

УДК 551.792:551.89:568.26:598.261

СЕРЫЕ КУРОПАТКИ (PHASIANIDAE: РОДЫ PERDIX И ENKURIA GEN. NOV.) РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА КРЫМА И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ЭВОЛЮЦИИ РОДА PERDIX

© 2024 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 27.11.2023 г.

После доработки 14.12.2023 г.

Принята к публикации 14.12.2023 г.

В статье описаны материалы по серым куропаткам из нижнего плейстоцена (1.8–1.5 млн л. н.) пещеры Таврида в Центральном Крыму. Мелкая серая куропатка из Тавриды отнесена к ископаемому виду *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962; еще одна более крупная фазановая птица, отчасти сходная с современными *Perdix*, описана как *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. Устойчивость морфотипа ранне- и среднеплейстоценовых европейских серых куропаток в пространстве и времени позволяет синонимизировать ископаемые виды *Perdix jurcsaki* и *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975. Ревизованы ископаемые находки рода *Perdix* в верхнем плиоцене – нижнем плейстоцене Восточной Европы и Азии. *P. margaritae* Kurochkin, 1985 из верхнего плиоцена Монголии и Забайкалья рассматривается как младший синоним *Lophura inferna* Kurochkin, 1985. Древнейшая находка *P. jurcsaki* происходит из нижнего гелазия (~2.4 млн л. н.) Северного Причерноморья (местонахождение Крыжановка-2; Украина). Показано продвижение серых куропаток на запад Европы во второй половине раннего плейстоцена. Находка рода *Enkuria* подтверждает существование ископаемого разнообразия *Perdicini* s.s. в плио–плейстоцене Северной Евразии. К этому роду также отнесен *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 из нижнего плиоцена Молдовы. Кроме того, подтверждена валидность ископаемых раннеплейстоценовых фазановых *Francolinus subfrancolinus* Jánossy, 1976 и *Alectoris baryosefi* Tchernov, 1980.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Восточная Европа, эволюция, курообразные

DOI: 10.31857/S0031031X24030104 EDN: EOPPMB

ВВЕДЕНИЕ

Данная статья продолжает серию публикаций (Zelenkov et al., 2019; Зеленков, 2022, 2023, 2024a, б) с описанием раннеплейстоценовых птиц из открытой в 2018 г. пещеры Таврида в Центральном Крыму (Лопатин, 2019; Лопатин и др., 2019). Эта работа посвящена серым куропаткам (Galliformes: Phasianidae, триба *Perdicini* s.s.; см. ниже) – некрупным наземным курообразным, населяющим открытые пространства (луга и степи) преимущественно в Северной Евразии. В палеонтологической летописи Европы серые куропатки обычны, начиная с конца раннего – начала среднего плейстоцена (Tyrberg, 1998; Mlíkovský, 2002; Kessler, 2019), однако более ранняя эволюционная история этих птиц в Евразии остается слабо изученной. Из пещеры Таврида известна репрезентативная выборка костей некрупной серой куропатки, отнесенной

в настоящей работе к ископаемому виду *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962 (= *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975; см. ниже). В фауне также присутствует более крупная куропатка, описанная в качестве нового таксона *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov.

Использованные сокращения: ПИН РАН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва. Автор признателен акад. А.В. Лопатину, А.В. Лаврову (ПИН РАН), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН) и Д.Б. Старцеву (Крымский Федеральный ун-т им. В.И. Вернадского) за сбор и передачу на изучение ископаемых остатков птиц из пещеры Таврида, а также З. Бохеньски (Институт систематики и эволюции животных, Краков) и Л. Горобцу (Национальный научно-природоведческий музей, Киев) за помощь в работе

с коллекциями ископаемых птиц, и З. Боеву (Национальный музей естественной истории; София) и Н.В. Мартыновичу (Музей мирового океана, Калининград) за рецензии.

ОТРЯД GALLIFORMES

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE HORSFIELD, 1821

Триба *Perdicini* Horsfield, 1821, *sensu stricto*

Типовой вид – *Perdix* Brisson, 1760, современный.

Состав. Типовой род (поздний плиоцен – современность Евразии), а также ископаемые: *Enkurgia* gen. nov., ранний плиоцен – ранний плейстоцен Северного Причерноморья и *Titanoperdix* Zelenkov, Palastrova, Martynovich et Volkova, 2023, ранний плейстоцен Прибайкалья.

З а м е ч а н и я . Систематическое положение серых куропаток (современный род *Perdix*) долгое время оставалось неясным. Их традиционно включали в подсемейство *Perdicinae* или трибу *Perdicini* s.l., куда также помещали ряд других неблизкородственных мелких *Phasianidae*. Недавние молекулярно-филогенетические работы (Wang et al., 2017; Kimball et al., 2021) показали, что *Perdix*, по-видимому, представляют самостоятельную филогенетическую линию фазановых, сестринскую современным *Phasianini* s.s. Предполагаемая раннемиоценовая дивергенция *Perdix* (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021) указывает на древность этой линии, сопоставимую с таковой других триб подсемейства *Phasianinae*. Дистинктивная остеология поддерживает принятую в этой работе трактовку *Perdix* и родственных ископаемых форм в составе отдельной трибы.

Род *Perdix* Brisson, 1760

Типовой вид – *Tetrao perdix* Linnaeus, 1758, современный.

Состав. Три современных вида и ископаемые: *P. inferna* (Kurochkin, 1985), поздний плиоцен Северной Монголии и Забайкалья; *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962, ранний–средний плейстоцен Европы и, возможно, Китая.

З а м е ч а н и я . В палеонтологической летописи *Perdix* известны, начиная с верхнего плиоцена. Мелкий предполагаемый фазан *Lophura inferna* Kurochkin, 1985 из верхнего плиоцена Монголии был ранее синонимизирован (Зеленков, Курочкин, 2015) с *Perdix etuliensis* ошибочно – *P. etuliensis* здесь перемещен в род *Enkurgia* gen. nov., а *Lophura inferna* в действительности представляет собой заметно более мелкую птицу

рода *Perdix*. По размерам голотип *L. inferna* (тибиотарсус) соответствует самым крупным современным *P. perdix* (ширина дистального эпифиза 7.6 мм, у современных – до 7.5; Kraft, 1972) и, по всей видимости, представляет тот же вид, что *P. margaritae* Kurochkin, 1985, известный из тех же отложений Забайкалья и Монголии (Зеленков, Курочкин, 2009, 2015). Несколько более крупный относительный размер дистального тиботарсуса (голотип *L. inferna*) соответствует достаточно крупным размерам дистальной бедренной кости *P. margaritae* из типового местонахождения (в сравнении с плечевой костью). Таким образом, *Lophura inferna*, описанный первым в работе Е.Н. Курочкина (1985), имеет приоритет над *P. margaritae* Kurochkin, 1985. Родовая принадлежность *P. margaritae* (= *P. inferna*) была поставлена под сомнение (Sanchez Marco, 2009), однако ревизия материалов не оставляет сомнений в принадлежности к роду *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2009, 2015, эта работа).

Ископаемый вид *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975 был описан из верхов нижнего и среднего плейстоцена нескольких местонахождений Франции и затем был установлен из Испании, Болгарии, Турции и Китая (Mourer-Chauviré, 1975; Hou, 1993; Tyrberg, 1998; Mlíkovský, 2002). Типовое местонахождение для этого вида – пещера Ла Фаж во Франции, фауна которой датируется самым концом среднего плейстоцена (поздний рисс). Самая древняя находка *P. palaeoperdix* происходит из местонахождения Мас Рамбо в Южной Франции (вторая половина калабрия; ~1.1–1.2 млн л.н.). С территории Кавказа к этому виду был отнесен ряд костей из среднего плейстоцена пещер Треугольная в Карачаево-Черкесии и Кударо 1 в Южной Осетии (Потапова, Барышников, 1993; Baryshnikov, Potapova, 1995; Барышников, 2020). Современные исследователи (Mlíkovský, 2002; Stewart, 2007; Sánchez Marco, 2009; Potts, 2012) считают *P. palaeoperdix* младшим синонимом современного вида *P. perdix*.

Еще один ископаемый вид европейских плейстоценовых серых куропаток, *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962 был описан из верхов нижнего плейстоцена Румынии (типовое местонахождение Бетфия 5, верхний калабрий; ~ 1 млн л.) как имеющий более стройный и удлиненный тарсометатарсус в сравнении с современными *P. perdix* (Kretzoi, 1962). Д. Яношши (Jánossy, 1976) ревизовал этот таксон, отметив, что имеющиеся материалы не позволяют подтвердить видовой статус этой формы. В качестве компромисса (и принимая

условность подобного таксономического акта) этот автор предложил считать упомянутую форму подвидом, что было принято позднее Е. Кесслером (Kessler, 2009, 2019). В последующем к этому “подвиду” относили материалы как из более молодых среднеплейстоценовых местонахождений Центральной Европы, так и из более древних раннеплейстоценовых и даже раннеплиоценовых (Kessler, 2019). Древнейшие плиоценовые находки указаны из местонахождений Беременд 18 (MN16b) и Беременд 26 (MN15b) в Южной Венгрии (Kessler, 2009), и пока не могут быть подтверждены. Материалы из этих местонахождений не были изображены; приведенные промеры плечевых костей (Kessler, 2009), в случае корректности их определения, указывают на мелкие размеры птиц, которым они принадлежали: дистальная и проксимальная ширина плечевой кости у предполагаемых серых куропаток из Беременд 26 меньше, чем даже у мелкого современного *P. dauurica*, а промеры коракоида — наоборот, соответствуют крупным экземплярам современного *P. perdix*. Таким образом, эти находки, по-видимому, представляют различные таксоны. Тарсометатарсус из местонахождения Беременд 18, судя по опубликованным промерам (Kessler, 2009), отличается от такового *P. perdix* пропорциями и по соотношению общей длины, толщины стержня и проксимального эпифиза соответствует современным *Alectoris* (см. Kraft, 1972). В то же время, размеры тарсометатарсусов *P. jurcsaki* из типового местонахождения полностью укладываются в пределы изменчивости современных *P. perdix* (Jánossy, 1976) и *P. palaeoperdix* из среднего плейстоцена Франции (Mourer-Chauviré, 1975). Более надежные (но также не проиллюстрированные и поэтому требующие подтверждения) находки *P. jurcsaki* происходят из местонахождений середины — второй половины калабрия (не древнее 1.2–1.5 млн л.) Центральной Европы (Kessler, 2019).

Вопрос таксономических взаимоотношений *P. jurcsaki* и *P. palaeoperdix* требует обсуждения. С. Мурер-Шовире (Mourer-Chauviré, 1975) предполагает, что *P. jurcsaki* и *P. palaeoperdix* могут быть одним видом — в таком случае приоритет будет иметь *P. jurcsaki*. В то же время, этот автор выделил материалы из Франции в отдельный вид *P. palaeoperdix*, поскольку оригинальный диагноз *P. jurcsaki* (согласно которому тарсометатарсус этой ископаемой куропатки длиннее и тоньше, чем у современных *P. perdix*) не применим к материалам по *P. palaeoperdix*, для которых, наоборот, характерен в целом несколько

более робустный, но при этом не более длинный, чем у современных *P. perdix*, тарсометатарсус (Mourer-Chauviré, 1975, с. 111). Однако график, приведенный Мурер-Шовире, наглядно показывает, что пропорции тарсометатарсусов *P. jurcsaki* полностью укладываются в пределы размаха изменчивости как современных *P. perdix*, так и *P. palaeoperdix*. Яношши (Jánossy, 1976) также отметил, что заявленные в оригинальном диагнозе *P. jurcsaki* отличия в пропорциях от современных форм не могут быть подтверждены.

Таким образом, оригинальный диагноз *P. jurcsaki* и отмеченные в нем отличия от *P. perdix* нельзя считать корректными. При этом замечание о более длинном тарсометатарсусе *P. jurcsaki* все же является справедливым и по отношению к *P. palaeoperdix*. Для *P. palaeoperdix*, действительно, характерен относительно более длинный тарсометатарсус (Mourer-Chauviré, 1975, рис. 15), в результате чего этот элемент скелета полностью сопоставим с таковыми современных *P. perdix* (что также наблюдается у *P. jurcsaki*), в то время как остальные кости конечностей у *P. palaeoperdix* несколько мельче, чем у *P. perdix* (Mourer-Chauviré, 1975). Этот факт снимает противоречие относительно разницы в пропорциях тарсометатарсуса у *P. palaeoperdix* и *P. jurcsaki*. Возраст самых древних находок, определенных Мурер-Шовире как *P. palaeoperdix*, также соответствует возрасту типового местонахождения *P. jurcsaki*. Новые материалы по серым куропаткам из пещеры Таврида по размерам и пропорциям соответствуют французским *P. palaeoperdix* (см. ниже) и таким образом подтверждают устойчивость данного морфотипа на протяжении хронологического интервала от раннего калабрия до конца среднего плейстоцена. Это, в свою очередь, не позволяет считать *P. palaeoperdix* специфической западноевропейской формой, сформировавшейся в конце раннего плейстоцена. На основании всего вышесказанного я считаю *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975 младшим синонимом *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962. Серые куропатки из верхов нижнего плейстоцена местонахождения Пирро Норд в Италии (~1.35 млн л.) морфологически отличаются от *P. perdix*, но не были описаны в качестве самостоятельного вида (Bedetti, Pavia, 2013).

Раннеплейстоценовая (или даже позднеплиоценовая) дивергенция *P. perdix*, согласно молекулярным оценкам (Bao et al., 2010; Chen et al., 2021; Palacios et al., 2023), позволяет формально трактовать *P. jurcsaki* (*P. palaeoperdix*) из конца

раннего — среднего плейстоцена Европы как представителей этого современного вида. Между *P. palaeoperdix* и *P. perdix*, действительно, имеется существенное перекрытие по размерам всех элементов скелета (Mouger-Chauviré, 1975), при этом изначально указывалось, что только древний возраст позволяет трактовать *P. palaeoperdix* в качестве отдельного вида (*ibid.*). Изучение материалов из пещеры Таврида подчеркивает устойчивую морфометрическую дистинктивность ранне—среднеплейстоценовых европейских серых куропаток, что позволяет формально диагностировать их на палео-популяционном уровне и считать *P. jurcsaki* операциональным хроновидом — таксономической единицей, по меньшей мере, информативной для анализа четвертичной эволюции фаун. При этом вопрос эволюционных взаимоотношений *P. jurcsaki* и современных видов остается открытым, особенно в связи с возможным морфометрическим сходством *P. jurcsaki* и *P. hodgsoniae* (см. ниже).

Perdix jurcsaki Kretzoi, 1962

Perdix jurcsaki: Kretzoi, 1962, с. 171; Brodkorb, 1964, с. 320; Jurcsak, Kessler, 1973, рис. 30.

Perdix palaeoperdix: Mouger-Chauviré, 1975, с. 106, табл. 10, фиг. 12.

Perdix perdix jurcsaki: Jánossy, 1976, с. 37; Kessler, 2009, с. 257; 2019, с. 150.

Perdix perdix (partim): Mlíkovský, 1995, с. 115; 2002, с. 165.

Голотип — Музей региона Кришана (Орадя), № 1899а/3, правый тарсометатарсус; Румыния, местонахождение Бетфия 5; нижний плейстоцен, верхи калабрия.

Описание (рис. 1, 2). В коракоиде (полный экз. ПИН, № 5644/214 и ряд фрагментарных экземпляров) *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое с вогнутым каудальным краем, *impressio bicipitalis* незначительно выступает вентрально и умеренно выдвинуто медиально; *impressio m. sternocoracoidei* пневматизировано.

В плечевой кости (экз. ПИН, №№ 5644/217, 234, 1516) дорсальная триципитальная фосса выражена, но мелкая, не доходит проксимально до головки плечевой кости и резко оконтуривает каудальный вырост головки дорсально; в то же время, в головке на уровне вершины триципитальной фоссы имеется хорошо выраженная впадина; вентральный край головки и проксимальный край *intumescencia humeri* сходятся под углом, близким к прямому; проксимальный край дельтопекторального гребня при виде с дорсальной стороны ровный или несущественно выпуклый (не вогнутый); пневмотриципитальная

фосса мелкая, ее дно выстлано костной перегородкой, прободенной серией неравномерно расположенных пневматических отверстий (изменчиво индивидуально и в онтогенезе); стержень грацильный и выраженно изогнутый в центральной части. В дистальном эпифизе (лучше всего сохранились экз. ПИН, №№ 5644/216, 1511) *processus flexorius* незначительно выдается дистальнее уровня вентрального мышелка и ориентирован каудально при виде с дистальной стороны; *fossa olecrani* формирует выраженное углубление в углу между отростком и вентральным мышелком; сам эпифиз не расширен.

В карпометакарпусе (практически полный экз. ПИН, №№ 5644/1747, 1780 и ряд фрагментарных костей) межметакарпальный отросток крупный, своей вершиной не прирастает к малой метакарпалии и сдвинут проксимально; малая метакарпалия умеренно выдвинута дистально; *spatium intermetacarpale* достаточно широкое, дистокраниальный край слабоовальный; центральная часть стержня малой метакарпалии выпрямлена.

В дистальном тибитарсусе (относительно полные экз. ПИН, №№ 5644/1502, 1506 и ряд фрагментов) мышелки грацильные, *incisura intercondylaris* относительно широкая (несколько превосходит по ширине ширину мышелков), дистальная апертура *canalis extensorius* субовальная, расширяется медиально и ориентирована субперпендикулярно длинной оси кости; при виде с медиальной стороны медиальный мышелок сильно выдается краниально относительно стержня. В тарсометатарсусе (полный экз. ПИН, № 5644/215 и ряд фрагментов) гипотарсус узкий и высокий с тремя замкнутыми каналами, шпора отсутствует, эпифизы и стержень слабо расширены.

Размеры см. табл. 1.

Сравнение. От современных *P. perdix* отличается в целом мелкими размерами, относительно более длинным тарсометатарсусом и укороченной кистью. По длине коракоид и бедренная кость соответствуют нижней половине размаха изменчивости современных *P. perdix*; плечевая кость и карпометакарпус незначительно короче, в то время как тарсометатарсус — такой же длины, как у *P. perdix*, но имеет тенденцию к более толстому стержню при анализе представительной выборки (Mouger-Chauviré, 1975). От *P. dauvica* отличается несколько более крупными размерами (табл. 1).



Рис. 1. Кости крыла современных и ископаемых *Perdicipini* s.s.: *a, л* – *Alectoris graeca* (Meisner, 1804), современный; *б, е, и, м, т, у, ц* – *Enkurgia voinstvenskyi* gen. et sp. nov., нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): *б, е, и, м* – голотип ПИН, № 5644/1520, левая плечевая кость; *т, у, ц* – экз. ПИН, № 5644/1519, правый карпометакарпус; *в, г, ж, н, о, р, с, ф, ч, ш* – *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962, нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): *в, ж* – экз. ПИН, № 5644/1516, неполная левая плечевая кость (крупный экземпляр); *г* – экз. ПИН, № 5644/217, проксимальный фрагмент правой плечевой кости (мелкий экземпляр); *н* – экз. ПИН, № 5644/1511, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *о* – экз. ПИН, № 5644/1768, левая локтевая кость; *р* – экз. ПИН, № 5644/1761, базальная фаланга большого пальца крыла; *с, ф, ч* – экз. ПИН, № 5644/1747, правый карпометакарпус (крупный экземпляр); *ш* – экз. ПИН, № 5644/1780, правый карпометакарпус (мелкий экземпляр); *э* – *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962, экз. NMNHU-P 41–493, фрагментарный левый карпометакарпус; местонахождение Крыжановка-2; Украина; *д* – *P. inferna* (Kurochkin, 1985), экз. ПИН, № 2975/101, правая плечевая кость (голотип *Perdix margaritae* Kurochkin, 1985; отражен), верхний плиоцен Забайкалья; *з* – *Francolinus francolinus* (L., 1766), современный; *к, н* – *Perdix perdix* (L., 1758), современный; *а-д* – с каудальной стороны; *е-з, у, ф* – с дорсальной стороны; *и, к* – с дистальной стороны; *л-н, с, т* – с краниальной стороны; *о-р, ц-э* – с вентральной стороны. Обозначения: *cdf* – *crus dorsale fossae*; *ch* – *caput humeri*; *con* – вогнутость в дорсальном профиле *crista deltopectoralis*; *ev* – *epicondylus ventralis*; *f* – отверстия, оставленные хищными птицами; *fpt* – *fossa pneumaticipitalis*; *fid* – дорсальная триципитальная фossa; *ih* – *intumescencia humeri*; *l* – дистальный “язычок” головки плечевой кости; *tam* – большая метакарпalia; *mim* – малая метакарпalia; *pf* – *processus flexorius*; *pi* – *processus intermetacarpalis*; *pp* – *processus pisiformis*; стрелками обозначено дно дорсальной триципитальной фоссы на уровне *crus dorsale fossae*. Длина масштабной линейки – 10 мм.

Таблица 1. Промеры длинных костей конечностей ископаемых и современных *Perdicini s.s.*

Элемент скелета/таксон	Номер промера					
	1	2	3	4	5	6
Корakoид						
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	34.5	36.3*	11.8–12.0 (n = 4)	7.5–7.7 (n = 4)	4.4–4.8 (n = 6)	3.4–3.5 (n = 3)
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	–	35.6 ± 1.2 (33.0–38.0) ²	–	7.9 ± 0.1 ²	–	3.6 ± 0.04 (3.1–4.2) ²
<i>P. inferna</i> , Забайкалье	–	–	11.9	7.7	5.2	–
<i>Enkuria voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	–	–	–	9.6*	6.3	–
<i>E. etuliensis</i> , Молдова	–	–	15.1	9.8	6.5	–
<i>P. perdix</i> , современный	33.5–38.1 (n = 5) ¹	35.0–41.0 ²	11.9–12.9 (n = 8) ¹	7.9–8.3 (n = 7) ¹	4.6–5.8 (n = 8) ¹	3.4–4.1 ²
<i>P. dauurica</i> , современный	32.9–33.2 (n = 3) ¹	32.3–34.8 (n = 3) ¹	10.4–11.0 (n = 3) ¹	7.0–7.3 (n = 3) ¹	4.4–4.9 (n = 3) ¹	3.0–3.3 (n = 3) ¹
Плечевая кость	1	2	3	4	5	6
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	–	12.3–13.1 (n = 3)	4.5–4.9 (n = 3)	4.4, 4.5	9.3, 9.4	5.2, 5.4
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	47.7 ± 1.3 (44.0–50.7) ²	12.9 ± 0.2 ²	–	4.7 ± 0.04 (4.0–5.4) ²	9.6 ± 0.1 ²	–
<i>P. inferna</i> , Забайкалье	–	13.5	5.4	4.4	–	–
<i>Enkuria voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	54.1	14.8 (n = 2)	5.8, 5.9	5.5	10.9, 11.0	6.0, 6.1
<i>P. perdix</i> , современный	47.0–50.8 ³	12.4–14.5 ³	5.2–6.0 (n = 8) ¹	3.9–4.6 ³	9.1–10.4 ^{1, 3}	5.2–5.7 (n = 8) ¹
<i>P. dauurica</i> , современный	44.1–46.6 (n = 4) ¹	11.1–12.5 (n = 4) ¹	4.6–4.9 (n = 4) ¹	3.9–4.1 (n = 4) ¹	8.7–8.9 (n = 4) ¹	4.8–5.0 (n = 4) ¹
Локтевая кость	1	2	3	4	5	
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	42.0	5.6	2.6	6.3–6.5 (n = 4)	4.8–5.0	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	43.4 ± 1.1 ²	5.9 ± 0.1 ²	2.6 ± 0.02 ²	–	–	
<i>P. inferna</i> , Монголия, Забайкалье	–	6.1	–	6.5	5.3	
<i>P. perdix</i> , современный	42.5–46.8 ^{1, 3}	5.7–6.6 (n = 8) ¹	2.4–2.9 ³	6.1–6.6 (n = 8) ¹	4.8–5.2 (n = 8) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	39.5–42.2 (n = 4) ¹	5.2–5.5 (n = 4) ¹	2.3–2.6 (n = 4) ¹	5.6–5.8 (n = 4) ¹	4.4–4.7 (n = 4) ¹	
Лучевая кость	1	2	3	4		
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	40.9	4.2	2.0	4.7		
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	39.1 ± 0.9 ²	3.8 ± 0.03 ²	1.8 ± 0.01 ²	4.6 ± 0.04 ²		
<i>P. perdix</i> , современный	37.5–42.0 ³	3.6–4.2 ³	1.7–2.1 ³	4.4–5.0 ³		
<i>P. dauurica</i> , современный	35.4–37.6 (n = 4) ¹	3.5–3.8 (n = 4) ¹	1.6–1.9 (n = 4) ¹	3.9–4.3 (n = 4) ¹		
Карпометакарпус	1	2	3	4	5	
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	26.0, 26.4	7.1–7.5 (n = 4)	3.5–3.7 (n = 5)	2.6–2.8 (n = 5)	14.3–15.0 (n = 5)	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	26.1 ± 0.5 (24–27.5) ²	7.5 ± 0.06 ²	3.5 ± 0.02 ²	2.4 ± 0.02 ²	–	
<i>P. inferna</i> , Монголия	27.2	7.9	3.9	3.1	14.4	
<i>Enkuria voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	27.9	–	4.4	3.2	14.8	
<i>P. perdix</i> , современный	25.3–28.5 ³	7.2–8.2 ³	3.7–3.8 (n = 7) ¹	2.8–3.0 (n = 7) ¹	14.7–15.7 (n = 7) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	24.2–25.3 (n = 4) ¹	6.7–7.0 (n = 4) ¹	3.1–3.4 (n = 4) ¹	2.4–2.5 (n = 4) ¹	12.6–13.3 (n = 4) ¹	

Таблица 1. (Окончание)

Элемент скелета/таксон	Номер промера				
	1	2	3	4	
Бедренная кость					
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	10.3	6.5	4.0	3.9	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	9.8 ± 0.1 ²	6.2 ± 0.01 ²	4.0 ± 0.03 ²	–	
<i>P. perdix</i> , современный	9.1–11.3 ³	5.9–8.0 ³	3.5–4.3 ³	3.9–4.3 (n = 6) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	9.1–9.9 (n = 3) ¹	5.8–6.5 (n = 3) ¹	3.5–3.9 (n = 3) ¹	3.6–3.6 (n = 3) ¹	
Тибиотарсус					
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	3.5–3.8 (n = 3)	6.6, 6.7	6.5, 6.7	4.4–4.6 (n = 3)	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	3.9 ± 0.04 ²	6.8 ± 0.1 ²	6.7 ± 0.1 ²	–	
<i>P. inferna</i> , Монголия	4.0	7.1, 7.6 (голотип)	7.2, 7.5	4.6, 4.7	
<i>Enkuria voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	–	7.7–7.8 (n = 3)	–	4.8	
<i>P. perdix</i> , современный	3.2–4.0 ³	6.4–7.5 ³	6.5–7.3 (n = 8) ¹	4.0–4.7 (n = 8) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	3.2–3.5 (n = 3) ¹	6.2–6.4 (n = 4) ¹	6.2–6.4 (n = 4) ¹	3.8–4.1 6.2– 6.4 (n = 4) ¹	
Тарсометатарсус					
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	41.2	6.9, 7.0	6.8, 7.0	3.5, 3.6	7.4, 7.8
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	41.3 ± 2.4 (37.0–44.7) ²	7.4 ± 0.1 ²	7.3 ± 0.1 ²	3.5 ± 0.04 (3.1–4.1) ²	8.0 ± 0.1 ²
<i>P. jurcsaki</i> , Румыния	38.7–44.5 ²	–	–	3.2–3.6 ²	–
<i>P. perdix</i> , современный	38.3–44.3 ^{1, 3}	6.9–7.9 ^{1, 3}	7.0–8.1 (n = 8) ¹	3.0–3.6 ³	6.9–8.5 ³
<i>P. dauurica</i> , современный	37.4–38.3 (n = 4) ¹	6.7–7.0 (n = 4) ¹	6.4–6.8 (n = 4) ¹	2.9–3.2 (n = 4) ¹	6.9–7.2 (n = 4) ¹

Обозначения промеров: *Коракويد*: 1 – медиальная длина; 2 – максимальная длина; 3 – краниальная длина: от краниальной вершины до каудального края *cotyla scapularis*; 4 – краниальная ширина (промер 2 по: Mouger-Chauviré, 1975); 5 – дорсовентральная высота *facies articularis clavicularis*; 6 – минимальная ширина стержня.

Плечевая кость: 1 – общая длина; 2 – ширина проксимального эпифиза; 3 – краниокаудальная высота *caput humeri* (с проксимальной стороны); 4 – минимальная ширина стержня; 5 – ширина дистального эпифиза; 6 – высота дистального эпифиза через *condylus dorsalis*.

Локтевая кость: 1 – полная длина; 2 – дорсовентральная ширина проксимального эпифиза через *cotylae* (строго в плоскости, перпендикулярной длинной оси кости); 3 – высота стержня в центральной части; 4 – максимальная (косая) ширина дистального эпифиза; 5 – высота дистального эпифиза через *condylus dorsalis*.

Лучевая кость: 1 – полная длина; 2 – максимальная проксимальная ширина; 3 – минимальная ширина стержня; 4 – максимальная дистальная ширина.

Карпometакarpus: 1 – полная длина; 2 – краниокаудальная ширина проксимального эпифиза; 3 – высота проксимального эпифиза через *trochlea scapularis*; 4 – минимальная дорсовентральная ширина большой метакarpалии; 5 – длина *spatium intermetacarpale*.

Бедренная кость: 1 – ширина проксимального эпифиза; 2 – косая высота проксимального эпифиза (Kraft, 1972, измерение “TR”); 3 – минимальная ширина стержня; 4 – минимальная высота стержня.

Тибиотарсус: 1 – минимальная ширина стержня; 2 – ширина дистального эпифиза; 3 – высота дистального эпифиза через *condylus medialis*; 4 – высота дистального эпифиза через *incisura intercondylaris*.

Тарсометатарсус: 1 – общая длина; 2 – ширина проксимального эпифиза; 3 – высота проксимального эпифиза через *hypotarsus*; 4 – минимальная ширина стержня; 5 – ширина дистального эпифиза.

¹ – по материалам остеологической коллекции ПИН РАН

² – по: Mouger-Chauviré, 1975

³ – по: Kraft, 1972

* – реконструируемый показатель.



Рис. 2. Кости черепа, плечевого пояса и задней конечности современных и ископаемых *Perdicini* s.s.: а, в, з, м, н–у, ц, э – *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962, нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): а, в, з – экз. ПИН, № 5644/214, левый коракоид; м – экз. ПИН, № 5644/1753, правая лопатка; н–р – экз. ПИН, № 5655/215, левый тарсометатарсус; с – экз. ПИН, № 5644/1781, неполная левая бедренная кость; т, у – экз. ПИН, № 5644/1510, фрагментарное надклювье; ц, э – экз. ПИН, № 5644/1502, неполный правый тибіотарсус; б, г, ж, л – экз. ПИН, № 5644/1776, краниальный фрагмент левого коракоида; ф, ч – экз. ПИН, № 5644/1719, дистальный фрагмент правого тибіотарсуса; д, е, к – *E. etuliensis* (Bocheński et Kurochkin, 1987) comb. nov., голотип ПИН, № 2614/48, краниальный фрагмент правого коракоида; нижний плиоцен местонахождения Этулия, Молдова; и – *Perdix perdix* (L., 1758), современный; х, ш – *P. inferna* (Kurochkin, 1985), голотип ПИН, № 3381/425, дистальный фрагмент левого тибіотарсуса (отражен), местонахождение Шамар, Монголия; верхний плиоцен; а, б, н, с – с дорсальной стороны; в–д, о, у – с вентральной стороны; е–з – с медиальной стороны; и–л, ч–э – с краниальной стороны; м, т – с латеральной стороны; н, ф–ц – с дистальной стороны; р – с проксимальной стороны. Обозначения: aa – вершина processus acrocoracoideus; fac – facies articularis clavicularis; ib – impressio bicipitalis; ila – impressio lig. acrocoracohumeralis. Длина масштабной линейки – 10 мм (и–л, н, р – вне масштаба).

От ископаемого *P. inferna* (по материалам из местонахождения Береговая; Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009) отличается строением коракоида: у *P. jurcsaki* при сходных размерах гленоидной суставной части *processus acrosomacoideus* меньше и заметно отодвинут медиально относительно стержня; *impressio bicipitalis* слабо выдается вентрально относительно вентральной плоскости отростка; при виде с медиальной стороны *facies articularis clavicularis* дорсовентрально уже и с более расширенной дорсальной частью. *Caput humeri* у *P. inferna* очень робустная, у материалов по *P. jurcsaki* из пещеры Таврида она грацильнее.

В проксимальной части плечевой кости характерным признаком, указывающим на принадлежность к роду *Perdix*, является строение дорсальной триципитальной фоссы, которая формирует мелкую ложбинку, при этом проксимальная граница мускульного отпечатка не доходит до края *caput humeri*. В то же время, сам каудальный край *caput* формирует вогнутость, как бы продолжающую дорсальную фоссу. Подобное строение характеризует небольшое число таксонов фазановых и встречается также у *Francolinus* и *Pternistis*. В то же время, *Perdix* отличается глубоко расположенной мембраной в вентральной триципитальной фоссе (приближена к выходному отверстию фоссы у указанных родов) и дорсально оконтуренным “язычком” суставной поверхности головки плечевой кости, тянущимся каудально к *crus dorsale fossae*. У указанных родов этот язычок не имеет выраженного дорсального края (суставная поверхность постепенно переходит дорсальнее). Кроме того, надежный признак, позволяющий отличать *Perdix* от *Francolinus* – форма *crista deltopectoralis* при виде с дорсальной стороны, который формирует вогнутость в своей проксимальной части у *Francolinus* и прямой – у *Perdix* (рис. 1). Другие роды мелких фазановых имеют более выраженную дорсальную триципитальную фоссу и/ или более робустный стержень.

Дистальные фрагменты плечевых костей могут быть отнесены к *Perdix* на основании относительно суженного дистального эпифиза и каудальной ориентации *processus flexorius* при виде с дистальной стороны. У *Francolinus* дистальный эпифиз расширен дорсовентрально – в основном, за счет вентрально вытянутого вентрального надмышечка; при виде с дистальной стороны эпифиз выглядит уплощенным (краниокаудально узким) за счет заметно более вентральной ориентации *processus flexorius*, что подтверждает

отнесение *Francolinus* к трибе *Gallini* и, по-видимому, является апоморфией этой клады (Зеленков, 2016).

Коракоид может быть отнесен к *Perdix* на основании краниокаудально узкого *facies articularis clavicularis* с вогнутым каудальным краем, незначительно выступающим вентрально и умеренно выдвинутым медиально *impressio bicipitalis*, наличия пневматизации в *impressio m. sternocoracoidei* (Kraft, 1972). Карпометакарпус характеризуется наличием крупного сдвинутого проксимально *processus intermetacarpalis*, не приросшего к малой метакарпалии, умеренно выдвинутой дистально малой метакарпалией, достаточно широким и незначительно сужающимся дистально *spatium intermetacarpale*, выпрямленной центральной частью малой метакарпалии. В отличие от *Francolinus*, у *Perdix* отсутствует гребень (выпуклость), соединяющий *processus pisiformis* и основание *os metacarpale minus*.

Проксимальная фаланга большого пальца крыла ранее не была описана для *P. jurcsaki* (*P. palaeoperdix*). Экз. ПИН, № 5644/1761 из пещеры Таврида по размеру проксимальной суставной поверхности (соответствующей размеру дистальной суставной части карпометакарпуса) сходен с современными *P. perdix*, но заметно короче.

Проксимальная половина бедренной кости (экз. ПИН, № 5644/1781) из-за ограниченной диагностичности отнесена к *P. jurcsaki* на основании относительных размеров – она соответствует некрупным экземплярам *P. perdix*. Бедренные кости *P. inferna* (= *P. margaritae*) в целом сопоставляются со средними и крупными экземплярами современных *P. perdix*. Дистальный тибіотарсус *Perdix* надежно отличается от такового *Francolinus* укороченными и более грацильными мышечками, более широкой *incisura intercondylaris* и в целом более широким дистальным эпифизом при виде с дистальной стороны, а также заметно менее выраженным расширением стержня при переходе на медиальный мышечлок. Дистальная апертура *canalis extensorius* варьирует по форме у *Perdix*, но ориентирована в целом субперпендикулярно длинной оси кости, в то время как у *Francolinus* она ориентирована выраженно косо. При виде с медиальной стороны *condylus medialis* заметно выступает краниально у *Perdix* и незначительно – у *Francolinus*. В тарсометатарсусе характерны относительно узкий гипотарсус с тремя замкнутыми каналами

(два плантарных могут не замыкаться у современных *P. perdix* в качестве индивидуальной вариации), отсутствие шпоры, общие удлиненные пропорции.

З а м е ч а н и я . Материалы по серой куропатке (род *Perdix*) относительно обычны в сборах из нижнего плейстоцена пещеры Таврида и представлены несколькими десятками костей и их фрагментов. По абсолютным размерам серая куропатка из нижнего плейстоцена пещеры Таврида соответствует некрупным экземплярам современной *P. perdix* или мельче. Данный диапазон размерной изменчивости совпадает с таковым *P. jurcsaki* (= *P. palaeoperdix*) из раннего–среднего плейстоцена Франции и позволяет относить куропатку из Тавриды к этому виду. В частности, реконструируемая полная длина наиболее мелкой фрагментарной плечевой кости из Тавриды (экз. ПИН, № 5644/217), по размерам соответствующей современным *P. dauurica*, составляет около 45 мм; четыре других фрагментарных плечевых кости, по аналогии с современными *P. perdix*, соответствуют длине 47–48 мм. У современных *P. perdix* длина плечевой кости составляет 47–52 мм (Kraft, 1972; наши данные), но у *P. jurcsaki* из местонахождения Ла Фаж (Франция) она варьирует в диапазоне от 44 до 51 мм, при этом большинство экземпляров имеют длину 46–48 мм (Mourer-Chauviré, 1975). Другие кости из пещеры Таврида также соответствуют *P. palaeoperdix* по размерам (табл. 1).

Примечательна выраженная укороченность базальной фаланги большого пальца кисти у серой куропатки из пещеры Таврида. Современные подвиды *P. perdix* характеризуются различной мобильностью – от полностью оседлых в течение всей жизни до перелетных (Potts, 2012). Даже отдельные популяции серых куропаток внутри подвида могут быть как полностью оседлыми, так и перелетными, что сказывается на длине и форме крыла (Павлова, 1987). Длина базальной фаланги большого пальца может варьировать в соответствии с образом жизни (перелетной стратегией) подвида или даже популяции, однако для подтверждения этого предположения необходимо специальное исследование на современных *P. perdix*. В предыдущих работах по ископаемым серым куропаткам фаланги кисти не учитывались. В частности, базальные фаланги пальцев крыла не были изображены или промерены для *P. palaeoperdix* из Франции (Mourer-Chauviré, 1975).

На очень многих костях *P. jurcsaki* из Тавриды имеются повреждения в виде мелких или средних (1–5 мм) отверстий неправильной формы с рваными краями. Наиболее выраженные (самые крупные) повреждения имеются на проксимальных фрагментах плечевых костей, но мелкие отверстия также обнаружены на стержне коракоида, вблизи дистального эпифиза карпометакарпуса, на проксимальном эпифизе бедренной кости и тарсометатарсуса, а также на дистальном эпифизе тибиотарсуса. Относительная аккуратность большинства отверстий указывает на то, что они, по всей видимости, были оставлены хищными птицами (Lagoulandie, 2002).

М а т е р и а л . Экз. ПИН, коллекция № 6544, №№: 1510, фрагментарное надклювье; 1512, надглазничная часть черепа; 1501, 1514, 1540, 1706, 1707, 1749, 1769, 1784, 1813, правые коракоиды; 214, 239, 240, 1509, 1803, левые коракоиды; 1753, неполная правая лопатка; 1804, неполная левая лопатка; 1628, краниальный фрагмент грудины; 216, 234, 1511, 1516, 1601, неполные левые плечевые кости; 217, проксимальная часть правой плечевой кости; 1579, дистальный фрагмент правой плечевой кости; 1505, 1577, 1789, дистальная часть правой локтевой кости; 1768, 1785, левые локтевые кости; 1504, 1747, 1762, 1780, 1783, правые карпометакарпусы; 1709, 1782, левые карпометакарпусы; 1786, правая лучевая кость; 1719, 1730, локтевые кости запястья; 1761, проксимальная фаланга большого пальца левого крыла; 1781, проксимальный фрагмент левой бедренной кости; 1732, дистальный фрагмент левой бедренной кости; 1502, неполный правый тибиотарсус; 1506, 1705, 1788, неполные левые тибиотарсусы; 215, 219, 1503, левые тарсометатарсусы; 1708, 1758, дистальные фрагменты правых тарсометатарсусов – все из местонахождения пещера Таврида, Крым; нижний плейстоцен, калабрий.

Род *Enkuria* Zelenkov, gen. nov.

Род назван в честь Евгения Николаевича Курочкина (1940–2011), основателя московской школы палеорнитологии; ж.р.

Типовой вид – *Enkuria voinstvenskyi* sp. nov.

Д и а г н о з . В плечевой кости проксимальный край *crista deltopectoralis* при виде с дорсальной стороны слабовыпуклый (не срезанный); дорсальная триципитальная фосса умеренно глубокая, доходит до дистального края *caput humeri*, но последняя не нависает над ней, дистально и вентрально эта фосса продолжается в виде неглубокого желоба; своим вентральным

краем дорсальная триципитальная фосса срезает дистальный вырост головки плечевой кости, формируя его ровный дорсальный край; в каудальном крае головки возле контакта с дорсальной триципитальной фоссой имеется вогнутость; между головкой и *intumescencia humeri* имеется выраженный прямоугольный вырез (в вентральном крае кости); вентральная триципитальная фосса умеренно пневматизирована, в ней присутствует прободенная пневматическими отверстиями перегородка; стержень кости робустный, выраженно изогнутый; краниальная поверхность дистального эпифиза рельефная — *tuberculum supracondylare ventrale* явно выступает краниально, а дистальная часть *fossa brachialis* утоплена в плоскость эпифиза; отпечаток *m. pronator superficialis* не формирует выраженного бугорка в вентральном крае кости; в целом отпечатки пронаторов сближены; *processus flexorius* выступает дистальнее, чем дистальный край вентрального мышелка; плоскость *processus flexorius* ориентирована преимущественно краниокаудально (при виде с дистальной стороны); *fossa olecrani* отчетливо выражена и субпрямоугольная при виде с дистальной стороны.

Состав. Типовой вид, а также *P. etuliensis* (Bocheński et Kurochkin, 1987), ранний плиоцен Молдовы.

Сравнение. В строении плечевой кости отличается от *Perdix* более глубокой и доходящей до *caput humeri* дорсальной триципитальной фоссой, четко оконтуривающей дистальный вырост *caput*, робустным стержнем и несколько более робустным дистальным эпифизом, заметно более рельефной краниальной поверхностью дистального эпифиза, отставленным каудально *processus flexorius* с краниокаудально ориентированной его плоскостью при виде с дистальной стороны, а также более выраженной прямоугольной *fossa olecrani* при виде с дистальной стороны. От *Alectoris* отличается более мелкой дорсальной триципитальной фоссой, над которой не нависает *caput humeri*, выраженным прямоугольным вырезом в вентральном крае кости между головкой и *intumescencia humeri* (в частности, при виде с краниальной стороны), умеренно пневматизированной вентральной пневмотриципитальной фоссой с перегородкой внутри, отсутствием бугорка, сформированного отпечатком *m. pronator superficialis* в вентральном крае кости, сближенными отпечатками пронаторов, утонченным и выступающим дистально и каудально *processus flexorius* при виде с дистальной стороны. От *Francolinus* отличается выпуклым

проксимальным краем *crista deltopectoralis* при виде с дорсальной стороны, робустным стержнем, более узким дистальным эпифизом, не отставленным вентрально *processus flexorius* и, как следствие, более узким дистальным эпифизом, а также сближенными отпечатками пронаторов. От *Palaeocryptonux* отличается мелкой дорсальной пневмотриципитальной фоссой, более робустными очертаниями и изогнутым стержнем, выраженным прямоугольным вырезом в вентральном крае кости между головкой и *intumescencia humeri*. От *Lambrechtia* отличается мелкой дорсальной пневмотриципитальной фоссой, изогнутым стержнем и расширенным дистальным эпифизом кости.

В строении краниальной части коракоида не имеет выраженных отличий от *Perdix*, за исключением более широкого в своей медиальной части *impressio lig. acrosoracohumeralis*.

Замечания. Крупная куропатка из пещеры Таврида выделена в новый род на основании строения плечевой кости — одного из наиболее диагностических элементов скелета у *Galliformes*. По общей робустности и пропорциям плечевой кости *Enkuria* сходна с *Alectoris*, однако надежно отличается от этого рода устойчивыми признаками — мелкой дорсальной триципитальной фоссой и неглубокой *fossa pneumotricipitalis*, наряду с другими отмеченными в сравнении отличиями (рис. 1). При этом общее устройство триципитальных фосс и дистального эпифиза плечевой кости, несомненно, указывают на близость *Enkuria* и современных *Perdix*, что также подтверждается и строением карпометакарпуса. Ряд отличий в строении плечевой кости, отмеченных в диагнозе, указывают на самостоятельный родовой статус этой формы, по уровню дивергенции соответствующей межродовой дифференциации современных фазановых. Некоторое пропорциональное сходство *Enkuria* с *Alectoris* можно рассматривать как конвергентное. Косвенно родовая самостоятельность *Enkuria voinstvenskyi* подтверждается сосуществованием этого вида с *P. jurcsaki*. В современной фауне виды серых куропаток в целом аллопатричны, а в случае перекрытия ареала — разделены высотно (Белялов, Карпов, 2008).

Строение коракоида (см. ниже) и относительно крупные размеры позволяют сближать *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. и *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 из раннего плиоцена Молдовы, который ранее был отнесен к *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2015). На

этом основании *P. etuliensis* здесь перемещен в род *Enkuria*.

К *Perdicini* (в частности, *Enkuria*) потенциально может быть отнесен крупный ископаемый кеклик *Alectoris pliosaena* из раннего плиоцена Одесских Катакомб (Украина), описанный по карпометакарпусу и локтевой кости (Тугаринов, 1940) и несколько более крупный, чем *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. Систематическое положение этой формы считалось неясным (Mlíkovský, 2002; Зеленков, Курочкин, 2015). Для *Alectoris pliosaena* характерны слабо выступающий каудально каудальный край *trochlea carpalis* и отходящая под небольшим углом к длинной оси кости малая метакарпалия, а также отставленный несколько дистально межметакарпальный отросток – все эти признаки, действительно, характеризуют род *Alectoris* и отличают от *Perdix*. Таким образом, сближение *Alectoris pliosaena* и *Enkuria* пока не подтверждается. В то же время, *Alectoris pliosaena* отличается от современных *Alectoris* массивным межметакарпальным отростком, массивной большой метакарпальной, а также слабо выраженным вентральным мускульным углублением. Эти признаки указывают на отдельный родовой статус этой плохо известной формы.

***Enkuria voinstvenskyi* Zelenkov, sp. nov.**

Название вида – в честь палеорнитолога М.А. Воинственского, одного из академических учителей Е.Н. Курочкина и исследователя ископаемой авифауны Крыма.

Голотип – ПИН, № 5644/1520, полная левая плечевая кость; Центральный Крым, местонахождение пещера Таврида; нижний плейстоцен, нижний калабрий.

Описание (рис. 1, 2). В коракоиде *impressio bicipitalis* выдвинуто медиально относительно вершины акрокоракоидного отростка; при виде с краниальной стороны оно выражено выдается вентрально своей медиальной вершиной. *Facies articularis humeralis* относительно узкое в своей краниальной части. *Facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое, с более широкой дорсальной частью и узкой вентральной, вершина *facies* приближена к средней линии кости. *Impressio lig. асросогаоhumeralis* узкое в своей латеральной части и выражено расширяется медиально.

В карпометакарпусе *processus extensorius* робустный с проксимально наклоненной вершиной; *depressio muscularis ventralis* умеренно глубокое, но выражено только проксимальнее *processus*

pisiformis, оторачивающий его вентрально гребень тонкий; *fovea carpalis cranialis* не выражена; *fovea carpalis caudalis* мелкая; *processus intermetacarpalis* сдвинут проксимально (расстояние между его проксимальным краем и проксимальным углом *spatium intermetacarpale* очень маленькое), основание отростка очень крупное; краниальный край *spatium intermetacarpale* несколько загибается каудально в своей дистальной части, формируя умеренно выраженный овальный край *spatium intermetacarpale*; малая метакарпалия заметно выдается дистальнее, чем большая; каудальный край дистального симфиза ориентирован выражено косо по отношению к длинной оси кости.

В тибиятарсусе при виде с дистальной стороны мышелки узкие, медиальный незначительно сильнее выдается краниально, чем латеральный; *incisura intercondylaris* также узкая (не шире мышелков); при виде с медиальной стороны медиальный мышелок несильно выдается относительно прилегающей части стержня; надсухожильный мостик очень широкий; дистальная апертура *canalis extensorius* ориентирована косо относительно длинной оси кости; латеральный апофиз имеет форму неправильного бугорка, примыкающего к медиопроксимальному углу латерального мышелка.

Описание плечевой кости – см. диагноз рода, который также составляет диагноз нового вида.

Размеры см. табл. 1.

Сравнение. От *E. etuliensis* отличается несколько меньшими размерами.

З а м е ч а н и я. К данному виду отнесены материалы по крупной куропатке, по абсолютным размерам соответствующей крупным экземплярам современных *Alectoris graeca*, несколько превышающей самые крупные экземпляры современных *P. perdix* и, таким образом, заметно более крупной, чем *P. jurcsaki* (табл. 1). Плечевая кость (голотип ПИН, № 5644/1520) по общим пропорциям сходна с таковой *Perdix*, но заметно робустнее. Сочетание таких черт, как умеренно развитая дорсальная триципитальная фосса, неглубокая *fossa pneumaticipitalis*, наличие впадины в дистальном крае *caput humeri*, прямой угол между *caput humeri* и *intumescencia bicipitalis*, а также слабо расширенный дистальный эпифиз с незначительно выдающимся дистально *processus flexorius* позволяют сближать форму из Тавриды с современными *Perdix*. Сходное строение триципитальной фоссы наряду с умеренно расширенным дистальным

эпифизом характеризует также современных *Francolinus*, однако строение дельтопекторального гребня и дистального эпифиза не позволяют относить данный вид к *Francolinus* (см. выше). От *Tetraonini* (и, в частности, сходной по размерам *Paralyra atavus* (Jánossy, 1974)) плечевая кость *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. отличается строением дистального эпифиза – его общей расширенностью и отсутствием дистально выдвинутого и несколько заостренного *condylus ventralis*.

Из пещеры Таврида известно несколько фрагментарных коракоидов, более крупных, чем таковые *P. jurcsaki*, и которые потенциально могут представлять *Enkuria voinstvenskyi*. Здесь к этому виду отнесен экз. ПИН, № 6544/1776, который по абсолютным размерам сопоставим, как и голотип, с крупными экземплярами современных *Alectoris graeca*. Несмотря на относительно крупные размеры, экз. ПИН, № 6544/1776 отличается от *Alectoris* заметно более узким *facies articularis humeralis*, слабо выступающим вентрально *impressio bicipitalis* и краниокаудально более узким *facies articularis clavicularis* при виде с медиальной стороны. Для экз. ПИН, № 6544/1776 характерна сильно выдающаяся вентрально медиальная вершина *impressio bicipitalis*, сходное состояние встречается у *Perdix* (рис. 2). Несмотря на неполную сохранность, видно, что *facies articularis clavicularis* было относительно узким и в этом отношении ближе к *Perdix*, чем к *Tetraonini*. Из пещеры Таврида известны коракоиды (будут описаны отдельно), морфологически сходные с таковыми *Paralyra atavus* из типового местонахождения этого вида Рембелицы Крулевски 1 – они также несколько крупнее, чем коракоиды *P. jurcsaki*, но имеют высокую *facies articularis clavicularis* и не выдающуюся вершину *impressio bicipitalis*, на основании чего их удается однозначно отличать от экз. ПИН, № 6544/1776.

Описанный коракоид (экз. ПИН, № 6544/1776) сходен с голотипом и единственным известным экземпляром не крупного фазана *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 из раннего плиоцена Молдовы, который недавно был отнесен к *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2015). Для коракоида *P. etuliensis* характерны типичное для *Perdix* строение *facies articularis clavicularis* и медиальная выдвинутость *impressio bicipitalis*, не характерные для *Phasianus* и близких родов (Зеленков, Курочкин, 2015). Неполная сохранность экз. ПИН, № 6544/1776 не позволяет однозначно сопоставлять его с голотипом *P. etuliensis*, однако из явных различий можно отметить

лишь менее выдвинутую вентрально вершину *impressio bicipitalis* у *P. etuliensis*, но этот признак варьирует и у современных *Perdix*. *Facies articularis clavicularis* в целом имеет сходные очертания у обоих экземпляров, и экз. ПИН, № 6544/1776 отличается только несколько меньшими размерами (рис. 2). Общее морфологическое сходство, наряду с крупными размерами, позволяет предварительно относить *Phasianus etuliensis* к роду *Enkuria* gen. nov.

Правый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 5644/1519) заметно превышает по абсолютным размерам карпометакарпусы из пещеры Таврида, отнесенные к *Perdix*, и выходит за рамки изменчивости карпометакарпусов *P. jurcsaki* (*P. palaeoperdix*) по материалам из Франции (табл. 1). Реконструируемая максимальная длина этого экз. составляет около 29 мм, в то время как у *P. jurcsaki* из Франции этот параметр варьирует в пределах около 24–27.5 мм, а по материалам из калабрия Венгрии и Румынии (местонахождения Бетфия 2, Бетфия 5, Беременд 17) – 25.3–27.7 (Kessler, 2019). При этом следует отметить, что другие материалы по *P. jurcsaki* из пещеры Таврида соответствуют лишь нижней половине изменчивости этого вида по французским материалам, в то время как экз. ПИН, № 5644/1519 крупнее всей известной выборки по *P. jurcsaki* и соответствует самым крупным экземплярам современных *P. perdix*. Морфологически данный экземпляр сближается с *Perdix* овальной формой *spatium intermetacarpale*, косо ориентацией каудального края дистального симфиза и крупным *processus intermetacarpalis* (что следует из его сохранившегося массивного основания). Для *Alectoris* и *Francolinus*, в отличие от *Perdix* и описываемого экземпляра, характерен мелкий *processus intermetacarpalis*, а для *Alectoris* – также более вытянутые пропорции, удлиненная *depressio muscularis interna*, продолжающаяся за уровень *processus pisiformis*, а также ровный краниальный край *spatium intermetacarpale* в своей дистальной части.

Фрагментарные дистальные тибиярцусы (экз. ПИН, №№ 5644/190, 1791), как и остальные элементы *E. voinstvenskyi* gen. et sp. nov., несколько крупнее таковых *P. perdix* и по абсолютным размерам соответствуют ранее описанному из пещеры Тавриды тибиярцусу *Paralyra atavus* (Зеленков, 2024a). При этом данные экземпляры не могут быть отнесены к *Tetraonini*, от которых они отличаются укороченным мускульным шрамом, приближенным к *condylus*

medialis. У Tetraonini (в т.ч. *Paralyra atavaus*) этот шрам всегда удлинённый и отдален от мышелка. Фрагмент дистального эпифиза левого тарсометатарсуса заметно крупнее тарсометатарсусов *P. jurgsaki* и немного крупнее самых крупных экземпляров современных *P. perdix*. От *P. avatus* отличается узким *trochlea metatarsi* III при виде с дистальной стороны (широкий у Tetraonini).

Из раннего плейстоцена западной Палеарктики описано два сходных по размеру таксона фазановых птиц (*Francolinus subfrancolinus* Jánossy, 1976 и *Alectoris baryosefi* Tchernov, 1980), для обоих из которых известны карпометакarpus и плечевая кость. Голотип *Francolinus subfrancolinus* (карпометакarpus) из верхнего гелазия местонахождения Виллань 3 (Венгрия) соответствует экз. ПИН, № 5644/1519 по размерам, но надёжно отличается мелким (судя по сохранившемуся основанию) *processus intermetacarpalis*. У *Perdix* и *Enkuria* дистальный край основания этого отростка полого переходит на стержень большой метакarpалии, в результате чего отросток выглядит робустным; напротив, у *Francolinus subfrancolinus* дистальный край основания отростка резко переходит на стержень, а сам отросток выглядит редуцированным. Сочетание мелкого отростка и овального *spatium intermetacarpale* в робустном карпометакarpусе характерно для современных *Francolinus* и, таким образом, можно условно подтвердить родовую принадлежность этого ископаемого вида. В дистальном эпифизе плечевой кости *F. subfrancolinus* отличается от *E. voinstvenskyi* gen. et sp. nov. узким вентральным мышелком, широко расставленными отпечатками пронаторов, сильно развитой вырезкой в дорсальном надмышелке и более грацильным стержнем. Эти различия также подтверждают таксономическую самостоятельность *E. voinstvenskyi* и отнесение *F. subfrancolinus* к роду *Francolinus* sensu Dickinson et Remsen, 2013. Предполагавшееся ранее (Mlíkovský, 1995) отнесение *F. subfrancolinus* к роду *Plioperdix* не подтверждается как строением карпометакarpуса, так и плечевой кости, которые у *Plioperdix* устроены специализированным образом и сходны с таковыми *Coturnix* (Зеленков, Горобец, 2020).

Синонимизация *Francolinus subfrancolinus* и *Palaeocryptonyx donnezani* (Mlíkovský, 2002) также не может быть поддержана. *P. donnezani* имеет заметно более мелкий карпометакarpus (длина экз. из типовой серии – 21.6 мм; Pavia et al., 2012). Разница в 7 мм с голотипом *Francolinus subfrancolinus* (длина – 27.7 мм;

Jánossy, 1976) составляет около 28%, что значительно превышает допустимую размерную изменчивость для большинства видов птиц, за исключением строго диморфных (при этом выраженный размерный диморфизм не характерен для мелких фазановых; см. Kraft, 1972). *Palaeocryptonyx donnezani* по абсолютным размерам соответствует современным *Ammoperdix griseogularis* и, таким образом, представляет собой заметно более мелкую птицу по сравнению с *Francolinus subfrancolinus*, сравнимым по размерами с крупными *P. perdix*. Кроме того, для голотипа *Francolinus subfrancolinus* характерна заметно выступающая дистально малая метакarpалия, в отличие от экземпляра из типовой серии *P. donnezani*. Еще одна важная морфологическая деталь – ориентация краниального обрамления *spatium intermetacarpale* в дистальной части: у *Francolinus subfrancolinus* каудальный край большой метакarpалии закругленный (*spatium intermetacarpale* сужается дистально), в то время как у *Palaeocryptonyx donnezani* он заметно более ровный (*spatium intermetacarpale* дистально более расширен; см. Pavia et al., 2012). Оба отмеченных признака – важные диагностические особенности карпометакarpуса мелких фазановых (Зеленков, Горобец, 2020), подтверждающие отдельный родовой статус *Francolinus subfrancolinus* по сравнению с *Palaeocryptonyx*.

Еще один сходный по размерам ископаемый вид – *Alectoris baryosefi* из нижнего калабрия Израиля (Tchernov, 1980) – был сведен в младшие синонимы *Francolinus subfrancolinus* (Mlíkovský, 1995). Карпометакarpусы двух видов, помимо размеров, сходны мелким межметакarpальным отростком, однако для голотипа *A. baryosefi* также характерны в целом более стройные пропорции, глубокое и вытянутое дистально *depressio muscularis interna*, мелкая вырезка в проксимокандалном крае *trochlea carpalis*, отходящая под небольшим углом малая метакarpалия и слабо наклоненный каудальный край дистального симфиза. Все эти признаки, действительно, сближают *A. baryosefi* с видами рода *Alectoris*, от которого израильская форма все же отличается овальным контуром *spatium intermetacarpale*, общей укороченностью и отсутствием выдвинутой дистально малой метакarpалии. Таким образом, родовая принадлежность *Alectoris baryosefi* остается под вопросом (требуется сравнение с *Ortygornis*), однако таксономическая самостоятельность этого вида относительно *F. subfrancolinus* очевидна. При этом строение дистальной части плечевой кости *A. baryosefi*

(если она корректно отнесена к этому таксону) позволяет уверенно сближать его с *Francolinus*.

Карпометакарпус *E. voinstvenskyi* gen. et sp. nov. отличается от такового *A. baryosefi* крупным межметакарпальным отростком, отсутствием глубокой и вытянутой дистально *depressio muscularis interna* и выдвинутой дистально малой метакарпалией. Различия в строении дистальной части плечевой кости двух форм соответствуют отмеченным выше различиям между *Enkuria* и *Francolinus*.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения экз. ПИН, №№: 5644/1776, краниальный фрагмент левого коракоида; 5644/1515, 1770, проксимальные фрагменты правых плечевых костей; 5644/1746, дистальный фрагмент левой плечевой кости; 5644/1519, неполный правый карпометакарпус; 5644/1748, 1774, неполные левые карпометакарпусы; 5644/1795, проксимальный фрагмент левой бедренной кости; 5644/1790, 1791, 1801, фрагментарные дистальные эпифизы левых тибиятарсусов; 5644/1792, фрагментарный дистальный эпифиз левого тарсометатарсуса.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представительные материалы по серым куропаткам из пещеры Таврида проливают свет на таксономические взаимоотношения ранее описанных ископаемых видов *Perdicini* (см. выше). Находка серых куропаток с морфотипом и пропорциями *P. palaeoperdix* в раннем калабрии Восточной Европы, с учетом морфометрических данных по всем обсуждаемым формам и оценкам времени дивергенции современных видов, указывает на правомерность отнесения всех раннеплейстоценовых куропаток Европы к одному виду. Относительная удлиненность тарсометатарсуса, по-видимому, свидетельствует о большей приспособленности к наземной локомоции у раннеплейстоценовых представителей рода по сравнению с современными серыми куропатками и, таким образом, к обитанию в местообитаниях с меньшим проективным покрытием травянистой растительности. Относительное укорочение цевки с ростом массы тела у средне-позднеплейстоценовых европейских серых куропаток (определяемых как *Perdix perdix*; Tyrberg, 1998) отражает, по всей видимости, переход от обитания в условиях саванноподобных стадий к степным и луговым. Примечательно, что у тибетской куропатки *P. hodgsoniae*, считающейся базальным видом рода *Perdix* и ведущей более

наземный образ жизни, цевка также относительно удлинена (Козлова, 1975). Не исключено, что *P. hodgsoniae* унаследовали анцестральный морфотип рода *Perdix*. В этом случае остается неясным, каким образом осуществился эволюционный переход к более коротконогим *P. perdix* и *P. dauurica*. Произошло ли это постепенно на всем ареале *P. jurcsaki*, или же прогрессивная морфология северных видов сформировалась на базе одной популяции и впоследствии распространилась по всему ареалу? Ответы на эти вопросы требуют специальных исследований и дополнительных ископаемых материалов.

В этом отношении интересны древнейшие находки рода из позднего плиоцена – раннего плейстоцена внутренней Азии (табл. 2). Ископаемые остатки серых куропаток из местонахождения Жоукоудянь 18 в Китае (гелазий) были определены как *P. dauurica* и *P. palaeoperdix*. К первому были отнесены мелкие кости передней конечности и бедренная кость, а ко второму – тарсометатарсус, описанный как более длинный, чем у современных *P. perdix* (Hou, 1993). Судя по приведенным размерам, все эти материалы не выходят за пределы размерной изменчивости *P. jurcsaki* по французским материалам и, таким образом, по-видимому, представляют один вид. В то же время, требуется сравнение куропатки из Жоукоудяня с *P. inferna* (= *P. margaritae*) из позднего плиоцена Северной Монголии и Забайкалья, для которой тарсометатарсус не известен (Зеленков, Курочкин, 2009).

Древнейшие находки серых куропаток в Европе (*Perdix* cf. *perdix*; Mlíkovský, 2002) известны из местонахождения Крыжановка 2¹ в окрестностях Одессы, датируемого первой половиной гелазия (~2.4 млн л.; Tesakov et al., 2020). Ревизия оригинальных материалов в 2013 г. позволила подтвердить их принадлежность к роду *Perdix*. Два карпометакарпуса из Крыжановки 2, которые ранее не были описаны или изображены, по размерам соответствуют *P. jurcsaki*. Стратиграфическая привязка не крупной серой куропатки из многослойного местонахождения гелазия–калабрия Жевахова Гора под Одессой (Воинственский, 1967) не ясна. Мелкая куропатка, сопоставимая с *P. jurcsaki*, найдена в раннекалабрийском местонахождении Тарханкут в Крыму, сопоставимом с пещерой Таврида по возрасту (Gorobets,

¹ В каталоге Й. Мликовского (Mlíkovský, 2002) нижний горизонт местонахождения Крыжановка обозначен как Крыжановка 1; он соответствует местонахождениям Крыжановка 1–3 в современной трактовке (Тесаков, 2004).

2014). Более молодая находка (Воинственский, 1967) относится к местонахождению Ногайск (“Обиточное”) в Северном Причерноморье, датируемому верхним калабрием (Крохмаль, Рековец, 2010) – здесь также представлена очень мелкая форма, которую можно отнести к *P. jurcsaki*. Мелкая серая куропатка также известна из местонахождения Тихоновка-2 в Северном Приазовье (Воинственский, 1967; Gorobets, 2014; Горобец, 2018), датированного самыми низами среднего плейстоцена (Крохмаль, Рековец, 2010). Самые молодые находки этой формы (ранее описанные как “*P. palaeoperdix*”) происходят из среднего плейстоцена Северного Кавказа (Потапова, Барышников, 1993; Baryshnikov, Potarova, 1995; Барышников, 2020). Таким образом, с учетом присутствия *P. jurcsaki* в раннем калабрии Крыма, можно уверенно утверждать, что этот вид существовал на территории Северного и Восточного Причерноморья весь ранний и, по меньшей мере, начало среднего плейстоцена; во второй половине среднего плейстоцена, по мере прогрессивного похолодания, он мог сохраниться в рефугиумах на Кавказе или же продолжать существование во всем регионе.

Примечательно продвижение серых куропаток на запад Европы во второй половине раннего плейстоцена (рис. 3). Находка cf. *Perdix* sp. указана из гелазия Западной Болгарии (местонахождение Выршец, ~2.23 млн л.; Spassov, 2003;

Боев, 2016). К западу от Карпат эти птицы появляются только в середине калабрия (Bedetti, Pavia, 2013; Kessler, 2019): этим периодом датированы находки в местонахождении Беременд 16–17 в Венгрии (1.2–1.5 млн л.; Pazoni et al., 2019), Бетфия 2 и 9 в Румынии (1.3–1.4 млн; Venczel, 2000) и Пирро Норд в Италии (1.35 млн л.; Masini, Sala, 2011). Находка из местонахождения Дьеруйфалу (Győrújfalú), ранее указанная как раннеплейстоценовая (Kessler, 2019), в действительности, по-видимому, относится к среднему плейстоцену (Vajzath, 1996). Древнейшая находка во Франции (с морфотипом “*P. palaeoperdix*”) относится к интервалу 1.2–1.1 млн л. (местонахождение Мас Рамбо; Mourer-Chauviré, 1975), а около 1 млн л.н. серые куропатки появляются в Испании (Элефанте; Sanchez Marco, 2009).

Появление серых куропаток в Западной Европе во второй половине калабрия (не ранее 1.2 млн л.н.) совпадает с предполагаемым временем дивергенции (около 1.1 млн л.н.) между западноевропейскими и восточноевропейскими популяциями *Perdix perdix* по контрольному региону митохондриальной ДНК (Liukkonen-Antilla et al., 2002). Однако эта временная отметка основана на стандартной оценке скорости молекулярной дивергенции у птиц (2% за млн л.). Г. Поттс (Potts, 2012) справедливо отмечает, что контрольный регион мтДНК в действительности эволюционирует быстрее у курообразных

Таблица 2. Подтвержденные находки *Perdix* в плиоцене – нижнем плейстоцене Восточной Европы и Азии

Местонахождение	Возраст	Оригинальное определение	Ссылка	Трактовка в этой работе
Ногайск, Северное Причерноморье, Запорожье	Нижний плейстоцен, верхи калабрия	<i>Perdix</i> cf. <i>perdix</i>	Воинственский, 1967	<i>Perdix jurcsaki</i>
пещера Таврида, Северное Причерноморье, Крым	Нижний плейстоцен, низы калабрия	<i>Perdix jurcsaki</i>	Эта работа	<i>Perdix jurcsaki</i>
Тарханкут, Северное Причерноморье, Крым	Нижний плейстоцен, низы калабрия	<i>Perdix</i> cf. <i>perdix</i>	Gorobets, 2014	<i>Perdix jurcsaki</i>
Крыжановка 2, Северное Причерноморье, Одесса	Нижний плиоцен, гелазий	<i>Perdix</i> cf. <i>perdix</i>	Воинственский, 1967	<i>Perdix jurcsaki</i>
Малые Голы 1, Восточная Сибирь, Прибайкалье	Нижний плейстоцен, гелазий	<i>Perdix dauurica</i>	Zelenkov et al., 2023	<i>Perdix dauurica</i>
Жоукоудянь 18, Восточный Китай	Нижний плейстоцен, гелазий	<i>Perdix dauurica</i> , <i>P. palaeoperdix</i>	Hou, 1993	<i>Perdix</i> sp.
Береговая, Восточная Сибирь, Забайкалье	верхний плиоцен (MN16)	<i>Perdix margaritae</i>	Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009	<i>Perdix inferna</i>
Шамар, Северная Монголия	верхний плиоцен (MN16)	<i>Lophura inferna</i>	Курочкин, 1985	<i>Perdix inferna</i>

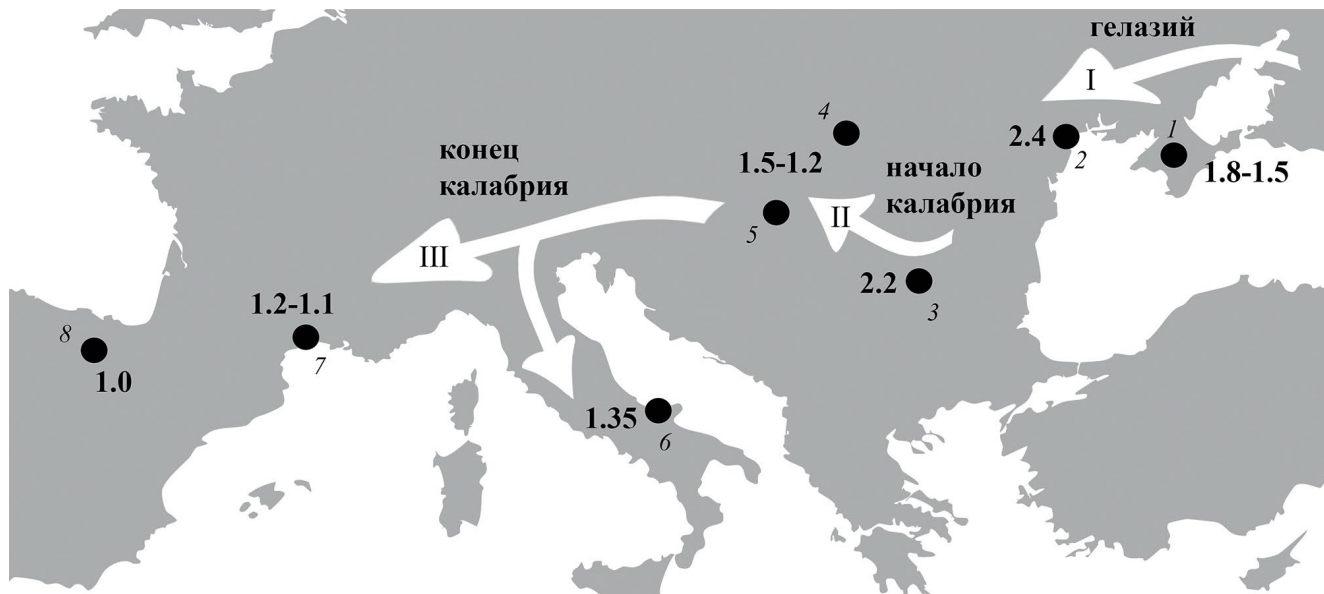


Рис. 3. Распространение *Perdix jurcsaki* в плейстоцене Европы. Указаны местонахождения (курсивом) и возраст в млн лет. Римскими цифрами обозначены хронологические этапы дисперсий. Обозначения: 1 – Таврида (Крым); 2 – Крыжановка 2 (Северное Причерноморье, Украина); 3 – Выршец (Болгария); 4 – Бетфия 2, 9 (Румыния); 5 – Беремнд 16–17 (Венгрия); 6 – Пирро Норд (Италия); 7 – Ма Рамбо (Франция); 8 – Элефанте (Испания).

птиц, и рассчитывает более вероятную дату дивергенции западных и восточных популяций *P. perdix* – около 183 тыс. л. н., что соответствует Заальскому (Днепровскому) оледенению конца среднего плейстоцена как наиболее выраженному в Европе (Potts, 2012). Палеонтологическая летопись больше соответствует среднеплейстоценовой дивергенции – в конце раннего плейстоцена серые куропатки широко расселялись в Европе, а отсутствие мощных покровных оледенений в это время не способствовало изоляции западноевропейских популяций.

Более древняя эволюционная история серых куропаток остается практически неизвестной. Согласно молекулярным данным, современный род *Perdix* – потомок древней линии фазановых, дивергировавшей еще в раннем миоцене (Chen et al., 2021). Дивергенция наиболее древней тибетской куропатки *Perdix hodgsoniae* оценивается ранним плиоценом (Bao et al., 2010; см. также Cai et al., 2018; Palacios et al., 2023), что связывается с изоляцией тибетских популяций предковой формы при поднятии Тибетского нагорья. Это предполагает, что предок серых куропаток должен был входить в состав позднемиоценовых центральноазиатских авифаун саванного типа (Bao et al., 2010). Однако, несмотря на строгую приуроченность серых куропаток к открытым местообитаниям, представители этой

филогенетической линии отсутствуют в представительных авифаунах среднего миоцена – раннего плиоцена Центральной Азии, а также в позднемиоценовых фаунах Восточной Европы (Курочкин, 1985; Mlíková, 2002; Зеленков, Курочкин, 2009; Zelenkov, 2016). Полное отсутствие серых куропаток, очень характерных для более поздних авифаун плейстоцена, указывает на то, что этот род сформировался (или распространился в поясе открытых пространств Евразии) не ранее плиоценового времени, что в целом соответствует появлению *Perdix* в палеонтологической летописи в конце плиоцена в Центральной Азии (Зеленков, Курочкин, 2009; Zelenkov, 2016).

Относительно позднее (по-видимому, плиоценовое) формирование рода *Perdix*, по палеонтологическим данным, наряду с древней дивергенцией рода относительно других фазановых по молекулярным данным, предполагает существование предкового таксона или даже архаичного разнообразия *Perdicini*, однако другие представители этой филогенетической линии до недавнего времени оставались неизвестными или нераспознанными. Только недавно к линии серых куропаток были отнесены “*Phasianus*” *etuliensis* из раннего плиоцена Молдовы (Зеленков, Курочкин, 2015; Zelenkov, 2016) и крупный *Titanoperdix siberica* из гелазия Прибайкалья (Zelenkov et al., 2023). Находка *Enkuria*

gen. nov. подтверждает родовую обособленность крупных плиоцен–плейстоценовых серых куропаток Восточной Европы и тем самым существенно дополняет историю *Perdicini* в плио–плейстоцене Евразии. *Enkuria etuliensis* comb. nov. происходит из раннеплиоценовых фаун саванного типа Восточной Европы и, таким образом, подходит по экологическим предпочтениям и возрасту на роль близких предков рода *Perdix*. И хотя теперь известно некоторое разнообразие плиоценовых *Perdicini*, миоценовые предки этих форм по-прежнему остаются неизвестными.

По размерам и пропорциям плечевой кости *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. близка к видам рода *Alectoris* и могла хотя бы отчасти занимать в раннеплейстоценовых фаунах Крыма нишу кекликов. Кеклики (*Alectoris*) очень характерны для современных фаун Средиземноморского региона, однако в раннем плейстоцене Крыма и, в целом, Северного Причерноморья они, по-видимому, отсутствовали (см. Горобец, 2018). В современной фауне Крыма кеклик (*Alectoris chukar*) имеет статус акклиматизированного вида (Костин, 2020); предполагавшееся присутствие этих птиц в позднеплейстоценовой–раннеголоценовой фауне полуострова, основанное на единичных слабо диагностичных находках (Цвелых, 2016), пока не может быть подтверждено (личные данные; устн. сообщ. Л.В. Горобца). Дополнительные материалы по *Enkuria voinstvenskyi* смогут прояснить, являлся ли этот вид экологическим аналогом кекликов. В настоящее время кеклики преимущественно населяют предгорные и горные ландшафты. Редкость остатков *E. voinstvenskyi* в материалах из пещеры Таврида (по сравнению с *P. jurcsaki* – равнинными обитателями) может объясняться приуроченностью этого вида к предгорным биотопам, слабо представленным в окрестностях пещеры во время формирования основного тафоценоза.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф.* Крупные млекопитающие кударской плейстоценовой фауны Кавказа // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2020. Прил. 9. 399 с.
- Белялов О.В., Карпов Ф.Ф.* Особенности распространения и характер пребывания серой и бородатой куропаток в Семиречье // Казах. орнитол. бюлл. 2008. С. 194–203.
- Воинственский М.А.* Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауна прошлого. Вып. 3. Киев: Наук. думка, 1967. С. 3–75.
- Горобец Л.* Птахи як індикатори палеоєкологічних змін екосистем півдня східної Європи (на прикладі еоцен–голоценових авіфаун). Дисс... д.б.н. Киев: Київ. нац. унів. ім. Т. Шевченка, 2018. 406 с.
- Зеленков Н.В.* Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 9. С. 1077–1087.
- Зеленков Н.В.* Ревизия неворобьиных птиц Полгарди (Венгрия, верхний миоцен). 2. Galliformes // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 79–91.
- Зеленков Н.В.* Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконоска (*Spatula praeclypeata* sp. nov.) – древнейшие раннеплейстоценовые утиные (Aves: Anatidae) Крыма // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 92–104.
- Зеленков Н.В.* Новый вид рябков (Aves: Pteroclididae) из раннего плейстоцена Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2023. Т. 511. С. 371–374.
- Зеленков Н.В.* Тетеревиные птицы (Phasianidae: Tetraonini) раннего плейстоцена Крыма и статус “*Lagopus*” atavus // Палеонтол. журн. 2024a. № 1.
- Зеленков Н.В.* Неожиданная находка трехперстки (Aves: Charadriiformes: Turnicidae) в нижнем плейстоцене Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2024b. Т. 514. № 1. С. 81–84.
- Зеленков Н.В., Горобец Л.В.* Ревизия *Plioperdix* (Aves: Phasianidae) из плио–плейстоцена Украины // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 90–101.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux* // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 79–86.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
- Козлова Е.В.* Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Л.: Наука, 1975. 252 с.
- Костин С.Ю.* Была ли красная куропатка в Крыму? // Экосистемы. 2020. Т. 23. С. 124–132.
- Крохмаль А.И., Рековец Л.И.* Местонахождения мелких млекопитающих плейстоцена Украины и сопредельных территорий. Киев: LAT & K, 2010. 330 с.

- Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с.
- Лопатин А.В.* Затерянный мир Тавриды: древнейшая ископаемая пещерная фауна в Крыму // *Природа*. 2019. № 6 (1246). С. 53–61.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лаэров А.В. и др.* Пещера Таврида – новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // *Докл. Акад. Наук*. 2019. Т. 485. С. 381–385.
- Павлова Е.А.* О географической изменчивости серой куропатки (*Perdix perdix* L.) на территории СССР // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 1987. Т. 163. С. 53–70.
- Потапова О.Р., Барышников Г.Ф.* Птицы из ашельской стоянки в пещере Треугольной на Северном Кавказе // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. 1993. Т. 249. С. 48–65.
- Тугаринов А.И.* Новые находки плиоценовой орнитофауны Одессы // *Докл. АН СССР*. 1940. Т. 26. С. 311–313.
- Цвельх А.Н.* Ревизия позднеплейстоценовой и голоценовой фауны Galliformes горного Крыма // *Зоол. журн*. 2016. Т. 95. № 11. С. 1354–1361.
- Bao X.-K., Liu N.-f., Qu J.-y. et al.* The phylogenetic position and speciation dynamics of the genus *Perdix* (Phasianidae, Galliformes) // *Mol. Phyl. Evol.* 2010. V. 56. № 2. P. 840–847.
- Baryshnikov G.F., Potapova O.R.* Pleistocene birds from the Acheulean site of the Treugolnaya Cave in the northern Caucasus // *Cour. Forschungsinst. Senckenb.* 1995. Bd 181. P. 241–248.
- Bedetti C., Pavia M.* Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy) // *Palaeontogr. A*. 2013. V. 298. P. 31–53.
- Bajzath J.* Plant macrofossils from Hungarian Pleistocene II. Angiospermatophyta in Győrújfalú, West Hungary // *Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung.* 1996. V. 88. P. 5–20.
- Boev Z.* *Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae – Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // *Geol. Balcan.* 1997. V. 27. P. 69–78.
- Boev Z.N.* Tetraonidae Vigors, 1825 (Galliformes – Aves) from the Neogene-Quaternary record of Bulgaria and the origin and evolution of the family // *Acta Zool. Cracov.* 2002. V. 45. Spec. iss. P. 263–282.
- Boev Z.* Paleobiodiversity of the Vrachanska Planina Mountains in the Villafranchian: a case study of the Varshets (Dolno Ozirovo) Early Pleistocene locality of fossil fauna and flora // *Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park. Zoonotes. Suppl. 3 / Eds. Bechev D., Georgiev D. Plovdiv: Plovdiv Univ. Press, 2016. P. 299–323.*
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 1964. V. 8. P. 195–335.
- Cai T., Fjeldså J., Wu Y. et al.* What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? // *J. Biogeogr.* 2018. V. 45. № 3. P. 640–651.
- Chen D., Hosner P.A., Dittmann D.L. et al.* Divergence time estimation of Galliformes based on the best gene shopping scheme of ultraconserved elements // *BMC Ecol. Evol.* 2021. V. 21. № 1: 209.
- Ferring R., Oms O., Agustí J. et al.* Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85–1.78 Ma // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2011. V. 108. P. 10432–10436.
- Finlayson C., Carrion J., Brown K. et al.* The Homo habitat niche: using the avian fossil record to depict ecological characteristics of Palaeolithic Eurasian hominins // *Quatern. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 1525–1532.
- Gorobets L.V.* Addition to Pleistocene avifauna (Aves) of Ukraine // *Эволюция органического мира и этапы геологического развития Земли: Матер. XXXV сесс. Палеонтол. об-ва НАН Украины. Киев, 2014. С. 115–116.*
- Hosner P.A., Tobias J.A., Braun E.L., Kimball R.T.* How do seemingly non-vagile clades accomplish trans-marine dispersal? Trait and dispersal evolution in the landfowl (Aves: Galliformes) // *Proc. Roy. Soc. B*. 2017. V. 284: 20170210.
- Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin II. Galliformes 2. Phasianidae // *Aquila*. 1976. V. 83. P. 29–42.
- Jánossy D.* Lower Pleistocene bird remains from Beremend (S-Hungary, loc. 15 and 16) // *Aquila*. 1992. V. 99. P. 9–25.
- Jurcsák T., Kessler E.* Cercetari paleornitologice din România // *Nymphaea*. 1973. V. 1. P. 263–300.
- Khalke R.-D., Garcia N., Kostopoulos D.S. et al.* Western Palaeoartic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe // *Quatern. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 1368–1395.
- Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary avifauna of the Carpathian Basin. Part II // *Földt. Közl.* 2009. V. 139. № 3. P. 251–271.
- Kessler E.* Evolution of Galliformes and their presence in the Carpathian Basin // *Ornit. Hungar.* 2019. V. 27. P. 142–174.
- Kimball R.T., Hosner P.A., Braun E.L.* A phylogenomic supermatrix of Galliformes (Landfowl) reveals biased branch lengths // *Mol. Phyl. Evol.* 2021. V. 158: 107091.
- Kraft E.* Vergleichend morphologische Untersuchungen an einzelknochen nord- und mitteleuropäischer kleinerer Huhnervogel. München, 1972. 194 s.
- Kretzoi M.* Madár-maradványok a betfiai alsópleisztocén faunából // *Aquila*. 1962. V. 67–68. P. 167–174.

- Laroulandie V.* Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications // *Acta Zool. Cracov.* 2002. V. 45. Spec. iss. P. 331–339.
- Liukkonen-Anttila T., Uimaniemi L., Orell M., Lumme J.* Mitochondrial DNA variation and the phylogeography of the grey partridge (*Perdix perdix*) in Europe: from Pleistocene history to present day populations // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. P. 971–982.
- Louchart A., Wesselman H., Blumenschine R.J. et al.* Taphonomic, avian, and small-vertebrate indicators of *Ardipithecus ramidus* habitat // *Science.* 2009. V. 326, 66e1–66e4.
<https://doi.org/10.1126/science.1175823>.
- Manegold A., Louchart A., Carrier J., Elzanowski A.* The early Pliocene avifauna of Langebaanweg (South Africa): a review and update // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 135–152.
- Masini F., Sala B.* Considerations on an integrated biochronological scale of Italian Quaternary continental mammals // *Il Quaternario. Ital. J. Quatern. Sci.* 2011. V. 24. № 2. P. 193–198.
- Mlíkovský J.* Early Pleistocene birds of Stránská skála: 1. Musil's talus cone // *Anthropos.* 1995. V. 26. P. 111–126.
- Mlíkovský J.* *Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe.* Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France // *Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon.* 1975. V. 64. P. 1–624.
- Mourer-Chauviré C.* The Pleistocene avifaunas of Europe // *Archaeofauna.* 1993. V. 2. P. 53–66.
- Hou L.* Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // *Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin.* 1993. V. 19. P. 165–297.
- Palacios C., Wang P., Wang N. et al.* Genomic variation, population history, and long-term genetic adaptation to high altitudes in Tibetan partridge (*Perdix hodgsoniae*) // *Mol. Biol. Evol.* 2023. V. 40: msad214.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msad214>
- Pavia M.* Palaeoenvironmental reconstruction of the Cradle of Humankind during the Plio-Pleistocene transition, inferred from the analysis of fossil birds from Member 2 of the hominin-bearing site of Kromdraai (Gauteng, South Africa) // *Quatern. Sci. Rev.* 2020. V. 248: 106532. DOI: 10.1016/j.quascirev.2020.106532
- Pavia M., Bedetti C.* Early Pleistocene fossil birds from Cava Sud, Soave (Verona, North-Eastern Italy) // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 171–183.
- Pavia M., Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C.* Description of the type-series of *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892 (Aves: Phasianidae) with the selection of a lectotype // *C. R. Palevol.* 2012. V. 11. P. 257–263.
- Pazonyi P., Trembeczki M., Meszaros L., Szentesi Z.* Preliminary report on the Early Pleistocene vertebrate sites of Beremend Crystal Cave (Beremend 16, South Hungary) and on their palaeoecological importance // *Fragm. Palaeontol. Hung.* 2019. V. 36. P. 115–140.
- Potts G.R.* *Partridges: Countryside Barometers.* L.: Collins, 2012. 480 p.
- Sánchez Marco A.* New Iberian Galliformes and reappraisal of some Pliocene and Pleistocene Eurasian taxa // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. № 4. P. 1148–1161.
- Spassov N.* The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe // *Rev. Paléobiol.* 2003. V. 22. P. 197–229.
- Stewart J.R.* An evolutionary study of some archaeologically significant avian taxa in the Quaternary of the Western Palearctic // *BAR Intern. Ser.* 2007. № 1653. P. 1–272.
- Tesakov A.S., Frolov P.D., Titov V.V. et al.* Aminostratigraphical test of the East European Mammal Zonation for the late Neogene and Quaternary // *Quatern. Sci. Rev.* 2020. V. 245: 106434.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106434>
- Tchernov E.* *The Pleistocene Birds of Ubeidiya, Jordan Valley.* Jerusalem: The Israel Acad. of Sci. and Humanities, 1980. 83 p.
- Tyrberg T.* *Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue.* Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1998. 720 p.
- Venczel M.* *Quaternary Snakes from Bihor (Romania).* Oradea: Țării Crișurilor Museum, 2000. 144 p.
- Vislobokova I.A., Agadzhanyan A.K., Lopatin A.V.* The case of Trlica TRL 11–10 (Montenegro): Implications for possible early hominin dispersal into Balkans in the middle of the Early Pleistocene // *Quatern. Intern.* 2020. V. 554. P. 15–35.
- Wang N., Kimball R.T., Braun E.L. et al.* Ancestral range reconstruction of Galliformes: the effects of topology and taxon sampling // *J. Biogeogr.* 2017. V. 44. № 1. P. 122–135.
- Zelenkov N.V.* New finds and revised taxa of early Pliocene birds from Western Mongolia // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 153–170.
- Zelenkov N.V.* Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 12. P. 1421–1433.

Zelenkov N.V., Lavrov A.V., Startsev D.B. et al. A giant early Pleistocene bird from Eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early Homo arrival // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39: e1605521.

Zelenkov N., Palaastrova E., Martynovich N. et al. A tiny duck (*Sibirionetta formozovi* sp. nov.), a giant grey partridge (*Titanoperdix felixi* gen. et sp. nov.), a new rail (*Porzana payevskiyi* sp. nov.), and other birds

from the Early Pleistocene of Baikalian Siberia // Biol. Comm. 2023. V. 68.

Zelenkov N.V., Sayfulloev N., Shnaider S.V. Fossil birds from the Roof of the World: the first avian fauna from High Asia and its implications for late Quaternary environments in Eastern Pamir // PloS ONE. 2021. V. 16: e0259151.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0259151>

Grey Partridges (Phasianidae: Genera *Perdix* and *Enkuria* gen. nov.) from the Early Pleistocene of Crimea, and Notes on the Evolution of the Genus *Perdix*

N. V. Zelenkov

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

The paper describes remains of the fossil grey partridges from the Lower Pleistocene (1.8–1.5 MA) deposits of the Taurida Cave in central Crimea. A smaller grey partridge is referred to the fossil species *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962. Yet another phasianid bird from the cave, partly similar to modern *Perdix* but larger, is described as *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. The spatiotemporal stability of the Early-Middle Pleistocene European grey partridges' morphotype allows synonymization of the fossil species *P. jurcsaki* and *P. palaeoperdix* Mourer-Chauvire, 1975. Earlier fossil finds of the genus *Perdix* from the Upper Pliocene – Lower Pleistocene of Eastern Europe and Asia are revised. *Perdix margaritae* Kurochkin, 1985 from the Upper Pliocene of Mongolia and Transbaikalia is considered a junior synonym of *Lophura inferna* Kurochkin 1985. The oldest confirmed find of *P. jurcsaki* comes from the lower Gelasian (~2.4 MA) of the Northern Black Sea region (locality Kryzhanovka-2; Ukraine). A dispersal of grey partridges to the west of Europe in the second half of the Early Pleistocene is shown. The discovery of the genus *Enkuria* confirms the existence of the fossil diversity of *Perdicini* s.s. in the Plio-Pleistocene of Northern Eurasia. *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 from the early Pliocene of Moldova is here transferred to this genus. In addition, the validity of the fossil Early Pleistocene phasianids *Francolinus subfrancolinus* Jánossy, 1976 and *Alectoris baryosefi* Tchernov, 1980 is confirmed.

Keywords: fossil birds, Eastern Europe, evolution, Galliformes