

УДК 568.2+97: 551.781.41 (517.3)

## ПЕРВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ СОВЫ (AVES: STRIGIFORMES) ИЗ ПАЛЕОГЕНА АЗИИ И ОБЗОР ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ ОТРЯДА СОВООБРАЗНЫХ

© 2011 г. Е. Н. Курочкин\*, Г. Дж. Дайк\*\*

\*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
e-mail: enkur@paleo.ru

\*\*Университетский колледж Дублина, Белфилд, Ирландия  
e-mail: gareth.dyke@ucd.ie

Поступила в редакцию 30.06.2010 г.  
Принята к печати 19.11.2010 г.

Палеонтологическая летопись отряда сов (Strigiformes) — одна из самых обширных среди неорнисовых птиц (Neornithes), но в то же время она ограничена в основном Европой и Северной Америкой. Разнообразные ископаемые совы известны от палеоцена до современности. В статье представлено первое описание палеогеновых сов из Азии — двух новых форм из эоцена и олигоцена Монголии. Анатомия *Heterostrix tatsinensis* gen. et sp. nov. (Heterostrigidae fam. nov.), представленной полным тарзометатарзусом из нижнего олигоцена, проливает свет на эволюцию схватывающих адаптаций лапы у этих птиц и увеличивает их семейственное разнообразие. *Eostrix tsaganica* sp. nov. из нижнего эоцена расширяет известный ареал рода *Eostrix* (Protostrigidae) в Азию, ранее другие виды этого рода были известны из Европы и с запада США. Обзор палеонтологической летописи сов, несмотря на отсутствие находок из мезозоя, предполагает позднемиоценовую радиацию совообразных, так как их палеонтологическая летопись в палеогене достаточно разнообразна и полна, в противоположность многим другим клатам птиц.

### ВВЕДЕНИЕ

В отряде Strigiformes чаще всего выделяются шесть семейств, из которых два (Strigidae и Tytonidae) включают современные и ископаемые формы этих преимущественно ночных хищных птиц (Sibley, Ahlquist, 1990). Четыре других — Palaeoglaucidae, Sophiornithidae, Protostrigidae и Ogygoptygidae составляют основную массу известных вымерших таксонов (Sieradzki et al., 2007). Среди наиболее древних находятся раннеэоценовые формы, группируемые в семействе Protostrigidae, включающем роды *Eostrix*, *Minerva* и *Oligostrix* (sensu Mourer-Chauviré, 1983), а также семейство Ogygoptygidae, содержащее единственный известный палеоценовый таксон *Ogygoptynx wetmorei* Vickers Rich et Woodhaska, 1976 из штата Колорадо, США (табл. 1).

Несмотря на таксоны, основанные главным образом на изолированных элементах, ископаемые совы удивительно морфологически разнообразны (Mayr, 2005a; Sieradzki et al., 2007), и этот отряд в палеонтологической летописи птиц один из самых обширных. Хотя систематическое положение Strigiformes внутри Neornithes остается противоречивым, особенно на основе морфологических признаков (напр., Ford, 1967; Mayr, Clarke, 2003; Mayr, 2005b; Livezey, Zusi, 2007), все согласны, что эта линия представляет относительно продвинутую часть так называемой группировки “высших наземных

птиц” (“higher-land-bird assemblage”) (Olson, 1985; Mayr et al., 2003) внутри клаты Neoaves некоторых авторов (Mayr, Clarke, 2003; Cracraft et al., 2004; Mayr, 2005b; Livezey, Zusi, 2007). В свете того, что время и масштабы эволюционной радиации неорнисовых птиц остаются дискуссионными (т.е. сформировались ли линии современных птиц до конца мела или нет; см. Kurochkin, 1995; Feduccia, 1999; Kurochkin et al., 2002; Clarke et al., 2005), обширная и хорошо документированная летопись, подобная известной для Strigiformes (табл. 1), предоставляет нам возможность количественно оценить (по Bleiweiss, 1998) вероятный возраст этой ключевой линии в эволюции птиц.

Будучи разнообразной во времени, известная ныне палеонтологическая летопись совообразных ограничена географически преимущественно территориями Северной Америки и Европы. В этой статье описываются первые палеогеновые таксоны сов из Азии: из нижнего эоцена (свита наран-булак, пачка бумбан, местонахождение Цаган-Хушу; Бадамгарав, Решетов, 1985) и нижнего олигоцена (свита шанд-гол, местонахождение Тациин-Гол; Девяткин, 1994; Hock et al., 1999), собранные Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией в 1970-х гг. (рис. 1). Олигоценовая находка упоминалась прежде в обзорных публикациях (Kurochkin, 1976; Mayr, 2005a). Эти новые ископае-

Таблица 1. Палеонтологическая летопись отряда Strigiformes, 1860–2011

	Род	Вид	Семейство	Эпоха	Страна	Автор и год
1	Aegolius	funereus	Strigidae	Поздний плиоцен	Польша	Jánossy, 1974
2	Alasio	collongensis	Strigidae	Средний миоцен	Франция	(Ballmann, 1972)
3	Asio	brevipes	Strigidae	Поздний плиоцен	США	Ford, Murray, 1967
4	Asio	flammeus	Strigidae	Поздний плиоцен	Польша	Jánossy, 1974
5	Asio	longaevus	Strigidae	Поздний миоцен	Украина	Уманская, 1979
6	Asio	priscus	Strigidae	Поздний плейстоцен	США	Howard, 1964
7	Asio	pygmaeus	Strigidae	Ранний плиоцен	Украина	Серебровский, 1941
8	Athene	angelis	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré et al., 1997
9	Athene	cretensis	Strigidae	Поздний плейстоцен	Греция	Wéesie, 1982
10	Athene	cunicularia	Strigidae	Средний плейстоцен	США	Feduccia, 1970
11	Athene	megalopeza	Strigidae	Поздний плиоцен	США	Ford, 1966
12	Athene	noctua	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1975
13	Athene	trinacriae	Strigidae	Средний плейстоцен	Италия	Pavia, Mourer-Chauviré, 2002
14	Basityto	rummeli	Tytonidae	Ранний миоцен	Германия	Mlíkovský, 1998
15	Berruornis	halbedeli	Sophiornithidae	Поздний палеоцен	Германия	Mayr, 2007
16	Berruornis	orbisantiqui	Sophiornithidae	Поздний палеоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1994
17	Bubo	binagadensis	Strigidae	Поздний плейстоцен	Азербайджан	Бурчак-Абрамович, 1965
18	Bubo	bubo	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1975
19	Bubo	florianae	Strigidae	Поздний миоцен	Венгрия	Kretzoi, 1957
20	Bubo	insularis	Strigidae	Поздний плейстоцен	Италия	Mourer-Chauviré, Wéesie, 1986
21	Bubo	leakeyae	Strigidae	Ранний плейстоцен	Танзания	Brodkorb, Mourer-Chauviré, 1984
22	Bubo	osvaldoi	Strigidae	Плейстоцен	Куба	Arredondo, Olson, 1994
23	Bubo	perpasta	Strigidae	Поздний миоцен	Италия	Ballmann, 1976
24	Eostrix	martinellii	Protostrigidae	Ранний эоцен	США	Martin, Black, 1972
25	Eostrix	mimica	Protostrigidae	Ранний эоцен	США	Wetmore, 1938
26	Eostrix	tsaganica	Protostrigidae	Ранний эоцен	Монголия	Курочкин, Дайк, 2011
27	Eostrix	vinsenti	Protostrigidae	Ранний эоцен	Англия	Harrison, 1980
28	Glaucidium	explorator	Strigidae	Поздний плиоцен	США	Emslie, 1998
29	Glaucidium	baranensis	Strigidae	Поздний плиоцен	Венгрия	Kessler, 2010
30	Glaucidium	passerinum	Strigidae	Ранний плейстоцен	Румыния	Čapek, 1917
31	Grallistrix	auceps	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
32	Grallistrix	erdmani	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
33	Grallistrix	geleches	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
34	Grallistrix	orion	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
35	Heterostrix	tatsinensis	Heterostrigidae	Ранний олигоцен	Монголия	Курочкин, Дайк, 2011
36	Intulula	brevis	Strigidae	Ранний миоцен	Германия	(Ballmann, 1969)
37	Intulula	tinnipara	Strigidae	Ранний миоцен	Чехия	Mlíkovský, 1998
38	Mascarenotus	grucheti	Strigidae	Голоцен	о. Реюньон	Mourer-Chauviré et al., 1994
39	Mascarenotus	murivorus	Strigidae	Голоцен	Маврикий	Milne-Edwards, 1873
40	Mascarenotus	sauzieri	Strigidae	Голоцен	Маврикий	Newton, Gadow, 1983
41	Minerva	antiqua	Protostrigidae	Средний эоцен	США	(Shufeldt, 1913)
42	Minerva	californiensis	Protostrigidae	Поздний эоцен	США	(Howard, 1965)
43	Minerva	leptosteus	Protostrigidae	Средний эоцен	США	(Marsh, 1871)
44	Minerva	lydekkeri	Protostrigidae	Средний эоцен	США	Shufeldt, 1913
45	Minerva	saurodosis	Protostrigidae	Средний эоцен	США	Wetmore, 1921
46	Mioglaux	debellatrix	Strigidae	Ранний миоцен	Чехия	Mlíkovský, 1998
47	Mioglaux	poirrieri	Strigidae	Ранний миоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1863)
48	Necrobyas	arvernensis	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1863)
49	Necrobyas	edwardsi	Tytonidae	Поздний олигоцен	Франция	Gaillard, 1939
50	Necrobyas	harpax	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Milne-Edwards, 1892

Таблица 1. Окончание

	Род	Вид	Семейство	Эпоха	Страна	Автор и год
51	Necrobyas	medius	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
52	Necrobyas	minimus	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
53	Necrobyas	rossignoli	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Milne-Edwards, 1892
54	Nocturnavis	incerta	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1892)
55	Nyctea	scandiaca	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1975
56	Ogygoptynx	wetmorei	Ogygoptyn- gidae	Поздний палеоцен	США	Vickers Rich, Bohaska, 1976
57	Oligostrix	rupelensis	Protostrigidae	Средний олигоцен	Германия	Fischer, 1983
58	Oraristrix	brea	Strigidae	Поздний плейстоцен	США	(Howard, 1933)
59	Ornimegalonyx	acevedoi	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
60	Ornimegalonyx	gigas	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
61	Ornimegalonyx	minor	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
62	Ornimegalonyx	oteroi	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
63	Otus	scops	Strigidae	Поздний плиоцен	Испания	Sondaar et al., 1995
64	Otus	wintershofensis	Strigidae	Ранний миоцен	Германия	Ballmann, 1969
65	Otus	guildayi	Strigidae	Средний плейстоцен	США	Brodkorb, Mour.-Chauviré, 1984
66	Palaeobyas	cracrafti	Sophiornithidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
67	Palaeoglaux	artophoron	Palaeoglaucidae	Средний эоцен	Германия	Peters, 1992
68	Palaeoglaux	perriensis	Palaeoglaucidae	Поздний эоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
69	Palaeotyto	cadurensis	Sophiornithidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
70	Prosybris	antiqua	Tytonidae	Ранний миоцен	Франция	Milne-Edwards, 1869
71	Pulsatrix	arredondoii	Strigidae	Плейстоцен	Куба	Brodkorb, 1969
72	Selemornis	henrici	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1892)
73	Selemornis	steendorpensis	Tytonidae	Ранний олигоцен	Бельгия	Mayr, 2009
74	Sophiornis	quercynus	Sophiornithidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
75	Strix	aluco	Strigidae	Средний плейстоцен	Венгрия	Jánossy, 1972
76	Strix	dakota	Strigidae	Ранний миоцен	США	Miller A., 1944
77	Strix	edwardsi	Strigidae	Средний миоцен	Франция	(Ennouchi, 1930)
78	Strix	ignota	Tytonidae	Миоцен	Франция	Milne-Edwards, 1871
79	Strix	intermedia	Strigidae	Ранний плейстоцен	Чехия	Jánossy, 1972
80	Surmia	capeki	Strigidae	Ранний плейстоцен	Чехия	Jánossy, 1972
81	Surmia	robusta	Strigidae	Поздний плиоцен	Венгрия	Jánossy, 1977
82	Tyto	alba	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Мальта	Lydekker, 1891
83	Tyto	balearica	Tytonidae	Поздний плиоцен	Испания	Mourer-Chauviré et al., 1980
84	Tyto	campiterrae	Tytonidae	Поздний миоцен	Венгрия	Jánossy, 1991
85	Tyto	cavatica	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Пуэрто-Рико	Wetmore, 1920
86	Tyto	gigantea	Tytonidae	Ранний плиоцен	Италия	Ballmann, 1973
87	Tyto	letocarti	Tytonidae	Голоцен	Новая Каледония	Balouet, Olson, 1989
88	Tyto	mourerchau- vireae	Tytonidae	Средний плейстоцен	Италия	Pavia, 2004
89	Tyto	neddi	Tytonidae	Поздний плейстоцен	о. Барбуда	Steadman, Hilgartner, 1999
90	Tyto	noeli	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1972
91	Tyto	ostologa	Tytonidae	Голоцен	Гаити	Wetmore, 1922
92	Tyto	pollens	Tytonidae	Голоцен	Багамские о-ва	Wetmore, 1937
93	Tyto	riveroi	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1972
94	Tyto	robusta	Tytonidae	Ранний плиоцен	Италия	Ballmann, 1973
95	Tyto	sanctialbani	Tytonidae	Средний миоцен	Франция	(Lydekker, 1893)
96	Tyto	jinniushanensis	Tytonidae	Поздний плейстоцен	КНР	Hou, 1993

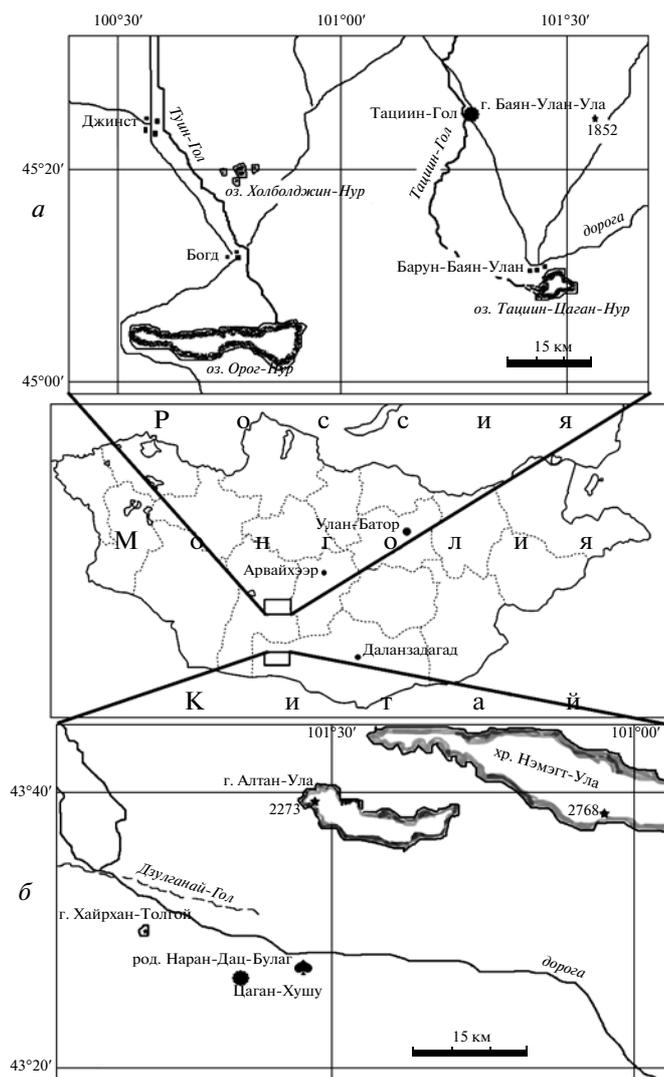


Рис. 1. Карты расположения местонахождений на территории Монголии: а – Тащин-Гол; б – Цаган-Хушу.

мые имеют большое значение не только потому, что заметно расширяют известное географическое распространение ископаемых совообразных, но также вследствие особенностей их морфологии. Оба таксона, обладая отчетливыми синапоморфиями совообразных (Mayr, 2005a; Livezey, Zusi, 2007), в то же время демонстрируют ряд новых анатомических признаков, не встречавшихся ранее у других современных и ископаемых таксонов сов. Эти новые формы расширяют наше понимание эволюции лапы совообразных и их схватывающих адаптаций, а наиболее древняя из них составляет часть разнообразной ассоциации птиц из палеоцен-эоценового местонахождения Цаган-Хушу (Kurochkin, 1976), которая является объектом нашего постоянного исследования.

Анатомическая номенклатура дается по главе “Остеология” (Baumel, Witmer, 1993) в “Handbook of Avian Anatomy”, за исключением нескольких новых терминов, обозначенных в тексте в скобках как *nov. pov.*

Сокращения названий музейных коллекций: ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва; AMNH – Американский музей естественной истории, Нью-Йорк; BMNH A – Музей естественной истории, коллекции отдела палеонтологии, Лондон; KMNH – Музей естественной истории Университета Канзаса, Лоуренс; USNM – Национальный музей Соединенных Штатов, Смитсоновский институт, Вашингтон; YPM – Йельский музей им. Пибоди, Йельский университет, Нью-Хейвен.

Авторы благодарны Н.В. Зеленкову за предоставленные фотографии *Eostrix mimica* и полезные замечания. Мы также очень благодарны А.В. Лопатину, рецензия которого помогла нам значительно улучшить статью. Исследования Е.Н. Курочкина были поддержаны грантом РФФИ № 10-04-00575 и Программой Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”.

## О Т Р Я Д STRIGIFORMES

### СЕМЕЙСТВО PROTOSTRIGIDAE WETMORE, 1933

#### Род *Eostrix* Brodkorb, 1971

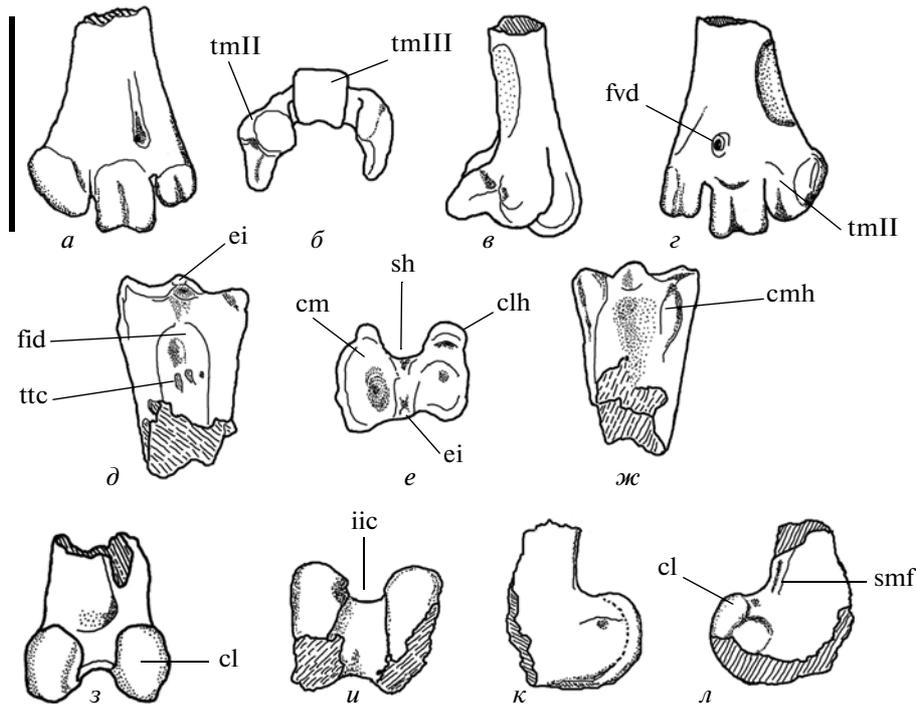
#### *Eostrix tsaganica* Kurochkin et Dyke, *sp. nov.*

Табл. XII, фиг. 1–15 (см. вклейку)

Название вида от цаган *монг.* – белый и названия местонахождения Цаган-Хушу.

Голотип – ПИН, № 3104/129, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса с частью стержня; Монголия, Южно-Гобийский аймак, около 6 км западнее родника Наран-Дац-Булаг, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан.

О п и с а н и е (рис. 2). Самый маленький из известных видов, помещаемый в новый вид рода по следующим определяющим признакам: *trochlea metatarsi II* параллелен *trochlea metatarsi III* в дистальной проекции; плантарные медиальный и латеральный выступы *trochlea metatarsi III* выдаются почти одинаково в дистальной проекции; в дистальной проекции латеральная и медиальная поверхности *trochlea metatarsi III* параллельны соответствующим поверхностям *trochlea metatarsi II* и *trochlea metatarsi IV*; плантарная поверхность дистальной части тарзометатарзуса в проксимальном направлении ровная (не образует желоба), на плантарной стороне *trochlea metatarsi III* переходит плавно на дистальную часть стержня; в проксимальном эпифизе тарзометатарзуса вырезка между гипотарзальными гребнями (*sulcus hypotarsi*) узкая и имеет профиль близкий к треугольному в проксимальной проекции; *cotyla medialis* слегка наклонена плантар-



**Рис. 2.** *Eostrix tsaganica* sp. nov.; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак: а–г – голотип ПИН, № 3104/129, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса: а – дорсально, б – дистально, в – медиально, г – плантарно; д–ж – экз. ПИН, № 3104/147, проксимальный эпифиз левого тарзометатарзуса: д – дорсально, е – проксимально, ж – плантарно; з–л – экз. ПИН, № 3104/801, дистальный эпифиз левого тибіотарзуса: з – краниально, и – дистально, к – медиально, л – латерально. Обозначения: cl – condylus lateralis, cm – cotyla medialis, clh – crista lateralis hypotarsi, cmh – crista medialis hypotarsi, ei – eminentia intercotylaris, fid – fossa infracotylaris dorsalis, fvd – foramen vasculare distale, iic – incisura intercondylaris, smf – sulcus m. fibularis, sh – sulcus hypotarsi, tmII – trochlea metatarsi II, tmIII – trochlea metatarsi III, ttc – ? tuberositas m. tibialis cranialis. Масштабная линейка 10 мм.

ной стороной дистально, а cotyla lateralis приподнята плантарной стороной проксимально, но в целом обе сочленовные фасетки расположены почти в горизонтальной плоскости; fossa infracotylaris dorsalis маленькая и неглубокая; латеральный и медиальный мыщелки дистального эпифиза тибіотарзуса одинаково выдаются краниально и дистально; ширина incisura intercondylaris равна ширине латерального и медиального мыщелков в краниальной и дистальной проекциях.

Общая сохранность голотипа (тарзометатарзус) хорошая, лишь плантарные выступы trochlea metatarsi II и trochlea metatarsi IV немного эродированы. Проксимальный эпифиз тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147 сохранился без повреждений. В дистальном эпифизе тибіотарзуса экз. ПИН, № 3104/801 дистальные и каудальные области обоих мыщелков сильно эродированы.

**Р а з м е р ы** в мм. Голотип: наибольшая ширина дистального эпифиза тарзометатарзуса через блоки – 7.8; ширина trochlea metatarsi III – 2.6; дорсоплантарный диаметр trochlea metatarsi III – 2.9; общая длина сохранившегося фрагмента дистального эпифиза – 10.3. Проксимальный эпифиз тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147: наибольшая ши-

рина проксимального эпифиза – 6.1; дорсоплантарная глубина cotyla lateralis, включая основание гипотарзального гребня – 4.5; дорсоплантарная глубина cotyla medialis, включая основание гипотарзального гребня – 5.0; общая длина сохранившегося фрагмента проксимального эпифиза – 9.4. Дистальный эпифиз тибіотарзуса экз. ПИН, № 104/801: наибольшая ширина дистального эпифиза – 6.3; краниокаудальный диаметр латерального мыщелка ~5.6; краниокаудальный диаметр медиального мыщелка ~5.5; краниокаудальная глубина через incisura intercondylaris – 3.2; общая длина сохранившегося фрагмента дистального эпифиза – 7.2.

Эта маленькая сова сравнима по размерам с современным *Athene cunicularia* (кроличья сова) и меньше представителя протостригид *Oligostrix gurelensis*, который считался самой маленькой из палеогеновых сов с шириной дистального эпифиза тибіотарзуса – 7 мм.

**С р а в н е н и е.** Trochlea metatarsi III у экз. ПИН, № 3104/129 заметно выступает дистально за концы trochleae metatarsi II и IV (табл. XII, фиг. 3; рис. 2, а, в), как и у других известных видов рода *Eostrix*. У *E. tsaganica* сагиттальные плоскости всех трех бло-

ков почти параллельны друг другу в дистальной проекции, у *E. mimica* сагиттальная плоскость *trochlea metatarsi IV* расположена под некоторым углом к таковой *trochlea metatarsi III*, в то время как у *E. martinellii* сагиттальная плоскость *trochlea metatarsi II* лежит под углом по отношению к таковой *trochlea metatarsi III*. Дистальное сосудистое отверстие у *E. tsaganica* с дорсальной стороны глубокое, овоидной формы, но не удлиняется проксимально, как у *E. mimica*, и отличается от состояния у *E. martinellii*, где проксимально от отверстия идет глубокая вырезка. *Trochlea metatarsi IV* сходно удлинена дистально у *E. tsaganica* и *E. martinellii*. Сглаженная без заметной продольной флексорной борозды плантарная поверхность дистальной части стержня тарзометатарзуса у *E. tsaganica* отличается от корытообразного углубления здесь у *E. martinellii*. Тарзометатарзус экз. ПИН, № 3104/129 приблизительно на одну треть меньше, чем у североамериканского вида (ширина дистального эпифиза у *E. martinellii* 9.8 мм; Martin, Black, 1972).

Проксимальная часть левого тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147 имеет мелкие сочленовные фасетки, хорошо выраженную *eminentia intercotylaris* и низкие медиальный и латеральный гипотарзальные гребни (табл. XII, фиг. 6–10; рис. 2, д–ж). В деталях морфологии этот элемент сходен с таковым у *E. vincenti* (BMNH A5173) из нижнего эоцена формации Лондон-Клей Великобритании (Harrison, 1980)<sup>1</sup>. Однако, в противоположность *E. vincenti*, вырезка между гипотарзальными гребнями заметно более узкая, а *fossa infracotylaris dorsalis* заметно меньше у *E. tsaganica*; эта ямка охватывается широкими латеральным и медиальным краями стержня, в ее дистальной части имеются два слабых косых рубца (?*tuberositas m. tibialis cranialis*), а очень маленькое сосудистое отверстие представлено в проксимальной части ямки.

Дистальный эпифиз левого тибиятарзуса экз. ПИН, № 3104/80, относимый к *E. tsaganica*, лишен *pons supratendineus*, его латеральный и медиальный мышелки приблизительно одинаковы по размерам и расположены под одним углом в плос-

кости параллельной сагиттальной плоскости стержня (как у *E. mimica*, экз. USNM 15156) (табл. XII, фиг. 14–15; рис. 2, з–л). В краниальной проекции медиальный мышелок выходит слегка дистальнее, чем латеральный; оба мышелка плоские с боков, имеют овальную форму и, вероятно, выступали гребнями на каудальную сторону. На латеральном мышелке развита гладкая (без вырезки) *sulcus m. fibularis, depressio epicondylaris lateralis* только слегка намечена. Дистальный эпифиз тибиятарзуса *E. tsaganica* отличается от такового *E. mimica* (экз. USNM 15156) сходной шириной *incisura intercondylaris* и медиального и латерального мышелков в дистальной проекции; *E. mimica* имеет более широкие *incisura intercondylaris* и медиальный мышелок. Оба мышелка краниально проецируются одинаково у *E. tsaganica*, в то время как у *E. mimica* медиальный мышелок проецируется краниальнее латерального в дистальной проекции.

**З а м е ч а н и я.** Дистальный эпифиз тарзометатарзуса маленьких сов семейства *Protostrigidae* характеризуется более дистальным выступанием *trochlea metatarsi III* по отношению к *trochlea metatarsi II* (Mourer-Chauviré, 1987); однако тонкая структура *trochlea metatarsi II* и его плантарное удлинение, замеченное нами, также наблюдается у некоторых *Strigidae*. У *Protostrigidae trochlea metatarsi IV* тоньше и *trochlea metatarsi II* хорошо развит, хотя он короче, чем *trochlea metatarsi III* у известных палеогеновых видов родов *Necrobyas* (*Tytonidae: Necrobyinae*), *Paleobyas* (*Sophiornithidae*) и *Palaeoglaux* (*Tytonidae: Palaeoglaucinae*) (Mourer-Chauviré, 1987). С другой стороны, род *Eostrix* характеризуется узким стержнем тарзометатарзуса и постепенным его расширением к эпифизам соответственно в проксимальном и дистальном направлениях (Wetmore, 1933, 1938; Rich, 1982), что также наблюдается у *E. tsaganica*.

У *E. tsaganica* в дистальной проекции латеральная и медиальная поверхности *trochlea metatarsi III* параллельны соответствующим поверхностям *trochlea metatarsi II* и *trochlea metatarsi IV*, в противоположность современным *Strigidae*, *Tytonidae* и палеоценовой *Ogygoptynx* (Vickers Rich, Bohaska, 1976, 1981). Относительно *Protostrigidae* (включая *Minerva*) С. Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1987) заметила, что плантарная сторона *trochlea metatarsi III* у *Eostrix* асимметрична по сравнению с симметричным состоянием у *Minerva*. Легкая асимметрия отмечается также у *E. tsaganica*. Кроме того, *trochlea metatarsi III* проецируется заметно дистальнее у *Eostrix* по отношению к дистальному концу *trochlea metatarsi II*, чем у родов *Strigidae*, а у *Ogygoptynx trochlea metatarsi II*, наоборот, проецируется дистальнее, чем *trochlea metatarsi III* (Vickers Rich, Bohaska, 1976, 1981), как наблюдается у *Tytonidae* (включая *Phodilinae*) (Mourer-Chauviré, 1987). У *Strigidae trochleae metatarsi II* и *III* выступают дистальнее на одном или почти на одном уровне (Mourer-Chauviré, 1983; наши наблюдения). *Trochlea metatarsi IV* у эо-

<sup>1</sup> В работе “Original literature describing the entire order of Strigiformes (extant and fossil genera, species and subspecies) 1758–2007” (Sieradzki et al., 2007), доступной на вебсайте SAPE – Общества палеонтологии и эволюции птиц ([http://www2.nrm.se/ve/birds/sape/GlobalOwlProject/Fossil\\_owls/Fossil.html](http://www2.nrm.se/ve/birds/sape/GlobalOwlProject/Fossil_owls/Fossil.html)), таксон *Eostrix vincenti* помещен среди ископаемых сов, которые “не полностью верифицированы (или не могут быть полностью верифицированы) и в настоящее время остаются *Incertae sedis*”. Й. Мликовский (Mlikovský, 2002) также отнес этот вид к категории *Aves incertae sedis*, в то время как П. Хойд и С. Олсон (Houde, Olson, 1992) выразили сомнения об отнесении этого экземпляра к совообразным. Следует учитывать, что голотипом *E. vincenti* служит единственная базальная фаланга третьего пальца лапы, но К. Харрисон (Harrison, 1980) отнес к этому виду также проксимальную часть тарзометатарзуса BMNH A5173. Следовательно, эти экземпляры нуждаются в переизучении.

ценовых *Palaeoglaux* и *Necrobyas* так же, как у современных *Strigidae* и *Tytonidae*, выдается более плантарно, чем *trochlea metatarsi* II, а у *E. tsaganica* наблюдается обратная картина.

Морфология дистальной части тарзометатарзуса *E. tsaganica* очень сходна с таковой *E. mimica* (экз. USNM 14874), хотя первый имеет меньшие размеры; однако у *E. mimica* *trochlea metatarsi* IV короче. Также было отмечено, что очертания *trochlea metatarsi* IV в латеральной проекции более округлые у *Protostrigidae* (в частности, у *E. mimica*), в то время как IV блок более уплощенный и только слегка округлый у *Ogygoptynx* и современных *Strigidae* (Vickers Rich, Bohaska, 1976). У *E. tsaganica* дистальный край этого блока почти уплощенный, а у *E. mimica* (экз. USNM 14874) его округлая форма может быть следствием разрушения дистоплантарной части *trochlea metatarsi* IV. Размеры и форма гипотарзальных гребней у *E. tsaganica* также отличаются от таковых у *Ogygoptynx wetmorei*, у монгольского вида углубление между гребнями более узкое и глубокое.

Два дополнительных костных фрагмента из местонахождения Цаган-Хушу показывают сходство с соответствующими элементами известных видов *Eostrix*. Это проксимальный эпифиз левого тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147, и дистальный эпифиз левого тибиятарзуса экз. ПИН, № 3104/80. Хотя они не были сочленены друг с другом, мы полагаем, что они относятся к *E. tsaganica*, потому что они очень сходны с костными элементами, относимыми к известным видам рода *Eostrix* (см. Сравнение выше), а также они соответствуют по относительным размерам голотипу *E. tsaganica*.

Проксимальная часть тарзометатарзуса *E. tsaganica* отличается от таковой у *Strigidae*, *Ogygoptyngidae* и *Heterostrigidae* более мелкими сочленовными фасетками и низкими латеральным и медиальным гребнями гипотарзуса (табл. XII, фиг. 6; рис. 2, *e, ж*). Ширина и очертания вырезки между гипотарзальными гребнями у *E. tsaganica* сходны с таковыми у нового таксона *Heterostrigidae*, который мы описываем ниже, но вырезка заметно уже, чем таковая у *Strigidae* и *Ogygoptyngidae*. Также медиальный гипотарзальный гребень у *E. tsaganica* ниже и короче в сравнении с большинством существующих сов. На середине проксимальной поверхности *eminentia intercotylaris* имеется заметное углубление, также характерное для других *Protostrigidae* и *Strigidae*. *Fossa infracotylaris dorsalis* заметно мельче и меньше у *E. tsaganica* по сравнению с *E. vincenti* и у известных ископаемых и современных *Strigidae*, *Tytonidae*, *Eostrigidae*, *Ogygoptyngidae* и *Heterostrigidae*, но у палеогеновых *Sophiornithidae* и *Selenornithinae* эта ямка такая же мелкая и маленькая (Mourer-Chauviré, 1987; Mayr, 2009).

Отсутствие окостеневающего надсухожильного мостика в дистальной части тибиятарзуса

*E. tsaganica* — характерный признак сов, который Г. Майр (Mayr, 2005b) считает синапоморфией линии *Messelasturidae* + *Strigiformes* (Mayr, 2005b, рис. 6). У более поздней (ранний олигоцен) протостригидной совы *Oligostrix rupelensis*, известной только по дистальной части тибиятарзуса (Fischer, 1983), каудальные края медиального и латерального мышечков образуют острые углы с сагиттальной плоскостью стержня кости, но у *E. tsaganica* и *E. mimica* стержень и проксимокаудальный край латерального мышечка образуют мягкий переход. В дистальной проекции *Oligostrix* и *Eostrix* отличаются относительными размерами мышечков: по крайней мере, у *Oligostrix condylus medialis* заметно больше, что также характерно для экземпляров YPM 861 и YPM 833, отнесенных к *Minerva antiqua* (Shufeldt, 1913) Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1983, 1987). С другой стороны, у ископаемых сипуховых (т.е. у *Necrobyas* и *Selenornis*), *condylus lateralis* слегка шире, чем *condylus medialis* (Mourer-Chauviré, 1987; Mayr, 2009).

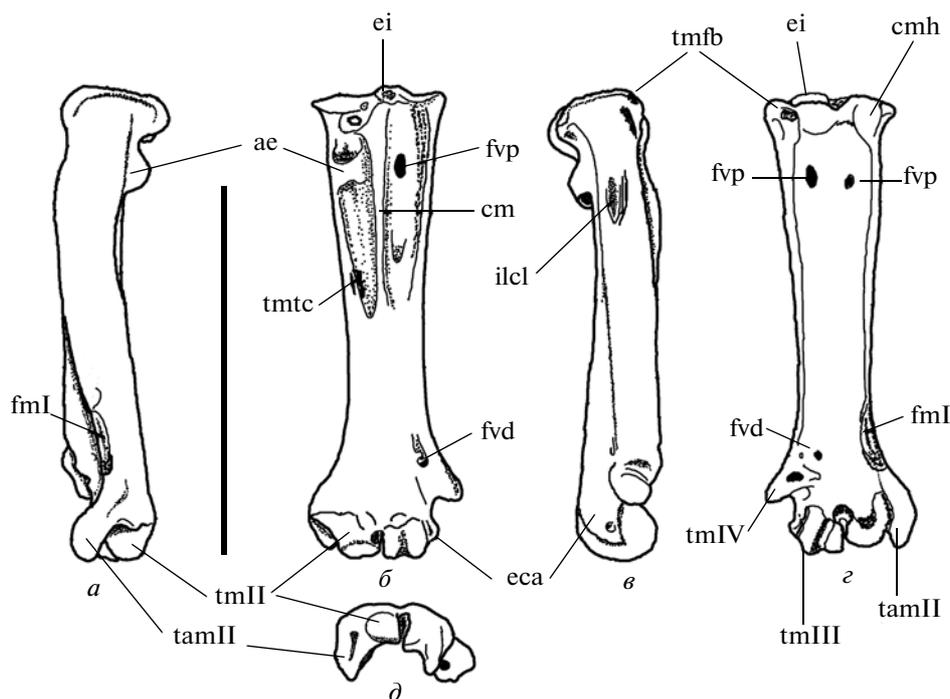
Семейство *Protostrigidae* первоначально включало роды *Protostrix* и *Eostrix* (Brodkorb, 1971). Однако позднее Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1983) свела род *Protostrix* Wetmore, 1933 в синонимы рода *Minerva* Shufeldt, 1913 и, таким образом, следуя данной ревизии, североамериканские средне- и позднеэоценовые совы, относившиеся к роду *Protostrix* (т.е., *P. antiqua* Shufeldt, 1913, *P. lydekkeri* Shufeldt, 1913, *P. leptosteus* Marsh, 1871, *P. saurodosis* Wetmore, 1921 и *P. californiensis* Howard, 1965), теперь относятся к роду *Minerva*. Следовательно, *Protostrigidae* сейчас включают роды *Eostrix*, *Minerva* и *Oligostrix*.

**М а т е р и а л.** В дополнение к голотипу из типового местонахождения имеются экз. ПИН, № 3104/147, проксимальная часть левого тарзометатарзуса, и экз. ПИН, № 3104/801, дистальная часть левого тибиятарзуса.

СЕМЕЙСТВО HETEROSTRIGIDAE KUROCHKIN  
ET DYKE, FAM. NOV.

**Типовой род** — *Heterostrix* gen. nov., нижний олигоцен Монголии.

**Д и а г н о з.** *Eminentia intercotylaris* тарзометатарзуса очень низкая и сдвинутая латерально; *cristae medialis et lateralis hypotarsi* низкие и нешироко раздвинутые; *crista medialis hypotarsi* несколько более массивный, чем *crista lateralis*; в проксимальной половине дорсальной поверхности стержня тарзометатарзуса развит срединный гребень (*crista medianus*, nom. nov.); *sulcus flexorius* глубокий, узкий и одинаковой ширины вдоль всей плантарной поверхности стержня, только слегка сужается в дистальной области; основная часть *trochlea metatarsi* II загнута крючком в латеральную сторону к *trochlea metatarsi* III; дополнительный блок второй метатарзалии (*trochlea accessoria metatarsi* II, nom. nov.) удлинненный, заостренный и ориентирован дисто-



**Рис. 3.** *Heterostrix tatsinensis* gen. et sp. nov.; Монголия, Увэр-Хангайский аймак, местонахождение Тацзин-Гол; нижний олигоцен, свита шанд-гол; голотип ПИН, № 3211/35, левый тарзометатарзус: *a* – медиально, *б* – дорсально, *в* – латерально, *г* – плантарно, *д* – дистально. Обозначения: ae – arcus extensorius, cm – crista medianus, cmh – crista medialis hypotarsi, eca – epicondylus accessorius tr. metatarsi III, ei – eminentia intercotylaris, fml – fossa metatarsi I, fvd – foramen vasculare distale, fvp – foramen vasculare proximale, ilcl – impressio lig. collateralis lateralis, tamII – trochlea accessoria metatarsi II, tmII – trochlea metatarsi II, tmIII – trochlea metatarsi III, tmIV – trochlea metatarsi IV, tmfb – tuberculum m. fibularis peronei brevis, tmtc – tuberositas m. tibialis cranialis. Масштабная линейка 20 мм.

плантарно; дорсальная поверхность trochlea metatarsi III находится на одном уровне с дорсальной поверхностью стержня.

**С о с т а в.** Типовой род.

**С р а в н е н и е.** Очень низкая eminentia intercotylaris у Heterostrigidae сдвинута латерально, в противоположность более высокому и центрально расположенному выступу у современных и других ископаемых сов. Heterostrigidae так же, как Protostrigidae и Selenornithinae, имеют низкие и сближенные cristae medialis et lateralis hypotarsi, в противоположность Sophiornithidae, Strigidae и Tytonidae, которые имеют широко расставленные и высокие гребни гипотарзуса и особенно высокий crista medialis. Огугоптынгиды имеют широко раздвинутые, но низкие гипотарзальные гребни. Костная петля (arcus extensorius) очень хорошо выражена у Heterostrigidae, причем она у них выдвинута дорсально над боковыми сторонами стержня тарзометатарзуса, ограничивающими fossa infracotylaris dorsalis (табл. XII, фиг. 17, 19; рис. 3, *a*, *в*); подобная костная петля развита у современных Strigidae, неизвестна в других семействах совообразных, но у Strigidae она погружена в fossa infracotylaris dorsalis. Два проксимальных сосудистых отверстия, хорошо выраженные у Heterostrigidae, имеются у всех современных и иско-

паемых совообразных, за исключением *E. tsaganica*. У всех современных и ископаемых сов нет хорошо развитого срединного гребня (crista medianus), который представлен посередине дорсальной поверхности в проксимальной части стержня тарзометатарзуса у Heterostrigidae. Новое ископаемое семейство характеризуется также очень глубоким sulcus flexorius, проходящим по всей длине плантарной стороны стержня тарзометатарзуса; в такой степени глубины этот sulcus не встречается у других совообразных.

Сильный латеральный изгиб trochlea metatarsi II отличает Heterostrigidae от всех других совообразных так же, как и развитие длинного, заостренного и дистально направленного trochlea accessoria metatarsi II. Дорсальная поверхность trochlea metatarsi III у Heterostrigidae расположена на одном уровне с дорсальной поверхностью стержня, в противоположность всем другим совообразным, у которых дорсальная сторона этого trochlea поднята дорсально над уровнем стержня. Плантарная сторона trochlea metatarsi III характерно и сильно асимметрична, так как латеральный выступ выходит далеко плантарно за уровень медиального выступа (рис. 3, *г*, *д*). Сходное строение плантарной части этого trochlea наблюдается у некоторых Strigidae

(напр., *Glaucidium*, *Surnia*), но у всех других известных и ископаемых сов эта асимметрия выражена лишь в умеренной степени.

**З а м е ч а н и я.** Новое семейство *Heterostrigidae* характеризуется следующими аутопоморфными признаками тарзометатарзуса в сравнении с другими известными ископаемыми и современными совообразными: (1) *eminentia intercotylaris* только слегка приподнятое (в плантарной и дорсальной проекциях) и сдвинуто латерально; (2) в проксимальной половине на дорсальной поверхности стержня развит срединный гребень (*crista medianus*); (3) латеральный и медиальный гребни гипотарзуса низкие и почти одинаковой высоты, дистально эти гребни переходят в хорошо развитые и высокие латеральный и медиальный плантарные гребни, заключая очень глубокую *sulcus flexorius*; (4) в дорсальной проекции дистальный конец *trochlea metatarsi III* выдается немного дистальнее по отношению к *trochlea metatarsi II* (см. Mourer-Chauviré, 1983); (5) дорсальная сторона *trochlea metatarsi III* лежит в одной плоскости с дорсальной поверхностью стержня; (6) *trochlea metatarsi II* имеет две хорошо выраженные сочленовные части, отделенные одна от другой заметной выемкой, из них основная часть *trochlea metatarsi II* крючковидная — завернутая латерально в сторону медиального края *trochlea metatarsi III*, а дополнительная часть — *trochlea accessoria metatarsi II* — направлена дистоплантарно, удлинена и заострена. Эта специфическая конструкция тарзометатарзуса с хорошо выделенными двумя сочленовными частями на *trochlea metatarsi II*, разделенными глубокой выемкой, только слегка выражена у некоторых ископаемых и современных сов и несет некоторое сходство с состоянием *trochlea metatarsi II*, наблюдающимся у некоторых ископаемых *Coliidae* (Zelenkov, Dyke, 2008) и у современных трогонов (*Trogoniformes*).

**Род *Heterostrix* Kurochkin et Dyke, gen. nov.**

**Название рода** от *heteros* греч. — различный, и *strix* греч. — смеющаяся сова, а также от уникальной семизигодактильной лапы этой птицы, сходной с гетеродактильной лапой современных трогонов.

**Типовой вид** — *Heterostrix tatsinensis* sp. nov.

**Диагноз.** См. диагноз семейства.

**Состав.** Типовой вид.

*Heterostrix tatsinensis* Kurochkin et Dyke, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 16–21

**Название вида** от названия местонахождения Тациин-Гол.

**Голотип** — ПИН, № 3211/35, полный левый тарзометатарзус с разрушенным плантарным выступом *trochlea metatarsi IV*; Монголия, Увэр-Хан-

гайский аймак, левый борт долины р. Тациин-Гол, местонахождение Тациин-Гол; нижний олигоцен, свита шанд-гол.

**Описание** (рис. 3). *Tuberositas m. tibialis cranialis* расположен в средней части стержня на дорсальной поверхности между медиальным краем стержня и *crista medianus*. Сагиттальная плоскость *trochlea metatarsi III* образует острый угол с сагиттальной плоскостью стержня. Хорошо выраженный дополнительный *epicondylus accessorius* (nom. nov.) развит на латеральной стороне *trochlea metatarsi III*. Фасетка для первой метатарзалии широкая и хорошо выделенная, расположена на медиоплантарном углу стержня вблизи основания *trochlea metatarsi II*. *Foramen vasculare distale* маленький, без проксимальной бороздки, но с узким отверстием для сухожилия разгибателя, развитым на дистальной стенке этого сосудистого отверстия.

У экз. ПИН, № 3211/35 хорошо развита костная петля (*arcus extensorius*). Под этой петлей расположено маленькое медиальное проксимальное сосудистое отверстие, второе проксимальное отверстие крупнее и расположено на том же уровне в латеральной половине стержня. Кроме того, хорошо выраженный маленький бугорок с отчетливым отпечатком для прикрепления сухожилия представлен на дорсальной стороне *cotyla medialis*. Ямка для прикрепления сухожилия *m. fibularis peronei brevis* лежит на вершине *crista lateralis hypotarsi*. *Impressio lig. collateralis lateralis* хорошо выражено в проксимальной 1/5 латеральной поверхности стержня. На дорсальной вершине *eminentia intercotylaris* развита маленькая ямка. В целом весь проксимальный конец тарзометатарзуса сильно отклонен дорсально (краниально).

**Размеры** в мм: общая длина тарзометатарзуса — 24; наибольшая ширина проксимального эпифиза — 7.3; дорсоплантарная глубина латеральной сочленовной фасетки, включая гипотарзальный гребень — 5.0; дорсоплантарная глубина медиальной сочленовной фасетки, включая гипотарзальный гребень — 5.5; минимальная ширина стержня — 4.4; наибольшая ширина дистального эпифиза через блоки ~8.8; ширина *trochlea metatarsi III* — 3.2; дорсоплантарный диаметр *trochlea metatarsi III* — 4.4.

Общие размеры *Heterostrix tatsinensis*, очевидно, были очень маленькие, сравнимые с таковыми современного *Glaucidium cuculoides* (азиатская полосатая сова).

**Материал.** Голотип.

**ОБСУЖДЕНИЕ**

Эволюция стопы у сов. Морфология описанных новых форм из палеогена Монголии раскрывает пути и детали эволюции схватывающей лапы совообразных. Лапа современных сов, называемая “семизигодактильной” (напр., Raikow, 1985),

позволяет им отводить IV палец назад при схватывании и манипуляциях с жертвой (Mourer-Chauviré, 1994). Однако похоже, что некоторые группы ископаемых сов имели еще более подвижную лапу. Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1994) заметила, что морфология стопы палеоценовой *Ogygoptynx* указывает на повышенную подвижность также II пальца, в результате чего как II, так и IV пальцы были способны широко раздвигаться в стороны. Она предположила, основываясь на дополнительных экземплярах софиорнитид, что среди Strigiformes, начиная от Sophiornithidae через Protostrigidae, Palaeoglaucidae, Necrobyinae и до современных Strigidae, Tytoninae и Phodilinae эволюция лапы шла в направлении более и более семизигодактильного строения IV пальца, отводимого все больше назад. В то же самое время trochlea metatarsi II, сильно развитый у Sophiornithidae и Protostrigidae, становился пропорционально меньше, а крыло этого блока (tr. accessoria metatarsi II), ориентированное первоначально у Sophiornithidae преимущественно внутрь, занимало более заднюю ориентацию у других семейств. С функциональной точки зрения это объяснялось или развитием продвинутых обхватывающих адаптаций лапы, или лучшей ее адаптацией для ловли жертвы (Mourer-Chauviré, 1994, с. 347). Монгольские раннеэоценовая *Eostrix tsaganica* и раннеолигоценая *Heterostrix tatsinensis* дают дополнительные аргументы в пользу гипотезы прогрессивной эволюции лапы сов для совершенствования ее адаптаций при схватывании жертвы с высокоподвижным II пальцем. Однако мы предполагаем, что такая эволюция происходила независимо в различных семействах Strigiformes, так как высокая подвижность II пальца отмечается у них в различное геологическое время и в различных семействах сов. К сожалению, оценить степень подвижности IV пальца у *H. tatsinensis* невозможно, поскольку trochlea metatarsi IV сильно разрушен.

Как у трогонов и у некоторых птиц-мышей (Zelenkov, Dyke, 2008) строение trochlea metatarsi II у *H. tatsinensis* позволяло поворот II пальца в полностью заднее положение, а конструкция проксимального эпифиза тарзометатарзуса давала возможность высокой степени вращения тарзометатарзуса вокруг продольной оси. В результате этого число степеней свободы в движениях всей лапы и II пальца, в частности, было крайне высоким у *H. tatsinensis*. Эта сова должна была иметь подвижность II пальца, сходную с имеющейся у современных гетерадактильных трогонов. В противоположность *H. tatsinensis*, эоценовый род *Eostrix* и *E. tsaganica*, в частности, включают сов очень примитивной линии, у которых схватывающие способности лап были развиты слабо. Такой вывод основывается на симметричном строении проксимального и дистального эпифизов тарзометатарзуса у *E. tsaganica*, низком межсочленовном поднятии (*eminentia intercotylaris*), низких гипотарзальных гребнях, неглубо-

ких дорсальной экстензорной и плантарной флексорной бороздах, маленькой и неглубокой дорсальной межсочленовной ямке и симметричном строении метатарзальных блоков.

Всестороннего филогенетического анализа отряда Strigiformes, включая ископаемые формы, не проводилось (Mayr, 2005a), но если, как кажется наиболее вероятным, *Heterostrix*, *Eostrix* и их родственники представляют раннюю дивергенцию своеобразных по отношению к группе современных сов, тогда морфология их стопы предполагает заметно более широкое разнообразие обхватывающих и схватывающих адаптаций у палеогеновых сов (как предполагалось: Mourer-Chauviré, 1994). Хотя такой анализ открыт для будущих исследований, он усложняется неполной сохранностью большинства ископаемых экземпляров.

Оценка палеонтологической летописи сов. Новые монгольские материалы позволяют расширить известную палеонтологическую летопись Strigiformes (табл. 1). До настоящего времени единственной описанной ископаемой совой из Азии была *Tyto jinniushanensis* Hou, 1993, установленная по правому тарзометатарзусу из плейстоценовой формации Дашицяо (*Dashiqiao*) в провинции Ляонин Китая (Hou, 1993; Li et al., 2008). Неопределенные Strigidae указывались из миоцена Китая и Таиланда (Hou, 1987; Cheneval et al., 1991). *Asio* aff. *otus* из нижнего плиоцена Монголии (Курочкин, 1985), как теперь выясняется, к совам не относится. О необычном тацзингольском тарзометатарзусе из олигоцена свиты шанд-гол, описываемом в этой статье, кратко сообщалось ранее (Kurochkin, 1976; Mayr, 2005b). Фаланга пальца лапы крупной совы указывалась Л.А. Несовым (Nesov, 1992) из верхнего палеоцена Казахстана, которая, по мнению Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1994), вследствие больших размеров, могла бы соответствовать роду *Veiguornis*, известному из верхнего палеоцена Франции.

Используя стратиграфическое распространение известных находок ( $n = 96$ ), мы постарались оценить: (1) тренд в накоплении материалов по ископаемым совам за последние 150 лет и (2) вероятность более раннего появления клады Strigiformes, чем поздний палеоцен, откуда происходит самая ранняя известная находка совы — *Ogygoptynx wetmorei* Vickers Rich et Bohaska, 1976 (57.9–61.0 млн. лет). Такие оценки для своеобразных оказываются возможными благодаря достаточно широкой их представленности в палеонтологической летописи, в то время как для многих линий Neornithes подобная качественная оценка палеонтологической летописи невозможна из-за ограниченности находок или их неравномерного распределения во времени.

Методика оценки времени возникновения клады методом анализа просчетов прогнозирования (*gap analysis*), основанном на стратиграфическом

**Таблица 2.** Обобщенный стратиграфический анализ по методу просчетов прогнозирования с использованием описанных палеонтологических находок для избранных эволюционных линий птиц

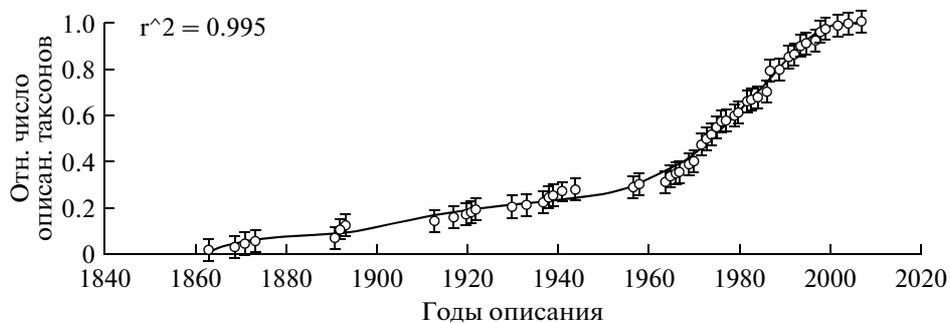
Отряд	Число ископаемых таксонов	Максим. возраст (млн лет)	95% доверительный интервал (млн лет)	Макс. возраст w/дов. интервал (млн лет)
Anseriformes	135	68.2	5.6	73.8
Apodiformes	24	55.5	13.2	68.7
Columbiformes	17	32.9	13	45.9
Piciformes	42	51.9	10	61.9
Pelecaniformes	113	57.9	3.7	61.6
Procellariiformes	56	68.2	7.7	75.9
Strigiformes	96	63.3	5.3	68.6

распространении ископаемых находок, была разработана Р. Блейвейсом (Bleiweiss, 1998) на ограниченной базе данных по стригам, совам и козодоеобразным. Но он не нашел оснований для заключения о возникновении Strigiformes в меловом периоде. Одна предполагаемая мезозойская находка этих птиц (Harrison, Walker, 1975), как было показано, оказалась ошибочной (Olson, 1985; Naish, Dyke, 2004).

Наша база данных по ископаемым совам охватывает возрастную интервал от ~60 млн. лет до плейстоцена (табл. 1). Наблюдающееся распределение находок совообразных во времени не случайно ( $P > 0.05$ ) и, таким образом, данные по ископаемым находкам за все время их изучения могут быть использованы для оценки разнообразия и эволюции отдельных клад по стандартным методикам (напр., Fountaine et al., 2005). Хотя первые ископаемые совы были описаны в 1860-х гг., темп накопления находок заметно увеличился в 1970–1980-х гг. и отчетливо вышел на плато около 2000 г. (рис. 4). Форма этой кривой предполагает, что в целом мы получили достоверную картину роста общего ископаемого разнообразия, и осталось немного неоткрытых дополнительных таксонов из всего разнообразия группы. Это не значит, однако, что географическое распространение находок не будет расширено (что подтверждает и данная статья), как раз обоснованное в целом хорошо документирован-

ной летописью сов, в противоположность данным по мезозойским птицам М. Фонтейна и др. (Fountaine et al., 2005). Аккумуляционная кривая, показанная на рис. 4, также предполагает, что использовать порядок стратиграфического распространения ископаемых сов для оценки более глубокой радиации этой линии вполне правомерно. Многие другие линии современных птиц не имеют настолько полной палеонтологической летописи (табл. 2).

Применение методики анализа просчетов прогнозирования (Bleiweiss, 1998) к нашей дополненной палеонтологической базе данных (табл. 1) предполагает, что максимальный возраст клады Strigiformes может быть увеличен до 68.6 млн. лет с вероятностью 95% (табл. 2). Такая оценка расходится с подобной для других линий “higher-landbirds” (Piciformes, Columbiformes) с относительно обширными палеогеновыми находками, которые очевидно не такие древние (табл. 2). На сегодня единственные убедительные и таксономически ограниченные ископаемые находки неорнисовых птиц из мела описаны только для отрядов Anseriformes, Procellariiformes, Gaviiformes, Pelecaniformes и Charadriiformes (Hope, 2002; Kurochkin et al., 2002; Clarke et al., 2005). Элементарный анализ палеогеновой летописи ясно предполагает, что много меловых ископаемых неорнисовых групп птиц остаются пока неизвестными.



**Рис. 4.** График роста числа находок ископаемых сов за время их изучения.

\* \* \*

Новые ископаемые совы из палеогена Монголии относятся к двум вымершим семействам современного отряда Strigiformes. Это первые описанные доплейстоценовые таксоны сов из Азии. Они расширяют до Азии ареал палеогеновых совообразных и проливают свет на эволюцию их стопы от почти генерализованного анизодактильного типа у раннеэоценовой *Eostrix tsaganica* до гетеродактильной лапы у раннеолигоценовой *Heterostrix*, со степенями свободы в подвижности стопы, не встречавшимися прежде у известных ископаемых и современных сов, с очень высокой подвижностью второго пальца. Обзор палеонтологической летописи Strigiformes, выполненный на основе анализа прогнозируемых ошибок, указывает на происхождение этого отряда в меловом периоде.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бадамгарав Д., Решетов В.Ю.* Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Сов. – Монг. палеонтол. экспед. Т. 25).
- Девяткин Е.В.* Магнитостратиграфическая схема кайнозоя Монголии // Стратигр. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 2. P. 33–45.
- Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 120 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 26).
- Baumel J.J., Witmer L.M.* Osteologia // Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. 2nd ed. Cambridge, MA: Publ. Nuttall Ornithol. Club. № 23. 1993. P. 45–132.
- Bleiweiss R.* Fossil gap analysis supports early Tertiary origin of tropically diverse avian orders // Geology. 1998. V. 26. № 4. P. 323–326.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds. Pt 4 (Columbiformes through Piciformes) // Bull. Florida State Museum. 1971. V. 15. № 4. P. 163–266.
- Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C., Ratanasthien B.* The Miocene avifauna of the Li Mae Long locality, Thailand: systematics and paleoecology // J. Southeast Asian Earth Sci. 1991. V. 6. № 2. P. 117–126.
- Clarke J.A., Tambussi C.P., Noriega J.I. et al.* Definitive fossil evidence for extant avian radiation in the Cretaceous // Nature. 2005. V. 433. № 7023. P. 305–308.
- Cracraft J., Barker F.K., Braun M.J. et al.* Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life // Assembling the tree of life / Ed. J. Cracraft, M.J. Donoghue. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2004. P. 468–489.
- Feduccia A.* The origin and evolution of birds. New Haven, L.: Yale Univ. Press, 1999. 466 p.
- Fischer K.* Oligostrix rupelensis n. gen., n. sp., eine neue Ureule (Protostrigidae, Strigiformes, Aves) aus dem marinen Mitteloligozän des Weissesterbeckens bei Leipzig (DDR) // Z. geol. Wiss. Berlin. 1983. Bd 11. № 4. S. 483–487.
- Ford N.L.* A systematic study of the owls based on comparative osteology. Ph.D. Zoology. Univ. Michigan. 1967. 128 p.
- Fountaine M.R., Benton M.J., Dyke G.J., Nudds R.L.* The quality of the fossil record of Mesozoic birds // Proc. R. Soc. Lond. B. 2005. V. 272. № 1560. P. 289–294.
- Harrison C.J.O.* A small owl from the lower Eocene of Britain // Tert. Res. 1980. V. 3. № 2. P. 83–87.
- Harrison C.J.O., Walker C.A.* The Bradycnemidae, a new family of owls from the upper Cretaceous of Romania // Palaeontology. 1975. V. 18. № 3. P. 563–570.
- Höck V., Daxner-Höck G., Schmid H.P. et al.* Oligocene-Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – an integrated study // Mitt. Österr. Geol. Ges. 1999. Bd 90. P. 83–125.
- Hope S.* The Mesozoic radiation of Neornithes // Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs / Ed. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley, Los Angeles: Univ. Calif. Press, 2002. P. 339–388.
- Hou L.* The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu – 6. Aves // Vertebr. Palasiat. 1987. V. 25. № 1. P. 57–68.
- Hou L.* Avian fossil of Pleistocene of Zhoukoudian // Mem. Inst. Vertebr. Palaeontol. Palaeoanthropol., Acad. Sin. 1993. V. 19. P. 165–296.
- Houde P., Olson S.L.* A radiation of coly-like birds from the Eocene of North America (Aves: Sandcoleiformes New Order) // Natur. History Museum Los Angeles Co. Sci. Ser. 1992. № 36. P. 137–160.
- Kurochkin E.N.* A survey of the Paleogene birds of Asia // Smithsonian. Contrib. Paleobiol. 1976. № 27. P. 75–86.
- Kurochkin E.N.* Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // Archaeopteryx. 1995. V. 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J., Karhu A.A.* A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia // Amer. Museum Novit. 2002. № 3396. P. 1–11.
- Li J., Wu X., Zhang F.* (eds). The Chinese fossil reptiles and their kin. 2nd ed. Beijing: Sci. Press, 2008. 473 p.
- Livezey B.C., Zusi R.L.* Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves): Neornithes based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion // Zool. J. Linn. Soc. 2007. V. 149. № 1. P. 1–95.
- Martin L.D., Black C.C.* A new owl from the Eocene of Wyoming // Auk. 1972. V. 89. № 4. P. 887–888.
- Mayr G.* Paleogene fossil record of birds in Europe // Biol. Rev. 2005a. V. 80. P. 515–542.
- Mayr G.* The postcranial osteology and phylogenetic position of the Middle Eocene Messelastur gratulator Peters, 1994 – a morphological link between owls (Strigiformes) and falconiform birds? // J. Vertebr. Paleontol. 2005b. V. 25. № 3. P. 635–645.
- Mayr G.* A small loon and a new species of large owl from the Rupelian of Belgium (Aves: Gaviiformes, Strigiformes) // Palaeontol. Z. 2009. V. 83. № 2. P. 247–254.
- Mayr G., Clarke J.* The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // Cladistics. 2003. V. 19. № 6. P. 527–553.
- Mayr G., Manegold A., Johansson U.S.* Monophyletic groups within “higher land birds” – comparison of morphological and molecular data // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2003. V. 41. № 4. P. 233–248.
- Mlikovský J.* Cenozoic birds of the World. Part 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.

- Mourer-Chauviré C.* Minerva antiqua (Aves, Strigiformes), an owl mistaken for an edentate mammal // Amer. Museum Novit. 1983. № 2773. P. 1–11.
- Mourer-Chauviré C.* Les Strigiformes (Aves) des phosphorites du Quercy (France): systematique, biostratigraphie et paléobiogeographie // Docum. Lab. Géol. Lyon. 1987. № 99. P. 89–135.
- Mourer-Chauviré C.* A large owl from the Palaeocene of France // Palaeontology. 1994. V. 37. Pt. 2. P. 339–348.
- Naish D.W., Dyke G.J.* Heptasteornis was no ornithomimid, troodontid, dromaeosaurid or owl: the first alvarezsaurid (Dinosauria: Theropoda) from Europe // N. Jb. Geol. Palaeontol. 2004. Bd 7. P. 385–401.
- Nessov L.A.* Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments // Natur. History Museum Los Angeles Co. Sci. Ser. 1992. № 36. P. 465–478.
- Olson S.L.* The fossil record of birds // Avian biology. V. 8 / Ed. D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes. N.Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–238.
- Raikow R.J.* Locomotor system // Form and function in birds. V. 3 / Ed. A.S. King, J. McLelland. L.: Acad. Press, 1985. P. 57–147.
- Rich P.V.* Tarsometatarsus of Protostrix from the mid-Eocene of Wyoming // Auk. 1982. V. 99. № 2. P. 576–579.
- Shufeldt R.W.* Further studies on fossil birds with description of new and extinct species // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1913. V. 32. Art. 16. P. 285–306.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E.* Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1990. 976 p.
- Sieradzki A.E., Johnson D.H., Radley P. et al.* Original literature describing the entire order of Strigiformes (extant and fossil genera, species and subspecies) 1758–2007. [http://www2.nrm.se/ve/birds/sape/GlobalOwlProject/Fossil\\_owls/Fossil.html](http://www2.nrm.se/ve/birds/sape/GlobalOwlProject/Fossil_owls/Fossil.html).
- Vickers Rich P., Bohaska D.J.* The World's oldest owl: a new strigiform from the Paleocene of Southwestern Colorado // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1976. № 27. P. 87–93.
- Vickers Rich P., Bohaska D.J.* The Ogygoptyngidae, a new family of owls from the Paleocene of North America // Alcheringa. 1981. V. 5. № 2. P. 95–102.
- Wetmore A.* The status of Minerva antiqua, Aquila ferox, and Aquila lydekkeri as fossil birds // Amer. Museum Novit. 1933. № 680. P. 1–4.
- Wetmore A.* Another fossil owl from the Eocene of Wyoming // Proc. US Nat. Museum. 1938. V. 85. № 3031. P. 27–29.
- Zelenkov N.V., Dyke G.J.* The fossil record and evolution of mousebirds (Aves: Coliiformes) // Palaeontology. 2008. V. 51. Pt. 6. P. 1403–1418.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–15. *Eostrix tsaganica* sp. nov., местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия, нижний эоцен: 1–5 – голотип ПИН, № 3104/129, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса: 1 – медиально, 2 – дорсально, 3 – латерально, 4 – плантарно, 5 – дистально; 6–10 – экз. ПИН, № 3104/147, проксимальный эпифиз левого тарзометатарзуса: 6 – проксимально, 7 – плантарно, 8 – медиально, 9 – дорсально, 10 – латерально; 11–15 – экз. ПИН, № 3104/801, дистальный эпифиз левого тибиготарзуса: 11 – дистально, 12 – каудально, 13 – медиально, 14 – краниально, 15 – латерально. Масштабная линейка 10 мм.

Фиг. 16–21. *Heterostrix tatsinensis* gen. et sp. nov., местонахождение Тащиин-Гол, Увэр-Хангайский аймак, Монголия, нижний олигоцен; голотип ПИН, № 3211/35, левый тарзометатарзус: 16 – медиально, 17 – дорсально, 18 – проксимально, 19 – латерально, 20 – плантарно, 21 – дистально. Масштабная линейка 25 мм.

**The First Fossil Owls (Aves: Strigiformes) from the Paleogene of Asia and a Review of the Fossil Record of Strigiformes**

**E. N. Kurochkin, G. J. Dyke**

The fossil record of owls (Strigiformes) is one of the most extensive among the neornithine birds, yet at the same time largely restricted geographically to Europe and North America. Various fossil owls are known from the Paleocene (ca. 60 Ma) to Recent. Here we present the first taxonomic description of new species of Paleogene owls from Asia, two new taxa from the Eocene and Oligocene of Mongolia. The anatomy of *Heterostrix tatsinensis* gen. et sp. nov., represented by a complete Early Oligocene tarsometatarsus, sheds light on the evolution of perching adaptations in these birds and expands the family diversity of this order. *Eostrix tsaganica* sp. nov. from the Early Eocene extend the known range of the protostrigid genus *Eostrix* into Asia (the other known species come from Europe and western North America). The paper also provides a review of the fossil record of owls, which gives evidence for the Late Cretaceous evolutionary radiation of this lineage. In spite of the absence of specimens from the Mesozoic, fossil owl collector-effort (since the 1860s) suggests that, in contrast to many other avian clades, the fossil record of these birds is complete enough for biological signal to be extracted.

**Keywords:** Strigiformes, Eostrigidae, *Eostrix tsaganica* sp. nov., Heterostrigidae fam. nov., *Heterostrix tatsinensis* gen. et sp. nov., Paleogene, Mongolia, Asia, Fossil record of owls.

