. ПИН, № 5644/1637 при сходной толщине стержня (рис. 2, и). Размеры экз. ПИН, № 5644/1637 в мм: полная сохранившаяся длина – 59.9; минимальная ширина стержня – 4.5; максимальная (диагональная) ширина дистального эпифиза – 8.5.

По общим пропорциям экз. ПИН, № 5644/1637 близок к *S. cluypeata*, от которой отличается лишь незначительной укороченностью (около 5–7% при сходной толщине стержня, который у экз. ПИН, № 5644/1637 соответствует самым толстым современным экземплярам этого вида). Эта укороченность свидетельствует о несколько более коротком крыле *S. praeclypeata* по сравнению с *S. cluypeata*, что можно связывать с менее развитой перелетностью этого раннеплейстоценового вида, обитавшего в более теплых условиях.

Левый карпометакарпус (экз. ПИН, № 5644/1557; рис. 2, к), имеющий ограниченную диагностическую ценность у речных уток, отнесен к этому виду на основании размерного сходства. Размеры экз. ПИН, № 5644/1557 в мм: общая длина – 49.1; проксимальная краниокаудальная ширина – 11.2; проксимальная дорсовентральная

высота – 5.4; высота стержня в центральной части – 4.1; длина дистального симфиза – 6.5.

По общим пропорциям (отношение размера проксимального эпифиза к длине кости) экз. ПИН, № 5644/1557 соответствует современным *S. cluypeata*, от которых он отличается укороченным дистальным симфизом со скошенным дистокаудальным краем. Подобной скошенности у современных *S. cluypeata* обнаружено не было, поэтому эта черта может быть специфичной для *S. praeclypeata*, однако в целом форма дистального симфиза изменчива у *Anatini*. Скошенный каудальный край дистального симфиза характерен для *Aythya*. В то же время, надежным признаком *Aythya* является редуцированная дистальная часть дорсального края *trochlea carpalis* при виде с дорсальной стороны, в результате чего формируется выраженная вогнутость – у *Anatini* она заметно короче. Кроме того, вентральный контур *trochlea carpalis* у *Aythya* более выпуклый в своей дистальной части и часто формирует небольшую угловатость, отсутствующую у экз. ПИН, № 5644/1557. Представители шилохвостей (включая неперелетных *Anas bahamensis*) имеют более удлиненный карпометакарпус.

***Anas aff. A. acuta* L., 1758.** К этому таксону отнесены краниальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 5644/1552; рис. 2, м, ф, ц), практически полная левая локтевая кость с разрушенным проксимальным эпифизом (экз. ПИН, № 5644/1532; рис. 2, з) и дистальная половина левой бедренной кости (экз. ПИН, № 5644/1742; рис. 2, н, о).

Коракоид (экз. ПИН, № 5644/1552) по размерам практически идентичен голотипу *Spatula praeclypeata* и имеет такую же общую длину суставной гленоидной части (*cotyla scapularis* + *facies articularis humeralis*; ~9.0 мм), однако отличается рядом структурных особенностей и пропорциями. *Facies articularis humeralis* более высокая дорсовентрально при виде с латеральной стороны, а ее вентрокраниальный край более выпуклый, чем у *S. praeclypeata*. При виде с медиальной стороны дорсальный край плечевой части кости (краниальнее *cotyla scapularis*) отклоняется вентрально у экз. ПИН, № 5644/1552 (ориентирован субпараллельно длинной оси кости у *S. praeclypeata*), *labrum glenoidale* явно выступает вентрально (практически не выступает у *S. praeclypeata*), прокоракоидный отросток формирует отчетливую выпуклость дорсально (почти не выражена у *S. praeclypeata*; рис. 2, ц, ч). Стержень на уровне *labrum glenoidale* шире у экз. ПИН, № 5644/1552 по сравнению с *S. praeclypeata*

(максимальная ширина: 7.4 против 7.1 мм). *Cotyla scapularis* шире, чем у *S. praeclypeata*. Также важно, что при сходной длине суставной части и большей ширине плечевой суставной фасетки и стержня у экз. ПИН, № 5644/1552 несколько короче *processus acrocoracoideus* (краниальная длина — 14.4 против 14.9 у *S. praeclypeata*). Ямка внутри *sulcus m. supracoracoidei* заметно менее глубокая и очерченная, чем у *S. praeclypeata* (этот признак подвержен некоторой индивидуальной изменчивости у утиных), *impressio lig. acrocoracohumeralis* слабоизогнутый (сильно изогнут у *S. praeclypeata*). Отмеченный комплекс различий указывает на принадлежность экз. ПИН, № 5644/1552 к другому таксону утиных, при этом общее сходство с *S. praeclypeata* объясняется структурным однообразием устройства коракоида у *Anatini*. По всем отмеченным признакам (за исключением длины *processus acrocoracoideus*) экз. ПИН, № 5644/1552 сходен с современными шилохвостями (*Anas acuta*) и по абсолютным размерам соответствует наиболее мелким экземплярам этого вида (см. Poland, 2018).

Локтевая кость (экз. ПИН, № 5644/1532) по размерам дистального эпифиза (максимальная диагональная ширина — 8.5 мм) практически идентична описанному выше экз. *S. praeclypeata*, однако характеризуется более удлиненными пропорциями и выпрямленным и грацильным стрежнем — при сходной ширине дистального эпифиза дистальный край *impressio brachialis* (рис. 2, стрелка) располагается на заметно большем удалении от дистального эпифиза, чем у *S. praeclypeata*. По абсолютным размерам дистального эпифиза экз. ПИН, № 5644/1532 соответствует самым мелким представителям современных *A. acuta*, но незначительно короче и явственно грацильнее. По пропорциям экз. ПИН, № 5644/1532 сходен с современными *A. georgica* и *A. bahamensis*, также имеющими грацильные очертания. От *Aythya*, у которых локтевая кость также удлинена, отличается удлиненным дорсальным мышцелком (укорочен у *Aythya*).

Бедренная кость (экз. ПИН, № 5644/1742) отнесена к речным уткам (*Anatini*), поскольку имеет характерное строение отпечатков сухожилий *m. iliofibularis* на латеральной поверхности кости. У *Anatini* эти отпечатки формируют косо ориентированный “шрам”, проксимально переходящий в менее выраженный отпечаток, направленный каудально. У нырковых уток (*Aythya*, *Mergini*), напротив, указанные отпечатки заметно вытянуты проксимодистально и лишь незначительно загибаются каудально в своей проксимальной части. Кроме того,

у *Aythya* и *Mergini* латеральный край бедренной кости вогнут при виде с каудальной стороны. *Marmaronetta angustirostris* по структуре отпечатков сухожилий *m. iliofibularis* сходны с *Aythya*, но в целом отпечатки у *M. angustirostris* укорочены и слабо загнуты каудально.

По размерам бедренная кость (экз. ПИН, № 5644/1742) сходна с таковой мелких экземпляров *A. acuta* (как и описанный выше коракоид) и на этом основании отнесена к этому же таксону. Стоит отметить, что для *S. clypeata* характерна выражено более мелкая бедренная кость (при сопоставимом размере коракоидов). *Marmaronetta angustirostris* и *S. querquedula*, также известные из пещеры Таврида, имеют еще более мелкие бедренные кости. Размеры экз. ПИН, № 5644/1742 в мм: минимальная ширина стержня — 4.0; максимальная дистальная ширина — 9.9; дистальная высота через медиальный мышцелок — 6.7; дистальная ширина через латеральный мышцелок — 7.8.

Anas aff. *A. platyrhynchos* L., 1758. Дистальный фрагмент левой бедренной кости (экз. ПИН, № 5644/1741; рис. 2, *n, p*) принадлежит достаточно крупной утке, по размерам сопоставимой с мелкими особями *A. platyrhynchos* и близких видов из группы крякв. Реконструированная длина этой бедренной кости (по аналогии со сходными экземплярами *A. undulata* C.F. Dubois, 1839 и *A. platyrhynchos*) — около 47 мм. Эта величина находится на верхней границе размерной изменчивости бедренных костей *A. acuta* (Poland, 2018), однако для последнего вида характерна в целом более стройная бедренная кость с удлиненной проксимальной частью. Кряквы, напротив, имеют более массивную (укороченную) бедренную кость (Poland, 2018; наши данные), что соответствует описываемому экземпляру. Кроме того, экз. ПИН, № 5644/1741 отличается от экз. ПИН, № 5644/1542, относимого к *A. acuta*, вертикально ориентированной проксимальной частью отпечатков *m. iliofibularis*. Также сосудистое отверстие на каудальной поверхности кости у экз. ПИН, № 5644/1741 необычным образом сдвинуто дистально и латерально. И хотя его положение варьирует у современных уток, подобная морфология не была обнаружена на использованном сравнительном материале. Размеры экз. ПИН, № 5644/1741 в мм: минимальная ширина стержня — 4.4; максимальная дистальная ширина — 10.8; дистальная высота через медиальный мышцелок — 7.7; дистальная ширина через латеральный мышцелок — 8.8.

Фрагмент проксимального эпифиза правого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 5644/1710) отнесен к этому же таксону на основании размеров. Строение каудального края *trochlea carpalis* на дорсальной стороне кости соответствует речным уткам, как указано выше при описании экз. ПИН, № 5644/1557. Локтевая кость запястья (экз. ПИН, № 5644/1723; рис. 2, *ш*) также предварительно отнесена к этому виду на основании крупных размеров. Максимальная косая длина экз. ПИН, № 5644/1723 – 10.0 мм; максимальная высота – 9.0 мм.

***Tadorna petrina* Kurochkin, 1985.** Новый материал по ископаемому каменному огарю из пещеры Таврида включает в себя проксимальный фрагмент левого тибитарсуса (экз. ПИН, № 5644/1671), по абсолютному размеру и типу сохранности сходный с ранее описанным (Зеленков, 2022) фрагментарным скелетом и, по-видимому, принадлежавший тому же экземпляру.

ОБСУЖДЕНИЕ

Новые материалы по утиным из нижнего плейстоцена пещеры Таврида значительно обогащают известную авифауну местонахождения, которая теперь включает в себя семь видов гусеобразных: ископаемого турпана *Melanitta kirbori* sp. nov., древнего огаря *Tadorna petrina*, мраморного чирка *Marmaronetta angustirostris*, а также четыре вида речных уток (*Anatini*) – древнюю широконоску *Spatula praeclypeata*, чирка-трескунка *Spatula querquedula*, древнюю шилохвость *Anas* aff. *acuta* и древнюю крякву *Anas* aff. *platyrhynchos*. Такое разнообразие сопоставимо с другими представительными фаунами утиных раннего плейстоцена – семь видов известно из местонахождения Убейдия в Израиле (Tchernov, 1980) и Пирро Норд в Италии (Bedetti, Pavia, 2013), не менее восьми – из местонахождения Уэскар-1 в Испании (Sanchez Marco, 1989). При этом реальное таксономическое разнообразие утиных раннего плейстоцена Центрального Крыма было, несомненно, заметно выше. В современной фауне Крыма присутствует более 25 видов утиных (Фесенко, Бокотей, 2002). Обращает внимание отсутствие в ассоциации из пещеры Таврида пеганки (*Tadorna tadorna*), нырков (*Aythya* spp.; *Netta* sp.), савковых (*Oxyurinae*), а также гусей и лебедей (*Anserinae*), которые, несомненно, должны были встречаться в регионе в раннеплейстоценовое время. В связи с этим показательно местонахождение Дурсунлу в Турции, откуда известно не менее 20 таксонов утиных (Louchart et al., 1998), шесть из которых также присутствуют в фауне пещеры Таврида (в

Дурсунлу отсутствует только *Melanitta*, хотя есть другие *Mergini*).

Малочисленность остатков утиных (как и других околоводных птиц) в отложениях пещеры Таврида указывает на то, что они играли второстепенную роль в питании хищных птиц, являвшихся основным агентом накопления костных остатков птиц на местонахождении (на многих костях утиных имеются следы от когтей и клюва пернатых хищников). В связи с этим таксономический состав утиных может не в полной мере отражать тип водоема, который они населяли. При этом ассоциация кормящихся на поверхности речных уток (в т.ч., специализированного фильтраатора широконоски) свидетельствует в пользу наличия мелководий с развитой надводной или прибрежной растительностью. Наиболее стенобионтная из уток изучаемой фауны, мраморный чирок, населяет мелкие (менее 1 м глубиной), преимущественно заболоченные водоемы аридной или семиаридной зон (Salvador et al., 2023). В то же время, присутствие животной нырковой утки турпана весьма показательно и однозначно свидетельствует в пользу наличия также и более глубоководных участков.

Таксономический состав фауны утиных раннего плейстоцена пещеры Таврида наиболее примечателен сочетанием родов *Marmaronetta* и *Melanitta*. Для обоих родов это древнейшие находки в палеонтологической летописи. Современный вид *Marmaronetta angustirostris* известен из нескольких плейстоценовых местонахождений Средиземноморского региона (Мальта, Сицилия, Израиль, Сирия; Turgberg, 1998, 2008); следующая по древности находка происходит из верхов нижнего плейстоцена (0.9–1.0 млн л. н.) местонахождения Дурсунлу в провинции Хатай на самом юге Турции (Louchart et al., 1998). Таким образом, находка в пещере Таврида – также и самая северная в плейстоценовой летописи таксона. Несмотря на отсутствие более древних находок, мраморные чирки могли населять регион задолго до раннего плейстоцена. Предполагаемая дивергенция таксона (Sun et al., 2017) и явная приуроченность к водоемам в аридном климатическом поясе указывают на то, что становление рода *Marmaronetta* пришлось на эпоху аридизации климата в позднем миоцене. Однако отсутствие *Marmaronetta* в богатых миоцен–плиоценовых авифаунах Евразии (и, в частности, Монголии; Зеленков, 2019) может свидетельствовать о поздней миграции этих птиц из Африки. Мраморный чирок из пещеры Таврида, по-видимому, относится к одной из первых волн расселения этого вида в Юго-Восточной Европе, связанной с эпизодом

аридификации климата региона в калабрийское время (Naidina, Richards, 2016).

В отличие от мраморных чирков, утки из рода *Melanitta* — представители бореальных и тундровых фаун, встречающиеся на морях и крупных водоемах юга Европы преимущественно на миграциях и зимовках (хотя очаги гнездования на высокогорных озерах имеются и в Закавказье; Carboneras et al., 2020). Поскольку нет данных о наличии крупного водоема (или морского побережья) поблизости от пещеры Тавриды в раннеплейстоценовое время, нельзя исключить, что находка турпана в Тавриде может относиться и к гнездовой популяции. В настоящее время гнездовой ареал турпанов *M. fusca* доходит до степной зоны в Казахстане (Рябицев, 2002; Carboneras et al., 2020). Недавняя находка гагары в нижнем плейстоцене субтропического Тайваня (Wu et al., 2023) являет собой пример более южного распространения северных видов птиц в четвертичное время, наиболее ярко проявившегося в среднем и позднем плейстоцене (Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Sanchez Marco, 2004; Finlayson, 2019).

Ранее известные древнейшие находки рода *Melanitta* приурочены ко второй половине раннего плейстоцена Испании (местонахождение Уэскар-1), где присутствует синьга *M. nigra* (Sanchez Marco, 1989). Турпаны же достаточно обычны в палеонтологической летописи Европы (в т.ч., южной) в позднем плейстоцене, но более древние находки происходят только из верхов нижнего плейстоцена (около 0.8 млн л.) Испании (местонахождение Атапуэрка) и среднего плейстоцена Франции (Mourer-Chauviré, 1975; Tyrberg, 1998; Sanchez Marco, 2004). Стоит отметить определения североамериканского *M. perspicillata* в позднем плейстоцене Англии (Tyrberg, 1998). Вполне вероятно, что эти находки могут, в действительности, относиться к *M. kirbori*.

По своей эволюционной истории кряква (*Anas aff. A. platyrhynchos*), также найденная в пещере Тавриды, может отчасти сопоставляться с мраморным чирком. Молекулярные данные датируют дивергенцию филогенетической линии крякв поздним миоценом. Самый базальный современный представитель группы (африканский вид *A. sparsa* Rüppell, 1845) дивергировал, согласно этим оценкам, в раннем плейстоцене (2.1–2.3 млн л. н. или несколько позднее; Mitchell et al., 2014; Sun et al., 2019; см. выше). Точные филогенетические взаимоотношения остальных видов из группы крякв очень разнятся по данным разных авторов (Lavretsky

et al., 2014a, b; Mitchell et al., 2014; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017), но, во всяком случае, последующая дивергенция оценивается калабрием: 0.9 млн л. н. для африканского *A. undulata* (Sun et al., 2017) или 1.2 млн л. н. для австралоазиатских *A. luzonica* Fraser, 1839 и *A. superciliosa* J.F. Gmelin, 1789 (Mitchell et al., 2014; в этой работе *A. undulata* не был включен в анализ). Таким образом, в первой половине калабрия юг Европы должны были населять примитивные представители линии крякв, близкие к современным африканским видам *A. sparsa* и *A. undulata* — к этой линии должна относиться кряква из Тавриды. С учетом большой изменчивости бедренной кости и ее фрагментарности у экз. ПИН, № 5644/1741, видовое определение кряквы из Тавриды на данный момент затруднено.

Находка в пещере Тавриды — древнейшая для филогенетической линии крякв. Ранее для раннего плейстоцена кряква указывалась из местонахождения Уэскар-1 в Испании (Sanchez Marco, 1989), но позже была исключена из списков авифауны (Sanchez Marco, 2004). Надежные указания имеются для конца раннего плейстоцена Турции (0.9–1.0 млн л.; местонахождение Дурсунлу; Louchart et al., 1998) и несколько более древнего (более 1 млн л.) местонахождения Каиры в Северном Причерноморье (Городец, 2018). Судя по молекулярным оценкам дивергенции (см. выше), в раннем плейстоцене кряквы начали расселение из Африки в Евразию, результатом которого стала дифференциация австралазийских и, позднее (в среднем — позднем плейстоцене), азиатских и американских видов. С учетом возраста и географии, находка кряквы из Тавриды, несомненно, относится к первой волне расселения этих птиц в Евразии. Утки, относящиеся к группе *A. sparsa* — *A. platyrhynchos*, в более древних фаунах Евразии неизвестны (Зеленков, 2019). *A. kurochkini* Zelenkov et Panteleyev, 2015 из верхнего миоцена Восточной Европы может представлять линию рода *Anas* до дивергенции крякв и шилохвостей, поскольку сочетает сходства как с *A. platyrhynchos*, так и с *A. acuta* (Zelenkov, Panteleyev, 2015).

Эволюционная история шилохвостей отчасти сходна с таковой крякв. Группа, несомненно, имеет африканское происхождение, поскольку на этом континенте обитает и самый базальный из современных видов (красноклювая шилохвость; *A. erythrorhyncha* J.F. Gmelin, 1789), и наиболее близкий внешний таксон — капский чирок (*A. capensis* J.F. Gmelin, 1789). По молекулярным данным, дивергенция всей линии шилохвостей оценивается ранним плиоценом

(4.4 млн л. н.; Sun et al., 2017), а дивергенции более продвинутой северной субклады, включающей в себя голарктический *A. acuta* и американские виды *A. georgica* и *A. bahamensis*, — ранним плейстоценом (2.0–1.4 млн л. н.; Sun et al., 2017). С учетом нереалистично древней дивергенции Anatidae в этой работе (см. выше), реальная датировка происхождения северных (не африканских) шилохвостей может быть несколько моложе (1.6–1.1 млн л. н.). Согласно этой оценке, в раннем калабрии Евразии должны были существовать выходцы из Африки — стволые представители линии современных обыкновенных (*A. acuta*) и багамских (*A. bahamensis*) шилохвостей. Именно к этой линии должна принадлежать шилохвость (*Anas aff. A. acuta*) из Тавриды; ее отнесение к современному *A. acuta* представляется неправомерным, поскольку противоречит филогенетической концепции вида. В то же время, фрагментарность имеющихся материалов (отсутствие диагностических признаков) пока также не позволяет описать шилохвость из Тавриды в качестве отдельного вида. Ранее в палеонтологической летописи древнейшие находки шилохвостей отмечались из вышеупомянутых местонахождений Убейдия, Бетфия-2 и Дурсунлу, а также из местонахождения Хрустальная пещера Беремнд в Венгрии (около 1.5–1.2 млн л. н.; Jánossy, 1992; Razonyi et al., 2019). Таким образом, находка в пещере Таврида — также самая древняя для шилохвостей.

Относительно укороченный акрокоракоидный отросток, как у шилохвости из Тавриды, обнаружен у *A. georgica* и *A. bahamensis* и, таким образом, может представлять плезиоморфное состояние по сравнению с таковым у современных *A. acuta*, у которых этот отросток длинный. Длина отростка в значительной степени соответствует длине отпечатка *impressio lig. astosogacohumeralis* — основному фиксатору крыла относительно туловища у птиц (Baier et al., 2007). Удлинение отростка (и отпечатка) может соответствовать усилению летных способностей у перелетного вида *A. acuta* по сравнению с оседлыми *A. georgica* и *A. bahamensis*. Укороченный акрокоракоидный отросток, по-видимому, отражает отсутствие дальних перелетов у раннекалорийских восточноевропейских шилохвостей, существовавших в условиях относительно теплого климата. Дивергенция современных *A. acuta*, оцениваемая в 1.4 млн л. (Sun et al., 2017) или 1.1 млн л. н. (наша оценка), может быть приуроченной к похолоданию во второй половине калабрия.

Находки кряквы, шилохвости и мраморного чирка в нижнем плейстоцене Крыма регистрируют древнейшее появление (по палеонтологическим данным) представителей этих африканских по происхождению групп утиных (см. выше) в Евразии. Дисперсия этих линий, вероятно, приурочена к раннеплейстоценовому фаунистическому обмену между Африкой и Евразией (Turner, O'Regan, 2007). При этом примечательна различная эволюционная судьба обсуждаемых таксонов уток. После дисперсии из Африки кряквы и шилохвости претерпели диверсификацию, в результате которой эти африканские по своему происхождению птицы смогли освоить самые разнообразные местообитания, вплоть до Арктики. Интенсивность этой диверсификации и приспособляемость (выраженная в таксономическом разнообразии) находит зависимость от времени дивергенции соответствующей линии. В качестве оценки можно взять примерное время дивергенции последнего африканского представителя в каждой из обсуждаемых групп. У крякв этот показатель наименьший — африканская *A. undulata* дивергировала (по молекулярным оценкам; см. выше) около 0.9 млн л. н., что соответствует самой интенсивной диверсификации группы (10 современных видов за пределами Африки). Шилохвости — несколько более древний таксон; древнейший африканский представитель (*A. erythrorhyncha*) дивергировал 2.2 млн л. н., что соответствует менее интенсивной диверсификации (четыре современных вида за пределами Африки). Совершенно иная судьба у мраморного чирка, сохранившего в Евразии связь с исконными аридными биотопами и впоследствии не диверсифицировавшего. Дивергенция линии, включающей в себя мраморного чирка, относительно более базальных африканских таксонов *Cyanochen cyanoptera* (Rüppell, 1845) и *Pteronetta hartlaubi* (Cassin, 1860) оценивается отметкой в 10.5 млн л. (в реальности может быть около 8.5 млн л. н.; см. выше). Отмеченные различия в эволюционной судьбе таксонов, по всей видимости, указывают на их различный адаптационный потенциал, угадывающий с возрастом группы.

Чирок-трескунок (*S. querquedula*) представляет древнюю филогенетическую линию с не до конца ясной эволюционной историей. По молекулярным оценкам чирок-трескунок дивергировал относительно сестринских американских видов в плиоцене (Sun et al., 2017), что позволяет формально относить находку из Тавриды к современному виду. Базальный по отношению к чирку-свистунку вид *S. hottentota* (Eyton, 1838) имеет африканское распространение, что

теоретически может указывать на африканское происхождение трескунков, хотя и более древнее, чем для крякв и шилохвостей. Однако сходство в окраске между *S. hottentota* и американскими чирками *S. puna* (von Tschudi, 1844) и *S. versicolor* (Vieillot, 1816) не исключает и американского происхождения всей этой группы видов, на что также указывает американское распространение большинства других представителей *Spatula* (широконоски, распространенные в настоящее время на всех материках, имеют, несомненно, американское происхождение). Находка трескунка в пещере Таврида также представляет, по-видимому, древнейшую несомненную регистрацию вида в палеонтологической летописи. Ранее *S. querquedula* был отмечен в более молодых местонахождениях Бетфия-2, Дурсунлу и Пирро Норд (см. выше). На основании размеров с чирками-трескунками сближали ряд миоценовых утиных Евразии (Mlíkovský, 2002; Зеленков, 2012б, 2019; Зеленков, Курочкин, 2015), однако точное филогенетическое положение неогеновых форм требует подтверждения. Вероятно, они относятся к стволовым представителям *Spatula* или стволовым представителям линии *S. hottentota* – *S. querquedula*.

Широконоска из Тавриды (*S. praesclureata*) ранее считалась самым древним представителем группы в палеонтологической летописи (Зеленков, 2022) Сходная с широконосской утка недавно была описана из более древних отложений гелазия в Прибайкалье (Zelenkov et al., 2023) – она может представлять собой древнейшую находку группы в Евразии, подтверждающую продвижение широконосок на запад через Берингию в раннем плейстоцене. В то же время, указанная байкальская находка крайне фрагментарна для однозначного определения (Zelenkov et al., 2023), и крымская форма по-прежнему является ключевым представителем для понимания ранней эволюции этой группы специализированных речных уток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна утиных из нижнего плейстоцена местонахождения пещера Таврида включает в себя семь таксонов; для пяти из них (род *Melanitta*, мраморный чирок *Marmaronetta angustirostris*, линия шилохвостей *Anas acuta*, линия крякв *A. platyrhynchos*, чирок-трескун *Spatula querquedula*) это древнейшие находки в палеонтологической летописи. Эволюционная история утиных, составляющих фауну местонахождения, различна. Древняя шилохвость (предок современных *A. acuta*, *A. bahamensis* и *A. georgica*),

древняя кряква и мраморный чирок представляют собой выходцев из Африки, начавших расселение в Евразии по мере иссушения климата в раннем плейстоцене. Находки этих групп в пещере Таврида документируют самый древний известный на сегодняшний день эпизод миграции соответствующих эволюционных линий в Евразию. Чирок-трескун, для которого находка в пещере Таврида – также самая древняя в палеонтологической летописи, может представлять палеарктический таксон с древней (плиоценовой) эволюционной историей. Древняя широконоска *S. praesclureata* – представитель американской филогенетической линии, расселившейся в восточном полушарии в раннем плейстоцене. Каменный огарь *Tadorna petrina* – представитель неогеновой фауны Центральной Азии, расселившийся в Европу по ариднему поясу открытых ландшафтов в калабрийское время. Ископаемый турпан *Melanitta kirbori* – представитель бореальных фаун; его находка может представлять как зимующих птиц, так и отражать широкий гнездовой ареал этих птиц (затрагивающий зону степей и саванн) в раннечетвертичное время.

Автор крайне признателен акад. А.В. Лопатину, А.В. Лаврову (оба – 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 организацию, сбор и передачу на изучение ископаемых остатков птиц из пещеры Таврида. Я благодарен А.Б. Савинецкому (Ин-т проблем экологии и эволюции РАН) за доступ к сравнительно-osteологической коллекции, а также Е.А. Коблицу (Зоологический музей МГУ) и Н.В. Мартыновичу (Музей Мирового океана) за рецензии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, № 22-14-00214, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

- Зеленков Н.В.* Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (Западная Монголия) // Палеонтол. журн. 20126. № 6. С. 59–71.
- Зеленков Н.В.* Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.
- 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.* Новый вид рябков (Aves: Pteroclididae) из раннего плейстоцена Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2023. Т. 511. С. 371–374.
- Зеленков Н.В.* Тетеревиные птицы (Phasianidae: Tetraonini) раннего плейстоцена Крыма и статус “*Lagopus*” atavus // Палеонтол. журн. 2024a. № 1. С. 127–141.
- Зеленков Н.В.* Серые куропатки (Phasianidae: роды *Perdix* и *Enkuraia* gen. nov.) раннего плейстоцена Крыма и замечания по эволюции рода *Perdix* // Палеонтол. журн. 2024б. № 3. С. 94–114.
- Зеленков Н.В.* Неожиданная находка трехперстки (Aves: Charadriiformes: Turnicidae) в нижнем плейстоцене Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2024в. Т. 514. С. 81–84.
- 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.
- 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.
- 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.
- Рябицев В.К.* Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2022. 608 с.
- Фесенко Г.В., Бокотей А.А.* Птахи фауни України: польовий визначник. Киев, 2002. 416 с.
- Baier D.B., Gatesy S.M., Jenkins F.A. Jr.* A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight // Nature. 2007. V. 445. P. 307–310.
- Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al.* Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithological Club, 1993. 779 p.
- Bedetti C., Pavia M.* Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy) // Palaeontogr. Abt. A. 2013. V. 298. P. 31–53.
- 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.
- Carboneras C., Kirwan G.M., Sharpe C.J.* Velvet Scoter (*Melanitta fusca*), version 1.0. <https://doi.org/10.2173/bow.whwsc03.01>. 2020.
- Collinson J.M., Parkin D.T., Knox A. et al.* Species limits within the genus *Melanitta*, the scoters // British Birds. 2006. V. 99. № 4. P. 183–201.
- Finlayson C.* The Smart Neanderthal: Cave Art, Bird Catching, and the Cognitive Revolution. Oxford: Univ. Press, 2019. 240 p.
- Fulton T.L., Letts B., Shapiro B.* Multiple losses of flight and recent speciation in steamer ducks // Proc. Roy. Soc. B. 2012. V. 279. № 1737. P. 2339–2346.
- Jánossy D.* Lower Pleistocene bird remains from Beremend (S-Hungary, loc. 15 and 16) // Aquila. 1992. V. 99. P. 9–25.
- Kuhl H., Frankl-Vilches C., Bakker A. et al.* An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian family-level tree of life // Mol. Biol. Evol. 2021. V. 38. P. 108–127.
- Lavretsky P., Hernández-Baños B.E., Peters J.L.* Rapid radiation and hybridization contribute to weak differentiation and hinder phylogenetic inferences in the New World mallard complex (*Anas* spp.) // Auk. 2014. V. 131. № 4. P. 524–538.
- Lavretsky P., McCracken K.G., Peters J.L.* Phylogenetics of a recent radiation in the mallards and allies (Aves: *Anas*): Inferences from a genomic transect and the multispecies coalescent // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 70. P. 402–411.
- Lavretsky P., Wilson R.E., Talbot S.L., Sonsthagen S.A.* Phylogenomics reveals ancient and contemporary gene flow contributing to the evolutionary history of sea ducks (Tribe Mergini) // Mol. Phylog. Evol. 2021: 107164.
- Livezey B.C.* Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (Anatidae: Mergini) // Condor. 1995. V. 97. P. 233–255.
- Louchart A., Mourer-Chauviré C., Guleç E. et al.* The avifauna of Dursunlu, Turkey, Lower Pleistocene: climate, environment and biogeography // C.R. Acad. Sci. Ser. Earth Planet. Sci. 1998. V. 327. № 5. P. 341–346.
- Mitchell K.J., Wood J.R., Scofield R.P. et al.* Ancient mitochondrial genome reveals unsuspected taxonomic affinity of the extinct Chatham duck (*Pachyanas chathamica*) and resolves divergence times for New Zealand and sub-Antarctic brown teals // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 70. P. 420–428.
- Mlíkovský J.* Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe. Praha: Ninox press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France // Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. 1975. V. 64. P. 1–624.
- Mourer-Chauviré C.* The Pleistocene avifaunas of Europe // Archaeofauna. 1993. V. 2. P. 53–66.
- 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.

- Pazonyi P., Trembeczki M., Meszaros L., Szentesi Z.* Preliminary report on the Early Pleistocene vertebrate sites of Beremend Crystal Cave (Beremend 16, South Hungary) and on their palaeoecological importance // *Fragm. Palaeontol. Hung.* 2019. V. 36. P. 115–140.
- Poland J.G.* A methodological approach to the identification of duck and goose remains from archaeological sites with an application to Roman Britain. Unpubl. Ph.D. diss. Sheffield: Univ. of Sheffield, 2018. 323 p.
- Salvador A., Amat J.A., Green A.J.* Marbled Duck (*Marmaronetta angustirostris*), version 2.0. <https://doi.org/10.2173/bow.maratea1.02>. 2023
- Sánchez Marco A.* Huéscar-1 (Granada, España): Avance de la lista de aves y consiguientes conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía // *Geología y paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*. 1989. V. 11. P. 175–182.
- Sánchez Marco A.* Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean Region and Paleoclimatic interpretation // *Ardeola*. 2004. V. 51. P. 91–132.
- 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: e0184529.
- Tchernov E.* The Pleistocene Birds of 'Ubeidiya, Jordan Valley. Jerusalem: The Israel Acad. of Science and Humanities, 1980. 89 p.
- Turner A., O'Regan H.J.* Afro-Eurasian mammalian fauna and early hominin dispersals // *The Evolution and History of Human Populations in South Asia: Inter-disciplinary Studies in Archaeology, Biological Anthropology, Linguistics and Genetics* / Eds. Petraglia M.D., Allchin B. Dordrecht: Springer Netherlands, 2007. P. 23–39.
- Tyrberg T.* Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1998. 720 p.
- Tyrberg T.* Supplement to Pleistocene Birds of the Palearctic. <http://web.telia.com/~u11502098/pleistocene.pdf>. 2008.
- Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J.* Ducks, geese, and waterfowl (Anatidae), version 1.0. // *Birds of the World* / Eds. Billerman S.M., Keeney B.K., Rodewald P.G., Schulenberg T.S. Ithaca, USA: Cornell Lab of Ornithology, 2020. <https://doi.org/10.2173/bow.anatid1.01>
- Woolfenden G.E.* Postcranial osteology of the Waterfowl // *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 1961. V. 6. P. 1–129.
- Wu S.-M., Worthy T.H., Chuang C.-K., Lin C.-H.* New Pleistocene bird fossils in Taiwan reveal unexpected seabirds in East Asia // *Acta Palaeontol. Pol.* 2023. V. 68. P. 613–624.
- 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.
- Zelenkov N., Palaastrova E., Martynovich N. et al.* A tiny duck (*Sibirionetta formozovi* sp. nov.), a giant grey partridge (*Titanoperdix felix* gen. et sp. nov.), a new rail (*Porzana payevskyi* sp. nov.), and other birds from the Early Pleistocene of Baikalian Siberia // *Biol. Comm.* 2023. V. 68. P. 261–272.
- Zelenkov N.V., Panteleyev A.V.* Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the Late Miocene of the Sea of Azov (Southwestern Russia) // *Paläontol. Z.* 2015. V. 89. P. 515–527.

The Oldest Finds of the Genera *Melanitta*, *Marmaronetta* and Other Ducks (Aves: Anatidae) in the Lower Pleistocene of the Crimea

N. V. Zelenkov

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

Materials on ducks from the Lower Pleistocene (about 1.8 million years ago) Taurida cave in the Crimea are represented by forms new to the site: *Melanitta kirbori* sp. nov., *Marmaronetta angustirostris*, *Spatula querquedula*, *Anas* aff. *A. acuta* and *Anas* aff. *A. platyrhynchos*. In addition, new materials on the previously known taxa *Spatula praeclypeata* and *Tadorna petrina* are described. The assemblage of ducks from Taurida cave is the oldest representative fauna of Anatidae for the Early Pleistocene of Europe. Findings of the genera *Melanitta* and *Marmaronetta* are the oldest in the fossil record globally. Finds of ducks from the groups of mallards (*Anas* aff. *A. platyrhynchos*) and pintails (*Anas* aff. *A. acuta*) are the oldest for these lineages, marking the dispersal of the ancestors of modern Palearctic species from Africa to Eurasia. The evolutionary history of anatid taxa found in the cave is discussed.

Keywords: Anatidae, evolution, dispersal, early Pleistocene, Crimea