

ГЕСПЕРОРНИСЫ В РОССИИ

Л.А.НЕСОВ, А.А.ЯРКОВ

Лаборатория палеогеографии, Институт земной коры, Санкт-Петербургский университет,
Санкт-Петербург, 199034

Волгоградский краеведческий музей, Волгоград

Поступила в редакцию 5 января 1992

Nessov L.A., Yarkov A.A. 1993. Hesperornithiforms in Russia// *Russ. J. Ornithol.* 2(1): 37–54

The prediction based on the pattern of oceanic circulation in the Campanian (the beginning of the last half of the Late Cretaceous) has permitted to discover remains of large flightless sea birds of the genus *Hesperornis* (firstly in the collection of the museum and later in the field, in the Don River basin). Birds were 20% larger than *Hesperornis regalis* Marsh from the Campanian of North America. There are the first remains of the birds of the order Hesperornithiformes in Russia, recently bones of birds of this order were found in the collections from Lower Campanian of southern Sweden, from Upper Campanian–?Lower Maastrichtian of northwestern Kazakhstan, in Upper Campanian–Lower Maastrichtian of southern Mongolia. The discovery of the same species of *Hesperornis* in Sweden and in Don River basin and pattern of oceanic circulation permit to presume migration of eurasian *Hesperornis* around Fennoscandian landmass. Large birds of the genus *Hesperornis* possibly possessed large geographic ranges from Polar Ocean far to the south through meridional straits of Northern Hemisphere.

Laboratory of Palaeogeography, Institute of Earth Crust, St.-Petersburg University, St.-Petersburg, 199034, Russia

Volgograd District Museum, Volgograd, Russia

Гесперорнитиформы (отряд Hesperornithiformes) — это в основном средние и крупные по размерам (иногда довольно мелкие, Martin 1983; Olson 1985) архаичные нелетающие птицы, обладавшие настоящими зубами (Marsh 1880; Sheldon 1991). Они населяли морские и лиманно-лагунные воды с обилием рыб, но с не очень высоким разнообразием последних (Grandstaff, Parris 1990; Martin, Parris 1990; Russell 1990; Stewart 1990). До недавнего времени эти птицы были известны для позднего альба Англии (Seeley 1876; Elzanowski, Galton 1991), сеномана (Martin 1983), позднего сантона (?) (Nicholls, Tokaryk 1990) и кампан-раннего маастрихта Северной Америки (Martin 1983, 1990; Russell 1988), позднего кампана-раннего маастрихта Азии

(Несов, Боркин 1983; Несов 1986; Курочкин 1988; Несов, Приземлин 1991). Находка в маастрихте Южной Америки (Lambrecht 1933; Martin 1983) недавно была переопределена как относящаяся к Gaviiformes, а не к гесперорнитиформам (Olson 1992). На основе достаточно корректного кладистического анализа гесперорнитиформов вместе с гагарами и поганками включают в надотряд Gavio-morphae (Cracraft 1982).

Расцвет Hesperornithiformes, как стало ясно теперь, приходится на ранний кампан, особенно на конец этого интервала. Крупные эволюционно продвинутые формы отряда (вымершие раньше конца мелового периода) впервые описаны из Северной Америки. Особенно полные и многочисленные остатки этих птиц изве-

стны из Канзаса (Marsh 1873, 1880, 1883; Martin 1983, 1984, 1987). Однако здесь их доля среди находок ископаемых позвоночных была меньше, чем в более северных районах (Russell 1967; Nicholls 1987; Nicholls, Russell 1990). Кости гесперорниттиформов обнаружены на север вплоть до о-ва Байлот в восточной части приполярной Канады, 73°50' с.ш. (Д. Расселл и Ф. Карри, устн. сообщ.). Они найдены на северо-западе Канады (Fox 1974; Russell 1988) и на Аляске (Bryant 1983). Остатки этих птиц известны также из позднего кампана Альберты (Fox 1974; Russell 1988). В частности, здесь собраны еще не описанные позвонки мелких гесперорниттиформов типа *Judinornis* или близких к ним форм (музей Тайррелла; коллекцию изучает К. Кой) и кость азиагесперорниттина типа *Parahesperornis* (Калифорнийский университет, Беркли; материал М. Гудвина). Кроме того гесперорниттиформы найдены в Манитобе (Nicholls, Russell 1990), Вайоминге и Южной Дакоте (Russell 1988). В морском маастрихте Нью-Джерси гесперорниттиформы уже не обнаруживаются (Olson, Fiduicia 1987). Находка в Южной Дакоте части таза *Hesperornis* внутри брюшной полости крупного мозазавра *Tylosaurus* (см. Martin, Bjork 1988, fig. 1) показывает, что живые или погибшие гесперорнитисы могли поедаться гигантскими морскими ящерицами.

Первое указание на возможное присутствие *Hesperornithiformes* в Старом Свете дано датским зоологом и палеонтологом Х. Винге (H. Winge). Он определил позвонок птицы из нижнего кампана Южной Швеции как имеющий признаки сходства с *Hesperornis* или же как принадлежавший виду, близкому к ранним лароморфам (*Laromorpha*) (Lambrecht 1933, p. 336). Один из авторов статьи познакомился с фотокопией этикетки, написанной рукой Х. Винге, в Музее естественной истории Стокгольма, а затем, благодаря помощи С. Бендикс-Альмгре-

на и Э. Хок, и с голотипом, хранящимся в Геологическом музее университета Копенгагена. К. Ламбрехт (Там же) при установлении на основе этого позвонка нового вида и рода *Parascaniornis stensioi* Lambrecht хотя и привел мнение Х. Винге, но отнес эту птицу к вымершему семейству *Scaniornithidae* подотряда *Phoenicopterii* отряда *Ciconiiformes*. В дальнейшем род *Parascaniornis* в состав *Hesperornithiformes* не включали (Piveteau 1955; Brodkorb 1963; Дементьев 1964; Muller 1968) или же вообще не упоминали в списках вымерших птиц (Carroll 1987).

В 1983 г. в нэмэгэтинской свите (верхний кампан-нижний маастрихт) урочища Ногон-Цав в Южной Монголии Л.А. Боркин обнаружил позвонок птицы, получившей название *Judinornis nogontsavensis* (Несов, Боркин 1983). Позже была установлена ее принадлежность к *Baptornithidae* в составе *Hesperornithiformes* (Несов 1986).

Другая кость (тибиотарсус) бапторнитиды, первоначально определенного как *Baptornis* sp. (см. ниже), обнаружена в той же свите недалеко от вышеупомянутой находки в урочище Цаган-Хушу, Южная Монголия (Курочкин 1988).

Следующее местонахождение в Старом Свете, давшее впоследствии остатки гесперорниттиформов, было открыто в 1984 г. рабочими угольного карьера близ пос. Кушмурун (Приозерное месторождение бурых углей, Кустанайская обл., Казахстан). Краевед А.П. Мазниченко передал остатки позвоночных отсюда в Кустанайский областной краеведческий музей. Заведующая отделом природы этого музея Г.Л. Иванова прислала фотографии некоторых костей Л.А. Несову. В этих сборах было установлено присутствие морских ящеров-мозазаврид, однако костей птиц среди этих материалов не было.

В 1985-1988 гг. Б.В. Приземлин проводил палеонтологические исследования в

этом же карьере и обнаружил позвонки крупных птиц. В начале 1990 г. сборы были переданы в Санкт-Петербург. Среди них, в частности, были определены две цевки, тибитарсус и два позвонка гесперорнитиформов *Asiahesperornis bazhanovi* Nessel et Przemlin (Несов, Приземлин 1991; Nessel 1992; Несов 1992б,в). Найденная птица относится к новому, эволюционно весьма продвинутому подсемейству *Asiahesperornithinae* в составе *Hesperornithidae*. В 1992 г. в этом карьере первым автором были найдены кости не только *Hesperornithidae*, но и небольших *Baptornithidae*, не принадлежавших, однако, роду *Baptornis*. Слой с их остатками (1.0-1.5 м) залегает здесь в основании толщи зеленовато-серых песчаников и содержит комплекс остатков позвоночных (акул, гигантских осетровых рыб, костистых, морских черепах, мозазавров и плезиозавров); довольно сходных с известными в кампане Внутреннего морского прохода в Северной Америке.

Позвонки *Asiahesperornithinae* из Казахстана и *Parascaniornis* из Швеции оказались довольно схожими (прежде всего по слабости гипапофизов), но отличающимися от *Hesperornithinae* из Северной Америки. Это позволило предположить, что *Parascaniornis* принадлежит к особой группе *Hesperornithiformes* и допустить возможность обнаружения новых остатков нелетающих птиц в кампане Южной Швеции.

В октябре 1990 г. в запасниках Музея естественной истории Стокгольма и Палеонтологического музея Упсалы Л.А.Несов обследовал несколько тысяч остатков мозазавров, плезиозавров, костных рыб, химер, акул, а также ранее неопределимые материалы из местонахождения Ивё-Клак, в котором прежде был найден позвонок *Parascaniornis*. В результате были найдены фрагменты костей гесперорнитиформов: некрупных птиц, хорошо отличающихся от типич-

ных *Baptornithidae*, принадлежавших к *Parascaniornis* или, что вероятнее, к новому виду и роду, и *Hesperornithidae*, относящихся к роду *Hesperornis*, но более крупных, чем *H. regalis* Marsh. С учетом вероятной принадлежности *Parascaniornis* к особой группе *Hesperornithiformes* (не к типичным *Baptornithidae* и не к *Hesperornithidae*) и возможности присутствия иной формы, более крупной, чем *Parascaniornis*, следует считать, что в раннем кампане Южной Швеции могли быть представлены два-три рода по меньшей мере двух семейств этих птиц. Два семейства *Hesperornithiformes* представлены и в меридиональном Внутреннем морском проходе Северной Америки. В январе 1992 г. дистальная часть тибитарсуса довольно крупного гесперорнитиформа одним из авторов была определена в материалах из Ивё-Клак, хранящихся в Геологическом институте университета Лунда. Обнаружение костей птиц (столь экзотичных для евразийской палеонтологии) в музеях Швеции и России еще раз подтверждает важность тщательности сохранения музейных палеонтологических и других естественно-исторических коллекций.

Находки в США, Канаде, Швеции и Казахстане (Несов 1992б,в) оказались приуроченными к трем-четырем известным ныне крупным меридиональным морским проходам, которые связывали океан Тетис с Северным Полярным океаном (рис. 1). Это обстоятельство оказалось необычайно важным и позволило предположить, что остатки этих древних птиц могут быть обнаружены и в Волгоградской области.

Прогноз был сделан на том основании, что в сенонское время в Мировом океане (рис. 2) происходило погружение (даунвеллинг) теплых и имеющих повышенную соленость поверхностных вод эпиконтинентальных морей при прохождении над ними в определенных широтах сухих ветров. В результате даунвеллин-

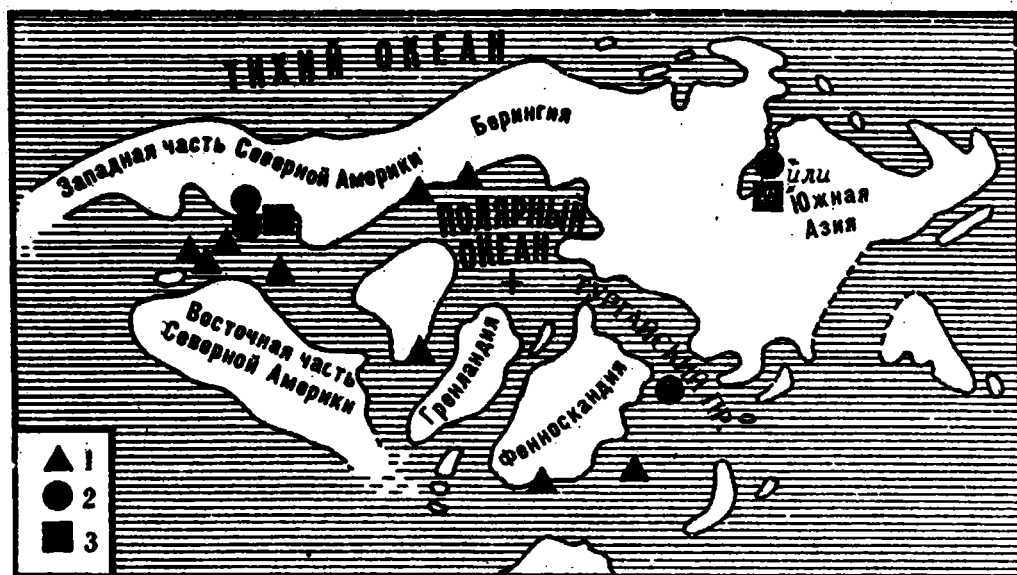


Рис. 1. Распределение находок остатков гесперорнитиформов позднего мела Северного полушария на схематической палеогеографической карте: 1 — сенонские остатки не моложе раннего кампана; 2 — кампанские находки, более молодые, чем раннекампанские; 3 — маастрихтские находки; + — примерное положение географического полюса.

Fig. 1. Records of remains of the Late Cretaceous hesperornithiforms of Northern Hemisphere on the paleogeographic sketch-map: 1 — remains of the Senonian age, not younger than Early Campanian; 2 — Campanian records which are younger than Early Campanian ones; 3 — Maastrichtian records; + — approximate position of the geographic pole.

гов, имевших место в довольно низких широтах, и происходил перенос теплых вод вглубь океана (Несов 1990, 1992а,в; Несов, Головнева 1990; Зубаков 1990; Jerpsson 1990). Для этого геологического периода (как, впрочем, и для танета-среднего эоцена и раннего миоцена) абсолютно не пригодны представления о характере горизонтальной и вертикальной циркуляции океанических вод, которые сложились на основе современной картины движения вод в океанах (рис. 2а). Тем не менее случаи моделирования серий разновременных картин океанской циркуляции на базе лишь современной модели еще встречаются (см.: Barron, Peterson 1991).

В сенонское время (рис. 2б) тепло от низких широт переносилось течениями в

глубинах океана в высокие широты. Там теплые воды поднимались к поверхности и передавали тепло в атмосферу. При доминирующем сейчас типе вертикальной циркуляции океанических вод тепло от перегретых тропических и субтропических частей океанов в большой степени отражается в космическое пространство. Лишь небольшая часть теплых вод переносится далеко к северу и югу поверхностными течениями и ветрами.

В кампане в Северном полушарии теплые глубинные воды переносились к северу по трем-четырем существовавшим тогда проливам: в основном по проливу раскрывающейся Атлантики (с отдельным проходом к западу от Гренландии), но также по меридиональному внутрисевероамериканскому и Тургайскому (су-

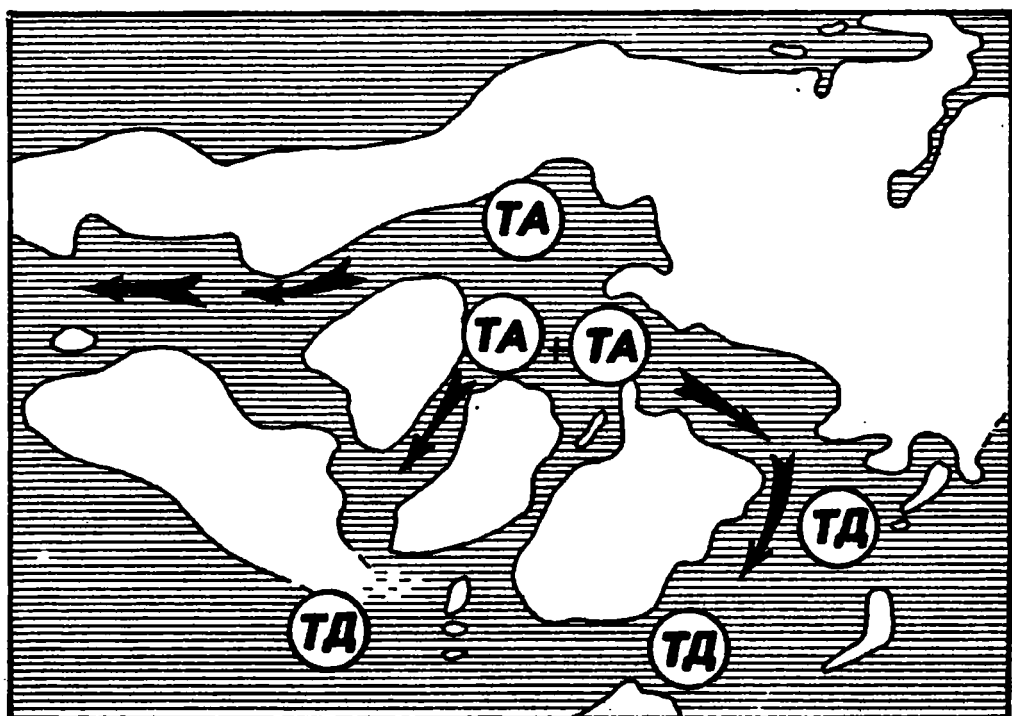
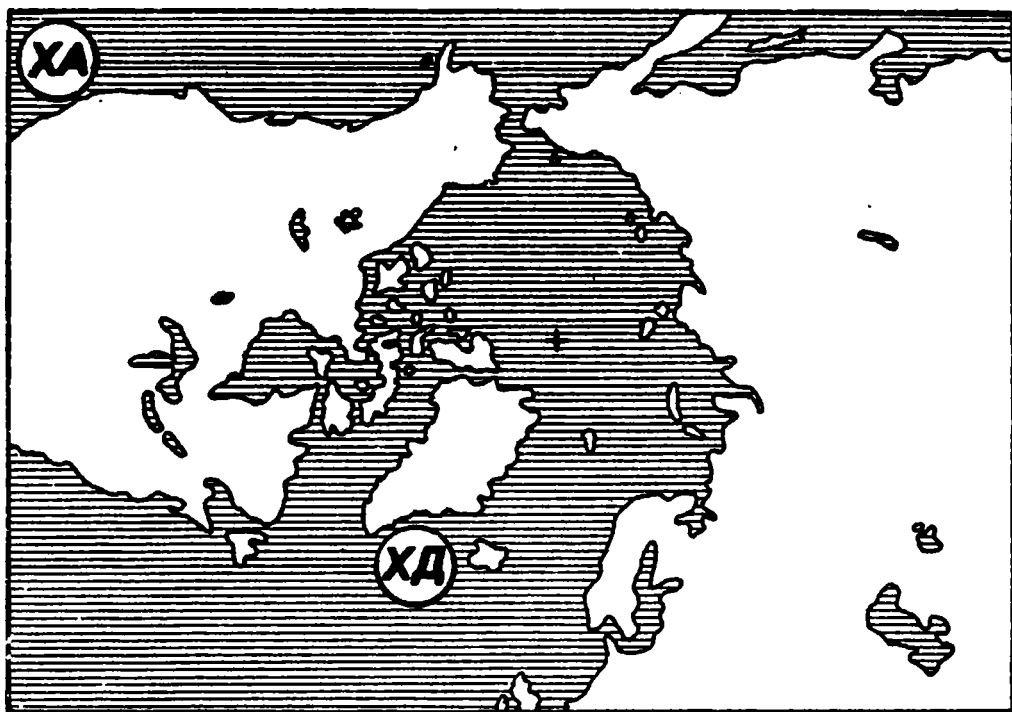
ществование меридионального пролива по Печорской синеклизе для времени существования *Hesperornis* является проблематичным). Поскольку далекие от этих проливов участки суши в высоких широтах были значительно охлаждены, то воздух из этих областей с высоким атмосферным давлением "стекал" в направлении к берегам проливов и прилежащим участкам Полярного океана. В результате, в связи с действием кориолисовых сил и экмановского отклонения вод (Дрейк и др. 1982; Нешиба 1991), это должно было вызывать поверхностные течения, ориентированные в Полярном океане от берега и к востоку, у западного берега каждого из проливов направленные к югу и его середине, а у восточного края — к его северу и середине. Как следствие этих процессов существовал отгонный прибрежный подъем глубинных вод (апвеллинг). При этом в западной части пролива он имел, по-видимому, большую силу по сравнению с восточной стороной.

В ходе апвеллинга глубинные воды, закономерно обогащенные биогенами, поднимались к поверхности. В таких местах складывались благоприятные условия для развития фитопланктона и, следовательно, зоопланктона и консументов более высокого порядка (хрящевых и костных рыб, морских птиц, плезиозавров, мозазавров, а в достаточно низких широтах — также морских черепах и птерозавров). Во время движения к югу поверхностные воды (рис. 2б) отклонялись кориолисовыми силами к западной стороне пролива. Вдоль восточного берега могло существовать гораздо более слабое течение к северу с юга (в северном направлении его скорость могла усиливаться). При выходе в Тетис южное течение отклонялось к западу мощным широтным течением с востока на запад (Дрейк и др. 1982; Шопф 1982). Эти богатые органикой воды из пролива перемещались вдоль восточной окраины

Фенноскандии, но не у самого ее берега (рис. 1, 2). В затишных участках органический детрит откладывался на дне на относительно большой глубине, особенно с западной стороны от островов, полуостровов и мелководий. В таких местах могла увеличиваться кислотность воды из-за увеличения содержания CO_2 , присутствия H_2S и других кислот. Это должно было препятствовать карбонатнакоплению. Кроме того осаждение карбоната ослаблялось относительно низкой температурой вод Тургайского пролива по сравнению с водами Тетис. Большая скорость течения на выходе из Тургайского пролива также мешала накоплению карбонатных илов. Именно со всем этим может быть связано существование полосы преимущественно песчано-алевритовых глауконитовых пород и части известных зон неотложения осадков на территории Волгоградской области в кампане (см.: Морозов 1962, рис. 7).

Описанные выше течения переносили к югу и западу тела погибших в Тургайском проливе морских позвоночных, которые и концентрировались в местах, где течения замедлялись.

Высказанные соображения позволили Л.А. Несову предположить, что на территории Волгоградской области возможно обнаружение раннекампанских гесперорнитиформов, находившихся в расцвете в период позднесантон-раннекампанского термического максимума в высоких широтах. Этот прогноз подтвердился сразу. А.А. Ярков, получив этот прогноз, при исследовании фондов Волгоградского краеведческого музея обнаружил в них две кости, похожие на цевки крупных гесперорнитиформов. Они были найдены А.Н. Тимченко осенью 1985 г. в окрестностях железнодорожного разъезда Рычково (Суrowsкий р-он, Волгоградская обл.) на берегу Цимлянского водохранилища (р. Дон) и числились в реестре музея под условным наименованием "ребра плезиозавров".



Весной 1991 г. по рисункам и фотографиям А.А.Яркова Л.А.Несов определил эти кости как остатки гесперорнитиформов. Правильность определения подтвердилась при сравнении изображений этих костей с костями птиц той же систематической группы в Американском музее естественной истории (Нью-Йорк), музее Онтарио (Торонто), музее Тайрелла (Драмхеллер), университете Альберты (Эдмонтон), Калифорнийском университете (Беркли), университете Техаса (Остин), университете Канзаса (Лоренс), Шведском музее естественной истории (Стокгольм). Как показал сравнительный анализ (рис. 3м-ш: 4к-т; 5й-ш), в районе Рычково в раннем кампане обитали очень крупные представители семейства *Hesperornithidae*, более крупные, чем североамериканский *Hesperornis regalis* Marsh. По размерам и деталям строения они оказались сходными с птицей, известной Л.А.Несову по части крупной цевки из нижнего кампана Южной Швеции (местонахождение Ивё-Клак в области Сконе).

Летом 1991 г. были проведены дополнительные сборы в районе Рычково. А.А.Ярков при участии Г.Н.Колодкина нашел фалангу задней конечности и часть шейного позвонка, принадлежавших довольно крупным гесперорнитиформам. В октябре 1991 г. авторы при участии А.В.Пантелеева также обследовали данный район. На берегу водохранилища Л.А.Несов обнаружил проксимальную часть цевки и фрагмент позвонка этих птиц.

Описанные остатки *Hesperornithiformes* из района Рычково — это первая находка представителей описываемого от-

ряда птиц на территории России, вторая в Европе (после Ивё-Клак), вторая на территории бывшего СССР (после Кушмуруна в Казахстане, где могли быть две формы этих птиц) и пятая для Евразии (после двух упомянутых точек и урочищ Ногон-Цав и Цаган-Хушу в Монголии).

Необходимо заметить, что табиотарсус из Цаган-Хушу (Курочкин 1988), судя по его общим очертаниям в дистальной части и деталям суставов, относится все же не к *Baptornis*, а к другому роду бапторнитид, возможно к *Judinornis*. Птица *J. nogontsavisensis*, возможно, была не единственным видом в солоноватых водах лиманов Южной Монголии, связанных с Тихим океаном через длинные, узкие, сложные по очертаниям проливы, располагавшиеся на территории Китая (Cheng 1987, fig. 3). Эта территория остается очень перспективной для поисков остатков мелких водных и наземных птиц позднего мела.

Переход к водному образу жизни происходил у предков гесперорнитиформов на относительно примитивной основе, но со стадии способности к полету. В целом следует отметить, что уже известно довольно много разных завропсид с переходными чертами от теропод к птицам. Часть этих животных, например, среднеазиатские позднемеловые *Kuszholiidae* (Несов 1992б) из отряда *Patagopterygiformes* и собственно *Patagopterygidae* из позднего мела Аргентины (Bonaparte 1991), *Avimimidae* из мела Монголии (Курзанов 1987), могут принадлежать уже к ступени птиц, но к более низкому эволюционному уровню, чем известные маастрихтские *Enantiornithiformes* из Южной Америки.

Рис. 2. Характер вертикальной циркуляции вод в океане в Северном полушарии ныне (а) и в раннекампанское время (б), очертания массивов суши даны схематично. Направления вертикального движения вод: холодных даунвеллингов (ХД), теплых даунвеллингов (ТД), холодных апвеллингов (ХА), теплых апвеллингов (ТА). Стрелками отмечены пути движения у поверхности высокопродуктивных вод.

Fig. 2. Pattern of the vertical oceanic circulation of the Northern Hemisphere now (a) and in the Early Campanian (b), outlines of landmasses are shown schematically. Directions of vertical currents: cold downwellings (ХД), warm downwellings (ТД), cold upwellings (ХА), and warm upwellings (ТА). Arrows show the direction of near-surface currents of water with high bioproductivity.

Характер пород с остатками позвоночных близ станции Рычково довольно сильно меняется по простиранию. К северо-востоку от этой станции, в 300 м на запад от разреза 278 км, геологический разрез мел-четвертичного берегового обрыва начинается в 1.6 м выше раннеосеннего (самого низкого) уреза воды и представляет собой (снизу вверх):

1. Алеврит глинистый, темно-серый, слюдястый, умеренно загипсованный — 1.0 м.

2. Алеврит серый, слабо загипсованный — 0.6 м.

3. Алевриты и алевролиты песчанистые (кварц-глауконитовые), серовато-зеленые, с редкими стяжениями лимонита и лимонитовыми корками по глинистым катунам, причудливыми по форме комками коричневого фосфатоносного ила — 2.0 м.

4. Алевриты и алевролиты, сходные с таковыми из слоя 3, но более светлые (цвета лесса) и более глинистые — 1.6 м.

5. Алевриты и алевролиты песчанистые, серовато-желтые, довольно плотные — 2.1 м.

6. Алеврит глинистый, серый — 0.4 м.

7. Алевриты и алевролиты как в слое 5, но еще более плотные — 1.2 м.

8. Глины и глинистые алевриты, темно-серые, комковатые, слюдястые — 0.3-0.6 м.

9. Почва (четвертичного возраста) — 0.1-0.6 м.

От места составления разреза в направлении к станции Рычково близ осеннего уреза воды обнажаются плотные темные глины и алевриты, с трудом размываемые волнами — 1.0 м.

Слои 1-8 содержат глауконит, в слое 8 он обилен. Слои 5 и 7 дают после обрушения и размыва основную часть гальки пляжа. Ее обилие сильно затрудняет поиски костей, вымытых из обрыва, но вместе с тем скопления крупных галек нередко оказываются ловушками для кос-

тей и зубов позвоночных. Все остатки гесперорнитиформных птиц найдены не в коренном залегании, а на пляже, на песчаных полосах, сформировавшихся при стабилизации уровня водохранилища, а также среди скоплений мелкой гальки под крупными камнями. Учитывая разнообразие окраски костей птиц (черно-коричневые, желтые, розоватые), можно считать, что они происходят из нескольких слоев толщи. Судя по коренной породе, сохранившейся в углублениях на крупном проксимальном участке цевки (голотип) и на шейном позвонке (серов. го-зеленый мелкозернистый глинистый алевролит с песчаными зернами), по крайней мере эти две кости происходят из слоев 3-7. А.А.Ярков считает, что голотип происходит из слоя 7. Этот же слой он принимает в качестве основного источника зубов акул, обнаруживаемых на пляже после размыва берегового обрыва. По-видимому, при разрушении слоев 3-7 волнами на берегу отмываются зубы акул *Paraorthacodus* sp. (2 — здесь и далее — число собранных экземпляров), *Heterodontus rugosus* (Ag.) (2), *H. hevreensis* Herm. (3), *Synechodus faxensis* (Davis) (1), *S. aff. lerichei* Herm. (2), *Squatina decipiens* Dalink. (2), *Scylliorhinus* sp. (1), *Squatirhina aff. lanzeensis* Casier (1), *Palaeohypotodus ex gr. striatula* Dalink. (59), *Palaeohypotodus* sp. (21), (21), *Eostriatolamia ex. gr. venusta* (Ler.) (23), *Cretodus aff. arcuatus* (Woodw.) (24), *Scapanorhynchus aff. raphiodon* (Ag.) (38), *Scapanorhynchus* sp. nov. (27), *Cretolamna borealis* Priem (19), *C. appendiculata lata* Ag. (15), *Squalicorax kaupi* (Ag.) (17), *Anomotodon plicatus* (Ag.) (6), *Pseudocorax* sp. nov. (5), *Elastobranchii* indet. (133) (определения А.А.Яркова). Есть в сборах на берегу и зубные пластинки химер *Ischyodus* sp., *Edaphodon* sp., немногочисленные зубы костистых рыб *Albuloidea*, *Saurodontidae* (рыбы последней из указанных групп, известные А.А.Яркову в Поволжье с аль-

ба по ранний кампан, выше по разрезу не встречены). Среди остатков на пляже собраны зубы костистых Ichthyodectidae, Trichiuroidea (?) или *Enchodus* sp. cf. *E. shumardi* Leidy, мелкие зубы *Enchodus* sp., челюсть *Cimolichthyidae* (?), позвоночная пластинка небольшой морской черепахи из *Lophochelyinae* (Тохохелииды), обломки трубчатых костей птерозавров (определения Л.А.Несова), два позвонка небольших мозазавров рода *Clidastes* (длина ящерицы была около 2-3 м). Найдены здесь и зубы мозазаврид и *Elasmosauridae*, позвонки плезиозавров *Polycotylus* sp. cf. *P. ultimus* Bogol. В коренном залегании (у основания слоя 3 и у кровли слоя 5) встречены, соответственно, крупные позвонки плезиозавров *Elasmosaurus* aff. *orskensis* Bogol., позвонки мозазавра *Platecarpus* (определения А.А.Яркова).

Довольно многочисленные разрозненные кости мелких костистых рыб, небольшая раковина гастроподы *Vermetus* sp., вероятно обитавшей в неглубоком месте, семя покрытосемянного и обрывки растительных тканей найдены в литифицированных комочках фосфатоносного светло-коричневого ила, в коренном залегании встреченного в слоях 3 и 4, но, видимо, присутствующего и в других слоях. Эти комочки образовались из помета разных животных, накапливавшегося в углублениях дна, при ослаблениях течений сюда попадал и растительный детрит. В основном уже после литификации этот копрогенный материал перемывался придонными течениями и окатывался (заглаживался). Возможно, подобные фоссилии ранее и были приняты в Канзасе за собственно копролиты гесперорнитиформных птиц (Martin, Tate 1976; Martin 1983). Хотя в составе этих комков и в России, и в США встречаются остатки рыб, съеденных птицами, но форма этих копрогенных фоссилий палеонтологической информации уже не несет.

В слое 7 встречены роостры белемнитов *Belemnelloccamax mamillatus* (Nills.) и *Belemnitella mucronata* (Schloth.) Arkhang., их же отмытые волнами остатки обильны на берегу. По мнению Д.П.Найдина, определявшего белемнитов из сборов 1991 г., отложения относятся к верхней зоне (их известно три) нижнего кампана. А.А.Ярков отметил на берегу один роостр *Belemnitella praecursor praecursor* Stalley. В слоях 7 и 8 встречены остатки устриц *Hyotissa* aff. *semitiplana* (Sow.) (определение Д.П.Найдина), кампанских губок *Rhizopterion imucalix* Perv. и *Rhizopterion* sp. (идентификация выполнена Е.М.Первушовым) и крупных фораминифер *Nodosariidae* (определение А.А.Яркова). Из этого же слоя извлечены зубы акул *Scapanorhynchus* sp., *Cretodus* sp. В слое 8 также отмечены *Nodosariidae*, крупные губки cf. *Ventriculites* sp. и устрицы cf. *Lopha* sp. Возможно, отсюда же происходит сошниковая зубная пластинка химеры *Edaphodon* sp. (определения А.А.Яркова).

Нижний кампан в районе пунктов Рычково и 278 км залегает в положении, близком к горизонтальному. Выше обнажений находится широкая терраса с железнодорожным полотном, во многом препятствующая попаданию на пляж макроостатков позвоночных из отложений, обнажающихся выше плоскости террасы. Кости меловых птиц вряд ли могли попасть на узкий (5-12 м) пляж под обрывами из обнажений, лежащих к северо-востоку от разъезда 278 км, т.к. вдольбереговой поток осадков,двигающийся здесь к разъезду, не допускается к нему искусственной дамбой железнодорожного моста, протягивающейся далеко от берега. Фарватер ныне проходит очень близко к отмеченному берегу водохранилища; вероятно, по его оси и проходило русло реки до заполнения водохранилища. Остатки гесперорнитиформов, видимо, не могли быть принесены в прошлом из местности, расположенной выше по

течению р. Дон, т.к. нынешний урез воды и пляж находятся много выше уровня реки до ее зарегулирования. Обнаружение остатков птиц мела близ Рычково определяется эрозивной работой волн уже после образования водохранилища, хотя можно думать, что небольшие обнажения с остатками позвоночных на склонах были здесь по приречным оврагам и до зарегулирования реки.

Остатки гесперорнитиформов на пляже редки, общие результаты неоднократных поисков — 1 экземпляр (любая кость или ее фрагмент) птицы на 300 м береговой полосы с обрывами. Затраты усилий осенью 1991 г. составили 3 человеко-дня работы, что дало 2 фрагмента костей этих птиц; их находки составили здесь около 5% от всех находок остатков тетрапод. Не исключена возможность обнаружения в бассейне р. Дон новых местонахождений с остатками птиц кампана (см. Морозов, 1962, рис. 7), в частности, в районе г. Серафимович — пос. Клятская, а также к западу от г. Калач и пос. Нижняя Чирская, в районе р. Кагальник, как и к северо-востоку и юго-западу от этих мест. В Саратовской области, по Д.П.Найдину (устн. сообщ.), нижнекампанские костеносные глауконитовые пески зоны *Belemnelloca mamillatus* (той же зоны, что и у Рычково и в Ивё-Клак в Швеции) есть в Карамыше. Здесь, а также в других местах Поволжья и северо-западного Казахстана, видимо, тоже следует ожидать новые находки остатков гесперорнитиформных птиц. Е.В.Попов и Е.М.Первушов любезно передали неопределившиеся ранее остатки из верхнего мела (сеноман и кампан) Саратовской области, среди которых кости гесперорнитиформов пока не найдены, но обнаружена часть позвонка из верхнего сеномана Саратова, найденного близ школы № 38, принадлежавшего, по-видимому, птерозавру.

При поисках новых уровней и местонахождений с остатками морских крупных

гесперорнитиформов следует иметь в виду трудности в определении кампан-маастрихтской границы, которая проводится различными авторами на разных уровнях (Eaton 1987) прежде всего из-за того, что в стратотипе кампана остатков организмов недостаточно и нет надежных находок аммонитов, маркирующих кровлю кампана. Есть также разногласия и трудности в разделении кампана на подотделы.

Наиболее южные известные находки *Hesperornis* в Северной Америке находятся в Канзасе примерно на 39° с.ш. В Волгоградской области их кости обнаружены на 48°28' с.ш., т.е. более чем на 1000 км севернее. Если принять, что представители рода *Hesperornis* были преимущественно жителями относительно холодных вод (Martin 1983; Nicholls, Russell 1990), а течения полярных вод к югу в Тургайском проливе, в раскрывающейся Атлантике и во внутрисевероамериканском меридиональном проливе принять как сходные по силе, а также не брать во внимание возможного меридионального смещения блоков земной коры, то находки *Hesperornis* в Старом Свете можно ожидать и южнее известных ныне точек в Южной Швеции (56°07'), в Казахстане (52°30') и на р. Дон.

Для юга ареала рода *Hesperornis* в Северной Америке (Martin 1990) известно более интенсивное отложение карбонатного наннопланктона (Watkins et al. 1990), чем в районе ст. Рычково. Этот планктон (поступавший на дно во многом благодаря даунвеллингам), а также хемосинтетические микроорганизмы были источниками жизни для крупных и гигантских двустворчатых моллюсков Inoceramidae (диаметром до 1-3 м). Обломки раковин иноцерамид встречены и в Рычково. Эти уплощенные моллюски располагались параллельно границе между малоокислородной придонной водой и бескислородной зоной в грунте

(Kauffman et al. 1990). При этом в их жаберных полостях в Северной Америке было достаточно кислорода для жизни разнообразных небольших акантоморфных рыб-комменсалов (Stewart 1990), тогда как свободноживущие костистые рыбы этих районов принадлежали к существенно более архаичным группам, обычным и в Волгоградской области. Количество кислорода у дна на юге ареала *Hesperornis* в США порой снижалось вплоть до уровня, при котором шло образование черных сланцев (Carpenter 1988), однако некоторые жабернодышащие организмы (гастроподы, головоногие и некоторые костистые) еще продолжали иногда встречаться в этих водах. В условиях недостатка кислорода и колебаний его содержания будет закономерным существование на низких трофических уровнях мелких рыб и ракообразных с коротким жизненным циклом, а на высших уровнях — долгоживущих форм, дышащих кислородом воздуха. К этой экологической группировке вместе с мезозаврами, плезиозаврами и летающими ящерами и будут принадлежать *Hesperornis*.

В Северной Америке массив суши к западу от меридионального внутриамериканского пролива тянулся далеко на юг (рис. 1), к области современной границы Мексики и Гватемалы, в связи с чем идущие к югу по проливу высокопродуктивные воды не имели возможности на относительно умеренных широтах поворачивать к западу под действием Тетического течения, двигавшегося в низких широтах в западном направлении (Шопф 1982). Однако на выходе из Тургайского пролива в Тетис направлявшиеся с севера воды могли поворачивать к западу уже примерно с 52° с.ш. (см. Синицын, 1966, рис. 38). Положение точки с находками *Hesperornis* на Дону, место соединения Тургайского пролива с Тетисом и точка с находкой *Hesperornis* в Южной Швеции совокупно позволяют считать, что круп-

ные гесперорнитиформы встречались в раннем кампане вдоль всей южной окраины Фенноскандии (от современных верховий р. Урал через территорию Татарии, верховья Дона, низовья Вислы, юг Швеции и далее по проливу между Британской сушей и Фенноскандией). В отмеченной полосе также возможны новые находки.

Птицы *Hesperornis* вероятнее всего размножались в высоких широтах (Martin, Tate 1976; Martin 1983), поскольку остатки их молоди обнаруживались лишь в Арктике, а на широте Канзаса встречаются лишь кости взрослых особей, тогда как среди *Baptornis* в Канзасе есть остатки и молодых, и взрослых форм. По-видимому, меридиональные миграционные пути известных ныне *Hesperornis* в Северной Америке ограничивались самим внутрисевероамериканским проходом (миграция молодых с их ростом к югу по его западной стороне с достижением южных пределов распространения вида лишь вполне выросшими особями и обратная миграция птиц перед размножением к северу, вероятнее всего по восточной окраине пролива). В европейско-азиатских водах могла быть другая картина: размножение здесь *Hesperornis* могло идти на северном и северо-восточном побережьях Фенноскандии, молодь мигрировала к югу по Тургайскому проливу к зоне максимальной численности консументов из рыб и пелагических ракообразных (вероятно, неподалеку от выхода в Тетис), далее птицы могли двигаться в зоне смещения тургайских и тетических вод вдоль юга Фенноскандии. На долготе Южной Швеции эти воды могли быть уже достаточно оксигенированными (исходные апвеллинговые воды имели сниженное содержание кислорода), но эти порции вод еще сохраняли высокую биопродуктивность, с чем, видимо, и связано огромное разнообразие и высокая численность особей в фауне беспозвоночных-фильтраторов, обилие

консументов из позвоночных и очень быстрое накопление обломочных раковинных известняков-калькаренитов в области Сконе в Южной Швеции (Lundgren 1894; Moberg 1903; Gronwall 1914; Persson 1959, 1960; Christensen 1969, 1975, 1984; Surlyk, Christensen 1974). По восточной стороне пролива между Скандинавией и Британией гесперорнисы могли опять, будучи уже взрослыми, попадать в Полярный океан.

На южных пределах ареала рода *Hesperornis* подростки особи расходились друг от друга более чем на 10 000 км, но в Полярном бассейне входы из него во внутрисевероамериканский проход и в Тургайский пролив могло разделять существенно меньшее расстояние — всего лишь 3700 км (с грубым учетом спрединга в Атлантике). По всему периметру Полярного бассейна за счет экмановского отклонения вод к востоку под действием стоковых ветров с суши должно было сезонно или круглогодично существовать круговое течение против часовой стрелки. Вполне вероятно, что часть молодых особей на начальных этапах миграций “промахивалась” и попадала не в “свой” меридиональный пролив. Особенно легко это могло происходить с особями, родившимися на севере Аляски (они могли попадать в проливы по сторонам от Гренландии), а для особей, вероятно рождавшихся в гренландском секторе, могло быть достаточно легким проникновение в Тургайский пролив и миграции к югу по нему. Для крупных гесперорнисов, появившихся на свет на побережьях Полярного океана и распространявшихся к югу по меридиональным проливам, представляется возможным существование видов в форме суперпопуляций, в чем-то аналогичных той, которая известна для современных белых медведей, которые относительно свободно совершают миграции от одного края Полярного бассейна к другому. Возможно обитание описываемого ниже вида *Hesperornis*

и в североамериканском секторе Полярного бассейна, а также во внутрисевероамериканском морском проходе. Для более мелких гесперорнитиформов типа *Baptornithidae*, вероятнее всего и в Северной Америке (Martin 1983), и в Европе размножавшихся в более южных широтах в пределах самих проливов, следует ожидать существенно большего эндемизма. Особенно сильным должен был быть эндемизм у относительно теплолюбивых летающих рептилий-птерозавров, ограниченных в своем распространении достаточно низкими широтами (Несов 1990; Nicholls, Russell 1990). Так, в Северной Америке птерозавры даже в период термического максимума отмечаются не севернее южной Альберты и пока не найдены в Манитобе (Э.Николльс, университет Калгари, устн. сообщ.). До начала позднего кампана во внутрисевероамериканском проходе жили летающие ящеры *Pteranodontidae*, позже там отмечаются только *Azhdarichidae*, лишь последние известны к югу от Тургайского пролива. Птеранодонтиды пока не обнаруживались в Тургайско-Среднеазиатском секторе.

В морях крупные гесперорнитиформы не известны достоверно позже рубежа кампана и маастрихта (Несов, Приземлин 1991). Нельзя исключать возможности вымирания таких птиц уже на рубеже среднего и позднего кампана. Исчезновение океанских представителей группы, приуроченных в своем существовании к апвеллинговым зонам и идущим от них к югу течениям высокопродуктивных вод, по-видимому, было связано с ослаблением и прекращением высокоширотных теплых апвеллингов в ходе перемен в характере общей океанской циркуляции (Несов 1990, 1992а,в; Несов, Головнева 1990).

Вместе с морскими гесперорнитиформами близ рубежа кампана и маастрихта исчезали летающие ящеры семейства *Pteranodontidae* (в их составе род

Pteranodon, возможно, был эндемичен для южной части внутрисевероамериканского меридионального пролива). Уже в начале маастрихта вымерли последние довольно глубоко специализированные к жизни в море и, по всей видимости, в основном хищные черепахи семейства *Protostegidae* (сокращение их разнообразия происходило тоже близ кампан-маастрихтской границы). А.А.Ярков отмечает исчезновение в верхах кампана Поволжья остатков акул *Scapanorhynchus*; по его мнению, на рубеже кампана и маастрихта мозазавры *Clidastes*, *Platecarpus* сменяются родами *Plioplatecarpus*, *Prognathodon*. По Э.Никольсу (устн. сообщ.), такая смена среди мозазаврид на территории Манитобы была на рубеже раннего и позднего кампана. А.А.Ярков отмечает исчезновение крупноголовых короткошеих плезиозавров (*Polycotylidae* из *Pliosauroidae*) на рубеже среднего и позднего маастрихта; Д.А.Расселл (Музей Онтарио, устн. сообщ.) отмечает это событие примерно в это же время, тогда как данные Э.Никольса указывают для времени этого исчезновения переход от раннего к позднему кампану (еще предстоит установить, считать ли все это за гетерохронии в истории фауны). Не существовало в маастрихте и акул-склерофагов семейства *Ptychodontidae*. По устному сообщению Э.Хок (университет Копенгагена), есть данные об их питании иноцерамами (Kauffman 1972), которые в своем питании зависели от стабильности даунвеллингов. Эти акулы были очень характерны для долгого времени, начиная по крайней мере с сеномана (возможно, с самого конца альба).

Гесперорнитиформы пока не обнаружены в тихоокеанском секторе северного полушария. Частично это может быть связано со слабой изученностью региона, немногочисленностью здесь местонахождений с уже известными остатками позвоночных кампана (см. Несов, Голо-

внева 1990, приложение). В определенной степени это может объясняться и долговременностью существования Берингийского моста, который по характеру климата не все время был подходящим для межконтинентальных миграций наземных позвоночных. Ранний кампан относится к регрессивному этапу, а поздний кампан был временем трансгрессии на широтах юга Канады, севера США, Средней Азии; на юге Швеции пик трансгрессии мог быть близ середины кампана. Поскольку часть трансгрессий и регрессий имеет поясный характер и объясняется изменением ротационного режима планеты (Кац 1986), то должно существовать закономерное несовпадение времени трансгрессивных пиков для высоких и низких широт (такое "противофазное" несовпадение отмечалось одним из авторов и В.А.Захаровым при сопоставлении меловых трансгрессий и регрессий в Средней Азии и на севере Сибири). Исходя из этих соображений, близ перехода от раннего к позднему кампану мог на короткое время образовываться Берингов пролив. Тогда, весьма вероятно, гесперорнитиформы могли проникать из Полярного бассейна в Тихий океан. Однако прямых фактов существования в это время пролива не известно. Наиболее легко время открытия Берингова пролива в кампане может диагностироваться по установлению похолодания на его чукотской стороне при сохранении примерно прежней термической картины на аляскинско-канадской стороне. Определяться это должно тем, что через открывшийся пролив на юго-запад вдоль чукотской стороны пролива в такое время должны были устремляться относительно холодные воды, тогда как североамериканская сторона должна была по-прежнему быть под действием теплого течения, аналогичного современному Куро-Сию. Есть надежда, что если Берингов пролив возникал во время расцвета гесперорнитиформов, то наши рас-

суждения по этому поводу смогут помочь поиску их остатков, уточнению истории этой группы птиц и эволюции ее среды обитания.

Основная ценность уже известных находок остатков гесперорнитиформов не в их палеонтологическом значении, а в возможности с их помощью проверить гипотезы, касающиеся смен вертикальной и горизонтальной циркуляции в Мировом океане. Эти гипотезы, в свою очередь, важны для понимания причин установления и поддержания современной климатической картины на планете, причин наблюдающихся ныне тенденций в изменении мирового климата. Важны отмечаемые гипотезы и для формирования стратегии по предотвращению нежелательных для цивилизации планетарных климатических изменений. Особенно тревожным выглядит значительное сокращение объемов холодных глубинных вод, формируемых в ходе Т-даунвеллинга близ Гренландии (Schlosser et al. 1991; Несов 1992a), что может свидетельствовать об усилении теплых S-даунвеллингов низких широт и возможности довольно быстрого переключения климатической "машины" на нашей планете с современного режима на совершенно иной, характерный для позднего мезозоя (особенно для середины сенона). Такое переключение было бы крайне нежелательным с экономической точки зрения для всей современной цивилизации прежде всего из-за возможной утраты для земледелия районов с высокопродуктивными почвами и вследствие затопления приморских низменностей после таяния материковых льдов.

Остатки, причисленные здесь к новому виду рода *Hesperornis* из бассейна р. Дон, хранятся в Волгоградском краеведческом музее; проксимальная часть цевки отсюда же, определенная как *Hesperornis* sp. — в остеологической коллекции отделения орнитологии Зоологического инс-

титута Академии наук под номером PO 5099; фрагмент цевки *H. rossica*, sp. nov. из Швеции — в Музее естественной истории Стокгольма в коллекции N 398.

Авторы благодарны А. Н. Тимченко за предоставление в коллекцию Волгоградского областного музея двух первых, тогда еще не известных костей гесперорнитиформов, что, в конечном счете, и определило открытие этой группы птиц на территории России; А. Н. Тимченко, Г. Н. Колодкину и А. В. Пантелееву — за помощь при осуществлении дополнительных поисков в 1991 г., Д. П. Найдину — за ценные замечания и советы на стадии планирования статьи (он, однако, не несет никакой ответственности за возможные наши ошибки). Один из авторов глубоко признателен Л. Верделину, Х. Бьеррингу, У. Боргену, Х. Францен-Бенгтсон (Стокгольм), Ю. Шебелю и С. Стюэнес (Упсала), М. Сиверсону (Лунд), Э. Хок (Копенгаген), Д. Бринкману и К. Кою (Драмхеллер), Дж. Хатчисону и М. Гудвину (Беркли), У. Лангстону, мл. (Остин) и Л. Д. Мартину (Лоренс) — за помощь при работе с коллекциями, содержащими кости гесперорнитиформов.

Надотряд Gavliomorphae
Cracraft, 1982

Отряд Hesperornithiformes
(Furbringer, 1888)

Семейство Hesperornithidae
Marsh, 1872

Род *Hesperornis* Marsh, 1872
Hesperornis rossica, sp. nov.

Название вида — по обнаружению в России наиболее хорошо сохранившихся остатков.

Голотип — N 26306/2 Волгоградского краеведческого музея; Волгоградская область, правый берег Цимлянского водохранилища между разъездами Рычково и 278 км; верхний мел, верхняя

часть нижнего кампана, зона *Belemnellostomax tamillatus*.

О п и с а н и е. Проксимальная часть правой цевки голотипа (рис. 3а-г) имеет продольное максимальное измерение верхнего сустава 26.4 мм, поперечная ширина этого сустава равна 43.9 мм, последнее измерение примерно на 20% больше, чем для голотипа крупного североамериканского вида — *Hesperornis regalis* Marsh (Marsh 1880, pl. XVI). С учетом немного разрушенных участков кости на голотипе с Дона видно, что этот сустав, рассматриваемый с проксимальной стороны, более вытянут от переднего наружного конца к заднему внутреннему, чем у североамериканского вида. *Cotyla lateralis* выступает в проксимальном направлении больше, чем *eminentia intercondylaris*, в результате линия через *cotyla medialis* и *cotyla lateralis* (при взгляде на кость спереди и снаружи, когда ее видимая ширина будет максимальной) ориентируется под довольно большим углом к оси кости (около 16°). Если же расположить кость так, как изображена цевка голотипа *H. regalis* Marsh (Marsh 1880, pl. XVI, fig. 1), то этот угол возрастает до 24°, тогда как у последнего вида он при таком положении будет всего 11°. Углубление по передней стороне проксимальной части цевки широкое и глубокое, его верхняя часть сужена и простирается проксимальнее *crista lateralis*. *Crista plantares lateralis* весьма значительно выступает назад, в сечении ее угол близок к 60°.

Диафизная часть цевки (рис. 3, з-л) имеет строение, достаточно типичное для рода *Hesperornis*, однако при сравнении с экземпляром Американского музея естественной истории (AMNH 5102) из местонахождения Батте-Крик в Канзасе (рис. 3, т-ш), причисленного нами к *Hesperornis* sp. cf. *H. crassipes* Marsh, видно, что гесперорнис с Дона был существенно крупнее и у него близ сустава для IV пальца имеется относительно более

широкий и грубый передненаружный гребень. Углубление для метатарсалии I простирается у российского гесперорниса дальше вперед по внутренней стороне цевки, чем у экземпляра из Канзаса. В целом кость с Дона выглядит более рыхлой в центральной части, чем американский экземпляр.

Часть цевки гесперорниса из местонахождения Ивё-Клак в Швеции (рис. 4, м-с) очень сходна с подобным фрагментом с Дона. Шведская находка отличается лишь более четкими и глубокими бороздами между II, III и IV метатарсалиями в области переднего проксимального углубления кости, что соответствует более раннему онтогенетическому возрасту птицы из Скандинавии. Размеры птиц из Ивё-Клак и из Рычково очень сходны; основные детали, видимые на фрагментах, вполне совпадают.

III фаланга IV пальца, найденная на Дону (рис. 5, а-и), пластинкоподобная, более уплощена с боков, чем у *Hesperornis regalis* Marsh, нижняя ее кромка более приостренная, чем у отмеченного вида. При взгляде изнутри эта фаланга явно менее расширена в проксимальном направлении, чем у типового вида рода, и не столь резко уменьшается в высоту. Проксимальный и дистальный суставы много более уплощены с боков, оба этих сустава демонстрируют приспособления для ротации фаланг относительно оси пальца (Martin, Tate 1976), что свидетельствует о расщепленности гребущей поверхности задних лап на доли (Storer 1960; Martin 1983), как у поганок, в отличие от состояния, наблюдаемого у гар.

Часть XVI шейного позвонка (рис. 4, е-й) имеет рыхлое строение костной ткани. В отличие от *H. regalis* (Marsh 1880, pl. IV, fig. 7) он имеет существенно более обширные, глубокие и резче ограниченные плеврорели (боковые углубления тел), правый и левый из которых на большом участке разделены лишь тончайшей

медиальной мембраноподобной пластинкой кости. У нового вида сильнее выражены гребни на перегибах наружных поверхностей тела и невральных дуг, в целом тело позвонка было длиннее. Все это позволяет считать, что у *H. rossica*, sp. nov. шея могла быть длиннее и легче построена, чем у *H. regalis* Marsh.

Распространение (по известным находкам). Высокопродуктивные океанские воды раннего кампана (зона *Belemnelloccamax tamillatus* юга Волгоградской области (Рычково) и южной Швеции (Ивё-Клак).

М а т е р и а л . Проксимальная и диафизная части двух цевок, неполный проксимальный сустав третьей цевки, III фаланга IV пальца, неполный позвонок, фрагмент невральной дуги еще одного позвонка.

Hesperornis sp.

Экземпляр Зоологического института Российской АН № РО 5099 ; Волгоградская область, правый берег Цимлянского водохранилища близ разъезда 278 км; верхний мел, нижний кампан.

О п и с а н и е . Латеральная часть проксимального участка цевки (рис. 4, а-д) имеет при взгляде с проксимальной стороны существенно более узкую *cotyla medialis*, чем у голотипов *H. regalis* Marsh и *H. rossica* sp. nov. *Eminentia intercondylaris*, с учетом некоторого истирания кости, располагается ближе к медиальному краю проксимального сустава, чем у двух отмеченных видов. Сразу латеральнее и спереди от наименее выступающей части *eminentia intercondylaris* располагается ориентированный вперед пластиноподобный выступ, являющийся частью передней кромки *cotyla lateralis*. Форма и степень его развития, в сравнение с голотипом *H. rossica* sp. nov. (у которого он, хотя и несколько стерт при окатке, но все же был заметно слабее), а также очертания *cotyla lateralis* заставляют подозревать существование в со-

ставе комплекса еще одного вида крупных гесперорнитиформов (возможно несколько более мелкого, чем *H. rossica* sp. nov.). Это определяет условность отнесения к *H. rossica* sp. nov. описанной выше фаланги задней конечности и шейного позвонка.

ЛИТЕРАТУРА

- Дементьев Г.П. 1964. Класс Aves. Птицы // *Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы* / Ред. А.К.Рожественский, Л.П.Татаринов. М.: 660-699.
- Дрейх Ч., Имбри Дж., Князев Дж., Турекян К. 1982. *Океан сам по себе и для нас*. М.: 1-469.
- Зубаков В.А. 1990. *Глобальные климатические события неогена*. Л.: 1-223.
- Кац Ю.И. 1986. Меловой талассократический максимум и планетарные движения гидросферы // *Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология*. М.: 191-237.
- Курзанов С.М. 1987. Авимимиды и проблема происхождения птиц // *Тр. Совм. Сов.-Монгольск. палеонтол. экспедиции*. 31: 1-95.
- Курочкин Е.Н. 1988. Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // *Тр. Совм. Сов.-Монгольск. палеонтол. экспедиции*. 34: 33-42.
- Морозов Н.С. 1962. *Верхнемеловые отложения междуречья Дона и Северного Донца и южной части Волго-Донского водораздела*. Саратов: 1-177.
- Несов Л.А. 1986. Первая находка поздне меловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости птиц из мела и палеогена Средней Азии // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 147: 31-38.
- Несов Л.А. 1990а. Влияние циркуляции вод в океане и лиманно-лагунных бассейнах на режим осадконакопления и сохранность фоссилий // *Тез. докл. XXXVI сессии Всесоюз. палеонтол. общества*. Сыктывкар: 54-55.
- Несов Л.А. 1990б. Летающие ящеры юры и мела СССР и значение их остатков для реконструкции палеогеографической обстановки // *Вестн. Ленингр. ун-та*. Сер. 7, 4, 28: 3-10.
- Несов Л.А. 1992а. Значение смен вертикальной циркуляции в океане для исторических перемен в планетарном балансе тепла, региональных климатах и биосе // *Вестн. Санкт-Петербургск. ун-та*. Сер. 7, 1, 7: 3-10.
- Несов Л.А. 1992б. Обзор местонахождений остатков птиц мезозоя и палеогена СССР и описания новых находок // *Рус. Орнитол. журн*. 1, 1: 7-50.
- Несов Л.А. 1992в. Нелетающие птицы меридиональных морских проливов позднего мела Северной Америки, Скандинавии, России и Казахстана как показатели особенностей океанической циркуляции // *Бюлл. МОИП, отд. геол.* 67, 5: 78-83.
- Несов Л.А., Боркин Л.Я. 1983. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 116: 108-109.
- Несов Л.А., Головнев Л.Б. 1990. История развития флоры, фауны позвоночных и климата в позднем сеноне на северо-востоке Корякского

- нагорья// *Континентальный мел СССР/ Ред. В.А.Красилов. Владивосток: 191-212.*
- Несов Л.А., Приземлин Б.В. 1991. Крупные морские нелетающие птицы отряда гесперорнитиформов из позднего сенона Тургайского пролива — первые находки на территории СССР// *Гр. Зоол. ин-та АН СССР. 239: 85-107.*
- Непиба С. 1991. *Океанология. Современные представления о жидкой оболочке Земли. М.: 1-414.*
- Синицын В.М. 1966. *Древние климаты Евразии. 2. Мезозой. Л.: 1-166.*
- Шонфт Т. 1982. *Палеоокеанология. М.: 1-311.*
- Barron E.J., Peircson W.H. 1991. The Cenozoic ocean circulation based on ocean General Circulation Model results// *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 83: 1-28.*
- Bonaparte J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la formación Rio Colorado, de la Cuidad de Neuquen y Cercanías, Cretácico Superior, Argentina// *Rev. Mus. Argentino Cien. Natur. "Bernardino Rivadavia". Paleontologia. 4, 3: 15-123.*
- Brodtkorb P. 1963. Catalogue of fossil birds// *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci. 7, 4: 179-293.*
- Bryant L.J. 1983. Hesperornis in Alaska// *Palaeobios. Mus. Palaeont. Univ. Calif., Berkeley. 40: 1-8.*
- Carpenter K. 1988. Vertebrate taphonomy of a marine black shale: Sharon Springs Mbr., Pierre Shale// *J. Vert. Palaeontol. 8, suppl. 3: 10.*
- Carroll R.L. 1987. *Vertebrate paleontology and evolution. N.-Y.: 1-698.*
- Cheng Pei-ji 1987. Cretaceous paleogeography in China// *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 59: 49-56.*
- Christensen W.K. 1969 (1963). Ivo Klack — ecological and stratigraphical observations// *Medd. Dansk. geol. Foren. Kobenhavn. 19: 135-138.*
- Christensen W.K. 1975. Upper Cretaceous belemnites from the Kristianstad area in Scania// *Fossils and Strata. 7: 1-69.*
- Christensen W.K. 1984. The Albion to Maastrichtian of southern Sweden and Bornholm, Denmark: a review// *Cretaceous Research. 5: 313-327.*
- Cracraft J. 1982. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes, and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds// *Syst. Zool. 31, 1: 35-56.*
- Eaton J.G. 1987. The Campanian-Maastrichtian boundary in the Western Interior of North America// *Newsl. Stratigr. 18, 1: 31-39.*
- Elzanowski A., Galton P.M. 1991. Braincase of Enaliornis, an early Cretaceous bird from England// *J. Vert. Palaeontol. 11, 1: 90-107.*
- Fox R. 1974. A Middle Campanian, nonmarine occurrence of the Cretaceous toothed bird Hesperornis Marsh// *Can. J. Earth Sci. 11, 9: 1335-1338.*
- Grandstaff R.S., Parris D.C. 1990. Biostratigraphy of the fossil fish Enchodus Agassiz// *J. Vert. Palaeontol. 9, suppl. 3: 25.*
- Gronwall K.A. 1914 (1915). Nordostra Scanes kaolin- och kritbildningar samt deras praktiska användning// *Sverig. Geol. Undersök. Ser. C. Årsbok 8, 2, 261: 20-100.*
- Jeppsson L. 1990. An oceanic model for lithological and faunal changes tested on the Silurian record// *J. Geol. Soc., London. 147: 663-674.*
- Kauffman E.G. 1972. Ptychodus predation upon a Cretaceous Inoceramus// *Palaeontology. 15: 439-444.*
- Kauffman E.G., Harries P.J., Sageman B.B. 1990. Shell islands; giant inoceramid bivalve communities and their implications for oxygen gradients on the Niobrara seafloor// *J. Vert. Palaeontol. 10, suppl. 3: 30-31.*
- Lambrecht K. 1933. *Handbuch der Palaeornithologie. Berlin, Gebrüder Borntraeger: 1-1024.*
- Lundgren B. 1894. Jamforelse mellan moluskskfauna i mammillatus och mucronata zonerna i nordostra Scane (Kristianstadsområdet)// *Kongl. Svenska Vetenskaps-Acad. niens Handlingar. 26, 6: 1-32.*
- Marsh O.C. 1873. On a new subclass of fossil birds (Odontornithes)// *Amer. J. Sci. 5: 161-162.*
- Marsh O.C. 1880. Odontornithes: a monograph on the extinct toothed birds of North America// *U.S. Geol. Expl. of the Fortieth Parallel. Washington. Monograph 7: 1-201.*
- Marsh O.C. 1883. Birds with teeth// *Third Annual Rep. U.S. Geol. Survey Secret. Interior. 1881-1882 (1883): 47-88.*
- Martin J.E., Bjork P.R. 1988. Gastric residues associated with a mosasaur from the Late Cretaceous (Campanian) Pierre Shale in South Dakota// *Mosasaur. 9: 68-72.*
- Martin J.E., Parris D.C. 1990. Paleofauna from the Late Cretaceous Niobrara Formation of South Dakota// *J. Vert. Palaeontol. 9, suppl. 3: 33.*
- Martin L.D. 1983. The origin and early radiation of birds// *Perspectives in ornithology. Essays presented for the Centennial of the Amer. Ornithol. Union. Cambridge Univ. Press: 291-358.*
- Martin L.D. 1984. A new hesperornithid and relationships of the Mesozoic birds// *Trans. Kansas Acad. Sci. 84, 3-4: 141-150.*
- Martin L.D. 1987. The beginning of the modern avian radiation// *Docum. Lab. Geol. Lyon. 99: 9-19.*
- Martin L.D. 1990. The avifauna of the Niobrara Chalk// *J. Vert. Palaeontol. 10, suppl. 3: 34.*
- Martin L.D., Tate J. Jr. 1976. The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes)// *Smithson. Contrib. Paleobiol. 27: 35-66.*
- Moberg J.C. 1903. Om kaolinfyndigheten a Ifo// *Geol. Foren. Forhandl. 25, 222, 5: 259-281.*
- Muller A.H. 1968. *Lehrbuch der Palaeozoologie. Bd. III. Vertebraten. 2. Reptilien und Vogel. Jena: 1-657.*
- Nesov L.A. 1992. Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments// *Los Angeles County Museum, Spec. Publ. Avian Paleontol. 36: 436-448.*
- Nicholls E.L. 1987. The vertebrate fauna of the Pembina Member of the Pierre Shale (Lower Campanian) of southern Manitoba// *J. Vert. Palaeontol. 7, suppl. 3: 21.*
- Nicholls E.L., Tokaryk T.T. 1990. The northern Niobrara: fossil vertebrate faunas from the Niobrara Formation of Canada// *J. Vert. Palaeontol. 10, suppl. 3: 36-37.*
- Nicholls E.L., Russell A.P. 1990. Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence// *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 79: 149-169.*
- Olson S.L. 1985. The fossil record of birds// *Avian Biology/ ed. by D.Farner, J.King, K.Parkes. Orlando. 8: 79-238.*
- Olson S.L. 1992. *Neogaeornis wetzel* Lambrecht: a Cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae)// *J. Vert. Palaeontol. 12, 1: 122-124.*
- Olson S.L., Fiduuccia A. 1987. The Cretaceous birds of New Jersey// *Smiths. Contr. Paleobiol. 63: 1-22.*
- Persson P.O. 1959. Reptiles from the Senonian (U. Cret.) of Scania (S. Sweden)// *Ark. for Mineral. och Geol. 2, 35: 232-478.*

- Persson P.O. 1960. En interessant Kritlokal på Ivo// *Särtryck ur Skanes Natur*. 47: 433-442.
- Piveteau J. 1955. Oiseaux. Aves Linne// *Traité de Paléontologie. V. Amphibiens, Reptiles, Oiseaux* /ed. J.Piveteau. Paris: 994-1091.
- Russel D.A. 1967. Cretaceous vertebrates from Arctic Canada// *Colloques intern. Centre Nat. Rech. Sci.* 163: 26.
- Russell D.A. 1988. A check list of North American marine Cretaceous vertebrates including fresh water fishes// *Tyrrell Mus. Paleontol. Occasion Rap.* 1988. 4: 1-57.
- Russell D.A. 1990. Niobrara vertebrate assemblage and the evolution of Jura-Cretaceous pelagic marine vertebrates// *J. Vert. Palaeontol.* 10, suppl. 3: 40.
- Schlosser P., Böhmisch G., Rhein M., Bayer R. 1991. Reduction of deepwater formation in the Greenland Sea during the 1980s: evidence from tracer data// *Science*. 251, 4997: 1054-1056.
- Seeley H.G. 1876. On the British fossil Cretaceous birds// *Quart. J. Geol. Soc. London*. 32: 496-512.
- Sheldon A. 1991. Comparative anatomy of mandibles of *Hesperornis* and mosasaurs// *J. Vert. Palaeontol.* 11, suppl. 3: 55.
- Stewart J.D. 1990. Niobrara Formation symbiotic fish in inoceramid bivalves// *J. Vert. Palaeontol.* 10, suppl. 3: 43-44.
- Storer R.W. 1960. Evolution in the diving birds// *Proc. of the 12-th Internat. Ornitholog. Congress*: 694-707.
- Surlyk P., Christensen W.K. 1974. Epifaunal zonation on an Upper Cretaceous rocky coast// *Geology*. 2, 11: 529-534.
- Watkins D.K., Liu H., Dunn T.M. 1990. Calcereous nannofossils of the Upper Cretaceous Niobrara Formation// *J. Vert. Palaeontol.* 10, suppl. 3: 47-48.

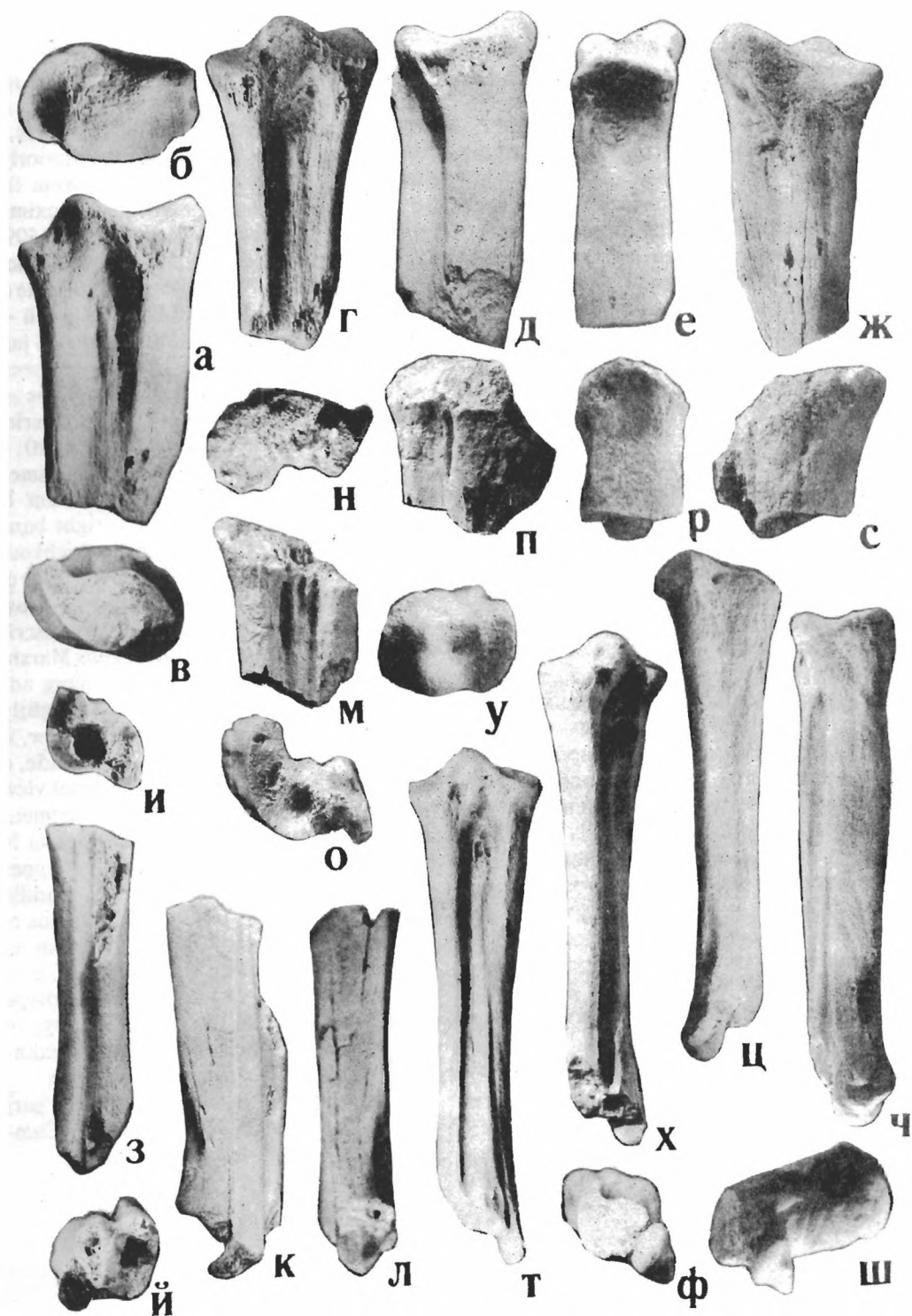


Рис. 3. Кости гесперорнитиформных птиц из России (а-л), Швеции (м-с) и Канзаса (т-ш). а-ж — проксимальная часть правой цевки *Hesperornis rossica*, sp. nov.: а — спереди и несколько с медиальной стороны, б — с проксимального конца, в — с дистальной части фрагмента, г — спереди, д — с медиальной стороны, е — с латеральной стороны фрагмента, ж — сзади (голотип N 26306/2 Волгоградского областного музея); з-л — дистальная часть левой цевки *Hesperornis rossica*, sp. nov.: з — спереди, и — с проксимальной стороны фрагмента, й — с дистальной части фрагмента, к — с медиальной стороны, л — сзади (экземпляр Волгоградского областного музея N 26306/3, Волгоградская обл., правый берег Цимлянского водохранилища близ ст. Рычково, нижний кампан, зона *Belemnelloccamax mamillatus*); м-с — фрагмент проксимальной части правой цевки *Hesperornis rossica*, sp. nov.: м — спереди, н — с проксимальной стороны фрагмента, о — с дистальной стороны фрагмента, п — с медиальной стороны, р — с латеральной стороны, с — сзади (экземпляр из коллекции N 398 Шведского музея естественной истории, область Сконе (Скания), карьер Ивё-Клак, нижний кампан, зона *Belemnelloccamax mamillatus*); т-ш — правая цевка *Hesperornis* sp. cf. *H. crassipes* Marsh: т — спереди и несколько с медиальной стороны, у — с проксимального конца, ф — с дистальной стороны, х — спереди, ц — сзади, ч — с медиальной стороны, ш — с дистальной стороны и несколько изнутри (экземпляр Американского музея естественной истории AMNH 5102, западный Канзас, Батте Крик, формация Ниобрара, кампан).

x0.66

Fig. 3. Bones of hesperornithiform bird from Russia (a-l), Sweden (m-s) and Kansas (t-sh). a-j — proximal part of right tarsometatarsus of *Hesperornis rossica*, sp. nov.: a — anterior view slightly from medial side, б — from the proximal end, в — from the distal part of the fragment, г — anterior view, д — from the medial side, е — from the lateral side of the fragment, ж — posterior view (holotype N 26306/2 of the Volgograd District Museum); з-л — distal part of the left tarsometatarsus of *Hesperornis rossica*, sp. nov.: з — anterior view, и — from the proximal side of the fragment, й — from the distal part of the fragment, к — from the medial side, л — from behind (specimen of the Volgograd District Museum N 26306/3, Volgograd District, right bank of the Zimla Reservoir near the Rychkovo railroad station, Lower Campanian, zone of *Belemnelloccamax mamillatus*); м-с — fragment of the proximal part of the right tarsometatarsus of *Hesperornis rossica*, sp. nov.: м — anterior view, н — from the proximal side of the fragment, о — from the dorsal side of the fragment, п — from the medial side, р — from the lateral side, с — posterior view (specimen was found in the collection N 398 of the Swedish Museum of Natural History, southern Sweden, Scania, Ivo Klack quarry, Lower Campanian, zone of *Belemnelloccamax mamillatus*); т-ш — right tarsometatarsus of *Hesperornis* sp. cf. *H. crassipes* Marsh: т — anterior view slightly from the medial side, у — from the proximal end, ф — from the distal side, х — anterior view, ц — posterior view, ч — from the medial side, ш — from the distal side, slightly from the inner side (specimen of the American Museum of Natural History AMNH 5102, western Kansas, Butte Creek, Niobrara Formation, Campanian).

x0.66

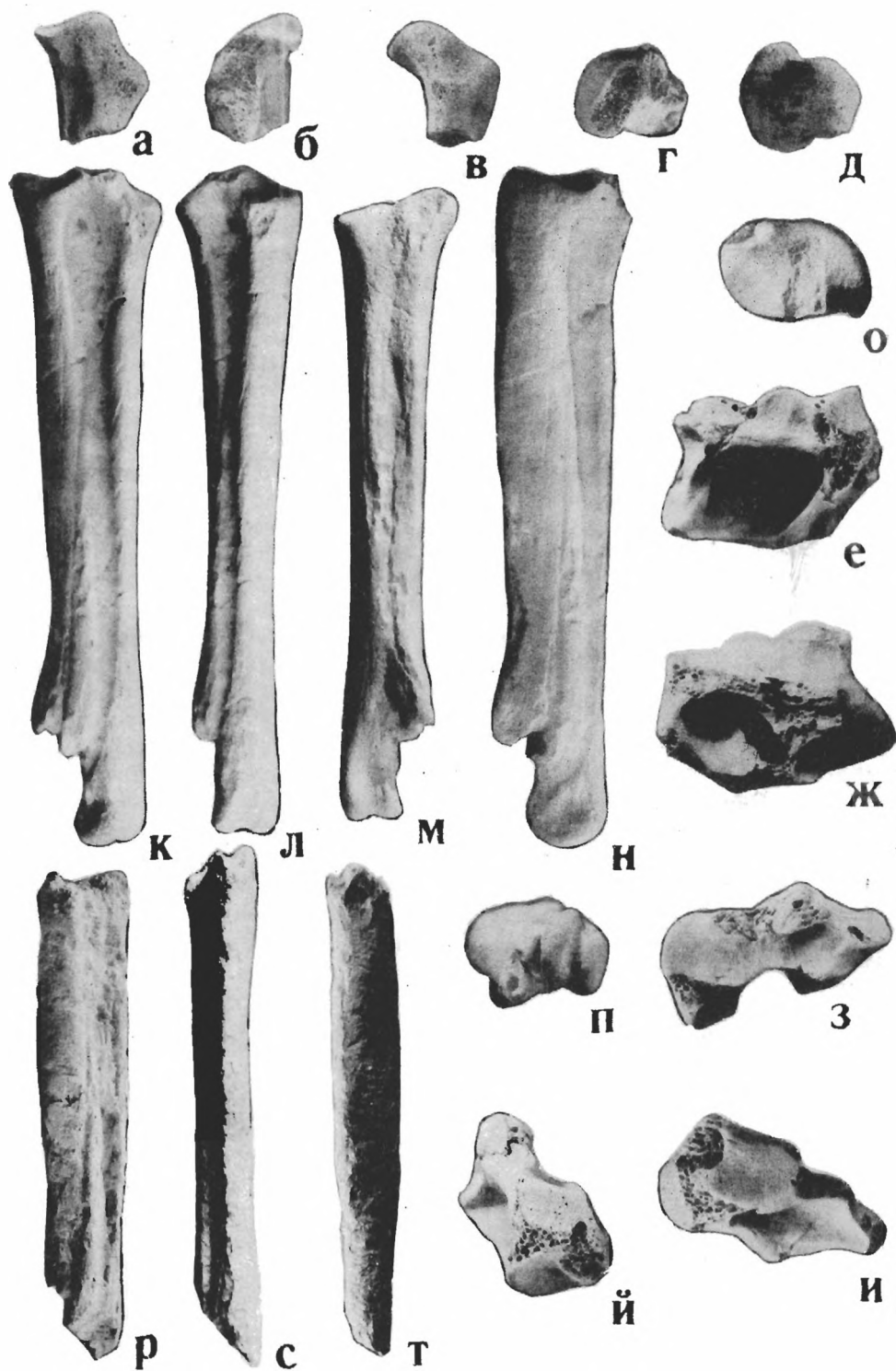


Рис. 4. Остатки птиц отряда Hesperornithiformes из России (а-й), Канады (к-п) и Казахстана (р-т). а-д — фрагмент проксимальной части левой цевки *Hesperornis* sp.: а — спереди и несколько с медиальной стороны, б — с медиальной стороны и несколько спереди, в — с латеральной стороны, г — с дистальной стороны, д — с проксимального конца кости (экземпляр N PO 5099 остеологической коллекции отделения орнитологии Зоологического института Российской Академии Наук); е-й — тело XVI позвонка (предпоследнего шейного ?) *Hesperornis rossica*, sp. nov.: е — слева, ж — справа, з — сверху (передняя сторона ориентирована вправо), и — снизу, й — сзади (экземпляр Волгоградского областного музея N 26306/2а, Волгоградская обл., правый берег Цимлянского водохранилища близ ст. Рычково, нижний кампан, зона *Belemnellocamax mamillatus*); к-п — левая цевка, определенная при первоописании как принадлежащая *Hesperornis* sp. cf. *H. regalis* Marsh, но, возможно, относящаяся к иному, ранее не известному в фаунистическом комплексе виду: к — спереди и несколько с медиальной стороны, л — спереди, м — сзади, н — с медиальной стороны, о — с проксимального конца, п — с дистальной стороны (слепок с экземпляра отделения геологии университета Альберты N UA 9716, Альберта, р. Южный Саскачеван, верхняя часть формации Фомоуст, средний кампан); р-т — левая цевка *Asiahesperornis bazhanovi* Nessov et Prizemlin: р — с медиальной стороны, с — спереди, т — сзади (голотип N 5/287/86а Института зоологии Академии Наук Казахстана, Кустанайская обл., карьер "Приозерный" близ пос. Кушмурун, нижняя часть журавлевской свиты, верхний кампан — ? нижний маастрихт).

е-й (х1) x0.66 кроме

Fig. 4. Remains of birds of the order Hesperornithiformes from Russia (a-y), Canada (k-p) and Kazakhstan (p-t). a-d — fragment of the proximal part of the left tarsometatarsus of *Hesperornis* sp.: a — anterior view, slightly from medial side, б — from medial side and slightly anteriorly, в — from the lateral side, г — from the distal side of the fragment, д — proximal view of the fragment (specimen N PO 5099 of the osteological collection of the Division of Ornithology of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences); e-y — centrum of the XVI vertebra (situated just before the last cervical ?) of *Hesperornis rossica*, sp. nov.: e — from the left, ж — from the right, з — from above (anterior side of vertebra is oriented to the right), и — from below, й — from behind (specimen of the Volgograd District Museum N 26306/2a, Volgograd District, right bank of the Tsimla Reservoir near the Rychkovo railroad station, Lower Campanian, zone of *Belemnellocamax mamillatus*); k-p — cast of left tarsometatarsus, which was described as *Hesperornis* sp. cf. *H. regalis* Marsh, but possibly belongs to another more advanced species: k — anterior view slightly from the medial side, л — anterior view, м — posterior view, н — from medial side, о — from the proximal end, п — distal view (cast from the specimen of the Department of Geology of the University of Alberta N UA 9716, South Saskatchewan River, upper part of the Foremost Formation, Middle Campanian); p-t — left tarsometatarsus of the *Asiahesperornis bazhanovi* Nessov et Prizemlin: p — from the medial side, c — anterior view, т — from behind (holotype N 5/287/86a of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the Kazakhstan, Kustanaj District, Priozernyj quarry near the Kushmurun settlement, lower part of the Zhuravlevo Formation, Upper Campanian — ? Lower Maastrichtian).

x0.66, but x1 for e-y

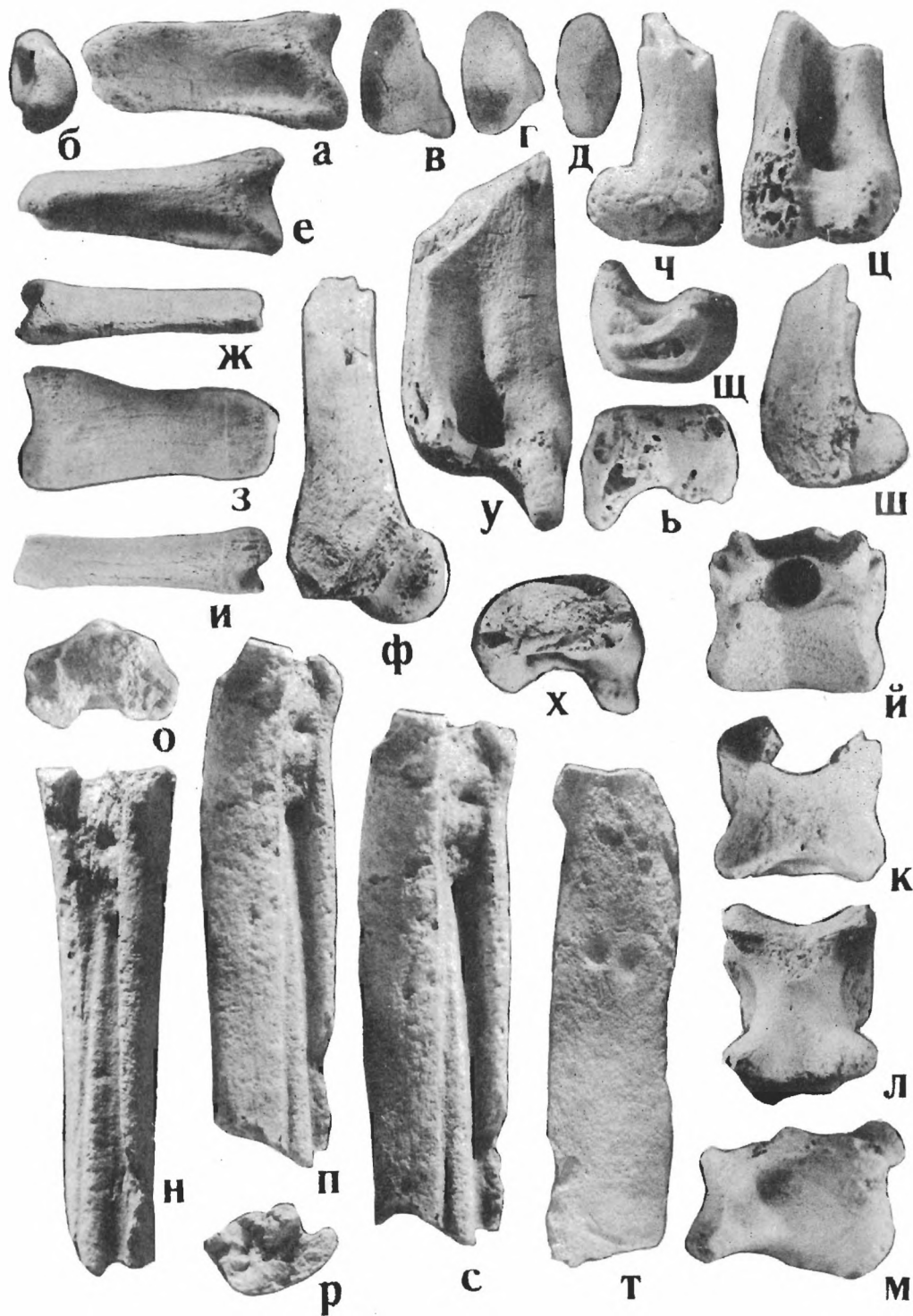


Рис. 5. Кости гесперорнитиформов из России (а-и), Казахстана (н-х) и Вайоминга (ц-ь). а-й — III фаланга IV пальца правой задней конечности *Hesperornis rossica* sp. nov.: а — спереди (?), б — с дистального конца, в — с проксимального конца и слегка снаружи (?), г — с проксимального конца и немного изнутри (?), д — с проксимального конца, е — снаружи и чуть сверху (?), ж — снизу (?), з — изнутри (?), и — сверху (?) (экземпляр N 26306/26 Волгоградского областного музея, Волгоградская обл., правый берег Цимлянского водохранилища близ ст. Рычково, нижний кампан, зона *Belemnellocamax mamillatus*); й-м — задний туловищный позвонок, XXII-ой (?) от головы: й — спереди, к — сзади, л — снизу, м — сбоку (экземпляр N 5/287/86 Института зоологии Академии Наук Казахстана); н-т — проксимальная и средняя части левой цевки, причисленной ранее к *Asiahesperornis bazhanovi* Nessel et Prizemlin, но, вероятно, принадлежавшей другому, менее продвинутому виду гесперорнитид: н — спереди, о — с обломанного проксимального конца, п — спереди и несколько с медиальной стороны, р — с обломанного дистального конца фрагмента, с — с медиальной стороны и немного спереди, т — с латеральной стороны (экземпляр N 5/287/86в Института зоологии Академии Наук Казахстана); у-х — дистальная часть правого тибиятарсуса: у — спереди, ф — с латеральной стороны, х — с проксимального конца фрагмента (экземпляр N 5/287/86б Института зоологии Академии Наук Казахстана, Кустанайская обл, Кушмурун, карьер "Приозерный", нижняя часть журавлевской свиты, верхний кампан — ? нижний маастрихт); ц-ь — дистальная часть правого тибиятарсуса небольшой птицы, возможно принадлежавшей к примитивным *Hesperornithiformes* или к другой группе птиц без надсухожильного мостика: ц — спереди, ч — с медиальной стороны, ш — с латеральной стороны, щ — с проксимального конца фрагмента, ь — с дистального конца фрагмента.

x1, кресте y-b (x1,9)

Fig. 5. Bones of hesperornithiforms from Russia (a-i), Kazakhstan (n-x) and Wyoming (c-y). a-y — III phalanx of the right IV toe of *Hesperornis rossica*, sp. nov.: a — outer view (?), б — from the distal end, в — from the proximal end, slightly from the outer side (?), г — from the proximal end, slightly from inside (?), д — from the proximal end, e — outer view, slightly from above (?), ж — from below (?), з — from inside (?), и — from above (?) (specimen N 26306/26 of the Volgograd District Museum, Volgograd District, right bank of the Tsimpla Reservoir near the Rychkovo railroad station, Lower Campanian, zone of *Belemnellocamax mamillatus*); й-м — posterior trunk vertebra, XXII-th (?) from the head: й — anterior view, к — posterior view, л — from below, м — lateral view (specimen N 5/287/86 of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Kazakhstan); н-т — proximo-middle part of the left tarsometatarsus which was referred to as *Asiahesperornis bazhanovi* Nessel and Prizemlin but probably belongs to another, more advanced species of hesperornithids: н — anterior view, о — from the broken proximal end, п — anterior view, slightly from medial side, р — from the broken distal end of the fragment, с — from the medial side, slightly anteriorly, т — from the lateral side (specimen N 5/287/86в of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Kazakhstan); y-x — distal part of the right tibiotarsus: y — anterior view, ф — from the lateral side, х — from the proximal end of the fragment (specimen N 5/287/86б of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Kazakhstan, Kustanaj District, Kushmurun, Priozernyj quarry, lower part of the Zhuravlevo Formation, Upper Campanian — ? Lower Maastrichtian); ц-ь — distal part of the right tibiotarsus of the bird, possibly belongs to primitive *Hesperornithiformes* or to another group of birds without supratendinal bridge: ц — anterior view, ч — from the medial side, ш — from the lateral side, щ — from the proximal end of the fragment, ь — from distal end of the fragment.

x1, but x1.9 for y-b