

УДК 551.88:568.28/.29:598.284

## ДРЕВНЕЙШАЯ ЛАСТОЧКА (AVES: PASSERIFORMES: HIRUNDINIDAE) ИЗ ВЕРХОВ НИЖНЕГО МИОЦЕНА ЮГА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. Н. В. Волкова

Представлено академиком РАН А.В. Лопатиным

Поступило 18.06.2024 г.

После доработки 25.06.2024 г.

Принято к публикации 30.06.2024 г.

Описан новый род и вид ископаемых ласточек *Miochelidon eschata* gen. et sp. nov. из раннего миоцена Прибайкалья. Это единственный миоценовый представитель Hirundinidae и древнейшая находка группы в палеонтологической летописи. Строение коракоида *Miochelidon* сочетает генерализованные и специализированные черты, что позволяет предполагать базальное положение этого рода в семействе. Локтевая кость имеет продвинутую морфологию, как у изученных современных ласточек. Находка указывает на широкое распространение базальных ласточек в раннем миоцене.

**Ключевые слова:** ископаемые птицы, Passeriformes, Hirundinidae, ранний миоцен, Юго-Восточная Сибирь, Байкал

**DOI:** 10.31857/S2686738924050117

Ласточки (Passeriformes, Hirundinidae) — специализированные к питанию насекомыми в воздухе воробьеобразные птицы, адаптированные к длительному, быстрому и маневренному полету. Ласточки предпочитают открытые местообитания и зачастую встречаются у воды [1]. Палеонтологическая летопись семейства скудна, поэтому происхождение и эволюция Hirundinidae остаются слабо изученными. Древнейшие находки приурочены к плиоценовым отложениям Восточной Европы, Центральной Азии (Монголии) и Северной Америки, откуда известны птицы из рода *Hirundo* [2–4]. Описаний более древних находок Hirundinidae нет.

В 2012–2021 гг. несколько десятков костей воробьеобразных птиц (Passeriformes) было собрано на местонахождении Тагай, расположенном на о. Ольхон оз. Байкал. Накопление костных остатков позвоночных в данном местонахождении происходило в конце раннего миоцена в условиях берега неглубокого озера рядом с лесом [5, 6]. Из Тагайского местонахождения известна представительная авифауна, уникальная для раннего

миоцена Азии [7–12]. Остатки Passeriformes из Тагай представляют древнейшие находки воробьеобразных на территории континентальной Азии, наряду с отпечатком черепа врановой птицы (Corvidae) из близких по возрасту отложений Линьцью (Linqi, Shandong) в Восточном Китае [13]. Среди собранных на местонахождении Тагай материалов имеются два фрагмента костей ласточек, отнесенных ниже к новому роду и виду Hirundinidae. Материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН, Москва).

Неполный правый коракоид (экз. ПИН, № 2614/485) отнесен к воробьеобразным (Passeriformes) на основании грацильности, хорошо выраженного и выступающего медиально processus acrocoracoideus, узкой facies articularis humeralis, а также плоской и слегка выступающей над поверхностью стержня кости facies articularis scapularis. Сильно вытянутый в медиальном направлении processus acrocoracoideus (рис. 1) характерен для ласточек и стрижей (Aerodidae), что указывает на приспособление к стремительному высокоманевренному полету. Поскольку среди Passeriformes нет других семейств с подобной морфологией, данный коракоид отнесен к Hirundinidae.

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка  
Российской академии наук, Москва, Россия  
e-mail: nvolkova@paleo.ru

Отряд Passeriformes Linnaeus, 1758  
Семейство Hirundinidae Rafinesque, 1815  
Род *Miochelidon* Volkova, gen. nov.

Название рода от миоцена и др. греч. χελιδών, ласточка.

Типовой вид — *Miochelidon eschata* Volkova, sp. nov.

Диагноз. Стержень коракоида в краниальной части тонкий и прямой (рис. 1). Узкий processus acrocoracoideus сильно вытянут медиально. Facies articularis scapularis крупная, четко отделяется от facies articularis humeralis и располагается в дорсальной плоскости, тогда как поверхность facies articularis humeralis ориентирована латерально. Processus procoracoideus относительно крупный с прямоугольной вершиной.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение и замечания. Особенности сочленовных поверхностей коракоида, перечисленные в диагнозе, отличают *Miochelidon* от изученных современных ласточек. Для сравнения были использованы скелеты птиц из родов *Riparia*, *Tachycineta*, *Progne*, *Ptyonoprogne*, *Hirundo*, *Delichon*, *Cecropis*, *Petrochelidon*. При этом все изученные птицы крупнее и имеют более мощный коракоид. У современных ласточек facies articularis scapularis не крупная и часто плохо отделена визуально от facies articularis humeralis; также обе сочленовные поверхности располагаются в одной латерально ориентированной плоскости или под небольшим углом друг к другу. В отличие от относительно крупного processus procoracoideus *Miochelidon*, у современных Hirundininae processus procoracoideus небольшой, имеет форму короткого невысокого гребня, выступающего над медиальной поверхностью стержня коракоида, и не образует четко очерченный угол.

Строение коракоида *Miochelidon* демонстрирует промежуточное состояние между специализированными к реюшему полету современными ласточками и другими представителями клады Sylviida sensu Oliveros et al., 2019 [14], в которую входит семейство Hirundinidae. Относительно крупный processus procoracoideus *Miochelidon* близок по размеру и форме к таковым у некоторых представителей других семейств из клады Sylviida, например, Alaudidae и Paridae. Крупный processus procoracoideus характерен для базальных воробьеобразных, а также для большинства кричащих воробьиных (Tyranni) [15]. По-видимому, сохранение относительно крупного processus procoracoideus у некоторых певчих воробьиных (Passeri), в том числе и у *Miochelidon*, некоторых Alaudidae, Paridae и др. — плезиоморфный признак. Также *Miochelidon* близок к Paridae по форме и ориентации facies articularis scapularis, что, вероятно, можно трактовать как неспециализированное состояние плечевого сустава у этой древней ласточки. Сильно вытянутый медиально processus acrocoracoideus, характерный для Hirundinidae, — продвинутый признак, отражающий высокую степень специализации к реюшему полету.

*Miochelidon eschata* Volkova, sp. nov.

Название вида от др. греч. εσχάτος, дальний, находящийся на краю света.

Голотип — ПИН, № 2614/485, краниальная часть правого коракоида; оз. Байкал, о. Ольхон, 10 км западнее пос. Хужир, местонахождение Тагай; верхи нижнего миоцена, тагайская свита.

Описание (рис. 1, 2). Строение коракоида соответствует диагнозу рода. К *Miochelidon eschata* также предварительно отнесен проксимальный

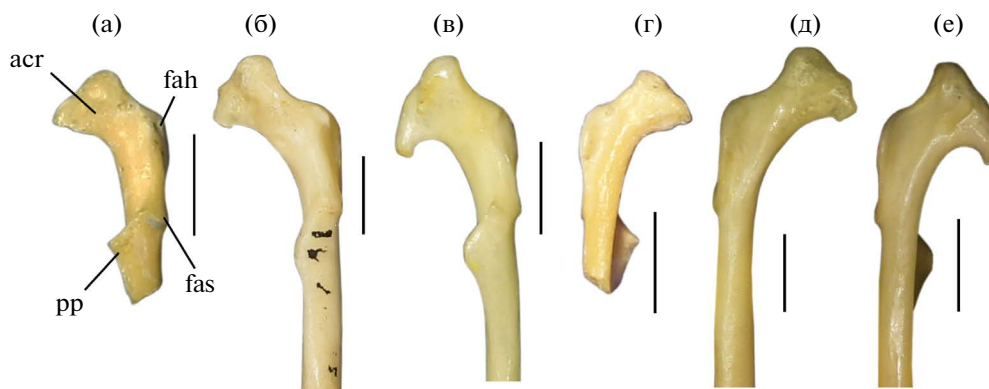
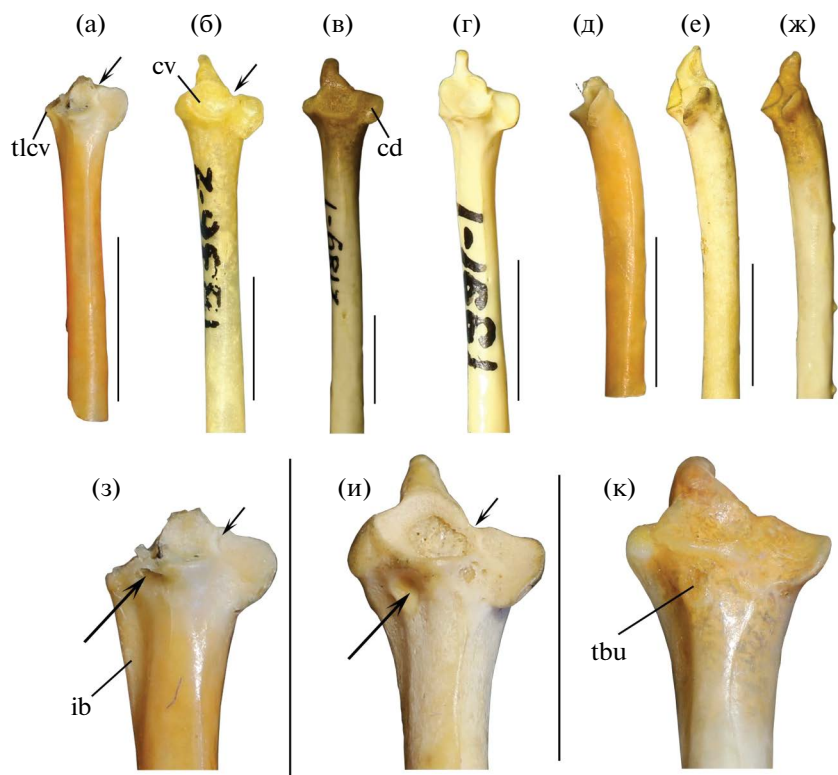


Рис. 1. Краниальные части правых коракоидов воробьеобразных птиц: а, г — *Miochelidon eschata* Volkova gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2614/485; оз. Байкал, о. Ольхон, местонахождение Тагай; верхи нижнего миоцена, тагайская свита; б, д — *Hirundo rustica* Linnaeus, 1758, остеологическая коллекция каб. палеорнитологии ПИН (ОКП) № 167-35-2, современный; в, е — *Parus major* Linnaeus, 1758, ОКП № 200-33-1, современный; а—в — дорсальная сторона, г—д — вентральная сторона. Обозначения: acr — processus acrocoracoideus, fah — facies articularis humeralis, fas — facies articularis scapularis, pp — processus procoracoideus. Масштабная линейка — 2 мм.



**Рис. 2.** Проксимальные части локтевых костей воробьеобразных птиц: а, д, з — *Miochelidon eschata* Volkova gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 2614/486; оз. Байкал, о. Ольхон, местонахождение Тагай; верхи нижнего миоцена, тагайская свита; б, е, и — *Hirundo rustica* Linnaeus, 1758, остеологическая коллекция каб. палеорнитологии ПИН (ОКП) № 167-35-3, современный; в, к, ж — *Tyrannus tyrannus* (Linnaeus, 1758), ОКП № 153-68-1, современный; г — *Parus major* Linnaeus, 1758, ОКП № 200-33-1, современный; а–г, з–к — краниальная сторона; д–ж — дорсальная сторона. Обозначения: cd — cotyla dorsalis; cv — cotyla ventralis; ib — impressio brachialis; tbu — tuberculum bicipitale ulnae; tlcв — tuberculum lig. collateralis ventralis. Короткие стрелки указывают на впадину между cotyla dorsalis и cotyla ventralis, длинные стрелки — на ямку, в которой крепится сухожилие двуглавой мышцы плеча. Масштабная линейка — 5 мм.

фрагмент левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/486), по относительному размеру соответствующий голотипу. Этот экземпляр сильно разрушен, однако по сохранившейся части понятно, что у него имелся крупный, видимый с краниальной стороны tuberculum lig. collateralis ventralis. Уцелевшая дорсальная половина cotyla ventralis позволяет реконструировать мышелок небольшого диаметра (меньше ширины стержня кости в проксимальной части). Cotyla dorsalis прямоугольной формы, а papillae gemigalis слабо выражены (рис. 2). Перечисленные признаки соответствуют характеристике локтевых костей Hirundinidae.

Размеры в мм. Экз. ПИН, № 2614/485: длина краниальной части коракоида от вершины processus acrocoracoideus до дистального края facies articularis scapularis — 3.6. Экз. ПИН, № 2614/486: диаметр стержня локтевой кости — 2.3.

Сравнение и замечания. Крупный tuberculum lig. collateralis ventralis на проксимальном конце локтевой кости характерен для

базальных клад Passeriformes — новозеландских крапивников (Acanthisitti) и кричащих воробьиных (Tyranni). У певчих воробьиных (Passeri) tuberculum lig. collateralis ventralis не выражен и представлен отпечатком связки на вентрокаудальной поверхности кости; исключение составляют Hirundinidae, некоторые Alaudidae и Bombycillidae. Мелкий в диаметре и глубокий cotyla ventralis позволяет отличить ласточек от других певчих воробьиных (Passeri). Диаметр cotyla ventralis на локтевой кости современных ласточек и экз. ПИН, № 2614/486 составляет примерно половину от ширины стержня в его проксимальной части, у дистального края processus cotylaris dorsalis. Диаметр cotyla ventralis других певчих воробьиных, включая Alaudidae и Bombycillidae, примерно равен аналогичной ширине стержня или превышает ее.

Ископаемая локтевая кость, как у всех ласточек, отличается от таковых у Acanthisitti и Tyranni прямоугольным и вытянутым проксимодистально cotyla dorsalis, у последних он короче, ближе к квадратной форме. В проксимальной части локтевой

кости между *cotyla dorsalis* и *cotyla ventralis* у ласточек расположена отчетливая впадина, которая отделена от обеих суставных ямок гребнями, формирующими их стенки. У *Acanthisitti* и части изученных *Tyranni* (например, *Tyrannus*) отчетливая впадина отсутствует. У некоторых *Tyranni* (например, *Furnarius*) *depressio humerotricipitalis* выражена, но она прободает проксимальную стенку *cotyla ventralis*. Кроме того, у экз. ПИН, № 2614/486, как у продвинутых певчих воробьиных (*Corvidae* и *Passerides*), под гребнем *cotyla ventralis* у проксимодорсального края *impressio brachialis* расположена глубокая ямка — место крепления сухожилия *m. biceps brachii*. У *Acanthisitti* и изученных *Tyranni*, кроме *Serilophus*, *Conopophaga* и *Syndactyla*, место крепления *m. biceps brachii* представлено слабо выраженным бугорком.

Для экз. ПИН, № 2614/486 отмечены признаки, состояние которых варьирует у современных ласточек. Дистальный край *processus cotylaris dorsalis* у ископаемой формы перпендикулярен стержню кости. У *Hirundinidae* дистальный край *processus cotylaris dorsalis* может быть перпендикулярным стержню (*Ptyonoprogne*, *Hirundo*), а может изгибаться, так что дистальная часть *processus cotylaris dorsalis* нависает над стержнем кости (*Riparia*, *Progne*, *Delichon*). *Impressio brachialis* у экз. ПИН, № 2614/486, глубокий, четко очерченный, как у *Petrochelidon* и *Delichon*. У многих *Hirundinidae* (например, *Ptyonoprogne*, *Hirundo*, *Riparia*, *Progne*) *impressio brachialis* часто мелкий, слабо выраженный. Наличие общих признаков в строении локтевой кости *Miochelidon* и современных представителей *Hirundinidae* может свидетельствовать о высокой степени специализации крыла уже у древних ласточек.

Материал. Голотип и экз. ПИН, № 2614/486, проксимальная часть левой локтевой кости из типового местонахождения.

Прослеживаемые на коракоиде и локтевой кости черты специализации к активному высокоманевренному режущему полету, характерному для насекомоядных птиц, кормящихся в открытом воздушном пространстве, позволяют уверенно отнести ископаемые материалы из Тагая к ласточкам (*Hirundinidae*). При этом филогенетическое положение *Miochelidon* в семействе *Hirundinidae* остается неясным. Современные ласточки делятся на два подсемейства. *Hirundininae* — крупнейшее подсемейство ласточек, в состав которого входят все современные роды за исключением *Pseudochelidon* [16]. Плезиоморфные черты строения коракоида указывают на базальное положение *Miochelidon* по отношению к современным представителям *Hirundininae*. В то же время строение локтевой кости *Miochelidon* отражает высокую степень специализации крыла, соответствующую таковой

у *Hirundininae*. Подсемейство *Pseudochelidoninae* состоит из одного рода с двумя видами речных ласточек [1]. Род *Pseudochelidon* характеризует специфическая общая морфология, сочетающая генерализованные черты воробьеобразных птиц со специализированными признаками ласточек [17, 18]. Они имеют относительно крупные лапы и в целом выглядят отлично от других ласточек. Особенности строения посткраниального скелета речных ласточек не известны. Отнесение тагайской ласточки к современному роду *Pseudochelidon* на основании сочетания плезиоморфных и продвинутых признаков не может считаться обоснованным. Кроме того, такое таксономическое решение может послужить ошибочной точкой калибровки в исследованиях эволюции *Hirundinidae* и близких групп. Вместе с тем, присутствие современного рода певчих воробьеобразных птиц в раннем миоцене Евразии крайне маловероятно, поскольку фауны этого возраста представлены почти исключительно ископаемыми родами. Для этого времени с территории Евразии известны лишь единичные виды современных родов птиц из филогенетически древних отрядов, например, гусеобразных (*Anseriformes*) и совообразных (*Strigiformes*) [19]. Воробьеобразные (*Passeriformes*) — эволюционно молодой отряд [19]. Время появления ласточек (*Hirundinidae*) по молекулярно-генетическим данным оценивается поздним олигоценом — ранним миоценом [14, 16, 20], а дивергенции *Pseudochelidoninae* и *Hirundininae* — средним миоценом [16]. Присутствие примитивной ласточки в раннем миоцене Юго-Восточной Сибири, вероятно, отражает широкое распространение древних ласточек в Азии на раннем этапе эволюции группы. Современное распространение базальных представителей *Hirundinidae* (*Pseudochelidon*, *Psilidoprocne*, *Cheramoeca* и *Pseudhirundo*) в тропических и субтропических регионах Африки, Юго-Восточной Азии и Австралии, по-видимому, является отчасти реликтовым.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит участников экспедиций 2014–2021 годов на местонахождение Тагай за кропотливый сбор материалов, а также акад. А.В. Лопатина и Н.В. Зеленкова (ПИН) за обсуждение данной работы и важные замечания к ней.

## ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, № 24-24-00470, <https://rscf.ru/project/24-24-00470/>.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование проводилось на ископаемых и музейных материалах.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J. Swallows (Hirundinidae), version 1.0 // Birds of the World. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020. <https://doi.org/10.2173/bow.hirund2.01>
2. Feduccia A. A new swallow from the Fox Canyon local fauna (Upper Pliocene) of Kansas // Condor. 1967. V. 69. P. 526–527.
3. Mlíkovský J. Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
4. Zelenkov N.V., Kurochkin E.N. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // Geobios. 2012. V. 45. P. 323–334. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geobios.2011.10.001>
5. Daxner-Höck G., Mörs T., Kazansky A.Y., et al. A synthesis of fauna, palaeoenvironments and stratigraphy of the Miocene Tagay locality (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia) // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. 2022. V. 102. P. 969–983. <https://doi.org/10.1007/s12549-022-00558-8>
6. Sinitsa M., Tesakov A. Squirrels (Rodentia, Sciuridae) of the Early Miocene Tagay fauna in Eastern Siberia // Biological Communications. 2023. V. 68. № 4. P. 273–290. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2023.407>
7. Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the Neogene fossil record of Asian birds // Paleontological Journal. 2016. V. 50. № 12. P. 1421–1433. <https://doi.org/10.1134/S0031030116120200>
8. Зеленков Н.В. Примитивная поганка в нижнем миоцене Байкала (Восточная Сибирь) // Палеонтологический журнал. 2015. № 5. С. 69–77.
9. Zelenkov N.V. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // Biology Letters. 2016. V. 12. 20160717. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0717>
10. Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Коттедлазующая воробынная птица (Passeriformes, Certhioidea) из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири // Палеонтологический журнал. 2018. № 1. С. 53–60.
11. Zelenkov N.V., Stidham T.A., Martynovich N.V., et al. The middle Miocene duck *Chenoanas* (Aves, Anatidae): new species, phylogeny and geographical range // Papers in Palaeontology. 2018. V. 4. № 3. P. 309–326. <https://doi.org/10.1002/spp2.1107>
12. Volkova N.V. The first fossil barbet (Aves, Ramphastidae) from Siberia // Journal of Ornithology. 2020. V. 161. P. 325–332. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01719-x>
13. Ye X.-K., Sun B. Fossil rail and crow from Linqu, Shandong // Zoological Research. 1989. V. 10. № 3. P. 177–184.
14. Oliveros C.H., Field D.J., Ksepka D.T., et al. Earth history and the passerine superradiation // PNAS. 2019. V. 116. № 16. P. 7916–7925. <https://doi.org/10.1073/pnas.1813206116>
15. Mayr G., Manegold A. New specimens of the earliest European passeriform bird // Acta Palaeontologica Polonica. 2006. V. 51. № 2. P. 315–323.
16. Schield D.R., Brown C.E., Shakya S.B., et al. Phylogeny and historical biogeography of the swallow family (Hirundinidae) inferred from comparisons of thousands of UCE loci // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2024. V. 197. 108111. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108111>
17. Lowe P.R. Some anatomical notes on the genus *Pseudochelidon* Hartlaub with reference to its taxonomic position // Ibis. 1938. V. 80. № 3. P. 429–437.
18. Gaunt A.S. Myology of the leg in swallows // The Auk. 1969. V. 86. P. 41–53.
19. Mayr G. Avian evolution: the fossil record of birds and its paleobiological significance. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, Inc., 2017. 293 p.
20. Fjeldså J., Christidis L., Ericson P.G.P. (Eds). The largest avian radiation. The evolution of perching birds, or the order Passeriformes. Barcelona: Lynx Ed., 2020. 445 p.

# THE OLDEST SWALLOW (AVES: PASSERIFORMES: HIRUNDINIDAE) FROM THE UPPER LOWER MIOCENE OF THE SOUTH OF EASTERN SIBERIA

N. V. Volkova

Presented by Academician of the RAS AV Lopatin

*Borissiak Paleontological institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

A new genus and species of fossil swallows, *Miochelidon eschata* gen. et sp. nov., are described from the Lower Miocene of the Baikal region. This is the only Miocene representative of the Hirundinidae and the oldest fossil record of the group. The coracoid of *Miochelidon* combines generalized and specialized features, suggesting a basal position in the family for the genus. The ulna has a more advanced morphology, like in modern swallow. The find indicates a widespread distribution of basal swallows in the Early Miocene.

**Keywords:** fossil birds, extinct species, Passeriformes, Hirundinidae, Early Miocene, Southeastern Siberia, Baikal