

УДК 551.763:568.215

НОВЫЕ НАХОДКИ ГЕСПЕРОРНИСОВ В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ, С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО СИСТЕМАТИКЕ ЕВРАЗИАТСКИХ HESPERORNITHIDAE

© 2017 г. Н. В. Зеленков^а, *, А. В. Пантелеев^б, А. А. Ярков^с

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

^бЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург

^сМузей естественной истории Волжского Гуманитарного института (филиал ВолГУ), г. Волжский

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 18.05.2016 г.

Принята к печати 20.10.2016 г.

Описаны новые находки представителей семейства Hesperornithidae из нескольких верхнемеловых (кампанских) местонахождений Поволжья (европейская часть России). Новые материалы из местонахождений Рычково и Карякино не могут быть отнесены к *Hesperornis rossicus* Nessov et Yarkov, 1993 и, скорее всего, представляют отдельный неописанный вид. Кости из Рычково принадлежат молодым особям с неполностью сформированной цевкой, которая по размеру сравнима с таковой у взрослых особей из Карякино. Впервые для европейских представителей рода *Hesperornis* описан тиботарсус. Тарсометатарсус из местонахождения Малая Рыбка принадлежал более мелкому виду гесперорнисов — это первая находка костей птиц в данном местонахождении. Еще более мелкие гесперорнисообразные птицы из местонахождения Береславка сходны с *Asiahesperornis bazhanovi* Nessov et Prizemlin, 1991. Новые находки указывают на большое таксономическое разнообразие гесперорнисов в кампане европейской части России, ранее также отмечавшееся для Северной Америки. Обсуждается систематика евразийских гесперорнисов. Подтверждается отдельный видовой статус *Hesperornis rossicus*, при этом высказаны сомнения относительно принадлежности к этому виду материалов из Швеции. *Asiahesperornis bazhanovi* также представляет, несомненно, отдельный таксон. Предполагается, что родовое название *Asiahesperornis* Nessov et Prizemlin, 1991 может быть младшим синонимом *Parahesperornis* Martin, 1984.

DOI: 10.7868/S0031031X17050154

Гесперорнисообразные (*Hesperornithiformes*) — вымершие меловые птицы, специализированные к водному образу жизни. Группа стала широко известна в конце XIX в., когда из верхнего мела Северной Америки были описаны крупные или очень крупные нелетающие зубастые формы, отнесенные к родам *Hesperornis* и *Vaptornis* (Marsh, 1880). Примерно в это же время в верхах нижнего мела (верхний альб) Англии были найдены заметно более мелкие водные птицы, описанные в составе рода *Enaliornis* (Seeley, 1876). По уровню специализации к нырянию *Enaliornis* и *Vaptornis* сходны с гагарами и поганками, и поэтому они долгое время сближались с этими современными группами, а некоторые исследователи даже включали их в современные отряды *Gaviiformes* и *Podicipediformes* (Lambrecht, 1933; Brodtkorb, 1963). Начиная со второй половины XX в., оба рода в составе отдельных семейств *Enaliornithidae* и *Vaptornithidae* стали помещать в отряд *Hesperornithiformes*, объединяя с более крупными и продвинутыми ныряльщиками *Hesperornithidae* (Wetmore, 1960;

Martin, Tate, 1976; Galton, Martin, 2002). В XX в. было описано еще несколько родов гесперорнисообразных птиц: *Parahesperornis* Martin, 1984, *Asiahesperornis* Nessov et Prizemlin, 1991, *Canadaga* Hou, 1999 и *Potampornis* Elzanowski, Paul et Stidham, 2001 — в составе *Hesperornithidae*; *Parascaniornis* Lambrecht, 1933, *Judinornis* Nessov et Bor-kin, 1983 и *Pasquiaornis* Tokaryk, Cumbaa et Storer, 1997 — в составе *Vaptornithidae* (Martin, 1984; Tokaryk et al., 1997; Hou, 1999; Elzanowski et al., 2001; см. также Зеленков, Курочкин, 2015; Bell, Chiappe, 2016). Позднее в верхнемеловых отложениях Монголии и Северной Америки были найдены другие мелкие гесперорнисообразные, недавно выделенные в отдельное семейство *Brodavidae* (Kurochkin, 1995; Martin et al., 2012). Невысокий уровень специализации *Brodavidae* к нырянию позволяет предполагать для них сохранение способности к полету. Совсем недавно был установлен еще один таксон довольно продвинутых гесперорнисов — *Fumicollis hoffmani* Bell et Chiappe, 2015, известный по практически целому скелету

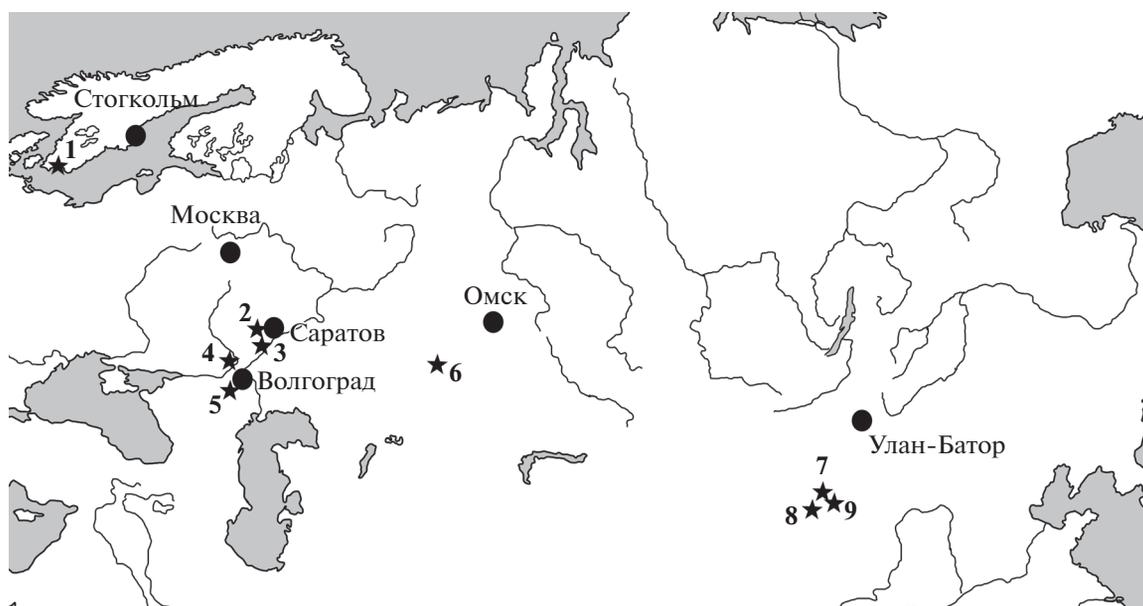


Рис. 1. Карта расположения основных местонахождений Hesperornithiformes в Евразии. Обозначения: 1 – Ивё-Клак, 2 – Карякино, 3 – Малая Рыбка, 4 – Рычково, 5 – Береславка, 6 – Приозерный, 7 – Бугин-Цав, 8 – Цаган-Хушу, 9 – Ногон-Цав.

из верхнего коньяка–нижнего кампана Канзаса (Bell, Chiappe, 2015). Несмотря на богатую палеонтологическую летопись гесперорнисообразных, специальных исследований филогении и эволюции этой группы долгое время не проводилось. Лишь недавно филогенетический анализ показал примитивность *Enaliornis* и подтвердил валидность семейства *Brodavidae*, которое реконструируется как сестринская группа к наиболее продвинутому и крупному *Hesperornithidae* (Bell, Chiappe, 2016). В этой же работе было показано, что *Pasquiaornis* должен быть исключен из семейства *Vaptornithidae*.

Гесперорнисы известны только из мела Северного полушария. При этом наибольшее разнообразие (как по числу остатков, так и по числу описанных таксонов) приходится на Северную Америку (Nicholls, Russell, 1990; Bell, Chiappe, 2016; Aotsuka, Sato, 2016), в то время как в Евразии (рис. 1) гесперорнисообразные представлены очень небольшим числом находок (что, очевидно, связано не с редкостью птиц этой группы в данном регионе, а с меньшими усилиями по их поиску). Первое (неопубликованное) указание на возможное присутствие гесперорнисов в Евразии принадлежит датскому исследователю Х. Винге, который отметил сходство в строении позвонка из нижнего кампана Южной Швеции (местонахождение Ивё-Клак) с таковым у североамериканских *Hesperornis* (подробнее см. Несов, Янков, 1993). Однако затем этот образец был описан в качестве нового рода *Parascaniornis* в составе *Phoenicopteriformes* (Lambrecht, 1933). Л.А. Несов

(1986) предположил, что род *Judinornis* Nessov et Borkin, 1983 из Монголии, первоначально описанный как возможный родственник ржанкообразных (Несов, Боркин, 1983), может в действительности относиться к семейству *Vaptornithidae*. Позднее Е.Н. Курочкин (1988) определил дистальный фрагмент тибиятарсуса из кампана–маастрихта местонахождения Цаган-Хушу в Монголии как *Vaptornis* sp., а также отметил близость этого образца к *Parahesperornis* (Kurochkin, 1995, 2000). Несов и Приземлин (1991) переместили род *Parascaniornis* из фламингообразных к гесперорнисообразным, а из маастрихта (см. Найдин, 2006) карьера “Приозерный” (местонахождение Кушмурун) в Кустанайской обл. Казахстана ими был описан *Asiahesperornis bazhanovi* Nessov et Prizemlin, 1991. Оба рода, *Parascaniornis* и *Asiahesperornis*, Несов и Приземлин (1991) отнесли к отдельному подсемейству *Asiahesperornithinae*, которое они считали морфологически более продвинутым по сравнению с североамериканскими *Hesperornithinae*. Позднее Несов (1992) указывал на присутствие в сборах из Ивё-Клак также представителей *Vaptornithidae*. Какие-то неописанные остатки мелких *Vaptornithidae* указаны, помимо этого, и из карьера “Приозерный” в Казахстане (Несов, Янков, 1993).

Среди материалов из местонахождения Ивё-Клак Несов (Несов, Приземлин, 1991; Nessov, 1992) обнаружил цевку еще одного гесперорниса, отличавшегося от североамериканских форм крупными размерами. Эта форма позднее была описана в качестве отдельного вида *Hesperornis*

rossicus Nesson et Yarkov, 1993, голотипом которого послужил фрагмент цевки из нижнекампанского местонахождения Рычково, расположенного на юге европейской части России, на берегу Цимлянского водохранилища (Несов, Ярко, 1993). В Рычково были обнаружены также кости несколько менее крупного гесперорниса, сходного по размерам с североамериканским *H. regalis*. Первоначально они были определены как *Hesperornis* sp. (Несов, Ярко, 1993), однако затем были отнесены к *H. rossicus*, новые материалы по которому были также получены из нижнекампанского местонахождения Карякино в Саратовской обл. (Panteleyev et al., 2004). Недавно гесперорнис, похожий на *H. rossicus*, был обнаружен в кампанских отложениях Канады (Aotsuka, Sato, 2016).

Одни из самых молодых (наряду с находками из карьера Приозерный; см. выше) находок гесперорнисообразных птиц с территории Евразии происходят из местонахождения Береславка в Волгоградской обл. (верхний кампан–?нижний маастрихт; Ярко, Несов, 2000), а также из нэмэгетинской свиты местонахождений Цаган-Хушу, Ногон-Цав и Бугин-Цав в Монголии (терминальный кампан–нижний маастрихт; Несов, Боркин, 1983; Несов, Приземлин, 1991; о возрасте см. Jerzykiewicz, 2000; Shuvalov, 2000). Материалы из Береславки первоначально определялись как *Hesperornithidae* indet.; при этом отмечалось, что они принадлежали более мелкому гесперорнису, чем *H. rossicus* (Ярко, Несов, 2000), однако позднее они все равно были отнесены к этому виду (Panteleyev et al., 2004). Из Монголии известны предполагаемые представители *Vartornithidae*, а также мелкая и, возможно, летающая (с тонкостенными костями конечностей) гесперорнисообразная птица *Brodavis mongoliensis* Martin et al., 2012, относимая к семейству *Brodavidae* (Kurochkin, 1995, 2000; Martin et al., 2012).

В настоящей работе описаны новые остатки гесперорнисообразных птиц из местонахождений Рычково, Карякино и Береславка, а также из нового для птиц местонахождения Малая Рыбка. Описываемые остатки гесперорниса из Карякино не могут быть отнесены к *H. rossicus*, но, скорее всего, представляют отдельный вид, отчасти сходный с североамериканским *H. regalis*. Гесперорнисы из Береславки также не могут относиться к *H. rossicus* и, возможно, принадлежат форме, близкой *Asiahesperornis bazhanovi*.

Остеологическая номенклатура в настоящей работе приведена в соответствии с *Nomina Anatomica Avium* (Baumel et al., 1993); русские названия костных структур даются по Н.В. Зеленкову (2015). Помимо оригинальных материалов, описанных в данной работе, первым автором были исследованы слепки гесперорнисов в коллекциях

Американского музея естественной истории (США, Нью-Йорк) и Национального музея естественной истории (США, Вашингтон), за что мы крайне благодарны М. Флоренсу (Mark Florence), К. Мелингу (Carl Mehling) и М. Нореллу (Mark Norell). Авторы благодарны Е.В. Попову и А.О. Аверьянову за ценные замечания по тексту рукописи. Работа А.В. Пантелеева поддержана Российским научным фондом (проект 14-14-00015).

ОПИСАНИЕ НОВЫХ МАТЕРИАЛОВ

Карякино. Новые материалы по гесперорнисам из местонахождения Карякино (Саратовская обл.; рыбушкинская свита, верхи нижнего кампана, верхний мел; см. Первушов и др., 1999) представлены дистальным фрагментом правого тибиятарсуса (экз. ЗИН, РО 6611; сборы М.С. Архангельского, 2005 г.), проксимальным фрагментом правого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 5027/5; сборы Е.В. Попова, 1991 г.) и дистальным фрагментом левого тарсометатарсуса (экз. ЗИН, РО 6610; сборы Н.Н. Ильина, 2004 г.). Все экземпляры (табл. XI, фиг. 1–3; см. вклейку) принадлежат крупным гесперорнисам и по размерам сходны с североамериканским *H. regalis*. В то же время имеющиеся отличия (особенно в строении дистального эпифиза тарсометатарсуса; см. ниже) не позволяют отнести данные материалы к *H. regalis*, но могут свидетельствовать о существовании в кампане Восточной Европы еще одного крупного вида гесперорнисов, кроме *H. rossicus* (см. также *Hesperornis* sp. 1 и sp. 2; Зеленков, Курочкин, 2015).

Дистальный фрагмент тибиятарсуса ранее не был известен для кампанских восточноевропейских гесперорнисов. Экз. ЗИН, РО 6611 принадлежал довольно крупной птице: фактическая ширина дистального эпифиза – 35.1 мм; ширина стержня на уровне медиальной бугристости *retinaculum extensorium tibiotarsi* – 33.6 мм. Фрагмент имеет довольно сильно краниокаудально уплощенный стержень. На краниальной поверхности стержня вблизи дистального эпифиза имеется хорошо развитый желоб (*sulcus extensorius*), латеральный край которого четко очерчен, а медиальный – полого переходит на медиокраниальную поверхность кости. Дистально этот желоб резко ограничен *sulcus intercondylaris*. Надсухожильный мостик (*pons supratendineus*) отсутствует, как у всех других мезозойских *Ornithurae* (O'Connor, Zhou, 2014; Liu et al., 2014), однако в дистальной части *sulcus extensorius*, на его медиальном крае, имеется продолговатый гребень, отмеченный уже у раннемеловых *Ornithuromorpha* (например, *Changmaornis*; Wang et al., 2013) и *Ichthyornis* (Clarke, 2004). Сходный гребень имеется у современных поганок (*Podiceps grisegena*, *P. cristatus*) в тех случаях, когда *pons supratendineus* отсутствует

(для поганок характерна индивидуальная изменчивость в наличии окостеневающего мостика; наши данные). Возможно, надсухожильный мостик у гесперорнисов был хрящевым; в таком случае указанный гребень представляет место его крепления. Латеральное *sulcus extensorius*, непосредственно проксимальнее *condylus lateralis*, по-видимому, было развито бугристость. У современных птиц имеющаяся в этом положении бугристость служит местом дистального прикрепления *retinaculum extensorium tibiotarsi* (*ligamentum transversum*; см. Зиновьев, 2010, рис. 31А); очевидно, она представляет собой след крепления этой же связки и у гесперорнисов. Проксимальное место крепления *retinaculum extensorium tibiotarsi* у экз. ЗИН, РО 6611 очень хорошо выражено, оно располагается на медиальном краю *sulcus extensorius* несколько проксимальнее дистального гребня, описанного выше, и представляет собой мощную бугристость, по форме близкую к округлой. Обе бугристости, связанные с креплением *retinaculum extensorium tibiotarsi*, у описываемого экземпляра очень мощные, что, очевидно, свидетельствует о мощности самой связки. Каудальная поверхность кости разрушена в области эпифиза, однако, судя по сохранившейся части, *cristae cartilaginis tibiotarsi* не могли быть проксимодистально удлинненными.

Проксимальный тарсометатарсус (экз. ПИН, № 5027/5) был ранее без обоснования отнесен к *H. rossicus* (Зеленков, Курочкин, 2015), но он отличается от этого вида несколько меньшими размерами: максимальная ширина проксимального эпифиза — 40.6 мм; поперечная (медиолатеральная) ширина проксимального эпифиза — 37.9 мм; дорсоплантарная высота проксимального эпифиза на уровне *eminentia intercotylaris* — 23.7 мм. Этот экземпляр также отличается от *H. rossicus* сильновогнутой суставной поверхностью *cotyla medialis*, сильно наклоненной вперед (своим дорсальным концом) суставной поверхностью *cotyla lateralis* при виде с медиальной стороны, островершинной *eminentia intercotylaris* и общей медиолатеральной сжатостью проксимального эпифиза при виде с проксимальной стороны. Для *H. rossicus* характерны более крупные размеры, уплощенные суставные поверхности *cotylae medialis et lateralis*, отсутствие наклона суставной поверхности *cotyla lateralis*, умеренно или слабо выступающая *eminentia intercotylaris* с притупленной вершиной, а также в целом медиолатерально вытянутый проксимальный эпифиз при виде с проксимальной стороны (Несов, Ярков, 1993; Rees, Lindgren, 2005). Эти признаки хорошо прослеживаются как на голотипе, так и на экз. из кампана Швеции (Rees, Lindgren, 2005) и ранее описанном тарсометатарсусе из Карякино (Panteleyev et al., 2004), а большинство из них — также и на экземпляре из кампана Канады, недавно от-

несенном к *H. cf. rossicus* (Aotsuka, Sato, 2016). В то же время, экз. ПИН, № 5027/5 по всем этим признакам схож с североамериканским *H. regalis* (Bell, Chiappe, 2015, рис. 21; Aotsuka, Sato, 2016, рис. 4А). Единственное существенное отличие описываемого экземпляра от *H. regalis* — отсутствие при виде с проксимальной стороны явно выраженной вырезки в дорсальном крае кости медиальнее *eminentia intercotylaris* (эта вырезка также отсутствует у *H. rossicus*, *H. mengeli*, *H. lungairi* и *Asiahesperornis bazhanovi*). Еще один сходный по размерам вид, *H. chowi* из кампана Северной Америки, характеризуется еще более медиолатерально сжатым (субквадратным при виде с проксимальной стороны) проксимальным эпифизом и плоскими (как у *H. rossicus*) суставными поверхностями *cotylae* (Aotsuka, Sato, 2016, рис. 4В). По этим признакам *H. chowi* схож с *H. crassipes* (Marsh, 1880).

Дистальный фрагмент тарсометатарсуса (экз. ЗИН, РО 6610) по размерам сходен с *H. regalis*: ширина *trochlea metatarsi IV* — 16 мм; ширина стержня в наиболее проксимальной части (на уровне *fossa metatarsi I*) — 18.9 мм; высота на этом же уровне — 24.2 мм. В то же время, этот экземпляр отличается от тарсометатарсуса *H. regalis* существенно менее широким *trochlea metatarsi IV* при виде с плантарной стороны. Кроме того, выемка в дистальной поверхности *trochlea metatarsi IV* у экземпляра из Карякино глубже и уже, чем у *H. regalis*. При виде с дистальной стороны *trochlea metatarsi IV* у описываемого экземпляра был менее асимметричен, чем у *H. regalis* и, в особенности, *H. crassipes*. Еще одно предполагаемое отличие дистального тарсометатарсуса от *H. regalis* — удаленность дорсальной апертуры *foramen vasculare distale* от суставной поверхности *trochlea metatarsi IV*. У *H. regalis* это отверстие находится на уровне проксимального края медиального мыщелка *trochlea metatarsi IV*. Сходное строение характеризует еще один ранее описанный тарсометатарсус из Карякино, отнесенный к *H. rossicus* (экз. ЗИН РО 5463; Panteleyev et al., 2004). *Fossa metatarsi I* у экз. ЗИН, РО 6610 хорошо выражена и располагается на плантарном крае медиальной поверхности кости на расстоянии примерно 1 см от основания *trochlea metatarsi II*.

Рычково. Новые материалы из этого местонахождения (низы нижнего кампана), расположенного на берегу Цимлянского водохранилища между разъездами Рычково и 278 км (см. Несов, Ярков, 1993; Ярков, Несов, 2000), представлены очень плохо сохранившимся фрагментом дистального эпифиза тибиотарсуса (экз. ПИН, № 5027/6) и фрагментом проксимального эпифиза левого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 5027/7). Оба экземпляра (сборы А.А. Яркова) принадлежали не полностью взрослым (*subadult*) индивидуам. У экз. ПИН, № 5027/6 дистальные тарсалии

еще не приросли к метатарсалиям и на образце отсутствуют; проксимальная суставная поверхность не сформирована (табл. XI, фиг. 4). При этом по размерам материалы соответствуют описанным выше гесперорнисам из Карякино (напр., экз. ПИН, № 5027/5) и могут принадлежать тому же виду.

Малая Рыбка. Из данного местонахождения (рыбушкинская свита), расположенного на окраине хут. Малая Рыбка (Саратовский р-н Саратовской обл.; нижний кампан; Первушов и др., 1999), известен фрагмент дистального эпифиза левого тарсометатарсуса (экз. ЗИН, РО 6609; сборы Н.Н. Ильина; табл. XI, фиг. 7), отличающийся от экз. ЗИН, РО 6610 заметно меньшими абсолютными размерами: ширина *trochlea metatarsi IV* — 13.9 мм. Кроме того, этот экземпляр отличается от экз. ЗИН, РО 6610 очень слабо развитой *fovea lig. collateralis* на латеральной поверхности *trochlea metatarsi IV*. Отнесение данного экземпляра к одному виду с формой из Карякино (и тем более, к *H. gossicus*) требует признания либо наличия сильно выраженного полового диморфизма, либо существенной индивидуальной изменчивости (последнее для птиц в целом не характерно). Вероятнее всего, данный образец принадлежал отдельному виду гесперорнисов — заметно более мелкому, чем *H. regalis* и *H. chowi*, но несколько более крупному, чем *H. bairdi*, и значительно более крупному, чем *H. mengeli* и *Parahesperornis alexi*. При этом узкий *trochlea metatarsi IV* с глубокой и узкой бороздой позволяет сблизить эту форму с *H. gossicus*, но не с *H. regalis*.

Береславка. Новые материалы из Береславки (табл. XI, фиг. 5, 6) представлены проксимальными фрагментами левого (экз. ПИН, № 5555/1) и правого (экз. ПИН, № 5555/2) тарсометатарсусов, а также дистальным фрагментом правого (экз. ПИН, № 5555/3) тарсометатарсуса. Береславка — палеоценовое местонахождение с перетолженной поздне меловой фауной — находится на правом берегу Береславского водохранилища близ р. Карповка, Городищенский р-н, Волгоградская обл. (Ярков, Несов, 2000). Возраст перетолженных остатков меловой фауны в Береславском местонахождении определялся неоднозначно (с середины кампана по ранний маастрихт; Ярков, Несов, 2000; Аверьянов, Ярков, 2004), однако вместе с остатками гесперорнисов в Береславке были найдены зубы акул *Scapanorhynchus aff. gharphiodon* (данные А.А. Яркова), не известные из верхнего кампана и маастрихта Поволжья, что позволяет относить данную фауну скорее к низам верхнего кампана. Новые экземпляры гесперорнисов из Береславки довольно сильно окатаны, однако, судя по полностью сформированным суставным поверхностям, принадлежали взрослым или почти взрослым (с приросшими дистальными тарсалиями) индивидам. Указан-

ные фрагменты тарсометатарсусов отличаются от всех вышеописанных образцов (включая экз. из местонахождения Малая Рыбка) гораздо меньшими размерами и, несомненно, не могут относиться к *H. gossicus*. Фактическая максимальная ширина проксимального эпифиза у экз. ПИН, № 5555/1 — 34.8 мм; фактическая поперечная (медиолатеральная) ширина проксимального эпифиза у экз. ПИН, № 5555/1 — 32.2 мм; ширина стержня в наиболее дистальной части у экз. ПИН, № 5555/2 — 16.3 мм.

Относительно хорошо сохранившаяся проксимальная суставная поверхность у экз. ПИН, № 5555/1 показывает, что у гесперорниса из Береславки был узкий *cotyla medialis*, и вся суставная поверхность при виде с проксимальной стороны по форме приближалась скорее к ромбу, чем к прямоугольнику, как это имеет место у видов рода *Hesperornis*. У *Asiahesperornis bazhanovi* проксимальная поверхность кости менее вытянута медиолатерально, чем у представителей родов *Hesperornis* и, в особенности, недавно описанного *Fumicollis*, для которого характерен особенно сильно медиолатерально вытянутый проксимальный эпифиз тарсометатарсуса (Bell, Chiappe, 2015). Медиолатерально сжатый (ромбовидный) профиль тарсометатарсуса при виде с проксимальной стороны характерен также для североамериканских *Parahesperornis* (Bell, Chiappe, 2015). У экз. ПИН, № 5555/2 заметно более мощное, по сравнению с другими экземплярами, развитие желобов на дорсальной поверхности кости, характеризующее род *Asiahesperornis* (Dyke et al., 2006). Это позволяет сблизить береславского гесперорниса с *A. bazhanovi*, с которым он также схож абсолютными размерами. Однако экз. ПИН, № 5555/1 отличается от *A. bazhanovi* тем, что дорсомедиальный край *cotyla medialis* сильно скошен и не выдается дорсально. Морфологические отличия формы из Береславки от *A. bazhanovi*, по-видимому, свидетельствуют о ее принадлежности к отдельному таксону, что соответствует предполагаемому (см. выше) более древнему возрасту береславского гесперорниса.

ОБСУЖДЕНИЕ

Родовая и видовая систематика гесперорнисообразных остается довольно запутанной — к настоящему времени описано более десяти таксонов, часть из которых, как предполагается (Bell, Chiappe, 2016), не могут считаться валидными. Так, разрабатывая матрицу признаков для гесперорнисообразных, А. Белл и Л. Чиappe (Bell, Chiappe, 2016) не обнаружили конфликта признаков между американским *Hesperornis regalis* и рядом других форм, в том числе евроазиатскими *H. gossicus* и *Asiahesperornis bazhanovi*, несмотря на то, что использовали признаки, диагностичные для

этих и других таксонов. Эти авторы отметили необходимость дополнительных исследований, направленных на подтверждение таксономического статуса упомянутых и некоторых других гесперорнисообразных.

Подтверждением видовой самостоятельности *H. rossicus* могут служить не только несколько более крупные размеры по сравнению с североамериканскими *H. regalis*, но и ряд морфологических деталей в строении тарсометатарсуса (см. выше; а также: Несов, Ярков, 1993; Panteleyev et al., 2004). Причем ряд этих особенностей демонстрируют (в частности, в строении проксимального тарсометатарсуса) отчетливую комбинаторику при сравнении с другими видами гесперорнисов, и поэтому обеспечат несомненный конфликт признаков, если будут включены в матрицу.

Указанные выше различия в морфологии дистального конца тарсометатарсуса касаются, в основном, строения *trochlea metatarsi IV* – структуры, несущей суставную поверхность для 4-го пальца (на который у гесперорнисов приходилась основная нагрузка при локомоции) и поэтому едва ли подверженной существенной индивидуальной вариации. Проксимальные отделы тарсометатарсуса у *H. rossicus* и *H. regalis* различаются формой суставных поверхностей (см. выше), которые у *Neornithes* также обычно имеют стабильное строение. В этой связи важно, что гистологические исследования костей гесперорнисов (Houde, 1987; Chinsamy et al., 1998; Wilson, Chin, 2014) показали принципиальное сходство в структуре костей *Hesperornis* и современных неогнатных птиц, что позволяет предполагать сходные параметры роста (Chinsamy et al., 1998). Проксимальный фрагмент цевки из Швеции, ранее отнесенный к *H. rossicus* (экз. SGU 3442 Ve01; Rees, Lindgren, 2005), действительно схож по ряду морфологических признаков (в частности, уплощенные *cotylae*) с *H. rossicus*, но имеет широкий *cotyla lateralis* и характерную вырезку в дорсальном крае кости между *eminentia intercotylaris* и *cotyla medialis*. На основании этих признаков экз. SGU 3442 Ve01 может сближаться с родом *Fumicollis*. Ранее Зеленков и Курочкин (2015) уже высказывали сомнения о видовой принадлежности этого экземпляра.

Asiahesperornis bazhanovi, на наш взгляд, также не может объединяться ни с *H. rossicus*, ни с *H. regalis*, но представляет валидный таксон, скорее всего, действительно, заслуживающий исключения из рода *Hesperornis*. Курочкин привел обновленный диагноз рода *Asiahesperornis* (Kurochkin, 2000), исключив из оригинального диагноза признаки, характеризующие всех *Hesperornithidae*. Зеленков и Курочкин (2015) дополнили данный диагноз морфологическими особенностями, отмеченными в последней публикации по *Asiahes-*

perornis (Dyke et al., 2006). Г. Дайк с соавт. (Dyke et al., 2006) приводят несколько отличительных признаков в тарсометатарсусе *Asiahesperornis*, в том числе, наличие двух выраженных желобов на медиальной стороне дорсальной поверхности. Эти два желоба имеются и у представителей рода *Hesperornis*, их выраженность сильно варьирует вдоль длины кости, однако у *Asiahesperornis* они сильнее выражены, а кроме того, у этого таксона латеральная стенка кости несколько нависает над латеральным желобом (Несов, Приземлин, 1991), что прослеживается и на экз. ПИН, № 5555/2 из Береславки. Для *Asiahesperornis* также характерно особое строение проксимальной суставной поверхности тарсометатарсуса: *cotyla medialis* у *Asiahesperornis* довольно узкий, в результате чего контур кости с проксимальной стороны приближается к квадрату или ромбу, как у *Parahesperornis* (см. Bell, Chiappe, 2015, рис. 21). Кроме того, *cotyla medialis* у *Asiahesperornis* выдается дорсальнее, чем *eminentia intercotylaris*, а наиболее медиально выступающий угол (вершина) медиальной поверхности *cotyla medialis* сдвинут дорсально (у *Hesperornis* этот угол неявно выражен и располагается вентральнее). Близкое (но не идентичное) строение проксимальной суставной поверхности имеется, судя по опубликованным иллюстрациям, у североамериканских *H. crassipes* и *H. chowi*, при этом второй вид, по-видимому, является младшим синонимом первого. Тарсометатарсус в коллекции Музея палеонтологии ун-та Канзаса (KUPV 71012), изображенный в работе Л. Мартина и Дж. Лима (Martin, Lim, 2002), может также относиться к этому же таксону. У этих североамериканских гесперорнисов *cotyla medialis* в несколько меньшей степени выдвинут дорсально, чем у *A. bazhanovi*. В целом, все или же только относительно мелкие гесперорнисы с медиолатерально сжатым проксимальным эпифизом тарсометатарсуса могут относиться к одному роду (в таком случае родовое название *Asiahesperornis* Nessov et Prizemlin, 1991 может оказаться младшим синонимом *Parahesperornis* Martin, 1984). При первоописании Несовым и Приземлиным (1991) отмечалась характерная медиолатеральная сжатость тарсометатарсуса для *Asiahesperornis*, но сравнение с родом *Parahesperornis* ими не проводилось.

Обращает на себя внимание тот факт, что в местонахождениях Евразии часто находят по два-три вида *Hesperornithiformes*. Обычно они отличаются размерами и в ряде случаев относятся к разным семействам. Так, по материалам из Ивё-Клак установлены две формы из семейства *Hesperornithidae* и *Baptornis* sp. (= *Parascaniornis sten-sioi*, *Baptornithidae*) (Nessov, 1992; Rees, Lindgren, 2005). В близких по возрасту (но все же не одно-возрастных) местонахождениях Среднего Поволжья (Карякино, Рычково, Малая Рыбка), пред-

ставлены, по-видимому, два или три вида *Hesperornithidae* — *H. rossicus*, еще один неописанный вид, материалы по которому приведены выше, и мелкая форма, известная из Малой Рыбки (см. выше). Из карьера “Приозерный” известны три формы — *Asiahesperornis* (?*Parahesperornis*) *bazhanovi* (*Hesperornithidae*) и две неописанные (Несов, Ярков, 1993; Малахов, Устинов, 1998). В местонахождениях Монголии (верхний кампан—?нижний маастрихт) найдены три формы — *Judinornis nogotsavensis*, *Vaptornis* sp. (*Vaptornithidae*) и *Brodavis mongoliensis* (*Brodavidae*) (Несов, Боркин, 1983; Несов, 1986; Nessov, 1992; Курочкин, 1988; Kurochkin, 2000; Martin et al., 2012). Похожая ситуация наблюдается и для Северной Америки, где из ряда формаций известно до семи таксонов гесперорнисообразных (Bell, Chiappe, 2015; Aotsubuka, Sato, 2016). Таким образом, имеющиеся палеонтологические данные свидетельствуют о том, что совместное обитание в одном биотопе нескольких таксонов *Hesperornithiformes* было, по-видимому, нормой — по крайней мере, для кампанского времени. Раннекампанские гесперорнисы из Поволжья могут относиться к разным фаунам, поскольку сообщества акул на местонахождениях Карякино, Рычково и Малая Рыбка различаются (Zverkov et al., 2017).

Разные виды гесперорнисообразных могли избегать межвидовой конкуренции за счет использования разных стратегий охоты и/или, охотясь на различные типы жертв, как это характерно для современных поливидовых сообществ пингвинов (см. Bell, Chiappe, 2015) и поганок. Большинство из совместно обитавших видов гесперорнисообразных различались по размерам, что позволяет предполагать размер-зависимую пищевую специализацию (питание жертвами различного размера). В этой связи примечательно, что находки *H. rossicus* и других крупных гесперорнисов в Поволжье приурочены к более глубоководным ориктоценозам, в то время как находки мелких форм, схожих с *Asiahesperornis*, связаны с прибрежными местонахождениями, откуда также известны остатки молодых мозазавров, динозавров, и где многочисленны раковины брюхоногих моллюсков (Ярков, Несов, 2000; Аверьянов, Ярков, 2004). Различная локомоторная специализация гесперорнитид, явственная из различий в строении тарсометатарсуса у разных представителей отряда, также, несомненно, способствовала разобщению их экологических ниш (см. также Bell, Chiappe, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые материалы по гесперорнисам из мела Поволжья представлены фрагментами костей задней конечности из местонаждений Рычково и Карякино, которые, несмотря на некоторое

сходство с *Hesperornis rossicus*, скорее всего, принадлежат отдельному виду. При этом удастся подтвердить ранее указанные структурные отличия в строении тарсометатарсуса *H. rossicus* от североамериканского *H. regalis*, что, в сочетании с размерными отличиями, подтверждает видовую самостоятельность *H. rossicus*. Экземпляры из Рычково, представленные молодыми, но при этом очень крупными индивидами, показывают, что более мелкие гесперорнисы не могут представлять ранние онтогенетические стадии *H. rossicus*. Фрагмент дистального эпифиза тарсометатарсуса из кампанского (рыбушкинская свита) местонахождения Малая Рыбка принадлежит еще одному, более мелкому гесперорнису, скорее всего, представляющему отдельный вид — это первая находка костей птиц в данном местонахождении. Новые материалы по гесперорнисам из местонахождения Береславка представлены крайне окатанными фрагментами, принадлежавшими еще более мелкому представителю — мы предполагаем, что они могут относиться к роду *Asiahesperornis*, однако их плохая сохранность не позволяет установить точную видовую принадлежность. Предполагается, что гесперорнисы с медиально сжатым тарсометатарсусом (ранее описанные, как *Parahesperornis*, *Asiahesperornis*, а также как *Hesperornis crassipes* и *H. chowi*) могут представлять один род.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Ярков А.А. Остатки хищных динозавров (*Saurischia*, *Thegopoda*) из маастрихта Волго-Донского междуречья // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 78–82.
- Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 61–85.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс *Aves* // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
- Зиновьев А.В. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двунюгой локомоции птиц. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 285 с.
- Курочкин Е.Н. Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Ред. Курочкин Е.Н. М.: Наука, 1988. С. 33–42 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 34).
- Малахов Д.В., Устинов А.В. Новые находки верхнемеловых зубатых птиц (*Aves*; *Hesperornithiformes*) в Северном Казахстане // Ежегодн. Казах. гос. ун-та. Сер. биол. 1998. С. 162–167.
- Найдин Д.П. Разрез верхнего мела Кушмурун, Тургайский пролив // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2006. № 4. С. 3–9.
- Несов Л.А. Первая находка позднемеловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости

- птиц из мела и палеогена Ср. Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 147. С. 31–38.
- Несов Л.А.* Нелетающие птицы меридиональных морских проливов позднего мела Северной Америки, Скандинавии, России и Казахстана как показатели особенностей океанической циркуляции // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1992. Т. 67. Вып. 5. С. 78–83.
- Несов Л.А., Боркин Л.Я.* Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 116. С. 108–110.
- Несов Л.А., Приземлин Б.В.* Эволюционно продвинутые нелетающие морские птицы отряда гесперорнисообразных позднего сена Тургайского пролива: первые находки группы в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 239. С. 85–107.
- Несов Л.А., Ярков А.А.* Гесперорнисы в России // Русск. орнитол. журн. 1993. Т. 2. Вып. 1. С. 37–54.
- Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: "Колледж", 1999. 228 с.
- Ярков А.А., Несов Л.А.* Новые находки гесперорнитиформных птиц Hesperornithiformes в Волгоградской области // Русск. орнитол. журн. 2000. Экспр. вып. 94. С. 3–12.
- Aotsuka K., Sato T.* Hesperornithiformes (Aves: Ornithurae) from the Upper Cretaceous Pierre Shale, southern Manitoba, Canada // Cret. Res. 2016. V. 63. P. 154–169.
- Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al.* Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithological Club, 1993. 779 p.
- Bell A., Chiappe L.M.* Identification of a new hesperornithiform from the Cretaceous Niobrara Chalk and implications for ecologic diversity among early diving birds // PLoS One. 2015. V. 10: e0141690. doi 10.0141371/journal.pone.0141690
- Bell A., Chiappe L.M.* A species-level phylogeny of the Cretaceous Hesperornithiformes (Aves: Ornithuromorpha): implications for body size evolution amongst the earliest diving birds // J. Syst. Palaeontol. 2016. V. 14. P. 239–251.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 1 (Archaeopterygiformes through Ardeiformes) // Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. 1963. V. 7. P. 179–293.
- Chinsamy A., Martin L.D., Dodson P.* Bone microstructure of the diving Hesperornis and the volant Ichthyornis from the Niobrara Chalk of western Kansas // Cret. Res. 1998. V. 19. P. 225–235.
- Clarke J.A.* Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of Ichthyornis and Apatornis (Avialae: Ornithurae) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2004. № 286. P. 1–179.
- Dyke G.J., Malakhov D.V., Chiappe L.M.* A re-analysis of the marine bird Asiahesperornis from northern Kazakhstan // Cret. Res. 2006. V. 27. P. 947–953.
- Elzanowski A., Paul G.S., Stidham T.A.* An avian quadrate from the Late Cretaceous Lance Formation of Wyoming // J. Vertebr. Paleontol. 2001. V. 20. P. 712–719.
- Jerzykiewicz T.* Lithostratigraphy and sedimentary settings of the Cretaceous dinosaur beds of Mongolia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 279–296.
- Galton P.M., Martin L.D.* Postcranial anatomy and systematics of Enaliornis Seeley, 1876, a foot-propelled diving bird (Aves: Ornithurae: Hesperornithiformes) from the Early Cretaceous of England // Rev. Paleobiol. 2002. V. 21. P. 489–538.
- Hou L.* New hesperornithid (Aves) from the Canadian Arctic // Vertebr. Palasiat. 1999. V. 37. P. 228–233.
- Houde P.* Histological evidence for the systematic position of Hesperornis (Odontornithes: Hesperornithiformes) // Auk. 1987. V. 104. P. 125–129.
- Kurochkin E.N.* Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // Archaeopteryx. 1995. V. 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N.* Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 533–559.
- Lambrech K.* Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1933. 1024 S.
- Liu D., Chiappe L.M., Zhang Y. et al.* An advanced, new long-legged bird from the Early Cretaceous of the Jehol Group (northeastern China): insights into the temporal divergence of modern birds // Zootaxa. 2014. V. 3884. P. 253–266.
- Marsh O.C.* Odontornithes, a monograph of the extinct toothed birds of North America. Washington: U.S. Printing Office, 1880. 201 p.
- Martin L.D.* A new hesperornithid and the relationships of the Mesozoic birds // Trans. Kansas Acad. Sci. 1984. V. 87. P. 141–150.
- Martin L.D., Kurochkin E.N., Tokaryk T.T.* A new evolutionary lineage of diving birds from the Late Cretaceous of North America and Asia // Palaeoworld. 2012. V. 21. P. 59–63.
- Martin L.D., Lim J.-D.* New information on the hesperornithiform radiation // Proc. 5th Symp. Soc. Avian Paleontol. Evol. Beijing: Sci. Press, 2002. P. 165–174.
- Martin L.D., Tate J.* The skeleton of Baptonis advensus (Aves: Hesperornithiformes) // Smithsonian. Contrib. Paleobiol. 1976. V. 27. P. 35–66.
- Nessov L.A.* Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Cty, Sci. Ser. 1992. № 36. P. 465–478.
- Nicholls E.L., Russell A.P.* Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1990. V. 79. P. 149–169.
- O'Connor J.K., Zhou Z.* A redescription of Chaoyangia beishanensis (Aves) and a comprehensive phylogeny of Mesozoic birds // J. Syst. Palaeontol. 2013. V. 11. P. 889–906.
- Panteleyev A.V., Popov E.V., Averianov A.O.* New record of Hesperornis rossicus (Aves, Hesperornithiformes) in the Campanian of Saratov Province, Russia // Paleontol. Res. 2004. V. 8. P. 115–122.
- Rees J., Lindgren J.* Aquatic birds from the Upper Cretaceous (Lower Campanian) of Sweden and the biology and distribution of hesperornithiforms // Palaeontol. 2005. V. 48. P. 1321–1329.
- Seeley H.G.* On the British fossil Cretaceous birds // Quart. J. Geol. Soc. London. 1876. V. 32. P. 496–512.
- Shuvalov V.F.* The Cretaceous stratigraphy and palaeobiogeography of Mongolia // The Age of Dinosaurs in Russia and

Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 256–278.

Tokaryk T.T., Cumbaa S.L., Storer J.E. Early Late Cretaceous birds from Saskatchewan, Canada: the oldest diverse avifauna known from North America // J. Vertebr. Paleontol. 1997. V. 17. P. 172–176.

Wang Y.-M., O'Connor J.K., Li D.-Q., You H.-L. Previously unrecognized Ornithuromorph bird diversity in the Early Cretaceous Changma Basin, Gansu Province, Northwestern China // PLoS One. 2013. V. 8: e77693. doi 10.1371/journal.pone.0077693

Wetmore A. A classification for the birds of the world // Smithsonian Misc. Coll. 1960. V. 139. P. 1–37.

Wilson L.E., Chin K. Comparative osteohistology of Hesperornis with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure // Roy. Soc. Open Sci. 2014. V. 1: 140245. doi 10.1098/rsos.140245

Zverkov N.G., Averianov A.O., Popov E.V. Basicranium of elasmosaurid plesiosaur from the Campanian of European Russia // Alcheringa. 2017. doi 10.1080/03115518.2017.1302508

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–4. *Hesperornis* sp. 1: 1 – экз. ПИН, № 5027/5, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса с дорсальной (1а), медиальной (1б), плантарной (1в) и проксимальной (1г; отражен горизонтально) сторон; 2 – экз. ЗИН, РО 6611, дистальный фрагмент правого тибиятарсуса с краниальной (2а) и дистальной (2б) сторон; 3 – экз. ЗИН, РО 6610, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса с плантарной (3а), дорсальной (3б) и дистальной (3в) сторон; Саратовская обл., Татищевский р-н, местонахождение Карякино; верхний мел, нижний кампан; 4 – экз. ПИН, № 5027/6, проксимальный фрагмент левого тарсометатарсуса с проксимальной (4а) и плантарной (4б) сторон; Волгоградская обл., Суровикинский р-н, местонахождение Рычково; верхний мел, нижний кампан.

Фиг. 5, 6. *Asiahesperornis* sp.: 5 – экз. ПИН, № 5555/1, проксимальный фрагмент левого тарсометатарсуса с проксимальной стороны; 6 – экз. ПИН, № 5555/2, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса с медиальной (6а) и дистальной (6б) сторон; Волгоградская обл., Городищевский р-н, местонахождение Береславка; верхний кампан (верхний мел), переотложенный в палеоцен.

Фиг. 7. *Hesperornis* sp. 2, экз. ЗИН, ПО 6609, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса с дорсальной (7а) и дистальной (7б) сторон; Саратовская обл., Саратовский р-н, местонахождение Малая Рыбка; верхний мел, кампан. Масштаб 1 см.

New Finds of Hesperornithids in the European Russia, with Comments on the Systematics of Eurasian Hesperornithidae

N. V. Zelenkov, A. V. Panteleyev, A. A. Yarkov

New remains of Hesperornithidae are described from several Late Cretaceous (Campanian) localities of the Lower Volga Region (European Russia). New specimens from Rychkovo and Karaykino localities cannot be referred to as *Hesperornis rossicus* Nessov et Yarkov, 1993 and likely represent a new undescribed species. Bones from Rychkovo belonged to immature individuals with an incompletely formed tarsometatarsus, which is comparable in size to those of adults known from Karyakino. A tarsometatarsus from the Malaya Rybka locality belongs to a smaller hesperornithiform species and represents the first avian record in this locality. An even smaller hesperornithiform from the Bereslavka locality resembles *Asiahesperornis bazhanovi* Nessov et Przemlin, 1991. We discuss the systematics of Eurasian hesperornithiforms. We adhere to the validity of *Hesperornis rossicus* and doubt of the assignment to this species of Swedish materials. *Asiahesperornis bazhanovi* is undoubtedly a separate valid taxon of hesperornithiforms, but the generic name *Asiahesperornis* Nessov et Przemlin, 1991 may be a junior synonym of *Parahesperornis* Martin, 1984.

Keywords: Hesperornithidae, anatomy, taxonomy, systematics, Eastern Europe, Russia

