

УДК 568.28/.29:598.293.1

ИСКОПАЕМЫЙ ТОЛСТОКЛЮВЫЙ ВОРОН (AVES, PASSERIFORMES: CORVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА КРЫМА

© 2026 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 12.11.2025 г.

После доработки 25.11.2025 г.

Принята к публикации 25.11.2025 г.

Из нижнего плейстоцена (1.8–1.6 млн л. н.) пещеры Таврида в Крыму описан новый вид крупной врановой птицы *Corvus venustus* sp. nov., морфологически наиболее близкой к современному африканскому толстоклювому ворону *C. crassirostris*. Это первая находка птиц из группы африканских большеклювых воронов (*C. crassirostris*, *C. albicollis*) в палеонтологической летописи, указывающая на их более широкое распространение в прошлом. Находка имеет значение для понимания эволюционной истории воронов и родственных видов семейства Corvidae. Морфометрический анализ формы коракоида показывает выраженную дистинктивность *C. venustus* и подтверждает структурную диагностичность этого элемента скелета у видов рода *Corvus*.

Ключевые слова: ископаемые птицы, новый вид, африканские большеклювые вороны, геометрическая морфометрия, коракоид

DOI: 10.7868/S3034587126020073

Современный толстоклювый ворон (*Corvus crassirostris* Rüppell, 1836) — самая крупная, наряду с обыкновенным вороном (*C. corax* Linnaeus, 1758), воробьеобразная птица из семейства врановых (Passeriformes: Corvidae), характеризующаяся высокоспециализированным очень крупным клювом и обитающая в горных областях Восточной Африки (преимущественно в Эфиопии и Эритрее; Madge, 2020). Ближайшим родственником толстоклювого ворона является белшейный ворон (*Corvus albicollis* Latham, 1790) — морфологически несколько менее специализированный вид, распространенный в восточных областях Центральной Африки, а также в Южной Африке. Согласно молекулярным данным, филогенетическая линия толстоклювых и белшейных воронов (далее “африканские большеклювые вороны”) является сестринской к группе обыкновенных воронов (*C. corax*) и их близких родственников (таких как *C. cryptoleucus* Couch, 1854; *C. ruficollis* Lesson, 1831; *C. rhipidurus* Hartert, 1918; *C. albus* Müller, 1776; *C. edithae* Lort Phillips, 1895; Haring et al., 2012; Jønsson et al., 2012, 2016).

Эволюционная история африканских большеклювых воронов слабо изучена. Согласно молекулярным данным, эта филогенетическая линия обособилась от клады обыкновенных воронов в конце позднего миоцена (Jønsson et al., 2016) или в начале плиоцена (Jønsson et al., 2012; Garcia-Porta et al., 2023). Расхождение двух современных видов оценивается поздним плиоценом—началом плейстоцена (ibid.). В то же время стоит отметить, что в цитированных исследованиях, сфокусированных на представителях клады Corvoidea, оценки дивергенции как семейства Corvidae, так и рода *Corvus* выглядят сильно завышенными по сравнению с таковыми в работах, посвященных более широкому таксономическому разнообразию птиц. Так, в работах К. Джоннсона и Дж. Гарсиа-Порты с соавт. (Jønsson et al., 2012, 2016; Garcia-Porta et al., 2023) происхождение семейства Corvidae датируется границей олигоцена и миоцена (около 23 млн л. н.), а происхождение рода *Corvus* s. str. (т.е. без видов *Coloeus*) — ранним (около 17 млн л. н.) или средним (около 12 млн л. н.) миоценом. Однако в более общих работах по эволюции птиц дивергенция семейства

Corvidae датируется значительно более молодой отметкой — 16–17 млн л. н. (Oliveros et al., 2019; Kuhl et al., 2021; Stiller et al., 2024). Если в упомянутых работах Джонсона и Гарсиа-Порты дивергенция наиболее базальных врановых (род *Pyrrhocorax*) оценивается отметкой 20 млн л., то в работе К. Оливероса с соавт. — около 10 млн. л. Кроме того, дивергенция австралийских и новозеландских линий *Corvus* оценивается поздним миоценом (~7 млн л. н.) в работах Джонсона и Гарсиа-Порты, но серединой плиоцена (~3.5 млн л. н.) в более основательной работе П. Скофилда с соавт. (Scofield et al., 2017). По-видимому, в цитированных выше исследованиях по *Corvoidea* сказывается отсутствие внешних калибровок. Таким образом, реальное время дивергенции таксонов *Corvidae* может быть в 1.5–2 раза меньше, чем указано в работах Джонсона и Гарсиа-Порты. В таком случае, происхождение линии африканских большескловых воронов (*C. albicollis* + *C. crassirostris*) может оцениваться поздним плиоценом — началом плейстоцена, а расхождение этих двух современных видов — концом раннего плейстоцена.

В палеонтологической летописи африканские большескловые вороны ранее не были отмечены (см. обзор ископаемых находок *Corvus* из Африки: Pavia, 2020). В настоящей работе описан первый ископаемый представитель этой филогенетической линии из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму (Лопатин и др., 2019). Два практически полных коракоида, по-видимому, принадлежавших одной особи, были найдены в 2020 г. в 180 м от входа в пещеру в основном костеносном горизонте пещеры, датированном 1.8–1.6 млн л. (Лопатин, Тесаков, 2024). По размеру коракоиды сопоставимы с современным обыкновенным вороном, но заметно отличаются морфологически (Беличенко, Зеленков, 2023). Проведенный морфометрический анализ показал выраженную дистинктивность ископаемой крымской формы по сравнению с современными *C. corax*. При этом по строению и пропорциям плечевой части описываемые коракоиды очень схожи с современным *C. crassirostris*, и ниже они описаны как новый ископаемый вид в группе африканских большескловых воронов.

Материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисьяка РАН (ПИН). Номенклатура скелета приводится по *Nomina Anatomica Avium* (Baumel et al., 1993). Обзор авифауны из пещеры Таврида приведен в предыдущих публикациях (Zelenkov, 2024, 2026).

ОБЗОР КРУПНЫХ ИСКОПАЕМЫХ CORVIDAE ЕВРАЗИИ

Ниже приведен краткий обзор ископаемых крупных врановых Старого Света, позволяющий исключить отнесение описываемого материала к одному из ранее установленных таксонов.

***Corvus pliocaenus* (Portis, 1889)** был описан по фрагментарной дистальной локтевой кости из Иль Тассо (“Upper Valdarno”) в Италии (калэбрий, ~1.3 млн л. н.; Rook et al., 2013) в составе рода *Numenius* (Scolopacidae) и затем был перемещен в род *Corvus* (Regalia, 1902). К этому виду были отнесены материалы из ряда местонахождений нижнего и среднего плейстоцена Европы (Tyrberg, 1998; Gál, 2002; Mourer-Chauviré, Bonifay, 2018), однако позднее Й. Мликовский (Mlíkovský, 2002) посчитал *C. pliocaenus* младшим синонимом современной *C. corone* Linnaeus, 1758. Валидность *C. pliocaenus* была подтверждена на основании изучения материалов из нижнего плейстоцена Италии (Bedetti, Pavia, 2013; Pavia, Bedetti, 2013). Представительная выборка по этому виду теперь описана из нижнего плейстоцена местонахождения Сима дель Элефанте (1.5–1.0 млн л. н.) в Испании (Núñez-Lahuerta et al., 2021). Эти материалы показывают, что *C. pliocaenus* был незначительно крупнее *C. corone*, при этом морфологически был отчасти более схож с *C. corax*. Кроме того, для *C. pliocaenus* был характерен заметно более длинный, чем у *C. corone*, тарсометатарсус — сопоставимый по длине с таковым *C. corax*, но при этом значительно более грацильный и в этом более сходный с *C. corone* (Núñez-Lahuerta et al., 2021). По промерам коракоида *C. pliocaenus* соответствует самым крупным экземплярам *C. corone*/*C. corax* или незначительно крупнее, но при этом заметно мельче *C. corax*.

Подтвержденные материалы по *C. pliocaenus* происходят из верхней части нижнего (калэбрия) и среднего плейстоцена. Более древние находки, отнесенные к этому виду, были указаны из плиоцена и верхнего миоцена Венгрии (Kessler, 2010, 2020). Наиболее древние предполагаемые находки — коракоид и бедренная кость из верхнего миоцена (MN 13) Польгарди-5 — не были изображены и описаны. Приведенные размеры по коракоиду не соответствуют таковым у других крупных *Corvidae* [в частности, ширина стержня сопоставима с таковой у *C. corax*, при этом толщина каудального (“дистального”) конца — с таковой у *C. corone*; Kessler, 2010, 2020].

Бедренная кость указывалась в первоначальной публикации (Kessler, 2010), но была исключена из последующего обзора (Kessler, 2020). С учетом древнего возраста данные находки не могут быть приняты; материал требует переизучения.

Более молодые находки из местонахождения Беременд 26 (MN 15b) в Венгрии представлены дистальными фрагментами локтевой и бедренной костей (Kessler, 2010, 2020). Эти материалы также не были изображены и описаны, но промеры локтевой кости, в целом, соответствуют *P. pliocaenus* и несколько превышают таковые у современных *C. corax*. Бедренная кость по размерам несколько уступает *P. pliocaenus* из Сима дель Элефанте. С учетом отличий в пропорциях бедренной кости и слабой диагностичности дистального фрагмента локтевой кости эти находки также требуют подтверждения.

***Corvus hungaricus* Lambrecht, 1916** был описан по тарсометатарсусу из Надхаршань-хэдь 2 (“Nagyharsányhegy 2”) в Венгрии (Kessler, 2020). Местонахождение относится к фазе “Templomhegy” биостратиграфической шкалы Паннонского бассейна, которую в настоящее время сопоставляют с первой половиной среднего плейстоцена (поздний бихарий; см. Fostowicz-Frelik, 2008; Botka, Mészáros, 2014). Голотип вида (тарсометатарсус) при достаточно крупных размерах (как у *C. corax*) характеризуется выраженно тонким стержнем, что позволило Мликовскому (Mlíkovský, 2002) сомневаться в корректности семейственного определения этого таксона. В то же время пропорции кости полностью сопоставимы с таковыми у *C. pliocaenus* из Сима-дель-Элефанте (Núñez-Lahuerta et al., 2021). По размерам венгерская находка несущественно мельче и может представлять либо отдельный подвид, либо мелкую особь. На основании этого я считаю *Corvus hungaricus* Lambrecht, 1916 младшим субъективным синонимом *C. pliocaenus* (Portis, 1889), но не исключаю валидность первого в качестве подвида.

Ж. Кесслер (Kessler, 2020) считает *C. hungaricus* валидным видом, признавая его приоритет над *C. antecorax* из среднего плейстоцена Франции (см. ниже). Однако на рис. 28 в работе С. Муре-Шовире (Mourer-Chauviré, 1975) можно наглядно увидеть разницу в пропорциях тарсометатарсуса у обоих таксонов. Тарсометатарсус *C. antecorax* по пропорциям сходен с таковым современных *C. corax*, но несколько мельче и робустнее (Mourer-Chauviré, 1975). Таким образом,

синонимизация *C. hungaricus* и *C. antecorax* не может быть принята.

***Corvus janossyi* Mourer-Chauviré, 1975** был первоначально описан из низов среднего плейстоцена местонахождения Saint-Estève-Janson во Франции как робустный подвид *C. pliocaenus*. Д. Яношши (Jánossy, 1979) повысил статус этого таксона до видового; позднее Мликовский (Mlíkovský, 2002) посчитал *C. pliocaenus janossyi* младшим синонимом *C. corax*, а Кесслер (Kessler, 2020) — младшим синонимом *C. hungaricus*. Последняя синонимизация не может быть принята, поскольку *C. hungaricus* (который в настоящей работе трактуется как возможный подвид *P. pliocaenus*; см. выше) характеризуется очень грацильным тарсометатарсусом по сравнению с таковым у современных *C. corax* (при сходной длине), в то время как тарсометатарсус *C. janossyi*, напротив, короче *C. corax* и *C. antecorax*, но при этом робустнее (см. Mourer-Chauviré, 1975: рис. 28). *Corvus janossyi* не достигает *C. corax* по всем метрическим показателям скелета и, таким образом, не может быть включен в этот вид. Необычные пропорции тарсометатарсуса относительно других элементов скелета поддерживают трактовку данной формы в ранге отдельного вида, принимаемую в этой работе. По размерам коракоида *C. janossyi* сопоставим с *C. pliocaenus* (не крупнее; Mourer-Chauviré, 1975, см. также Núñez-Lahuerta et al., 2021). К этому таксону были отнесены материалы еще из двух местонахождений среднего плейстоцена Франции (Mourer-Chauviré, 1975).

***Corvus antecorax* Mourer-Chauviré, 1975** был описан на основании внушительной выборки из среднего плейстоцена местонахождения Ла Фаж (Франция). П. Бродкорб (Brodkorb, 1978) трактовал его в рамках подвида современного *C. corax* — так же эта форма трактуется и в последней работе автора описания (Mourer-Chauviré, 2024). Дж. Стюарт (Stewart, 2007), проанализировав наиболее значительную выборку современных *C. corax*, отметил значительную вариацию в размерах у европейских представителей этого вида и допустил, что *C. antecorax* представляет специализированную популяцию в рамках *C. corax* — таким образом, не признав даже подвидовую самостоятельность этой формы. В то же время, *C. antecorax* весьма незначительно перекрывается морфометрически с современным *C. corax* и характеризуется иными пропорциями костей конечностей (см. Mourer-Chauviré, 1975, 2024; Stewart, 2007) — это позволяет трактовать его, по меньшей мере, как дистинктивный

подвид, но здесь, с учетом приведенной ранее аргументации (Зеленков, 2013), принимается операциональный видовой статус этой ископаемой континентальной формы.

Corvus fangshannus Hou, 1993 из верхов среднего—низов верхнего плейстоцена Жоукоудяня-3 (Китай) был описан по плечевой кости и тибиотарсусу как крупная врановая птица, но при этом более мелкая, чем *C. pliocaenus* (Hou, 1993). Недавно было показано, что в действительности находка соответствует мелким экземплярам современного *C. corax*, и была отнесена к этому виду (Stidham et al., 2024). Необходимо сравнение этой формы с крупными особями *C. antecorax*.

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Поскольку форма коракоида (и, в частности, его плечевой части) достаточно сложно формализуется в терминах классической сравнительно-остеологической номенклатуры, был предпринят анализ изменчивости кости у представителей семейства Corvidae с помощью геометрической морфометрии. Коракоид Passeriformes характеризуется в значительной степени уплощенной омальной и грудинной поверхностями, в связи с чем его общая форма может быть достаточно полно охарактеризована двумерным анализом.

В настоящей работе было использовано 13 лэндмарок в вентральном ракурсе коракоида (рис. 1): (1) краниальная вершина кости; (2) краниомедиальная вершина (выпуклость) processus acrocoracoideus; (3) каудомедиальная вершина (выпуклость) processus acrocoracoideus; (4) каудальная вершина крючка processus acrocoracoideus; (5) наиболее краниальная точка (или центр дуги) вырезки в каудальном крае processus acrocoracoideus; (6) краниальное соединение processus procoracoideus со стержнем кости; (7) медиальная вершина processus procoracoideus; (8) каудальное соединение processus procoracoideus со стержнем кости; (9) медиальная вершина angulus medialis; (10) каудолатеральная вершина angulus lateralis; (11) точка перехода processus lateralis на стержень; (12) наиболее латерально выступающая точка labrum glenoidale; (13) наиболее глубокая точка в вырезке (или ее центр), сформированной impressio lig. acrocoracohumeralis.

Лэндмарки отмечались на фотографиях, сделанных при строго горизонтальной (т.е. перпендикулярно к углу зрения) ориентации стернального расширения коракоида как наиболее крупной структуры кости, отклонения, в

ориентации которой могут быть достаточно легко фиксированы. Дополнительными ориентирами при фотографировании служили ориентация facies articularis humeralis (сочленовная поверхность не видна при виде с вентральной стороны) и processus procoracoideus (вершина отростка выступает медиальнее прилегающего края стержня). Незначительные отклонения в ориентации тестировались на нескольких экземплярах *C. corax* и несущественно сказывались на результатах.

Для сравнения использовались коракоиды 17 современных видов (в скобках приведено число экземпляров) из коллекций ПИН, Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ЗММУ, Москва), Зоологического института РАН (ЗИН, С.-Петербург) и лаб. исторической экологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ, Москва): *Corvus corax* (15), *C. ruficollis* (1), *C. rhipidurus* (1), *C. frugilegus* (3), *C. cornix* (5), *C. corone* (3), *C. ossifragus* (1), *C. macrohynchus* (1), *C. brachyrhynchus* (1), *C. nasicus* (2), *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (1), *Coloeus modonula* (7), *C. dauuricus* (2), *Nucifraga caryocatactes* (1), *Garrulus glandarius* (1), *Podoces hendersoni* (1), *Pica pica* (1).

Координаты лэндмарок подвергались процедуре суперимпозиции посредством прокрустового анализа с приведением к единому размеру. Многомерный анализ проводился в программном обеспечении PAST 5.

Анализ главных компонент показал значительную структурную обособленность ископаемого коракоида из пещеры Таврида как относительно обыкновенных воронов (*C. corax*), так и большинства остальных Corvidae (рис. 1). В морфопространстве первой и второй главных компонент (в совокупности характеризующих более 53% наблюдаемой изменчивости формы коракоида) ископаемый таксон занимает обособленное положение; морфометрически ближайшие формы — галки (*C. monedula* и *C. dauuricus*).

Проведенный анализ также показал, что форма коракоида является в значительной степени диагностичной для представителей рода *Corvus* (а также других изученных представителей Corvidae) независимо от размера. Виды, представленные в анализе несколькими экземплярами, сближаются в морфопространстве. Это противоречит замечанию (Stewart, 2007), что представители рода *Corvus* отличаются только размером и неразличимы морфологически. При этом примечательно, что грачи по структуре коракоида

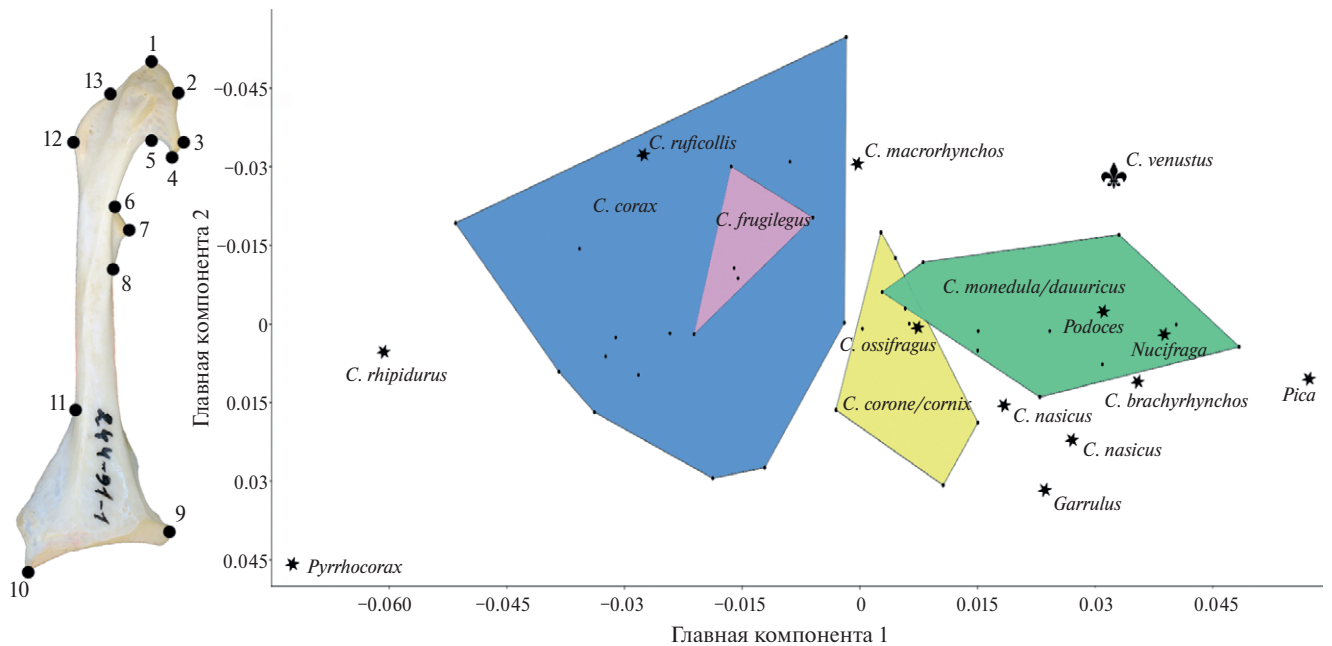


Рис. 1. Морфометрический анализ строения коракоида у Corvidae: использованные лэндмарки в вентральном ракурсе коракоида (слева, см. текст) и положение *C. venustus* sp. nov. в морфопространстве главных компонент (справа)

оказываются неотличимы от воронов (но характеризуются заметно меньшим размером).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТ РЯД PASSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО CORVIDAE LEACH, 1820

Род *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus venustus Zelenkov, sp. nov.

Название вида *venustus* *lat.* — прекрасный.

Голотип — ПИН, № 5644/1517, полный правый коракоид; Центральный Крым, окрестности пос. Зуя, местонахождение пещера Таврида; нижний плейстоцен, калабрий.

Описание (рис. 2, а, ж, к, н; 3, а). Голотип представляет собой хорошо сохранившийся коракоид, практически без повреждений; утрачено только крыло *processus lateralis*. Цвет — преимущественно темно-коричневый. *Processus acrocoracoideus* заметно выдвинут медиально относительно стержня кости и незначительно выдается краниально; вершина отростка тупая и расположена отчетливо медиальнее, чем вершина *processus procoracoideus*. Вентромедиальный угол *processus acrocoracoideus* ориентирован в значительной степени медиально и незначительно вентрально (при виде с крани-

альной стороны). *Impressio lig. acrocoraco-humeralis* ориентировано примерно под углом в 45° по отношению к длинной оси кости и не формирует отчетливого перегиба при виде с дорсальной или вентральной стороны. Крючок акрокоракоида хорошо выражен, заостренный и несколько загнут медиально. *Impressio bicipitalis* приближено к каудальному краю акрокоракоида (расстояние от края кости до *impressio* не превышает диаметра отпечатка). Вырезка в каудальном крае *processus acrocoracoideus* очень широкая, в центральной части вырезки каудальный край кости ориентирован субперпендикулярно длинной оси кости (не закруглен). Вентральная поверхность стержня на уровне *labrum glenoidale* формирует широкую борозду, не суживающуюся краниально; медиально эта борозда ограничена невысоким, но отчетливым и достаточно мощным гребнем, ориентированным субпараллельно латеральному краю *facies articularis humeralis*. Просвет *sulcus supracoracoideus* (между *processus acrocoracoideus* и *processus procoracoideus*) короткий. *Facies articularis clavicularis* с крупным пневматическим отверстием, занимающим несколько более трети каудальной поверхности этой *facies*. *Facies articularis humeralis* относительно короткая, при виде с латеральной стороны с отчетливо вогнутым дорсальным краем и дугообразно изогнутым вентральным; ее вентральная вершина закругленная. *Facies articularis scapularis*



Рис. 2. Коракоид *Corvus venustus* sp. nov. из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в сравнении с избранными современными *Corvus*: а, ж, к, н — *C. venustus*, голотип ПИН, № 5644/1517; б, в, з, л, о — *C. corax*, современный; б, з, л, о — экз. остеологической коллекции ПИН, № 244-103-1, современный; в — экз. коллекции лаб. исторической экологии ИПЭЭ, № 642; г — *C. frugilegus*, современный, экз. остеологической коллекции ПИН, № 244-92-1; д, и, м — *C. corone*, современный, экз. остеологической коллекции ПИН, № 244-91-1; е — *C. rhipidurus*, современный, экз. коллекции лаб. исторической экологии ИПЭЭ, № 2487. а–е — вид с вентральной стороны; ж–и — вид с дорсальной стороны; к–м — вид с медиальной стороны; н, о — вид с каудальной стороны. Обозначения: f — борозда между labrum glenoidale и бугристостью на вентральной поверхности processus acrocoracoideus; fah — facies articularis humeralis; ila — impressio lig. acrocoracohumeralis; inc — вырезка в каудальном крае processus acrocoracoideus; ld — дорсальная губа facies articularis sternalis; pa — processus acrocoracoideus. Длина масштабной линейки — 10 мм

неясно отделена от facies articularis humeralis; ее каудальный край нависает хорошо выраженным “мостиком” над дорсальной поверхностью основания processus procoracoideus. Processus procoracoideus тупой, слабо выдается медиально и с медиально ориентированной вершиной. Стержень кости прямой, без заметного краниального расширения. На вентральной поверхности стernalного расширения имеется хорошо выраженный гребень, сформированный латеральной

межмышечной линией; этот гребень заметно выступает над расположенной медиальнее него поверхностью кости. Дорсальная губа facies articularis sternalis медиолатерально короткая, с вершиной, расположенной вблизи медиального края; при виде с медиальной стороны основание губы формирует хорошо выраженный бугорок. Стержень заметно суживается каудально при виде с медиальной стороны.

Сравнение. Коракоид по размерам сопоставим с некрупными особями современных *C. corax*, но отличается слабо выдвинутым краниально и сильно выдвинутым медиально *processus acrocoracoideus* с очень широкой вырезкой (рис. 2: inc) в его каудальном крае, косо ориентированным *impressio lig. acrocoracohumeralis* без выраженного перегиба, краниально не суживающимся желобом (рис. 2: f) на вентральной поверхности кости (между *labrum glenoidale* и бугристостью на вентральной поверхности *processus acrocoracoideus*), короткой *facies articularis humeralis* при виде с латеральной стороны, суживающимся каудально стержнем при виде с медиальной стороны, короткой дорсальной губой *facies articularis sternalis* (рис. 2: ld), формирующей отчетливый бугорок при виде с медиальной стороны.

От *C. crassirostris* отличается слабо расширяющимся стержнем кости при переходе на *processus acrocoracoideus* и в целом более коротким акрокоракоидным отростком (расстояние от вершины *labrum glenoidale* до краниальной вершины кости меньше, чем у *C. crassirostris*). От других видов рода *Corvus* отличается заметно более крупными размерами.

Настоящее сравнение составляет дифференциальный диагноз нового вида.

Размеры в мм. Максимальная длина — 58.1 (голотип); медиальная длина — 53.6 (голотип), 54.1 (паратип); длина краниального отдела (от вершины кости до каудального края *facies articularis scapularis*) — 17.7 (голотип), 17.4 (паратип); медиолатеральная ширина краниального отдела (от краниального края *facies articularis humeralis* до медиальной вершины *processus acrocoracoideus*) — 12.5 (голотип); длина акрокоракоидного отростка (измерение “с” по: Tomek, Bocheński, 2000) — 12.1 (голотип); максимальная ширина *facies articularis humeralis* — 4.7 (голотип), 4.8 (паратип); длина *facies articularis scapularis* + *facies articularis humeralis* — 12.3 (голотип, паратип); медиолатеральная ширина кости на уровне *processus procoracoideus* — 6.4 (голотип), 6.6 (паратип); минимальная медиолатеральная ширина стержня — 4.9 (голотип), 5.1 (паратип); ширина *facies articularis sternalis* (измерение “g” по: Tomek, Bocheński, 2000) — 15.0 (голотип); наибольшая высота *facies articularis sternalis* (измерение “h” по: Tomek, Bocheński, 2000) — 5.7 (голотип).

Замечания. Ворон из Тавриды по размерам соответствует *C. corax*, но при этом заметно отличается морфологически. Для *C. corax*, *C. ruficollis* и *C. rhipidurus* характерен краниально

ориентированный и несильно выдвинутый медиально акрокоракоидный отросток коракоида (рис. 2: pa). Сходное строение коракоида имеет и хорошо известный ископаемый плейстоценовый *C. antecorax* (см. выше), а также современный *C. frugilegus* (см. результаты морфометрического анализа выше). Подобное строение акрокоракоида связано с тем, что плоскость акрокоракоидного отростка у представителей кледы воронов (а также у *C. frugilegus*) несколько развернута относительно плоскости стернального расширения кости — таким образом, что медиальная вершина отростка ориентирована у этих видов более вентрально, чем медиально. Это заметно при виде с краниальной стороны при корректной ориентации кости (горизонтальное положение *extremitas sternalis*). В результате обсуждаемого разворота омальная часть кости при виде с дорсальной стороны медиолатерально уже, чем у других видов *Corvus*. При виде с вентральной стороны акрокоракоидная часть также узкая (рис. 2).

У *C. venustus* sp. nov., напротив, акрокоракоидный отросток заметно выдвинут медиально и слабо развернут вентрально своей вершиной. В результате при виде строго дорсально и вентрально (т.е. при горизонтальном положении стернального расширения) плечевая часть кости у нового вида значительно шире, чем у *C. corax*, а вершина акрокоракоида при виде с краниальной стороны ориентирована значительно более медиально. По общей форме акрокоракоидного отростка и его ориентации (под углом около 45° к плоскости стернального расширения) *C. venustus* sp. nov. более сходен с *C. cornix/corgone*, а также с галками (см. выше). С *C. cornix/corgone* новый вид сближается также укороченной дорсальной губой *facies articularis sternalis* и суживающимся каудально стержнем при виде с медиальной стороны.

Предоставленные Г. Майром (Франкфурт-на-Майне) фотографии коракоидов современных *C. albicollis* и *C. crassirostris* из коллекции Зенкенбергского музея показывают, что для этих видов характерен коракоид, устроенный отличным образом от такового *C. corax* и родственных видов (рис. 3). Характерными особенностями *C. albicollis* и *C. crassirostris* является слабая краниальная выдвинутость вершины акрокоракоида и выраженно расширенная вырезка в каудальном крае акрокоракоида — как у *C. venustus* sp. nov. С учетом морфологического сходства и крупных размеров новая крымская форма может быть уверенно отнесена к этой



Рис. 3. Коракоид *Corvus venustus* sp. nov. из нижнего плейстоцена пещеры Таврида при виде с вентролатеральной стороны в сравнении с таковыми современных африканских большеклювых воронов: *a* — *C. venustus*, голотип ПИН, № 5644/1517; *б* — *C. crassirostris*, экз. из коллекции Зенкенбергского ин-та, No. SMF-1715 (фото — Г. Майр); *в* — *C. albicollis*, экз. из коллекции Зенкенбергского ин-та, No. SMF-5383 (отражен; фото — Г. Майр). Длина масштабной линейки — 10 мм

филогенетической линии. При этом *C. crassirostris* значительно ближе к *C. venustus* по степени краниальной выдвинутости акрокоракоида и форме вырезки в каудальном крае отростка. Напротив, *C. albicollis* несколько более сходен с *C. rhipidurus* по форме акрокоракоида и слабому развитию крючка акрокоракоида и, таким образом, может рассматриваться как морфотип, промежуточный между *C. crassirostris* и *C. rhipidurus*.

Материал. Голотип и паратип ПИН, № 5644/1518, практически полный левый коракоид; типовое местонахождение.

ОБСУЖДЕНИЕ

Находка ворона из группы африканских большеклювых воронов (и, в частности, сходного с толстоклювым вороном) в нижнем плейстоцене Крыма довольно неожиданна; она может иметь значение для понимания отдельных аспектов эволюционной истории рода *Corvus*. Толстоклювые вороны относятся к группе видов, включающей в себя несколько исключительно или преимущественно африканских по своему распространению таксонов. В то же время эта филогенетическая линия реконструируется в ряде работ как палеарктическая по своему происхождению (Haring et al., 2012; Jönsson

et al., 2012). Действительно, сестринской линией к воронам является клад, включающая в себя палеарктического грача (*C. frugilegus*) и гавайского ворона (*C. hawaiiensis*) — таким образом, очевидно, что древнейшие этапы эволюции этой группы должны были проходить в Голарктике. В связи с этим уместно отметить, что коракоид грача структурно практически идентичен таковому *C. corax* и *C. ruficollis* (см. выше) — видов, широко распространенных за пределами Африки, но при этом заметно отличается от типичных африканских представителей, таких как африканские большеклювые вороны или короткохвостый ворон (среди изученных таксонов). Это может указывать на то, что из всех современных представителей клады воронов именно обыкновенный и пустынный вороны являются таксонами, морфологически наиболее близкими к предковому для всей обсуждаемой группы. Это замечание, в совокупности с голарктическим ареалом обыкновенного ворона и широким распространением пустынного ворона в Азии, предполагает, что африканские представители группы происходят от птиц, морфологически сходных с *C. corax* и *C. ruficollis*.

Палеонтологическая летопись рода *Corvus* (и особенно ее доплейстоценовая часть) достаточно бедная и пока не может однозначно прояснить раннюю историю воронов. На территории Западной Европы в плиоцене — раннем плейстоцене обитали относительно не крупные *C. praecorax* и *P. pliocenaeus*, рассматриваемые как представители филогенетической линии воронов, но имевшие дистинктивные пропорции; только в среднем плейстоцене эти формы сменяются значительно более крупными *C. antecorax*, морфологически неотличимыми от *C. corax* (Mouger-Chauviré, 1975). Отсутствие птиц с морфотипом *C. corax* в раннем плейстоцене косвенно подтверждает недавнюю (вторая половина плиоцена — ранний плейстоцен; см. Введение) дивергенцию в обсуждаемой группе врановых.

Линия африканских большеклювых воронов также должна была сформироваться на рубеже плиоцена и плейстоцена — это могло произойти как на территории Африки, так и где-то в южной части Евразии (с последующим вселением в Африку в раннем плейстоцене). Вторая гипотеза выглядит вполне правдоподобной в связи с находкой *Corvus venustus* sp. nov., древнейшего известного представителя группы, в нижнем плейстоцене Крыма. Другие птицы в фауне пещеры Таврида, по-видимому, заселившие эфиопскую зоогеографическую область из Палеарктики

в раннем плейстоцене — огари (*Tadorna* spp.), широконоски (*Spatula* sp.), а также, возможно, чирки-трескунки (*Spatula querquedula*; Зеленков, 2022, 2024).

* * *

Автор признателен академику А.В. Лопатину и А.В. Лаврову (оба — ПИН РАН) за организацию полевых работ в пещере Таврида и сбор материалов, описанных в данной работе; Е.С. Беличенко (Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова, Москва) за участие в первичной обработке данных; А.Б. Савинцеву и С.В. Самсонову (ИПЭЭ), А.В. Пантелеву (ЗИН РАН), П.А. Смирнову (ЗММУ), Г. Майру (Зенкенберский ин-т, Франкфурт-на-Майне, Германия) и А. Лушару (Университет Лиона, Лион, Франция) за предоставление фотографий или доступа к сравнительному материалу, а также З. Боеву (Музей естественной истории АН Болгарии; София) и Е.А. Коблику (ЗММУ) за рецензии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беличенко Е.С., Зеленков Н.В. Новый ископаемый ворон из раннего плейстоцена Крыма // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. 19 Всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2023. С. 10.
- Зеленков Н.В. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. 2013. Т. 92. Вып. 9. С. 1077–1087.
- 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. Древнейшие находки родов *Melanitta*, *Marmaronetta* и других уток (Aves: Anatidae) в нижнем плейстоцене Крыма // Палеонтол. журн. 2024. № 5. Р. 114–126.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. Акад. Наук. 2019. Т. 485. № 3. С. 40–43.
- Лопатин А.В., Тесаков А.С. Мелкие млекопитающие местонахождения Таврида (Крым, плейстоцен): таксономический состав и биохронология // Докл. Акад. наук. Наук. 2024. Т. 519. № 2. С. 83–90.
- Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithol. Club, 1993. 779 p.
- Bedetti C., Pavia M. Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy) // Palaeontogr. A. 2013. V. 298. P. 31–53.
- Botka D., Mészáros L. Beremendia (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Southern Hungary) and their taxonomic, biostratigraphical, palaeoecological and palaeobiogeographical relations // Fragm. Paleontol. Hung. 2014. V. 31. P. 83–115.
- Brodkorb P. Catalogue of fossil birds, Part 5 (Passeriformes) // Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. 1978. V. 23. P. 139–228.
- Fostowicz-Frelik L. First record of *Trogontherium cuvieri* (Mammalia, Rodentia) from the middle Pleistocene of Poland and review of the species // Geodiversitas. 2008. V. 30. P. 765–778.
- Gál E. Avifauna pleistocena a României. Unpubl. PhD. Bucharest: Universitatea din București, 2002.
- Garcia-Porta J., Sol D., Pennell M. et al. Niche expansion and adaptive divergence in the global radiation of crows and ravens // Natur. Commun. 2022. V. 13: 2086. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29707-5>
- Haring E., Däubl B., Pinsker W. et al. Genetic divergences and intraspecific variation in corvids of the genus *Corvus* (Aves: Passeriformes: Corvidae) — a first survey based on museum specimens // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2012. V. 50. P. 230–246.
- Hou L. Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin. 1993. V. 19. P. 165–297.
- Jánossy D. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes // Aquila. 1979. V. 85. P. 11–39.
- Jánossy D. Late Miocene bird remains from Polgardi (W-Hungary) // Aquila. 1991. V. 98. P. 13–35.
- Jönsson K.A., Fabre P.-H., Irestedt M. Brains, tools, innovation and biogeography in crows and ravens // BMC Evol. Biol. 2012. V. 12. № 1. P. 72.
- Jönsson K.A., Fabre P.-H., Kennedy J.D. et al. A supermatrix phylogeny of corvid passerine birds (Aves: Corvidae) // Mol. Phylog. Evol. 2016. V. 94. P. 87–94.
- Kessler E. New results with regard to the Neogene and Quaternary avifauna of the Carpathian Basin, Part III // Földt. Közl. 2010. V. 140. P. 53–72.
- Kessler E. Evolution of corvids and their presence in the Neogene and the Quaternary in the Carpathian Basin // Ornith. Hung. 2020. V. 28. P. 121–168.
- Kuhl H., Frankl-Vilches C., Bakker A. et al. An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian

- family-level Tree of Life // *Mol. Biol. Evol.* 2021. V. 38. P. 108–127.
- Madge S.* Thick-billed Raven (*Corvus crassirostris*), version 1.0 // *Birds of the World* / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. et al. Ithaca, N.Y.: Cornell Lab. of Ornithol., 2020.
<https://doi.org/10.2173/bow.thbrav1.01>
- Mlíkovský J.* Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux du Pleistocène moyen et supérieur de France // *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon.* 1975. V. 64. P. 1–624.
- Mourer-Chauviré C.* The birds (Aves) from the Early Pleistocene site of Senèze (Domeyrat, Haute-Loire, France) // *Senèze: Life in Central France Around Two Million Years Ago* / Eds. Delson E., Faure M., Guérin C. Springer Nature, 2024. P. 145–163.
- Mourer-Chauviré C., Bonifay M.F.* The birds from the Early Pleistocene of Ceyssegues (Lavoute-sur-Loire, Haute-Loire, France): description of a new species of the genus *Aquila* // *Quaternaire.* 2018. V. 29. P. 183–194.
- Núñez-Lahuerta C., Galan J., Cuenca-Bescós G., Huguet R.* Birds from Sima del Elefante, Atapuerca, Spain: Palaeoecological implications in the oldest human bearing levels of the Iberian Peninsula // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 2021. V. 127. P. 453–484.
- Oliveros C.H., Field D.J., Ksepka D.T. et al.* Earth history and the passerine superradiation // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2019. V. 116. P. 7916–7925.
- 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. P. 106532.
- Pavia M., Bedetti C.* Early Pleistocene fossil birds from Cava Sud, Soave (Verona, North-Eastern Italy) // *Palaeornithological Research* 2013. *Proc. 8th Intern. Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol.* / Eds. Göhlich U.B., Kroh A. Wien: Verl. Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 171–183.
- Regàlia E.* Sette uccelli pliocenici del Pisano e de Valdarno superiore // *Palaeontogr. Ital.* 1902. V. 8. P. 219–238.
- Rook L., Croitor R., Delfino M. et al.* The Upper Valdarno Plio-Pleistocene vertebrate record: An historical overview, with notes on palaeobiology and stratigraphic significance of some important taxa // *Ital. J. Geosci.* 2013. V. 132. P. 104–125.
- Scofield R.P., Mitchell K.J., Wood J.R. et al.* The origin and phylogenetic relationships of the New Zealand ravens // *Mol. Phylog. Evol.* 2017. V. 106. P. 136–143.
- Stewart J.R.* An evolutionary study of some archaeologically significant avian taxa in the Quaternary of the Western Palearctic // *BAR Interna. Ser.* 2007. № 1653. P. 1–272.
- Stidham T.A., O'Connor J.K., Li Z.* The Pleistocene Zhoukoudian ‘Peking Man’ site records the first Beijing (China) evidence of the Northern Raven (*Corvus corax*) // *J. Ornithol.* 2024. V. 165. P. 269–276.
- Stiller J., Feng S., Chowdhury A.-A. et al.* Complexity of avian evolution revealed by family-level genomes // *Nature.* 2024. V. 629. № 8013. P. 851–860.
- Tomek T., Bocheński Z.M.* The Comparative Osteology of European Corvids (Aves: Corvidae), with a Key to the Identification of Their Skeletal Elements. Krakow: Inst. Syst. Evol. Anim. Pol. Acad. Sci., 2000. 102 p.
- Tyrberg T.* Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithol. Club, 1998. 720 p.
- Zelenkov N.V.* The diversity and evolution of quails and allies (Aves: Galliformes: Phasianidae: Coturnicini) in the Miocene–Early Pleistocene of Eurasia // *Paleontol. J.* 2024. V. 58. № 10. P. 1089–1193.
- Zelenkov N.V.* A capercaillie (Phasianidae: Tetraonini) and a diver (Gaviidae) – unexpected large birds from the Lower Pleistocene of Crimea // *Paläontol. Z.* 2026. V. 100. P. 121–129.
<https://doi.org/10.1007/s12542-025-00755-8>

A Fossil Thick-billed Raven (Aves, Passeriformes: Corvidae) from the Lower Pleistocene of the Crimea

N. V. Zelenkov

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

A new species of large corvid bird, *Corvus venustus* sp. nov., is described from the Lower Pleistocene (1.8–1.6 million years ago) deposits of Taurida Cave in the Crimea. It is morphologically most similar to the extant African Thick-billed Raven, *C. crassirostris*. This find represents the first fossil record of a bird from the group of African large-billed ravens (encompassing the extant species *C. crassirostris* and *C. albicollis*), indicating a broader palaeogeographical distribution for this clade in the past. The discovery is significant for understanding the evolutionary history of ravens and related species within the family Corvidae. Morphometric analysis of the coracoid shape demonstrates the distinctiveness of *C. venustus* and confirms the structural diagnostic value of this skeletal element for species discrimination within the genus *Corvus*.

Keywords: fossil birds, new species, African Thick-Billed ravens, geometric morphometrics, coracoid