

УДК 551.782.12:568.26:598.252.1

НОВАЯ УТКА ИЗ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА МОНГОЛИИ И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ЭВОЛЮЦИИ УТОК В МИОЦЕНЕ

© 2012 г. Н. В. Зеленков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 18.05.2011 г.

Принята к печати 30.07.2011 г.

Из среднего миоцена местонахождения Шарга описана новая довольно крупная утка, *Chenoanas deserta* gen. et sp. nov., морфологически промежуточная между современными родами *Chenonetta* и *Tachyeres*. Обсуждается разнообразие утиных раннего и среднего миоцена. Отмечена ошибочность отнесения некоторых остатков утиных из среднего миоцена к роду *Mionetta*. Анализ распределения морфологических признаков плечевой кости у неогеновых и современных уток показывает, что наблюдаемое в настоящее время разнообразие утиных, вероятно, сложилось вследствие вымирания таксонов, сформировавшихся в олигоцене – раннем миоцене. Наблюдаемое распределение морфологических признаков в эволюции нырковых уток поддерживает представления о том, что не только формообразование, но и “эволюционное созревание” лежат в основе современного разнообразия.

Среднемиоценовое местонахождение Шарга – богатейшее из неогеновых местонахождений Монголии по таксономическому разнообразию птиц (Зеленков, Курочкин, 2010; Зеленков, 2011a). Гусеобразные (отряд *Anseriformes*) представлены в Шарге гусями (*Anserinae*), пеганковыми (*Tadorninae*) и утиными (*Anatinae*), при этом список последних включает несколько родов, среди которых преобладают вымершие (Зеленков, 2011a, б; Зеленков, Курочкин, 2012). Из Шарги известны как нырковые утки (роды *Sharganetta*, *Nogusunna* и *Protomelanitta*), так и не ныряющие утиные, относящиеся к вымершему роду *Mioquerquedula* и современным родам *Anas* и *Aix* (Зеленков, Курочкин, 2012).

Помимо ранее описанных таксонов утиных, в сборах из местонахождения Шарга имеются остатки еще одной довольно крупной утки, описание которой приведено в настоящей статье. Данная форма крупнее всех остальных *Anatinae* из данного местонахождения; она обладает морфологией, промежуточной между таковыми у современных родов *Chenonetta* и *Tachyeres*, и выделяется нами в новый род.

Анатомическая номенклатура (см. также: Зеленков, Курочкин, 2012) в настоящей работе приведена в соответствии с *Nomina Anatomica Avium* (Baumel et al., 1993), а также в ряде случаев по П. Бальману (Ballmann, 1969). Систематика гусеобразных дана по Б. Ливизи (Livezey, 1986) с некоторыми изменениями: так, савкам придается ранг подсемейства *Oxyurinae* (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009). В случае с примитивными представителями *Anatinae* (*Anatinae tribus inc. sedis sensu* Livezey,

1986), для упрощения используется таксон “*Cairini*”. Филогенетические исследования последних лет показали, что эта группа не монофилетична (Eo et al., 2009; Gonzalez et al., 2009; Worthy, 2009; Bulgarella et al., 2010), однако родственные отношения отдельных родов остаются не до конца выясненными. Материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

Автор очень признателен Т. Уорти за предоставленные фотографии и информацию о миоценовых утиных Новой Зеландии, а также С. Олсону и Дж. Дину за возможность работать с коллекциями современных птиц в Вашингтоне. Отдельную благодарность автор выражает Е.Н. Курочкину за замечания по тексту и содержанию статьи, в том числе, за предложение видового названия. Работа поддержана грантом РФФИ № 10-04-00575 и проектом “Сопряженная эволюция ландшафтов и биоты в кайнозое” Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”.

О Т Р Я Д ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820

ПОДСЕМЕЙСТВО ANATINAE LEACH, 1820

Род *Chenoanas* Zelenkov, gen. nov.

Название рода – от современных родов утиных *Chenonetta* и *Anas*.

Типовой вид – *Chenoanas deserta* sp. nov.

Диагноз. Высота *caput humeri* в каудальном профиле по крайней мере в два раза превышает его ширину, дистальный край *caput humeri* в своей дорсальной части незначительно вогнут и не силь-

но нависает над *fossa pneumotricipitalis dorsalis*; *incisura carpitatis* формирует не глубокую, но хорошо заметную вырезку в проксимальном крае кости при виде с краниальной стороны; *tuberculum dorsale* субтреугольной формы, его проксимальная часть приподнята и находится на одном уровне с *caput humeri*, а дистальная половина практически слита с каудальной поверхностью кости или возвышается над ней незначительно; *impressio coracobrachialis* явственно выраженное; *fossa pneumotricipitalis ventralis* глубокая и хорошо пневматизирована, ее входное отверстие ориентировано дистокаудально; дорсальная поверхность *crista deltopectoralis* незначительно вогнутая; стержень кости на уровне *crista bicipitalis* треугольный в сечении.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. *Chenoanas* отличается от *Dendrocygna* и *Thalassornis* субтреугольным *tuberculum dorsale* с несколько опущенным дистальным краем и слабовогнутой дорсальной поверхностью *crista deltopectoralis*. От *Stictonetta* отличается несколько вогнутым дистальным краем *caput humeri* и опущенным на уровень каудальной поверхности кости субтреугольным *tuberculum dorsale*. От *Anserinae*, *Tadorninae* и *Chenonetta* отличается вытянутым дорсовентрально в каудальном профиле *caput humeri*. У *Anserinae* и *Tadorninae* высота *caput humeri* менее чем в два раза превышает ее ширину. От *Chenonetta* также отличается тем, что *caput humeri* нависает над *fossa pneumotricipitalis dorsalis*. От *Callonetta* отличается наличием вогнутого дистального края *caput humeri*, наличием хорошо выраженного *impressio coracobrachialis* и субтреугольным *tuberculum dorsale*.

От современных *Oxyura* и ископаемых миоценовых родов *Manuherikia*, *Dunstanetta* и *Mionetta* отличается пневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis*. От *Mionetta* и *Manuherikia* также отличается слабо вогнутой дорсальной поверхностью *crista deltopectoralis*. От *Mionetta*, кроме того, отличается слегка вытянутым субтреугольным *tuberculum dorsale* с несколько опущенным дистальным краем. От *Dunstanetta* также отличается тем, что *caput humeri* нависает над *fossa pneumotricipitalis dorsalis* (Worthy, Lee, 2008).

От *Matanas* из раннего миоцена Новой Зеландии (Worthy et al., 2007) отличается слабо выступающим *tuberculum dorsale* и хорошо выраженной вырезкой в дорсокаудальном крае *caput humeri*.

От *Tachyeres*, *Oxyura* и всех *Anatinae* отличается *tuberculum ventrale*, практически не нависающим над *fossa pneumotricipitalis ventralis*, за счет чего входное отверстие этой ямки выглядит широко раскрытым и ориентированным дистокаудально. У *Tachyeres* и *Anatinae* *tuberculum ventrale* массивный и нависает над *fossa pneumotricipitalis ventralis*, существенно ограничивая размеры входного отверстия этой ямки, в результате чего отверстие ста-

новится ориентированным в значительной мере дистально.

От *Anatinae* также отличается субтреугольным и приподнятым над каудальной поверхностью кости *tuberculum dorsale* и хорошо выраженным *impressio coracobrachialis*. Помимо этого, *Chenoanas* отличается от представителей триб *Mergini* и *Aythiini* пневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis*, а от *Anatini* и “*Cairinini*” – треугольным в поперечном сечении на уровне *crista bicipitalis* стержнем.

З а м е ч а н и я. Кроме проксимальных фрагментов плечевых костей, из типового местонахождения известен фрагмент коракоида, который мы относим к *Chenoanas* на основании сходных размеров и сходства с примитивными *Anatinae*. Данный коракоид (экз. ПИН, № 4869/57) характеризуется сильно вогнутой *sulcus m. supracoracoideus* и нависающим над ним *tuber brachialis*. Кроме того, *processus acrocoracoideus* у экземпляра из Шарги практически не отклонен медиально, что также характерно для примитивных *Anatinae*. Этим признаком коракоид *Chenoanas* хорошо отличается от коракоидов, относимых к миоценовому роду *Matanas* (Worthy et al., 2007).

Наиболее характерные признаки плечевой кости *Chenoanas* – пневматизированная *fossa pneumotricipitalis ventralis*, треугольный в поперечном сечении стержень и несколько приподнятый субтреугольный *tuberculum dorsale*. Пневматизированная *fossa pneumotricipitalis ventralis* – примитивное состояние для кроновой группы *Anatidae* (не пневматизированная *fossa* характерна для эоцен-олигоценных *Romainvillinae*: Mayr, 2009), встречающееся у *Dendrocygnae*, *Anserinae*, *Tadorninae* и сохраняющееся из *Anatinae* у *Anatini* и “*Cairinini*”. Треугольный в поперечном сечении стержень характерен для *Dendrocygnae*, *Tadorninae*, а из *Anatinae* – для *Mergini*, *Aythiini* и некоторых ископаемых *Oxyurinae* (Worthy, Lee, 2008). *Tuberculum dorsale* у примитивных утиных округлый и заметно возвышается над каудальной поверхностью (например, у *Dendrocygnae* и олигоцен-миоценовой *Mionetta*). У *Anatinae* этот бугорок сильно вытянутый и опущен на уровень каудальной поверхности кости, в то время как у *Tadorninae* и *Chenonetta* он имеет промежуточную морфологию.

Хотя *Chenoanas* демонстрирует сходство с *Tadorninae* в строении *tuberculum dorsale*, для *Tadorninae* характерен расширенный в каудальном профиле *caput humeri*, в то время как у *Chenoanas* головка плечевой кости вытянута дорсовентрально, как у *Anatinae*. У современных родов *Chenonetta* и *Callonetta* головка имеет промежуточную морфологию. Эти два рода традиционно помещаются в *Anatinae*, но молекулярные данные свидетельствуют в пользу сближения обоих родов (Sraml et al., 1996) или только *Callonetta* (Bulgarella et al., 2010) с *Tadorninae*. Кладистический анализ морфо-

логических признаков помещает род *Chenonetta* между *Tadorninae* и *Anatinae* (Worthy, 2009). *Chenonetta*, действительно, имеет характерный для *Tadorninae* треугольный в сечении стержень и расширенный *caput humeri*. *Chenoanas*, в отличие от *Chenonetta*, имеет вполне типичную для *Anatinae* головку плечевой кости и, вероятно, представляет собой промежуточное звено между *Tadorninae* и *Anatinae*. Наличие промежуточных форм в современной фауне, таких как *Chenonetta* и *Callonetta*, по-видимому, свидетельствует об отсутствии четких границ между этими подсемействами.

Из *Anatinae* *Chenoanas* ближе всего южноамериканским уткам-пароходам *Tachyeres*, которые по молекулярным данным объединяются с другими южноамериканскими утками *Amazonetta*, *Speculana* и *Lophonetta* в качестве сестринской группы по отношению к *Anas* (Bulgarella et al., 2010). С родом *Tachyeres* *Chenoanas* сближает наличие субтреугольного *tuberculum dorsale*, несколько приподнятого над поверхностью кости, а также не отклоненного медиально *processus acroscoracoideus* коракоида. Тем не менее треугольный в поперечном сечении стержень и положение *tuberculum ventrale* указывают на большую примитивность *Chenoanas* по сравнению с *Tachyeres*. Кроме того, *Chenoanas* отличается от всех *Anatinae* широкой раскрытой *fossa tricipitalis ventralis*.

Среди ископаемых форм *Chenoanas* близка новозеландскому раннемиоценовому роду *Matanas*, но отличается от него, кроме указанных в диагнозе признаков, не отклоненным медиально *processus acroscoracoideus* коракоида. Для *Matanas* характерен выступающий *tuberculum dorsale* (как у *Tadorninae*) и несколько более расширенная в каудальном профиле *caput humeri* – несомненно, примитивные признаки. Среди ближайших современных родственников *Matanas* указывается род *Chenonetta* (Worthy et al., 2007), в то время как *Chenoanas* морфологически более продвинуто.

К *Chenoanas* или близкому роду может быть отнесен *Anas sansaniensis* Milne-Edwards, 1867, известный из среднего миоцена Франции и предположительно из низов верхнего миоцена Австрии (Cheneval, 1987; Göhlich, 2009). Систематическое положение этой довольно крупной утки остается неясным: И. Мликовский (Mlíkovský, 2002) и Т. Уорти (Worthy, 2008) посчитали сомнительным принадлежность данного вида к роду *Anas*. Мы полностью согласны с Уорти (Worthy, 2008) в том, что дистальный конец тибиятарзуса, обозначенный лектотипом данного вида, не позволяет отличить род *Anas* от ряда других родов утиных. Новый диагноз вида Ж. Шеневаля (Cheneval, 1987, 2000) основан на подробном сравнении *A. sansaniensis* с видами рода *Anas* и, следовательно, неинформативен в случае, если этот вид оказывается за пределами *Anas*. Кажется рациональным считать *Anas san-*

saniensis Milne-Edwards, 1868 *nomen dubium* до уточнения статуса и переописания данной формы.

Chenoanas deserta Zelenkov, sp. nov.

Название вида от *desertus* *lat.* – пустынный.

Голотип – ПИН, № 4869/196, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

Описание (рис. 1, 2). Крупная утка, размером с современную *Anas platyrhynchos*. Голотип представляет собой хорошо сохранившийся проксимальный эпифиз плечевой кости с основанием стержня. *Crista deltopectoralis* обломан в своей середине, *crista bicipitalis* практически целый. См. также диагноз рода.

Размеры в мм. Коракоид: длина краниального эпифиза от каудального края *cotyla scapularis* – 14.5; высота *facies articularis humeralis* – 5.9; ширина стержня – 5.0. Плечевая кость: ширина проксимального эпифиза – 19.4; высота *caput humeri* – 6.7.

Сравнение. В роде *Chenoanas* один вид.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4869/57, краниальный фрагмент правого коракоида из типового местонахождения.

* * *

Anatidae gen. indet. Из Шарги также известно два карпометакарпуса (экз. ПИН, №№ 4869/59, 205), которые по относительным размерам могут относиться к *Chenoanas deserta* gen. et sp. nov. или к *Aix praecleara* Zelenkov et Kurochkin, 2012, а также три фрагмента коракоидов (экз. ПИН, №№ 4869/18, 50, 51), фрагменты грудины (экз. ПИН, № 4869/9, 201), лучевой кости (экз. ПИН, № 4869/213) и базальной фаланги большого пальца крыла (экз. ПИН, № 4869/98), принадлежавшие довольно крупным уткам. Два карпометакарпуса различаются морфологически: экз. ПИН, № 4869/59 имеет заметно более глубокие ямки на вентральной поверхности проксимального эпифиза и сильно развитую ямку на дорсальной поверхности, в основании *os metacarpale alulare*. Ямка на дорсальной поверхности у экз. ПИН, № 4869/205 не развита, что также встречается у *Anas*. Отнести оба фрагмента с определенной долей уверенности к тому или иному таксону не удается.

Коракоиды (экз. ПИН, №№ 4869/18, 50, 51) по размеру сходны с таковым *Ch. deserta*, но отличаются вытянутым удлиненным *impressio lig. acroscoraco-humeralis*, отсутствием глубокой ямки в крани-

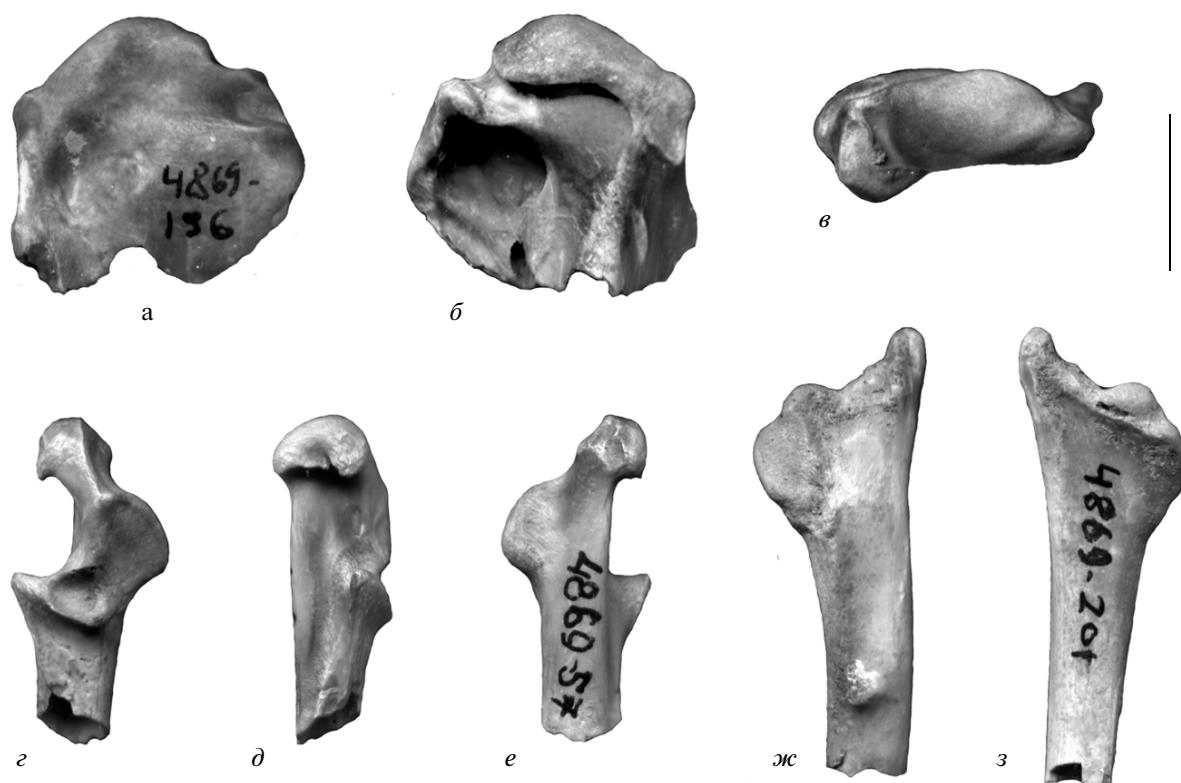


Рис. 1. Миоценовые утиные: *a–e* – *Chenoanas deserta* gen. et. sp. nov.: *a–в* – голотип ПИН, № 4869/196, проксимальный фрагмент левой плечевой кости: *a* – с краниальной стороны, *б* – с каудальной стороны, *в* – с проксимальной стороны; *г–е* – экз. ПИН, № 4869/57, краниальный фрагмент правого коракоида: *г* – с дорсолатеральной стороны, *д* – с медиальной стороны, *е* – с вентральной стороны; *ж, з* – *Anatidae* gen. indet., экз. ПИН, № 4869/201, краниальный фрагмент левой лопатки: *ж* – с латеральной стороны, *з* – с медиальной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.

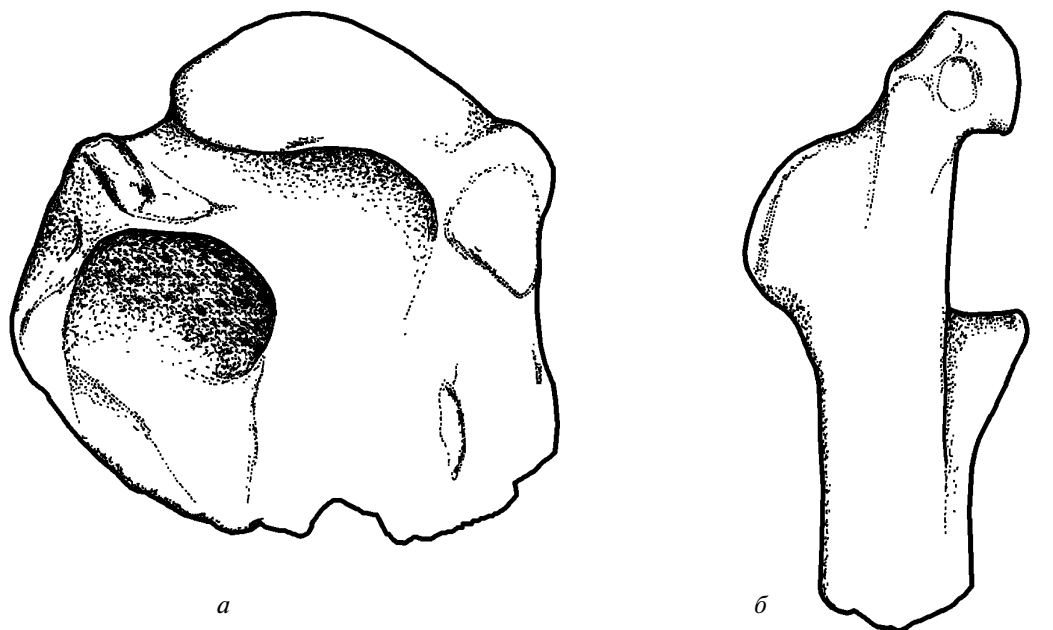


Рис. 2. *Chenoanas deserta* gen. et. sp. nov.: *a* – голотип ПИН, № 4869/196, проксимальный фрагмент левой плечевой кости с каудальной стороны; *б* – экз. ПИН, № 4869/57, краниальный фрагмент правого коракоида с вентральной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.

альной части *sulcus supracoracoideus* и, таким образом, сильно нависающего над ней *tuber brachialis*, а также не выраженностью каудального обрамления *cotyla scapularis* и некоторой заостренностью *facies articularis humeralis*. По-видимому, данные экземпляры принадлежали довольно крупной утке, филогенетически более близкой к современным *Anas*, чем *Ch. deserta*. Наличие в Шарге еще одной формы довольно крупных уток, помимо *Ch. deserta* и *Aix graesclara*, не позволяет с уверенностью определить принадлежность фрагментов грудины, лопаток, лучевой кости и фаланги большого пальца крыла, имеющих сходную морфологию у уток. По относительным размерам все эти фрагменты соответствуют голотипу *Ch. deserta*.

Разнообразие ранне- и среднемиоценовых уток

К настоящему моменту из среднего миоцена местонахождения Шарга известно 6 родов и видов уток (см. также Зеленков, 2011б; Зеленков, Курочкин, 2012): подобное родовое разнообразие одних только уток (не включая *Anserinae* и *Tadorninae*) превосходит таковое в других неогеновых местонахождениях с птицами и существенно дополняет наши знания об эволюции и разнообразии уток в раннем неогене.

Несомненные утиные современного типа (кроновая группа *Anatidae*) появляются в палеонтологической летописи в раннем олигоцене (Mayr, Smith, 2001). В позднем олигоцене утки представлены родами *Pinpanetta* Worthy, 2009 и *Australotadorna* Worthy, 2009 в Австралии и родом *Mionetta* Livezey et Martin, 1988 во Франции (Mourer-Chauviré et al., 2004; Worthy, 2009). *Anatidae* современного типа известны также из верхнего олигодена Казахстана и Аргентины (Курочкин, 1968; Agnolin, 2004); отнесение других олигоценовых уток (например, *Romainvillinae*) к кроновой группе *Anatidae* остается под вопросом (Mayr, 2009). Из олигодена и раннего миоцена известны крупные *Anatidae*, однако обзор гусиных (*Anserinae*) и других крупных утиных не входит в задачи данной работы.

Лучше всего изученный из раннемиоценовых утиных род *Mionetta* был предложен Б. Лайвизи и Л. Мартином (Livezey, Martin, 1988) для утки *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863, известной по многочисленным остаткам из местонахождения Сен-Жеран-ле-Пюи во Франции, а также из ряда других местонахождений раннего миоцена Франции, Германии и Чехии. К роду *Mionetta* были отнесены виды *A. consorbina* Milne-Edwards, 1867 из Сен-Жеран-ле-Пюи, отличающаяся от *A. blanchardi* несколько более крупным размером, и мелкая утка *A. natator* Milne-Edwards, 1867, также известная из раннего миоцена Франции, Германии и Чехии. Иногда предполагается, что *M. consorbina* представляет собой всего лишь крупных индивидов

M. blanchardi (Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002), однако эти виды отличаются морфологически (Cheneval, 1983; Mourer-Chauviré, 2008). Систематическое положение *M. natator* остается неясным; ряд костей из Сен-Жеран-ле-Пюи, относимых к этому виду, может быть неверно определен (Mlíkovský, 2002), в то время как ревизия остальных материалов не проводилась. За пределами Европы в раннем миоцене род *Mionetta* найден пока только в Намибии (Mourer-Chauviré, 2008).

Хотя род *Mionetta* неоднократно указывался также из среднего миоцена, некоторые из определений очевидно ошибочны: так, относимая к *M. blanchardi* плечевая кость из местонахождения Крединта (зона MN 8) в Румынии демонстрирует (судя по изображению) не характерные для *Mionetta* пропорции (утолщенный стержень и общую укороченность), заметно более массивную *caput humeri*, а также заметно выдающийся дорсально *epicondylus dorsalis* (Kessler, 1992). Коракоид из того же местонахождения отличается от коракоида *Mionetta* из Сен-Жеран-ле-Пюи формой *sulcus m. supracoracoideus* и наклоненным *processus acrocoracoideus* (у *Mionetta* *processus acrocoracoideus* ориентирован параллельно стержню). Э. Хайцман и А. Хессе (Heizmann, Hesse, 1995) не подтверждают присутствие остатков *Mionetta* в местонахождении Штайнхайм (зона MN 7) в Германии. Тем более сомнительно выглядят более поздние позднемиоценовые и плиоценовые европейские находки (Mlíkovský, 2002). *Mionetta blanchardi* из местонахождения Зандельцгаузен в Южной Германии (зона MN 5), в целом, имеет характерную для этого вида морфологию плечевой кости, но отличается необычным строением *fossa pneumaticipitalis ventralis* (Göhlich, 2002), что может указывать на ее обособленный видовой статус. Очень мелкий *M. natator* из того же местонахождения, судя по строению плечевой кости и коракоида, должен быть отнесен к отдельному роду, чья близость к *Mionetta* неочевидна (см. ниже). *M. blanchardi* также указан из зоны MN 5 Чехии (Mlíkovský, 2003), но изображений костей не приведено. Очень сомнительна находка *Mionetta* в зоне MN 6 в Венгрии (Gál et al., 2000): лопатка из местонахождения Матразолош отличается от таковой *M. blanchardi* мелким *tuber brachialis* и слабо выдвинутым дорсально акромионом. Предполагалось также, что к *Mionetta* следует относить "*Aythya*" *chauvirae* Cheneval, 1987 из среднего миоцена (MN 6) Франции (Worthy et al., 2007; Worthy, 2008), но более вероятным кажется близость "*Aythya*" *chauvirae* к одной из примитивных уток, известных из Шарги. Таким образом, на сегодняшний день нет доказательств присутствия *Mionetta* в отложениях, более поздних, чем зона MN 5. Исчезновение данного рода в Европе на рубеже лангия-серавалля может быть связано с глобальным похолоданием, имев-

шим место в конце лангия, 15–13.5 млн. л. н. (Flower, Kennett, 1994).

В настоящее время общепринято, что *M. blanchardi* филогенетически близок к североамериканскому таксону *Dendrochen robusta* A. Miller, 1944, описанному по плечевой кости из нижнего миоцена Южной Дакоты. Шеневаль (Cheneval, 1983) отнес *M. blanchardi* к роду *Dendrochen* и поместил оба вида в современное подсемейство свистящих уток *Dendrocygnae* — одному из наиболее примитивных среди подсемейств ныне живущих утиных. Позднее Лайвизи и Мартин (Livezey, Martin, 1988) поместили роды *Mionetta* и *Dendrochen* в отдельное подсемейство *Dendrocheninae*, более продвинутое, по их мнению, чем *Dendrocygnae*, но более примитивное, чем современный австралийский род утиных *Stictonetta*. По результатам кладистического анализа остеологических признаков *Mionetta* помещается в основание филогенетического ствола савковых, включающего представителей современного подсемейства *Oxyurinae*, а также *Stictonetta*, *Thalassornis*, *Malacorynchus* и ряд ископаемых таксонов (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009). Предполагаемая плечевая кость представителя *Dendrocheninae* (*Oxyurinae sensu* Worthy, Lee, 2008) известна из верхнего миоцена Аргентины (Noriega, 1995).

Шеневаль (Cheneval, 1987) предположил, что к роду *Dendrochen* может относиться мелкая утка *Anas* (“*Querquedula*”) *integra* A. Miller, 1944 из раннего миоцена Южной Дакоты (США). Т. Уорти и М. Ли (Worthy, Lee, 2008) также поместили эту форму в подсемейство *Oxyurinae* в расширенном понимании (см. выше). Однако судя по изображению, коракоид “*Anas*” *integra* очень сходен с коракоидом современных *Anas*, в то время как коракоид *M. blanchardi* сильно отличается от такого речных уток (см. напр., Livezey, Martin, 1988). Не исключено, что североамериканский *A. integra* и европейский *M. natator* могут принадлежать к другому роду утиных (?*Mioquerquedula*), филогенетически близкому “*Cairinini*” или *Anas*, однако такое заключение требует специального исследования.

Особого внимания заслуживает довольно крупная утка “*Anas*” *oligocaena* Tugarinov, 1940, описанная из раннего миоцена (первоначально — олигоцена) Приаралья (о возрасте данного местонахождения см.: Lopatin, 2004). И. Мликовский и П. Швец (Mlíkovský, Švec, 1986) поместили этот вид в род *Dendrochen*. Голотип *A. oligocaena* представляет собой дистальную половину плечевой кости, строение которой исключает возможность отнесения этого вида к *Dendrochen* и родство с *Mionetta*, но в то же время указывает на близость этого вида к современным “*Cairinini*” и, в особенности, к роду *Aix* (Зеленков, Курочкин, 2012). К этой эволюционной линии утиных, по нашим представлениям, может быть также отнесен *Matanas enrighti*

Worthy et al., 2007 из верхов нижнего миоцена Новой Зеландии.

Раннемиоценовые пеганковые (*Tadorninae*) представлены родом *Miotadorna* Worthy et al., 2007 из Новой Зеландии (Worthy et al., 2007). Систематическое положение еще одного вида утки, *Anas luederitzensis* Lambrecht, 1929, описанного по проксимальному фрагменту плечевой кости из раннего миоцена Южной Африки, остается неясным (Worthy, 2008). Неясно также филогенетическое положение утратившей способность к полету раннемиоценовой утки *Sayaoa Tonni* et al., 1979 из Аргентины (Noriega et al., 2008); строение плечевой кости указывает на примитивность данной формы. Еще одна примитивная утка (род *Ankonetta*) неясного филогенетического положения (сочетающая признаки *Dendrocygnae*, *Tadorninae* и *Anserinae*) недавно была описана по фрагментам тарзометатарзуса из нижнего-среднего миоцена Аргентины (Cenizo, Agnolín, 2010).

Таким образом, на рубеже олигоцена-миоцена и в раннем миоцене существовали как минимум три эволюционные линии уток: *Oxyurinae*, *Tadorninae*, а также примитивные *Anatinae*, представленные родами *Matanas*, “*Anas*” *oligocaena* и мелкими утками “*Mionetta*” *natator* и “*Anas*” *integra* (табл. 1).

Вопрос существования в среднем миоцене Центральной Азии представителей *Oxyurinae* остается открытым. Описанные из Шарги ископаемые роды *Sharganetta* и *Nogusunna* демонстрируют определенное сходство с примитивными *Oxyurinae* (например, *Manuherikia*) в строении плечевой кости (Зеленков, 2011б). И хотя отнести коракоиды из Шарги к одному из известных из этого местонахождения родов не удается, все экземпляры коракоидов отличаются от таковых *Oxyura* и *Manuherikia* и более сходны с коракоидами “*Cairinini*”. С другой стороны, представители *Oxyurinae sensu* Worthy, Lee, 2008 характеризуются довольно разнообразным строением коракоида (см. напр., Pinpanetta). На наш взгляд, *Sharganetta* и *Nogusunna*, будучи по большинству признаков более продвинутыми, чем *Mionetta*, могут представлять отдельную филогенетическую ветвь уток, более родственную, судя по строению коракоидов из Шарги, *Anatinae* (Зеленков, 2011б). Наличие в Центральной Азии уток, не родственных *Oxyurinae*, поддерживается также находкой в раннем миоцене Казахстана “*Anas*” *oligocaena*.

Настоящие *Anatinae* в среднем миоцене Шарги представлены ископаемыми родами *Anas*, *Chenoanas* gen. nov. и *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012. К примитивным *Anatini* могут относиться *M. velox* и *A. sansaniensis* из Европы, а также, возможно, ряд других утиных, описанных в составе рода *Anas*. Точное филогенетическое положение *Chenoanas* пока остается неясным, можно сказать лишь, что эти утки были более примитив-

Таблица 1. Стратиграфическое распределение уток в верхнем олигоцене—миоцене (Dendrocygninae, Anserinae и другие крупные Anatidae не включены). При составлении таблицы использованы данные публикаций: Зеленков, Курочкин, 2012; Miller, 1944; Alvarez, Olson, 1978; Yeh, 1980; Cheneval, 1983, 1987, 2000; Olson, 1985; Becker, 1987; Livezey, Martin, 1988; Cheneval et al., 1991; Heizmann, Hesse, 1995; Gal et al., 1998-1999, 2000; Olson, Rasmussen, 2001; Göhlich, 2002; Mikovský, 2002, 2003; Mourer-Chauviré et al., 2004; Mourer-Chauviré, 2008; Noriega et al., 2008; Worthly et al., 2007, 2008; Worthly, 2008, 2009; Kessler, 2009; Mayr, 2009; Cenizo, Agnolín, 2010

	Охуцинае		Tadorninae	Anatinae		Anatidae incertae sedis
	традиционные (ныряющие)	sensu Worthly, Lee, 2008		Mergini, Aythiini и базальные представители	Anatini	
Средний миоцен	“Охуца” doksana (Чехия)	Mionetta blanchardi (Европа)	Tadorna sp. (Монголия, Германия) Tadorninae gen. indet. (США, Таиланд)	Protomelanitta gracilis (Монголия) Ocyronessa shotwelli ¹ (США) “Mergus” miscellus (США) “Mergus” minor (Венгрия) “Mergus” sp. (Германия) “Clangula” matraensis (Венгрия) “Vucserphala” sp. (Венгрия)	Anas sororata (Монголия) ?Anas (США) Aix praecleara (Монголия) Mioquerquedula minutissima (Монголия) Mioquerquedula velox (Европа) Chenoanas deserta (Монголия) “Anas” sansaniensis (Европа)	Aythya chauvirae (Франция) Sinanus diatomas (Китай) Shaiganetta mongolica (Монголия) Nogusnna conflictoidea (Монголия)
Нижний миоцен	Manuhgerikia lacustrine (Новая Зеландия) Manuhgerikia minuta (Новая Зеландия) Manuhgerikia douglasi (Новая Зеландия)	Dendrochen robusta (США) Mionetta blanchardi (Европа) Mionetta consorbina (Европа) Mionetta sp. (Намибия) Dunstanetta johnstoneolum (Новая Зеландия)	Miotadorna sanctibathansi (Новая Зеландия)		“Aix” oligosaena (Казахстан) “Anas” integra (США) Matanas enrighti (Новая Зеландия)	“Mionetta” natator (Европа) “Anas” lucderitzensis (ЮАР) Сауао bruneti (Аргентина) Ankonetta lariestrai (Аргентина) Limicolavis pluvianellus (США)
Верхний олигоцен		Mionetta blanchardi (Европа) Pipranetta tedfordi (Австралия) Pipranetta vickersichae (Австралия) Pipranetta fromensis (Австралия)	Australotadorna aleswilsoni (Австралия)	“Somateria” sp. (Казахстан)		“Mionetta” natator (Европа) Teleornis impressus (Аргентина)

¹ Ocyronessa shotwelli описана из среднего-верхнего миоцена.

ны морфологически, чем современные *Anas* и “*Cairinini*”, с которыми их сближает пневматизированная *fossa pneumaticipitalis ventralis*. *Chenoanas*, как и более древний новозеландский род *Matanas*, еще сохраняют ряд черт, сближающих их с более примитивными *Tadorninae* (Worthy et al., 2007; наши данные). Более продвинутые “*Cairinini*” известны из среднего миоцена Шарги (*Aix graeclara*) и верхнего миоцена Чехии (“*Dendronessa*” sp.).

Замечания об эволюции нырковых уток

Палеонтологическая летопись нырковых уток примечательна. Предполагается, что в раннем миоцене доминирующей группой утиных были *Oxyurinae*, наиболее примитивные представители которых (например, ископаемые роды *Mionetta* и *Pinpanetta*, а также современный род *Stictonetta*) еще не были адаптированы к нырянию (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009). Древнейшая ныряющая утка, принадлежащая к этой кладе, найдена в верхах нижнего миоцена Новой Зеландии (род *Manuherikia*). Филогенетическое положение еще одной нырковой утки, утратившей способность к полету *Sayaoa bruneti* Tonni, 1979 из раннего миоцена Аргентины (Noriega et al., 2009), остается неясным.

Древнейшая находка нырковых уток современного типа происходит из верхнего олигоцена Казахстана и представлена дистальным фрагментом локтевой кости, отнесенным к современному роду *Somateria* (Курочкин, 1968). Переизучение данного образца показало его несомненную близость к нырковым уткам из трибы *Mergini* и роду *Somateria*, в частности, однако фрагментарность находки не позволяет с полной уверенностью относить ее к современному роду (Е.Н. Курочкин, личн. сообщение). Из континентальных отложений среднего миоцена Центральной Азии известен ископаемый род нырковых уток *Protomelanitta*, близкий к современным *Mergini*, однако еще не достигший эволюционного уровня современных представителей этой трибы. По строению тарзометатарзуса *Protomelanitta* удивительно схож с современными *Mergini*, однако строение плечевой кости указывает на его базальное положение (Зеленков, 2011б).

Из верхнего миоцена Китая по проксимальному фрагменту плечевой кости описана нырковая утка *Aythya shihuibas* Hou, 1985, для голотипа которой, судя по фотографии (Fossil..., 2003), характерна узкая в каудальном профиле *caput humeri*, не встречающаяся у *Aythya*, но также характерная для рода *Protomelanitta* (рис. 3). Таким образом, *A. shihuibas* может быть перемещен в род *Protomelanitta* в качестве *Protomelanitta shihuibas*. *P. shihuibas* отличается от *P. gracilis* из среднего миоцена Монголии сдвинутым дорсально *tuberculum ventrale* (как у современных *Mergini* и *Aythya*); морфология *tuberculum dorsale* у *P. shihuibas* демонстрирует промежуточное состояние между таковым у *Protomel-*

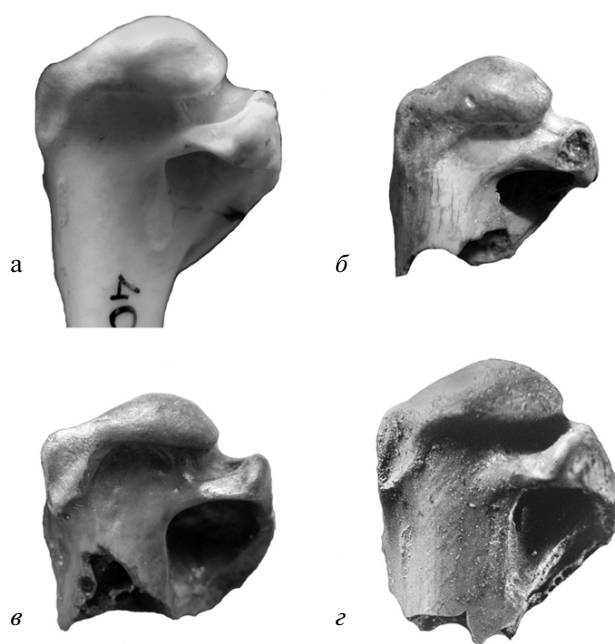


Рис. 3. Проксимальные части плечевых костей некоторых Anatidae с каудальной стороны: а – *Aythya affinis* (Eyton, 1838), современный; б – *Anas* cf. *A. pullulans* Brodtkorb, 1963, экз. ПИН, № 3222/50; нижний плиоцен, местонахождение Хиргис-Нур 2, Монголия; в – *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011, голотип ПИН, № 4869/151; средний миоцен, местонахождение Шарга, Монголия; з – *Protomelanitta shihuibas* (Hou, 1985), голотип; верхний миоцен, местонахождение Шихуибас, Китай (по: Fossil..., 2003). Длина масштабной линейки 1 см.

anitta, с одной стороны, и современных *Mergini* и *Aythya*, с другой.

Предполагаемые *Mergini* найдены также в среднем-верхнем миоцене Северной Америки (“*Mergus*” *miscellus*, *Ocyplonessa* (“*Histrionicus*”) *shotwelli*; Brodtkorb, 1961; Alvarez, Olson, 1978) и Восточной Европы (“*Clangula*”, “*Mergus*”: Gál et al., 1998–1999, 2000; Heizmann, Hesse, 1995). Интересно, что в морских отложениях среднего миоцена нырковые утки подобного морфологического типа отсутствуют – в частности, они не найдены в формации Пунго местонахождения Ли-Крик-Майн (Olson, Rasmussen, 2001).

Кардинальным образом меняется палеонтологическая летопись нырковых уток в верхнем миоцене – нижнем плиоцене. В отложениях нижнего плиоцена Ли Крик Майн нырковые утки из трибы *Mergini* представлены очень богато (Olson, Rasmussen, 2001). В этом же интервале (верхний миоцен–нижний плиоцен) в континентальных отложениях Монголии появляются настоящие нырки из рода *Aythya* (не известные до верхнего миоцена), а *Mergini* полностью исчезают, и с этого уров-

Таблица 2. Распределение признаков проксимальной части плечевой кости у некоторых неогеновых и современных утиных

	Dendrocygna и Thalassornis	Современные Oxyura	Современные Anatinae	Mionetta	Manuherikia (базальные Oxyurinae)	Sharganetta	Stictonetta	Nogusunna	Protomelanitta
Tuberculum dorsale опущен	–	+	+	–	–	–	–	+/-	+
Tuberculum dorsale вытянутый	–	+	+	–	–	–	–	+/-	+
Не вогнутая дорсальная поверхность crista deltopectoralis	–	+	+	–	–	+	+/-	+	+
Хорошо выраженный диафизный гребень отсутствует	–	+	+	–	–	+/-	+/-	–	+/-
Tuberculum ventrale ориентирован дистокаудально, закрывает fossa pneumotricipitalis ventralis	–	+	+	–	+	–	–	–	–

ня практически не обнаруживаются в континентальных отложениях.

Можно предложить следующее объяснение наблюдаемому распределению нырковых уток: в среднем миоцене, когда климат в Евразии был достаточно гумидным, богатые животной пищей континентальные водоемы Евразии и Северной Америки были населены нырковыми утками типа *Protomelanitta* и *Ocyplonessa*. С нарастанием аридности в конце миоцена какие-то из этих утиных были вынуждены осваивать более кормные морские местообитания. Важную роль в данном процессе могло сыграть предполагаемое увеличение продуктивности Мирового океана, вызванное установлением около 8 млн. л. н. в Азии муссонного режима и, как следствие, глобальным увеличением сноса в океан некоторых элементов, в первую очередь, фосфора (Filippelli, 1997). Именно с этим историческим эпизодом может быть связано формирование *Mergini* современного типа. Ранее С. Олсон (Olson, 1984), отметив возможную связь роста разнообразия морских птиц с увеличением продуктивности океана в позднем миоцене, предположил, что в это время ареалы ряда северных видов могли значительно сдвинуться на юг.

О возможности непосредственного родства среднемиоценовых нырковых уток и современных *Mergini* говорит их сходная морфология. Одновременно с исчезновением во внутренних водоемах примитивных нырковых уток в конце миоцена здесь появляются *Aythya* – возможно, они представляют собой сильно видоизменившихся в результате адаптации к изменяющимся условиям среды потомков примитивных *Mergini*, но также может быть, что эти две группы нырков не связаны по линии предок – потомок. *Aythya spatiosa* Kuro-

chkin, 1976 из раннего плиоцена Монголии демонстрирует промежуточную морфологию между *Aythini* и *Mergini* в строении бедренной кости (Зеленков, 2011a) и тибиотарзуса, что поддерживает гипотезу о родственных отношениях между трибами *Aythini* и *Mergini*. Промежуточную морфологию также демонстрирует позднемиоценовый *P. shihibas* (см. выше). У раннеплиоценовых *Aythya* обнаружен высокий *tuberculum dorsale* (Зеленков, 2011a), что указывает на то, что предки *Aythini*, даже если они не относились к примитивным *Mergini*, обладали чертами в строении плечевой кости схожими с таковыми у некоторых современных примитивных уток (напр., *Stictonetta*) и нырковых уток среднего миоцена, например *Protomelanitta* (см. ниже).

Параллельная эволюция структур плечевой кости

Анализ распределения морфологических признаков у ныне живущих и раннеогеновых уток показывает, что наблюдаемое ныне распределение прогрессивных и примитивных признаков еще не было достигнуто в раннем-среднем миоцене. Хорошим примером может служить плечевая кость, распределение признаков которой показано в табл. 2. Плечевая кость – хороший маркер эволюционной продвинутости гусеобразных, и считается одним из наиболее подходящих элементов с точки зрения филогенетического сигнала (Woolfenden, 1961; Worthy, 2008). Как видно из табл. 2, доминирующие в современной фауне утиные подсемейства *Anatinae* (включающие разнообразных современных уток нескольких триб) и филогенетически удаленные от них *Oxyura* (Ео et al., 2009; Gonzalez et al., 2009) характеризуются сходным набором прогрессивных признаков, отличающим их

от примитивных *Dendrocygna* и *Thalassornis*. В то же время миоценовые роды демонстрируют либо более или менее полный комплекс примитивных признаков (*Mionetta*, *Manuherikia*), либо ту или иную комбинацию примитивных и продвинутых черт (*Sharganetta*, *Nogusunna*). Из уток современной фауны такое сочетание может быть прослежено только у некоторых монотипических (и, по-видимому, архаичных) родов, таких как *Stictonetta*.

Таким образом, набор прогрессивных признаков плечевой кости, характерный для большинства современных уток, в раннем и среднем неогене был только одним из возможных морфологических типов. В этом случае вся совокупность современных таксонов, представляющая собой некий “горизонтальный” срез филогенетического дерева группы, морфологически сильно отличается от среза раннемиоценового разнообразия утиных, в котором представители тех же групп (примитивные *Oxyurinae* и *Anatinae*) характеризовались иным набором признаков. Тем не менее, в среднем миоцене уже существовали формы (напр., *Protomelanitta*) с сочетанием признаков, близким к таковому у доминирующих в современной фауне утиных. Миоценовое разнообразие уток, таким образом, может отражать раннюю радиацию этой группы; в таком случае современная картина комбинаций признаков у уток, очевидно, сформировалась в результате вымирания большинства промежуточных аберрантных форм. В современной разнообразии такие единичные аберрантные формы, (напр., *Stictonetta*), вполне соответствующие по сочетанию признаков ранне- и среднемиоценовым утиным, вероятно, представляют потомков утиных, дивергировавших именно на раннемиоценовом эволюционном уровне. Можно предположить, что примитивные формы (такие как *Dendrocygna*) и прогрессивные (современные *Anatinae*, *Oxyurinae*) соответствуют двум полярным состояниям адаптивности, в то время как миоценовые промежуточные формы отражают состояния адаптационного генеза, характеризовавшиеся нестабильностью морфологии, что и послужило причиной возникновения множества переходных морфотипов.

Примечательно, что прогрессивная морфология проявилась как минимум в двух независимых линиях утиных (*Anatinae*, *Oxyurinae*), что указывает на вероятную предрасположенность к параллельному эволюционированию, по крайней мере, структур плечевой кости у данной группы. Так, приподнятый *tuberculum dorsale* характерен для примитивных уток, например, для раннемиоценовых *Mionetta* и среднемиоценовых монгольских *Sharganetta* и *Nogusunna*, а также для современных *Dendrocygninae*. Подобное строение *tuberculum dorsale* характерно для ранних представителей *Oxyurinae* (род *Manuherikia*) и позднемиоценовых (*Protomelanitta shihuibas*) и раннеплиоценовых нырков, но не встречается у современных предста-

вителей родов *Oxyura* и *Aythya*. Среднемиоценовые *Protomelanitta* также демонстрируют довольно примитивное состояние по этому признаку в сравнении с современными представителями трибы *Mergini*.

Из вышеприведенных замечаний можно сделать следующий вывод: плечевая кость, действительно, может служить критерием эволюционного уровня гусеобразных, но параллельная эволюция отдельных признаков затрудняет использование этого элемента скелета для определения систематической принадлежности примитивных уток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зеленков Н.В.* Птицы неогена Центральной Азии. Дисс.... канд. биол. наук. М., 2011а. 304 с.
- Зеленков Н.В.* Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011б. № 2. С. 70–77.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в неогене // Орнитология в Центральной Евразии. Матер. XIII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Тез. докл. Оренбург: Оренб. гос. пед. ун-т, 2010. С. 133–134.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Речные утки (*Aves*, *Anatidae*) из среднего миоцена Монголии. Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 88–95.
- Курочкин Е.Н.* Новые олигоценые птицы Казахстана // Палеонтол. журн. 1968. № 1. С. 92–101.
- Agnolín F.L.* Revisión sistemática de algunas aves deseadenses (Oligoceno Medio) descritas por Ameghino en 1899 // Rev. Museo Argent. Cienc. Natur. N. Ser. 2004. T. 6. P. 239–244.
- Alvarez R., Olson S.L.* A new merganser from the Miocene of Virginia (*Aves*: *Anatidae*) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1978. V. 91. P. 522–532.
- Ballmann P.* Les oiseaux miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) // Geobios. 1969. V. 2. P. 157–204.
- Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al.* Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. Publ. Nuttall Ornithol. Club, 1993. № 23. 779 p.
- Becker J.J.* Neogene avian localities of North America. Washington D.C., L.: Smithsonian Inst. Press, 1987. 171 p.
- Brodkorb P.* Birds from the Pliocene of Juntura, Oregon // Quart. J. Florida Acad. Sci. 1961. V. 24. № 3. P. 169–184.
- Bulgarella M., Sorenson M.D., Peters J.L. et al.* Phylogenetic relationships of *Amazonetta*, *Speculanas*, *Lophonetta*, and *Tachyeres*: four morphologically divergent duck genera endemic to South America // J. Avian Biol. 2010. V. 41. № 2. P. 186–199.
- Cenizo M.M., Agnolín F.L.* The southernmost records of *Anhingidae* and a new basal species of *Anatidae* (*Aves*) from the lower-middle Miocene of Patagonia, Argentina // Alcheringa. 2010. V. 34. № 4. P. 493–514.
- Cheneval J.* Les *Anatidae* (*Aves*, *Anseriformes*) du gisement aquitain de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France) // Act. sympos. paléontol. G. Cuvier / Eds E. Bufféteaut, J.M. Mazin, E. Salmon. Montbéliard: Ville de Montbéliard, 1983. P. 85–98.

- Cheneval J.* Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du Miocène de France. Révision systématique et évolution // Docum. Lab. Géol. Lyon. 1987. V. 99. P. 137–156.
- Cheneval J.* The avifauna of Sansan // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 2000. T. 183. P. 321–388.
- 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.
- Eo S.H., Bininda-Emonds O.R.P., Carroll J.P.* A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves) // Zool. Scr. 2009. V. 38. № 5. P. 465–481.
- Filippelli G.M.* Intensification of the Asian monsoon and a chemical weathering event in the late Miocene – early Pliocene: implications for late Neogene climate change // Geology. 1997. V. 25. № 1. P. 27–30.
- Fossil birds of China, 2003 / Eds Hou L.H., Chuong Ch.-M., Yang A. et al. Yunnan: Sci. Technol. Press, 234 p.
- Flower B.P., Kennett J.P.* The Middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1994. V. 108. № 3–4. P. 537–555.
- Gál E., Hír J., Kessler E. et al.* Middle miocene fossils from the sections at the Rákóczi chapel at Mátraszőlös // Fol. Hist. Natur. Musei Matraensis. 1998–1999. V. 23. P. 33–78.
- Gál E., Hír J., Kessler E. et al.* Middle Miocene fossils from the section of the road at the Rákóczi Chapel, Mátraszőlös. II. Locality Mátraszőlös 2 // Fol. Hist. Natur. Musei Matraensis. 2000. V. 24. P. 39–75.
- Göhlich U.B.* The avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germany) // Zitteliana. 2002. V. 22. P. 169–190.
- Göhlich U.B.* The early Vallesian vertebrates of Atzelsdorf (Late Miocene, Austria). 5. Aves // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2009. V. 111A. P. 509–514.
- Gonzalez J., Düttman H., Wink M.* Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae // J. Zool. 2009. V. 279. № 3. P. 310–318.
- Heizmann E.P.J., Hesse A.* Die mittelmiozänen Vogel- und Säugetierfaunen des Nördlinger Ries (MN 6) und des Steinheimer Beckens (MN 7) – ein Vergleich // Cour. Forsch. Senckenb. 1995. Bd 181. S. 171–186.
- Kessler E.* Review of the Neogene waterfowl (Aves: Anatidae) of Eastern Paratethys // Stud. Univ. Babeş-Bolyai. Biol. 1992. V. 37. № 2. P. 47–54.
- Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary avifauna of the Carpathian Basin, Part I // Földt. Közl. 2009. V. 139. P. 67–81.
- Livezey B.C.* A phylogenetic analysis of recent anseriform genera using morphological characters // Auk. 1986. V. 103. № 4. P. 737–754.
- Livezey B.C., Martin L.D.* The systematic position of the Miocene anatid *Anas* [?] *blanchardi* Milne-Edwards // J. Vertebr. Paleontol. 1988. V. 8. № 2. P. 196–211.
- Lopatín A.V.* Early miocene small mammals from the North Aral Region (Kazakhstan) with special reference to their stratigraphic significance // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 3. P. S217–S223.
- Mayr G.* Palaeogene fossil birds. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 2009. 262 p.
- Mayr G., Smith R.* Ducks, rails, and limicoline waders (Aves: Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes) from the lowermost Oligocene of Belgium // Geobios. 2001. V. 34. № 5. P. 547–561.
- Miller A.H.* An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota // Univ. Calif. Publ. Bull. Depart. Geol. Sci. 1944. V. 27. № 4. P. 85–100.
- Mlíkovský J.* Cenozoic birds of the world. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mlíkovský J.* Middle Miocene birds of Františkovy Lázně, Bohemia // J. Nat. Mus. Natur. Hist. Ser. 2003. V. 172. P. 109–113.
- Mlíkovský J., Švec P.* Review of the tertiary waterfowl (Aves: Anseridae) of Asia // Věst. čs. Společ. zool. 1986. V. 50. P. 249–272.
- Mourer-Chauviré C.* Birds (Aves) from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia // Mem. Geol. Surv. Namibia. 2008. V. 20. P. 147–167.
- Mourer-Chauviré C., Berthet D., Hugueney M.* The late Oligocene birds from the Créchy quarry (Allier, France) with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae) // Senckenb. Lethaea 2004. Bd 84. S. 303–315.
- Noriega J.I.* The avifauna from the “Mesopotamian” (Ituzaingó Formation: upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina // Cour. Forsch. Senckenb. 1995. Bd 181. S. 141–148.
- Noriega J.I., Tambussi C.P., Cozzuol M.A.* New material of *Cayaoa bruneti* Tonni, an Early Miocene anseriform (Aves) from Patagonia, Argentina // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2008. Bd 249. № 3. S. 271–280.
- Olson S.L.* A brief synopsis of the fossil birds from the Pamunkey river and other tertiary marine deposits in Virginia // Stratigraphy and paleontology of the outcropping Tertiary beds in the Pamunkey river region, central Virginia coastal plain / Eds W.W. Lauck, K. Krafft. Atlantic Coastal Plain Geological Association, 1984. P. 217–223.
- Olson S.L.* The fossil record of birds // Avian Biology. V. 8 / Eds D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes. N.-Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–252.
- Olson S.L., Rasmussen P.C.* Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek Mine, North Carolina // Smithsonian Contrib. Paleobiol. 2001. V. 90. P. 233–365.
- Sraml M., Christidis L., Eastal S. et al.* Molecular relationships within Australasian waterfowl (Anseriformes) // Austral. J. Zool. 1996. V. 44. № 1. P. 47–58.
- Woolfenden G.E.* Postcranial osteology of the waterfowl // Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. 1961. V. 6. P. 1–129.
- Worthy T.H.* Tertiary fossil waterfowl (Aves: Anseriformes) of Australia and New Zealand. Unpubl. PhD. Adelaide: Univ. Adelaide, 2008. 415 p.
- Worthy T.H.* Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // Zool. J. Linn. Soc. 2009. V. 156. № 2. P. 411–454.
- Worthy T.H., Lee M.S.Y.* Affinities of Miocene waterfowl (Anatidae: *Manuherikia*, *Dunstanetta* and *Miotadorna*) from the St Bathans Fauna, New Zealand // Palaeontol. 2008. V. 51. № 3. P. 677–708.

- Worthy T.H., Tennyson A.J.D., Jones C. et al. Miocene waterfowl and other birds from central Otago, New Zealand // J. Syst. Palaeontol. 2007. V. 5. № 1. P. 1–39.
- Worthy T.H., Tennyson A.J.D., Hand S.J., Scofield R.P. A new species of the diving duck *Manuherikia* and evidence for geese (Aves: Anatidae: Anserinae) in the St Bathans fauna (Early Miocene), New Zealand // J. Roy. Soc. N. Zeal. 2008. V. 38. № 2. P. 97–114.
- Yeh H.K. Fossil birds from Linqu, Shandong // Vertebr. Palasiat. 1980. V. 18. № 2. P. 116–125.

A New Duck from the Middle Miocene of Mongolia, with Comments on Miocene Evolution of Ducks

N. V. Zelenkov

A new relatively large duck, *Chenoanas deserta* gen. et sp. nov. from the Middle Miocene of the Sharga locality, which is morphologically intermediate between the extant genera *Chenonetta* and *Tachyeres*, is described. The diversity of Early and Middle Miocene ducks is discussed. It is noted that some Middle Miocene duck remains are incorrectly referred to the genus *Mionetta*. The distribution of morphological characters of the humerus in Neogene and extant ducks shows that the present day diversity of ducks apparently results from extinction of some taxa which were formed in the Oligocene–Early Miocene. The distribution of morphological characters in the evolution of diving ducks is evidence that not only the formation of different morphotypes but also so-called “evolutionary maturation” of taxa also explains the modern diversity.

Keywords: Anatidae, parallel evolution, Miocene, Mongolia.