

Морфологические особенности посткраниального скелета жаворонков (Passeriformes, Alaudidae)

Е.С.Паластрова, Н.В.Зеленков

Екатерина Сергеевна Паластрова, Никита Владимирович Зеленков. Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН. Профсоюзная ул., д. 123, Москва, 117647, Россия.

E-mail: e.palastrova@paleo.ru

Поступила в редакцию 15 февраля 2019

Жаворонковые Alaudidae Vigors, 1825 – довольно многочисленное и широко распространённое преимущественно в Старом Свете семейство воробьиных (Winkler *et al.* 2015). На сегодняшний день в состав этого семейства включают 21 род и 92 вида (del Hoyo, Collar 2016).

Жаворонки – обитатели открытых ландшафтов (Winkler *et al.* 2015; Волчанецкий 1954), из-за чего их кости относительно часто (по сравнению с другими воробьиными) встречаются в ископаемом состоянии в неоген-четвертичных отложениях. Так, костные остатки представителей этого семейства обычны в некоторых местонахождениях Центральной Азии (например: Пантелеев 2002, 2006; Zelenkov, Kurochkin 2012; Мартынович 2014; Волкова, Зеленков 2015; Паластрова, Зеленков 2018) и средней Сибири (Мартынович 2013; Мартынович, Оводов 2014), восточного Китая (Ню 1993), а также Северного Кавказа (Baryshnikov, Potarova 1995) и других регионов Восточной Европы (Воинственский 1967; Барышников, Потапова 1988; Voev 2012; Kessler, Hir 2012; Kessler 2013). При этом изучению остеологии жаворонковых, как и других воробьиных Passeriformes, уделяется мало внимания из-за мелких размеров и в целом, на первый взгляд, схожей посткраниальной остеологии. Морфология отдельных костей некоторых видов жаворонков обсуждается в ряде работ, посвящённых отличительным особенностям строения костей воробьиных, (Пантелеев 2004, 2005; Moreno 1985; Jánosy 1983), но публикации, обобщающие морфологию этой группы, отсутствуют. Чтобы отчасти заполнить этот пробел, в данной работе приводится характеристика остеологии наиболее диагностичных элементов посткраниального скелета жаворонков (в основном, палеарктических представителей) в сравнении с другими семействами певчих воробьиных Passeri, или Oscines, сходного размерного класса и общей морфологии. При этом остеологически жаворонковые надёжно отличаются от других семейств воробьиных, что позволяет со значительной долей уверенности относить к этой группе многие кости из палеонтологических и археологических материалов, в том числе фрагментарные.

Для сравнения использовались остеологические коллекции Палеонтологического института (ПИН РАН) и Института проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова (ИПЭЭ РАН). Были изучены скелеты (в скобках приведено число экземпляров) следующих представителей: *Galerida cristata* (3), *Calandrella brachydactyla* (3), *Alaudala rufescens* (2), *Melanocorypha calandra* (2), *M. mongolica* (2), *M. yeltoniensis* (1), *Eremophila alpestris* (10), *Lullula arborea* (1), *Alauda arvensis* (3), *A. gulgula* (1), *Ammomanes deserti* (1). Также использовались фотографии скелетов африканских жаворонков (*Mirafra africana*, *Eremopterix verticalis*, *Certhilauda albofasciata*, *Certhilauda albescens*, *Ammomanopsis grayi*, *Spizocorys starki* – по 1 экз., *Alaemon alaudipes* – 2 экз.) из коллекции Национального музея естественной истории (Вашингтон, США). Номенклатура скелета птиц рассматривается в соответствии с руководством Зеленкова (2015).

В этой работе семейства рассматриваются в традиционном «широком смысле» (*sensu lato*), если не указано иное. Так, Sylviidae s.l. включает Sylviidae s.s. и недавно выделенные семейства Phylloscopidae, Acrocephalidae и Locustellidae (del Hoyo, Collar 2016). Muscicapidae s.l. включает Muscicapidae s.s. и подсемейство Saxicolinae. Emberizidae s.l. включает Emberizidae s.s. и семейство Calcariidae (del Hoyo, Collar 2016).

Результаты

Общая характеристика. Коракоид палеарктических Alaudidae устроен весьма характерным образом (рис. 1а,б,в,ж,з,и): акрокоракоидный отросток при виде с вентральной имеет хорошо выраженный выступ, сформированным краниальной частью гленоидной губы; при виде с дорсальной стороны на акрокоракоидном отростке коракоида присутствует пневматическое отверстие (не обнаружено у одной особи *Alauda arvensis*). Также угол между длинной осью стержня и медиальной стенкой акрокоракоидного отростка у Alaudidae небольшой (более острый, чем у представителей других семейств, за исключением некоторых Fringillidae и Emberizidae; рис. 1а,б,в,г,д,е,ж,з,и,к,л,м).

Лопатка Alaudidae характеризуется комплексом признаков, выраженность которых у отдельных родов может варьировать (см. рис. 2а,б,в,г,д): шейка не изогнута при виде с латеральной и медиальной сторон; латеральный отросток акромиона при виде с латеральной стороны длинный, тонкий и расширенный краниально (у некоторых Alaudidae присутствует характерная овальная ямка); головка краниокаудально удлинённая. Кроме этого, у некоторых Alaudidae на гленоидной суставной поверхности при виде с краниальной стороны присутствует вырезка.

Плечевая кость Alaudidae хорошо отличается от таковой других воробьиных строением проксимальной части (рис. 1н,о,п). Так, проксимальный эпифиз плечевой кости Alaudidae характеризуется практически не выраженной дорсальной пневматической впадиной (Jánossy 1983; Moreno 1985; Zelenkov, Kurochkin 2012). Менее диагностичным признаком, ввиду его вариабельности, является форма головки плечевой кости. У Alaudidae головка вытянута дорсовентрально и прокси-



Рис. 1. Коракоиды, плечевые кости и тарсометатарсусы *Alaudidae* и некоторых видов *Passeriformes*.
 А, Б, В, Г, Д, Е – коракоиды с вентральной стороны. Ж, З, И, К, Л, М – коракоиды с дорсальной стороны.
 Н, О, П, Р, С, Т – плечевые кости с каудальной стороны. У, Ф, Х, Ц, Ч, Ш – тарсометатарсусы с дорсальной стороны.
 Э, Ю, Я, АА, ББ, ВВ – тарсометатарсусы с дистальной стороны. А, Ж, Н, У, Э – *Alauda arvensis*.
 Б, З, О, Ф, Ю – *Alaudala rufescens*. В, И, П, Х, Я – *Eremophila alpestris*. Г, К, Р, Ц, АА – *Emberiza leucocephala*.
 Д, Л, С, Ч, ББ – *Fringilla coelebs*. Е, М, Т, Ш, ВВ – *Luscinia luscinia*.
 Изображения приведены к одному масштабу для облегчения сравнения.

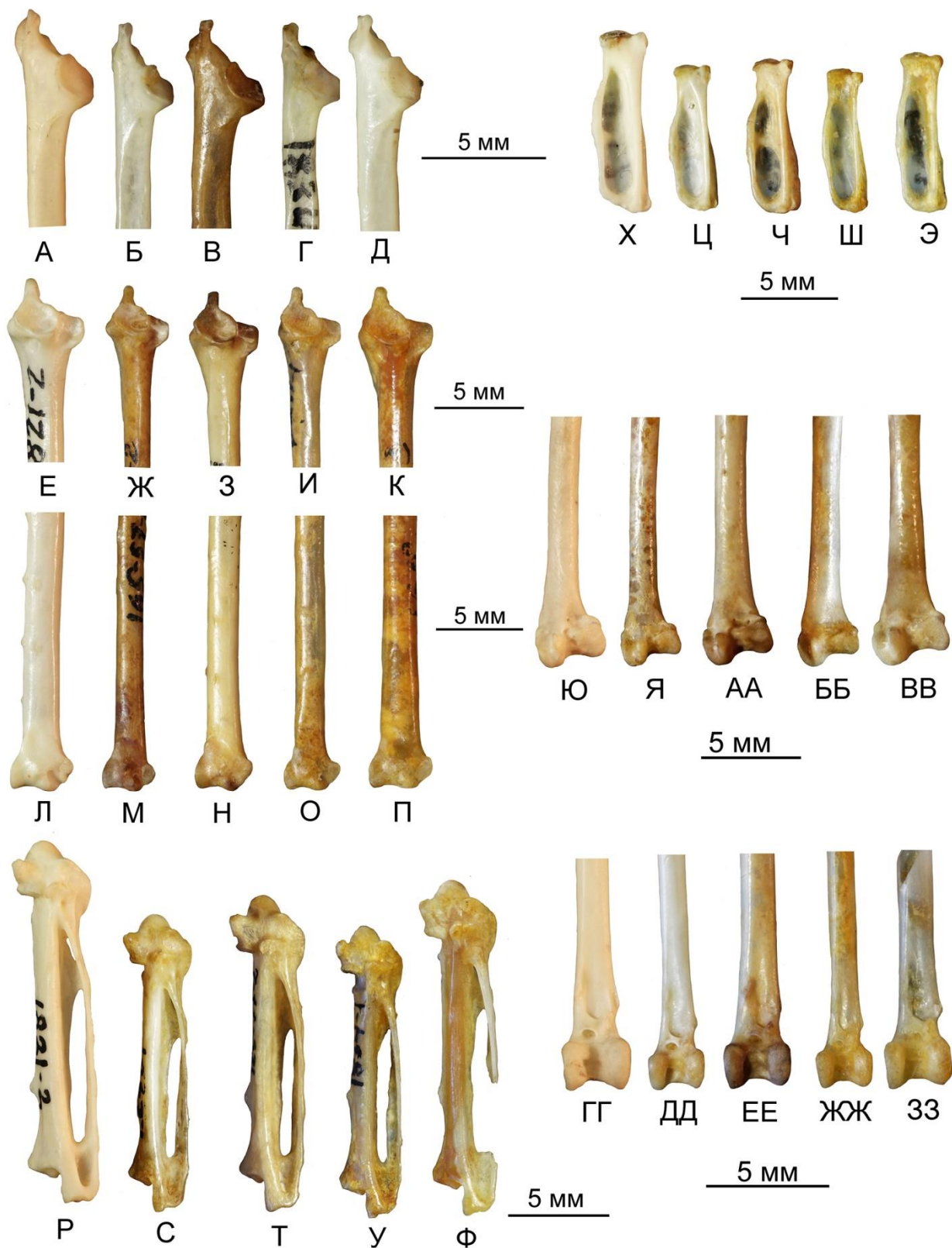


Рис. 2. Лопатки, локтевые кости, карпометакарпусы, фаланги большого пальца крыла, бедренные кости и тибитарсусы Alaudidae.

А, Б, В, Г, Д – лопатки с латеральной стороны. Е, Ж, З, И, К – локтевые кости с краниальной стороны.
 Л, М, Н, О, П – локтевые кости с вентрокаудальной стороны. Р, С, Т, У, Ф – карпометакарпусы с вентральной стороны. Х, Ц, Ч, Ш, Э – фаланги большого пальца крыла с вентральной стороны. Ю, Я, АА, ББ, ВВ – бедренные кости с каудальной стороны. ГГ, ДД, ЕЕ, ЖЖ, ЗЗ – тибитарсусы с краниальной стороны.
 А, Е, Л, Р, Х, Ю, ГГ – *Alauda arvensis*. Б, Ж, М, С, Ц, Я, ДД – *Alaudala rufescens*. В, З, Н, Т, Ч, АА, ЕЕ – *Eremophila alpestris*. Г, И, О, У, Ш, ББ, ЖЖ – *Ammomanes deserti*. Д, К, П, Ф, Э, ВВ, ЗЗ – *Galerida cristata*.

модистально сужена, в то время как у представителей остальных семейств головка расширена проксимодистально, отчего выглядит куполообразной. Также у *Alaudidae* при виде с каудальной стороны в дорсальной части вырезки над локтевой ямкой присутствует выступ, образованный дорсальной триципитальной бороздой; при виде с краниальной стороны сгибаемый отросток немного выступает дистальнее относительно вершины вентрального мышцелка; проксимальная часть дорсального надмышцелка имеет округлую форму; дорсальный надмышцелок вытянут проксимодистально и имеет пологую вырезку.

Локтевая кость *Alaudidae* очень вариабельна, поэтому описанные ниже признаки по отдельности могут встречаться в других группах воробьиных. При этом более диагностичен, как и у воробьиных птиц в целом (Пантелеев 2005), дистальный эпифиз локтевой кости. При виде с вентрокаудальной стороны у *Alaudidae* дистальный эпифиз расширен краниокаудально, отчего образует прямоугольный контур (рис. 2е, ж, з, и, к, л, м, н, о, п); вырезка между дорсальным и вентральным мышцелками пологая и плавная, изогнута незначительно. При виде с краниальной стороны локтевой отросток ориентирован дорсально, имеет примерно равную толщину на всем протяжении; отпечаток вентральной коллатеральной связки хорошо выражен и ориентирован медиальнее, чем у представителей других семейств; вентральная суставная ямка имеет прямоугольную (реже округлую) форму. Стержень локтевой кости незначительно изогнут в своей проксимальной части при виде с вентро-каудальной стороны.

Карпометакарпус *Alaudidae* характеризуется округлым и дорсовентрально расширенным пястным блоком при виде с вентральной стороны (рис. 2р, с, т, у, ф). Кроме этого, в краниальной части пястного блока у *Alaudidae* присутствует небольшой изгиб.

Фаланга большого пальца крыла *Alaudidae* имеет своеобразное продолговатое утолщение в каудальном обрамлении вентральной ямки (рис. 2х, ц, ч, ш, э).

Бедренная кость *Alaudidae* характеризуется комплексом признаков (рис. 2ю, я, аа, бб, вв): при виде с каудальной стороны медиальная сторона медиального мышцелка в проксимальной её части закруглена латерально, медиальный надмышцелок и медиальный надмышцелковый гребень небольшого размера.

Тибиятарсус *Alaudidae* имеет следующие особенности (рис. 2гг, дд, ее, жж, зз): при виде с краниальной стороны латеральный край латерального мышцелка ориентирован практически параллельно длинной оси стержня, при этом этот край может быть слегка выпуклым, но мышцелок в дистальной части не изогнут медиально; межмышцелковая вырезка имеет плавный изгиб на всем своём протяжении; медиальный мышцелок также ориентирован практически параллельно длинной оси

стержня, но может быть незначительно изогнут латерально в своей дистальной части.

Тарсометатарсус *Alaudidae* имеет характерное строение (рис. 1у,ф, х,э,ю,я): межблоковые вырезки (особенно латеральная) имеют небольшую длину; блоки метатарсалий приблизительно равны по длине, что лучше видно с дорсальной стороны; блок метатарсалии II массивный; дистальная поверхность блока метатарсалии II ровная (Пантелеев 2004), ориентирована медиолатерально; дистальная вырезка на блоке метатарсалии III небольшая и имеет плавный изгиб (за исключением некоторых представителей родов *Ammomanes*, *Certhilauda* и *Alaemon*); борозда между валиками на блоке метатарсалии III плохо выражена.

Сравнение. Вышеописанные признаки в комплексе позволяют в большинстве случаев надёжно распознавать жаворонковых среди других семейств воробьиных. Кроме этого, существуют отдельные признаки, которые отличают жаворонков от представителей других рассмотренных нами *Passeriformes*.

Лопатка *Alaudidae* от таковой *Motacillidae* отличается более краниально ориентированной гленоидной суставной поверхностью. У *Muscicapidae*, *Motacillidae*, *Emberizidae*, *Fringillidae* и многих представителей *Sylviidae* гленоидная суставная поверхность ориентирована вентральнее.

Коракоеид *Alaudidae* от такового *Muscicapidae* и *Sylviidae* отличается трапециевидной формой головки акрокоракоеидного отростка (медиальная стенка акрокоракоеидного отростка принимается за большее основание трапеции), менее выраженным крючком, а также заметно менее прямым стержнем, который у жаворонков несколько изогнут в плечевой части кости. От *Sylviidae* также отличается выраженным прокоракоеидным отростком; от *Muscicapidae* – узкой и закруглённой вырезкой между крючком акрокоракоеидного отростка и стержнем, которая у *Muscicapidae* расширена медиально. От *Emberizidae* отличается изогнутым в своей каудальной части прокоракоеидным отростком (рис. 1).

Проксимальный эпифиз плечевой кости *Alaudidae* от такового *Fringillidae*, *Emberizidae* и *Motacillidae* надёжно отличается практически не выраженной дорсальной пневматической впадиной (см. выше). Неглубокая впадина также имеется у *Sylviidae* и некоторых *Muscicapidae*, но у них она все же выражена лучше. Также у *Sylviidae* и *Muscicapidae* дорсальный гребень пневматической впадины массивней, чем у *Alaudidae*. У *Alaudidae*, в отличие от *Sylviidae* и *Muscicapidae*, вентральное пневматическое отверстие шире, а вентральный блок пневматической впадины при виде с вентральной стороны имеет форму двояковогнутого блока (рис. 1).

Дистальная часть плечевой кости *Alaudidae* хорошо отличается от

таковой Sylviidae и Muscicapidae. Так, вентральный надмышцелок вместе со сгибабельным отростком у Alaudidae короче; дорсальный надмышцелок вытянут проксимодистально, тогда как у Sylviidae и Muscicapidae – дорсально; вырезка над локтевой ямкой при виде с каудальной стороны у Sylviidae и Muscicapidae более округлая и ровная (рис. 1).

Бедренная кость Alaudidae отличается от таковой Muscicapidae s.s. и Sylviidae массивными латеральным и медиальным мышцелками.

Заключение

По многим элементам скелета жаворонков можно отличить от других групп палеарктических воробьиных сходных размеров. Это делает крайне перспективным изучение ископаемых остатков представителей этого семейства, в особенности неогеновых. Alaudidae имеют несомненно африканское происхождение, где и сейчас обитает максимальное разнообразие видов этих птиц, однако миграция жаворонков в Азию впервые, по-видимому, имела место ещё в среднем-позднем миоцене (Зеленков 2017). Древнейшие жаворонки как раз и происходят из среднемиоценовых отложений Восточной Европы (Kessler, Hir 2012; Kessler 2013), однако их систематическая принадлежность (в том числе, семейственная) требует подтверждения. Изменяющиеся климатические условия на громадных пространствах Евразии на протяжении второй половины миоцена – плейстоцена, несомненно, сыграли роль в диверсификации этой группы. При этом эволюционная история отдельных линий остаётся практически не изученной.

Авторы выражают благодарности А.Б.Савинецкому за предоставление доступа к сравнительной коллекции лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН, а также Н.В.Волковой за предоставление фотографий скелетов африканских Alaudidae. Работа выполнена при поддержке РФФИ 18-34-00680.

Литература

- Барышников Г.Ф., Потапова О.Р. 1988. Птицы среднего палеолита Крыма // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **182**: 30-63.
- Воинственский М.А. 1967. Ископаемая орнитофауна Украины // *Природная обстановка и фауны прошлого* **3**: 3-76.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. 2015. Птицы миоцена Казахстана и их роль в формировании представлений об авифауне неогена Центральной Азии // *Современные проблемы палеонтологии*. М.: 143-144 (Материалы 59-й сессии Палеонтологического общества при РАН).
- Волчанецкий И.Б. 1954. Семейство жаворонковые Alaudidae // *Птицы Советского Союза*. М., **5**: 512-594.
- Зеленков Н.В. 2017. К истории авифаун аридного пояса Азии // *Тр. Мензбир. орнитол. общ-ва* **3**: 9-28.
- Зеленков Н.В. 2015. Номенклатура скелета птиц // *Ископаемые рептилии и птицы*. Часть 3. М.: 61-85.
- Мартынович Н.В. 2013. Птицы неоплейстоцена из пещеры Страшная // *Тр. Мензбир. орнитол. общ-ва* **2**: 94-109.

- Мартынович Н.В. 2014. Неоплейстоценовые птицы Гобийского Алтая (по материалам пещеры Цаган-Агуй) // *Байкал. зоол. журн.* 1: 5-13.
- Мартынович Н.В., Оводов Н. 2014. Позднечетвертичная история авифауны юга Приенсейской Сибири // *Птицы из пещеры Еленева*. Saarbruecken: 1-101.
- Паластрова Е.С., Зеленков Н.В. 2018. Разнообразие жаворонковых (Alaudidae) из позднеплиоценовых местонахождений Центральной Азии // *Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы*. М.: 298-299.
- Пантелеев А.В. 2002. Костные остатки птиц из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры // *Проблемы археол., этнограф., антропол. Сибири и сопредельных территорий* 8: 173-178.
- Пантелеев А.В. 2006. Остатки птиц из голоцена Туркменистана // *Позднекайнозойская геологическая история севера Аридной зоны*. Ростов-на-Дону: 242-245.
- Пантелеев А.В. 2005. Определение семейств воробьиных птиц по дистальной части локтевой кости // *Рус. орнитол. журн.* 14 (304): 1033-1038.
- Пантелеев А.В. 2004. Основные признаки для определения дистальных частей цевок воробьиных птиц // *Рус. орнитол. журн.* 13 (275): 961-965.
- Baryshnikov G.F., Potapova O.R. 1995. Pleistocene birds from the Acheulean site of Treugolnaya Cave in the Northern Caucasus // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 214-248.
- Boev Z.N. 2012. Neogene Larks (Aves: Alaudidae (Vigors, 1825)) from Bulgaria // *Acta zool. bulgarica* 64, 3: 295-318.
- del Hoyo J., Collar N.G. 2016. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World*. Volume 2: Passerines. Barcelona: 1-1013.
- Hou L. 1993. Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Academia Sinica* 19: 165-297.
- Janossy D. 1983. Humeri of Central European smaller Passeriformes // *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* 11: 85-112.
- Kessler E. 2013. Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary // *Hantkeniana* 8: 37-149.
- Kessler E., Hir J. 2012. The avifauna in North Hungary during the Miocene. Part II // *Földtani Közlöny* 142, 2: 149-168.
- Moreno E. 1985. Clave osteologica para la identificacion de los Passeriformes Ibericos. I. Aegithalidae, Remizidae, Raridae, Emberizidae, Passeridae, Frigillidae, Alaudidae // *Ardeola* 32, 2: 295-377.
- Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J. 2015. *Bird Families of the World: An Invitation to the Spectacular Diversity of Birds*. Barselona: 1-600.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N. 2012. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // *Geobios* 45: 323-334.

