

УДК 551.782.13:551.87:568.23:598.232

ГАГАРА (AVES, GAVIIFORMES) В ВЕРХНЕМ МИОЦЕНЕ МОНГОЛИИ

© 2025 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 02.12.2024 г.

После доработки 09.12.2024 г.

Принята к публикации 09.12.2024 г.

Гагары (род *Gavia*; семейство *Gaviidae* отряда *Gaviiformes*) — высокоспециализированные ныряющие птицы со слабо изученной эволюционной историей. В раннем–среднем миоцене древнейшие некрупные виды рода *Gavia* входили в состав теплолюбивых фаун Южной Европы, но по мере похолодания климата в позднем миоцене гагары практически исчезают из палеонтологической летописи Евразии, что может объясняться смещением их гнездового ареала в высокие широты. Описанный в этой работе корактоид гагары из верхнего миоцена местонахождения Хиргис-Нур 2 в Западной Монголии представляет собой самую древнюю находку семейства *Gaviidae* в палеонтологической летописи Азии и первую — для континентального неогена региона. По размерам гагара из Хиргис-Нура 2 соответствует современным *G. stellata*, но морфологически ближе к *G. arctica* и может представлять предковую форму для этого современного вида. Данная находка приурочена к области современного гнездового распространения *G. arctica* и также интерпретируется как принадлежащая к гнездовому ареалу гагар в позднем миоцене.

Ключевые слова: ископаемые птицы, *Gaviidae*, неоген, Центральная Азия

DOI: 10.31857/S0031031X25020116, **EDN:** DCMHCG

ВВЕДЕНИЕ

Гагары (отряд *Gaviiformes*, семейство *Gaviidae*) — высокоспециализированные крупные ныряющие птицы, приуроченные в своем гнездовом распространении преимущественно к высоким широтам Северного полушария. Эволюция этой группы птиц (и, в частности, история формирования ее современного ареала) изучена слабо, поскольку палеонтологическая летопись *Gaviiformes* весьма отрывочна. Мелкие стволые представители семейства *Gaviidae* из нижнего эоцена — нижнего миоцена Европы (роды *Nasidytes* Mayr et Kitchener, 2021, *Colymbiculus* Mayr et Zvonok, 2011, *Colymboides* Milne-Edwards, 1867 и *Petralca* Mlíkovský, 1987) обитали в тропических и субтропических условиях, имели отличные от современных видов пропорции конечности и экологию (Storer, 1955; Cheneval, 1984; Mlíkovský, 1998; Mayr, 2004, 2009, 2017; Mayr, Poschmann, 2009; Mayr, Zvonok, 2011, 2012; Göhlich, Mayr, 2017; Mayr, Kitchener, 2021). Начиная с раннего миоцена, в палеонтологической летописи также отмечены представители кроновой группы *Gaviidae* (род *Gavia*). Древнейшие

миоценовые гагары современного типа известны из нескольких местонахождений Европы по единичным костным остаткам (Уманская, 1981; Švec, 1982; Mlíkovský, 1998, 2002), и только в среднем миоцене Германии (местонахождение Штайнхайм) собраны представительные материалы по этим птицам, остающиеся неописанными (Heinzman, Hesse, 1995; Mlíkovský, 2002).

В Евразии большинство ископаемых находок гагар из кроновой группы (т.е. относимых к роду *Gavia*) приурочено к отложениям нижнего, среднего и низов верхнего миоцена южных регионов Европы (Mlíkovský, 1998, 2002), где эти птицы, очевидно, существовали в условиях относительно теплого климата, как и стволые представители отряда. Примечательно сосуществование гагар, ныне северных птиц, в фаунах раннего и среднего миоцена Европы с такими южными формами, как турако, птицы-мыши, попугаи и бородастики (Mayr, 2011). По мере нарастания аридизации и прогрессирующего похолодания климата в позднем миоцене гагары становятся очень редки в палеонтологической летописи. Очевидно, что именно в позднем миоцене

произошло увеличение размеров этих птиц (Olson, Rasmussen, 2001).

Практически полное исчезновение гагар из ископаемой летописи в позднем миоцене, по-видимому, во многом объясняется смещением их основного ареала в высокие широты Северного полушария. В Евразии позднеогеновые находки гагар, соответствующие этому этапу эволюции группы, единичны и описаны только из трех местонахождений: из верхнего миоцена Украины (Уманская, 1981) и плиоцена Италии (Regalia, 1902; Delle Cave et al., 1998; Mlíkovský, 2002; см. Olson, Rasmussen, 2001). Эти находки происходят из морских отложений и, скорее всего, принадлежат зимующим или пролетным птицам (в настоящее время гагары также зимуют на морских побережьях в умеренных и субтропических широтах; Флинт, 1982). Три ископаемых вида гагар, близких к современным, установлены из морских отложений нижнего плиоцена (3.2–3.1) Yorktown Formation в Северной Америке (атлантическое побережье США; Olson, Rasmussen, 2001). В Азии древнейшие ископаемые гагары также известны из морских отложений, но датированы только плейстоценом (Пантелеев, 1999; Watanabe et al., 2020; Wu et al., 2023); более древних находок до настоящего времени известно не было. В настоящей работе описан фрагментарный коракоид гагары из местонахождения Хиргис-Нур 2 в Западной Монголии (см.: Девяткин, 1981; Сизов и др., 2024; Zelenkov, 2024) — это первая находка гагар в неогене Азии и самая древняя в палеонтологической летописи континента для этой группы птиц. Кроме того, это первое подтверждение существования гагар в условиях континентальных водоемов Центральной Азии в неогене. Ранее находки гагар в континентальных условиях Азии датировались только голоценом (Potapova, Panteleev, 1999; Zelenkov et al., 2008; Martynovich, 2013).

Хиргис-Нур 2 — самое богатое по таксономическому разнообразию местонахождение позднеогеновых (поздний миоцен — плиоцен) авифаун в Евразии. Из Хиргис-Нура 2 известна представительная ассоциация наземных и околоводных птиц: всего не менее 28 таксонов видового уровня (Курочкин, 1985; Зеленков, 2012, 2019; Zelenkov, 2016, 2024). Материалы по птицам из этого местонахождения, собранные в разные годы совместными Советско- и Российско-Монгольскими палеонтологическими экспедициями (ССМПЭ и СРМПЭ) и хранящиеся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Боряка РАН (ПИН РАН), остаются описанными

не полностью (Zelenkov, 2024). Несмотря на обилие остатков околоводных птиц различных экологических групп, гагары из этой фауны ранее известны не были. Описанная в этой работе находка гагары, как и подавляющее большинство ископаемых остатков птиц в этом местонахождении (Zelenkov, 2024), происходит из уровня 37 м (Девяткин, 1981; Zelenkov, 2024), соответствующего верхам пачки А нижней подсвиты свиты хиргис-нур. Ранее отложения этого уровня датировали нижним или “средним” плиоценом (Девяткин, 1981; Курочкин, 1985; Зажигин, Лопатин, 2001), но в настоящее время относят к терминальному миоцену вблизи границы миоцена и плиоцена (зона MN 13 европейской биохронологической шкалы; Вангенгейм и др., 2005; Сизов и др., 2024).

Описываемый экземпляр хранится в ПИН РАН и был найден ССМПЭ в 1984 г. Для сравнения использовались скелеты гагар из остеологической коллекции ПИН РАН (в скобках приведено число экземпляров): *Gavia stellata* (5), *G. arctica* (3), *G. pacifica* (1), *G. immer* (1), *G. adamsii* (1). Анатомическая номенклатура приведена согласно “Nomina Anatomica Avium” (Baumel, Witmer, 1993).

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ

Плечевая часть левого коракоида (экз. ПИН, № 2614/701) отнесена к Gaviiformes на основании наличия хорошо выраженного отверстия надкоракоидного нерва, выемчатого субтреугольного cotyla scapularis, узкого и практически не расширяющегося вентрально стержня на уровне гленоидной части кости, а также удлинённого facies articularis humeralis (рис. 1). В отличие от других крупных птиц, имеющих отверстие надкоракоидного нерва, таких как журавлеобразные (Gruiformes), фламинго (Phoenicopteridae) и ибисы (Threskiornithidae), латеральная сторона стержня у экз. ПИН, № 2614/701 не формирует уплощенную поверхность, а акрокоракоидный отросток отклонен вентрально (дорсальный край impressio lig. acrocoracohumeralis ориентирован косо при виде с медиальной стороны). От отчасти схожих Threskiornithidae экз. ПИН, № 2614/701 также отличается узким и удлинённым facies articularis humeralis, более крупным cotyla scapularis и отсутствием пневматизации в sulcus m. supracoracoideus. Gruiformes и Phoenicopteridae имеют заметно более робустный коракоид по сравнению с гагарами. У отчасти сходных морфологически буревестниковых (Procellariidae) вся плечевая

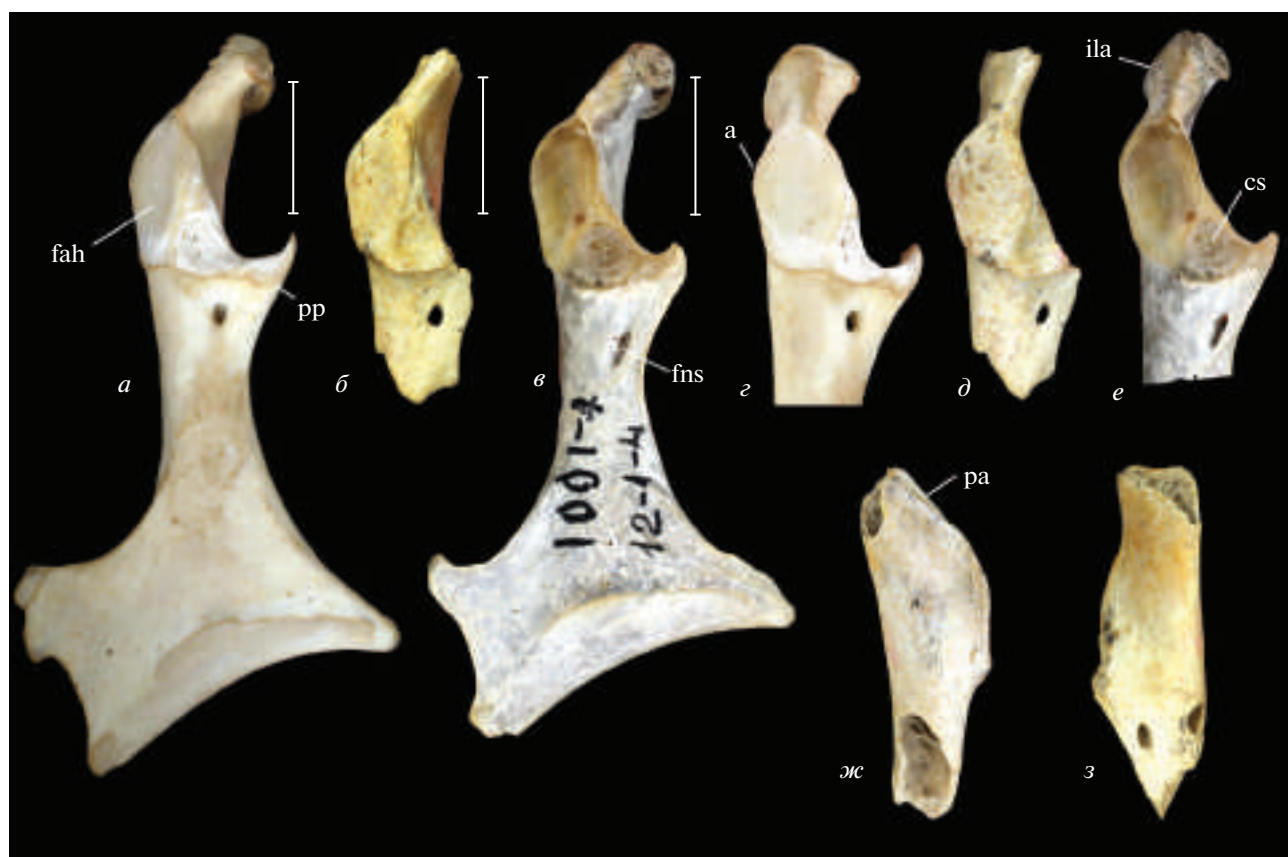


Рис. 1. Коракоиды Gaviidae: *a, г* — *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 12-2-3, современный; *б, д, ж, з* — *Gavia* sp., экз. ПИН, № 2614/701; Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен; *в, е* — *G. stellata* (Pontoppidan, 1763), экз. остеологической коллекции ПИН, № 12-1-4, современный. *a–в* — с дорсальной стороны, *г–е* — с дорсолатеральной стороны, *ж* — с вентральной стороны, *з* — с медиальной стороны. Обозначения: *a* — вентрокраниальный угол facies articularis humeralis; *cs* — cotyla scapularis; *fah* — facies articularis humeralis; *fns* — foramen n. supracoracoidei; *ila* — impressio lig. acrocoracohumeralis; *pa* — processus acrocoracoideus; *pp* — processus procoracoideus. Длина масштабной линейки — 1 см.

часть коракоида отклонена медиально, а cotyla scapularis уплощен.

По абсолютным размерам гагара из Хиргис-Нура 2 соответствует современным краснозобым (*Gavia stellata*) и белошейным (*G. pacifica*) гагарам; при этом она несколько мельче, чем чернозобая гагара (*G. arctica*) и значительно мельче, чем полярная (*G. immer*) и белоклювая (*G. adamsii*) гагары. Размеры экз. ПИН, № 2614/701 в мм: длина сохранившегося фрагмента — 26.7; длина facies articularis humeralis+cotyla scapularis — 12.7; максимальная ширина facies articularis humeralis — 6.6; максимальная ширина cotyla scapularis ~ 5.1; максимальная дорсовентральная высота кости (в центральной части facies articularis humeralis) — 9.2. Реконструируемая длина коракоида по аналогии с современными *G. stellata* — около 45–46 мм. Это значение соответствует средне-размерным особям *G. stellata* и самым мелким особям *G. pacifica* (см. Olson, Rasmussen, 2001).

Морфологически экз. ПИН, № 2614/701 отличается от *G. pacifica* заметно более коротким facies articularis humeralis. От *G. stellata* отличается выраженным краниовентральным углом facies articularis humeralis, менее крупным cotyla scapularis и округлым, отдаленным от медиального края кости foramen n. supracoracoidei. Как отмечалось ранее (Boertmann, 1990), *G. stellata* имеет слабо развитый прокоракоидный отросток, в результате чего отверстие надкоракоидного нерва у этого вида обычно удлиненное, приближено к краю этого отростка и иногда даже может быть незамкнутым. Краниовентральный угол facies articularis humeralis сглажен у всех изученных экземпляров *G. stellata*, в результате чего плечевая суставная поверхность имеет выраженную овальную форму, в то время как она более угловатая (трапецевидная) у ископаемого экземпляра (рис. 1, *a*). Угловатая форма facies articularis humeralis в качестве индивидуальной вариации встречается у современных *G. arctica*,

с которыми ископаемая форма тоже сближается мелким *cotyla scapularis*, а также формой и положением отверстия надкоракоидного нерва.

Древнейшие ископаемые представители рода *Gavia* — *G. egeriana* Švec, 1982 из нижнего миоцена Чехии и нижнего—среднего миоцена США, *G. schultzi* Mlíkovský, 1998 из среднего миоцена Австрии и *G. moldavica* Kessler, 1984 из низов верхнего миоцена Республики Молдовы — отличаются от современных гагар меньшими размерами (Švec, 1982; Kessler, 1984; Mlíkovský, 1998; Olson, Rasmussen, 2001) и, таким образом, заметно мельче, чем гагара из Хиргис-Нура. Отнесенный к *G. egeriana* коракоид из среднего миоцена Северной Каролины (США) (Olson, Rasmussen, 2001), в сравнении с описываемой находкой, имеет очень крупный *cotyla scapularis* и слабо развитый прокоракоидный отросток с удлинением отверстием надкоракоидного нерва (личное наблюдение).

Gavia paradoxa Umanskaya, 1981 из верхнего миоцена Украины (местонахождение Черевичное; MN 12) известна по проксимальному фрагменту локтевой кости. Этот ископаемый вид незначительно мельче *G. stellata*, но, согласно первоначальному описанию, морфологически ближе к *G. arctica* (Уманская, 1981). Поскольку сходство с чернозобыми гагарами прослеживается и на экз. ПИН, № 2614/701, гагара из Хиргис-Нура 2 может относиться к *G. paradoxa* (при условии, что голотип соответствует наиболее мелким особям этого вида, а новая находка — довольно крупным). Однако плохая сохранность как типового экземпляра, так и новой находки, а также невозможность их прямого анатомического сравнения не позволяют отнести экз. ПИН, № 2614/701 к этому несколько более древнему украинскому виду (см. также ниже). *Colymbus portisi* Regalia, 1902, описанный по неполному шейному позвонку из плиоцена Италии, трактуется как *Aves incertae sedis* (Mlíkovský, 2002) или *nomen dubium* в составе рода *Gavia* (Olson, Rasmussen, 2001). По мнению С. Олсона и П. Расмуссен, типовой экземпляр этого вида (возможно, утерянный) принадлежал довольно крупной гагаре.

Gavia brodkorbi Howard, 1978 из низов верхнего миоцена Калифорнии известна по локтевой кости, по размерам проксимальной суставной части сопоставимой с *G. paradoxa* (Howard, 1978; Olson, Rasmussen, 2001). В то же время локтевая кость *Gavia brodkorbi* укорочена и массивна по сравнению с современными видами рода *Gavia* (Howard, 1978). Таким образом, для этого

вида должно было быть характерно несколько иное устройство летательного аппарата, что предполагает также и отличное от современных видов строение коракоида. Это соответствует древности этого вида и не позволяет относить находку из Хиргис-Нура 2 к *G. brodkorbi*.

Еще один ископаемый североамериканский вид — *G. howardae* Brodkorb, 1953 из нижнего плиоцена Северной Каролины и верхнего плиоцена Калифорнии (Brodkorb, 1953; Chandler, 1990; Olson, Rasmussen, 2001). По размерам и морфологии *G. howardae* сопоставим с современной *G. stellata* и может представлять предков этого современного вида (Olson, Rasmussen, 2001). Изученный автором полный коракоид *G. howardae* (экз. USNM 244409; см. также: Olson, Rasmussen, 2009: табл. 1a) имеет скошенный краниовентральный угол *facies articularis humeralis* и крупный *cotyla scapularis*, как у современных *G. stellata*, но в отличие от экз. ПИН, № 2614/701. Поскольку экз. ПИН, № 2614/701 характеризуется сходством с *G. arctica*, то представляется маловероятным, что ископаемая монгольская гагара относится к *G. howardae*, несмотря на сходство в абсолютных размерах.

Несколько более крупная ископаемая гагара *G. concinna* Wetmore, 1940 (= *G. palaeodytes* Wetmore, 1943; Olson, Rasmussen, 2001) из нижнего и верхнего плиоцена Калифорнии и нижнего плиоцена — нижнего плейстоцена Флориды и Северной Каролины (США) рассматривается как близкий родственник современных видов *G. arctica* и *G. pacifica* (Wetmore, 1940, 1943; Brodkorb, 1953; Emslie, 1998; Olson, Rasmussen, 2001). К *G. concinna* были предварительно отнесены тарсометатарсус не крупной гагары из более древних отложений верхнего миоцена (нижний хемфил; тортон) Калифорнии, первоначально определенной как *Gavia* sp. (Howard, 1982; Olson, Rasmussen, 2001), а также череп из нижнего плиоцена Италии (Delle Cave et al., 1984) — систематическое положение этих находок требует подтверждения. По размерам коракоида *G. concinna* соответствует самым крупным экземплярам современных *G. stellata* (Olson, Rasmussen, 2001) и, таким образом, этот вид лишь незначительно крупнее, чем гагара из Хиргис-Нура. В то же время, с учетом несколько более древнего возраста и географической удаленности находок, описываемая монгольская гагара все же может представлять *G. concinna* или близкий вид.

Еще один североамериканский неогеновый вид гагар, *G. fortis* Olson et Rasmussen, 2001 из плиоцена восточного побережья США

(Флорида и Северная Каролина), заметно крупнее, чем описываемая в этой работе гагара из Хиргис-Нура 2 (Olson, Rasmussen, 2001).

ОБСУЖДЕНИЕ

Находка гагары в верхнем миоцене Хиргис-Нура 2 дополняет таксономический состав и без того богатой авифауны позднего миоцена Монголии и проливает свет на распространение этих специализированных водных птиц в неогене. Как было показано ранее (Волкова, Зеленков, 2020), богатое таксономическое разнообразие гусей из Хиргис-Нура 2, не характерное для гнездовой фауны *Anseriformes*, указывает на возможное существование зимовок северных птиц на крупных водоемах Центральной Азии (и, в частности, на палео-Хиргис-Нуре) уже в позднем миоцене. Учитывая редкость остатков гагар в позднемиоценовых—плиоценовых фаунах Евразии, находка в Хиргис-Нуре также может представлять собой зимующую или пролетную птицу. Однако стоит отметить, что сегодня гагары зимуют исключительно на морских побережьях, а из внутренних водоемов — только на Каспийском море (Флинт, 1982). Этот паттерн зимовок, по-видимому, уже сложился у гагар к раннему плиоцену — в частности, находки гагар в нижнем плиоцене восточного побережья США интерпретируются как принадлежащие зимующим птицам (Olson, Rasmussen, 2001). В связи с этим более вероятно, что описанная в этой работе ископаемая гагара представляет гнездовую популяцию.

В настоящее время в Монголии на гнездовании достаточно широко распространена чернозобая гагара, отсутствующая только на востоке страны и в Гоби (Ganbold, Smith, 2019). Ископаемый экземпляр также проявляет морфологическое сходство с современными чернозобыми гагарами (см. выше) и, по-видимому, относится к предковой для *G. arctica* форме, отличающейся несколько более мелкими размерами. Исходя из этого, можно предполагать близость гагары из Хиргис-Нура с ископаемым видом *G. concinna*, надежно установленным из плиоцена восточного побережья США (Olson, Rasmussen, 2001; см. выше). В то же время, географическая удаленность находок и несколько более древний возраст монгольской гагары, а также ее несколько меньшие размеры, оставляют возможными и другие возможные интерпретации. По этой причине я воздерживаюсь от формального отнесения монгольской находки к *G. concinna*. При этом можно с уверенностью исключить близость монгольской формы с современными

G. stellata и близкими им североамериканскими *G. howardae*, несмотря на сходство в абсолютных размерах.

Систематическое положение и таксономический статус ранее описанной позднемиоценовой гагары *G. paradoxa* из Украины остаются неясными: голотип и единственный известный экземпляр этого вида имеет очень плохую сохранность и по размерам (ширина проксимального конца локтевой кости — около 9 мм) соответствует ископаемым североамериканским видам *G. howardae* и *G. brodkorbi* (Howard, 1978; Olson, Rasmussen, 2001). Длина и форма *tuberculum lig. collateralis ventralis*, которая могла бы служить диагностическим признаком (Уманская, 1981; Olson, Rasmussen, 2001), подвержена индивидуальной изменчивости у гагар (личн. наблюдение). В остеологической коллекции ПИН РАН имеются экземпляры современных *G. stellata* как с коротким, так и с выражено удлиненным бугорком. Таким образом, видовая самостоятельность *G. paradoxa* нуждается в подтверждении; не исключена конспецифичность этого вида североамериканскому *G. howardae*.

Время дивергенции современных видов гагар остается не вполне ясным. Краснозобая гагара — несомненно, наиболее обособленный из современных видов гагар и сестринский вид по отношению к остальным *Gaviidae* (Boertmann, 1990; Sprengelmeyer, 2014; Moon et al., 2018) — по-видимому, отделилась еще в миоцене, однако точная датировка базальной дивергенции современных *Gaviidae* во многом зависит от выбранной калибровочной точки и (отчасти субъективной) оценки родственных связей неогеновых видов *Gavia* (Sprengelmeyer, 2014). В любом случае, в самом конце миоцена уже должны были существовать и представители второй филогенетической линии гагар (*G. arctica*—*G. immer*), к которой, несомненно, относится и новая монгольская находка. Морфологическое сходство ископаемой монгольской гагары с современными *G. arctica* может отражать близкое родство, но также может быть плезиоморфным для этой линии *Gaviidae*. При этом из всех современных видов гагар именно *G. arctica* имеет самый широкий гнездовой ареал, в пределах которого обнаружена описанная в этой работе находка. По всей видимости, гнездовой ареал гагар в Евразии охватывал Центральную Азию (и, в частности, озера Западной Монголии) уже в терминальном миоцене.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, № 24-44-03007 (Фауны наземных позвоночных мезо-кайнозоя Монголии), <https://rscf.ru/project/24-44-03007/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. К разнообразию и морфологии Anserini (Aves: Anatidae) позднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 70–77.
- Девяткин Е.В. Кайнозой внутренней Азии (стратиграфия, геохронология, корреляция). М.: Наука, 1981. 196 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. геол. экспед. Вып. 27).
- Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтол. журн. 2001. № 1. С. 61–75.
- Зеленков Н.В. Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (Западная Монголия) // Палеонтол. журн. 2012. № 6. С. 59–71.
- Зеленков Н.В. Ископаемые птицы Монголии: история изучения и эволюция фаунистических комплексов // Палеонтология, палеобиогеография и биостратиграфия Монголии / Ред. А.В. Лопатин. М.: ПИН РАН, 2019. С. 76–103.
- Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с.
- Пантелеев А.В. История изучения четвертичных птиц азиатской части России и Монголии // Русс. орнитол. журн. 1999. Экспресс-вып. 72. С. 3–17.
- Сизов А.В., Сотникова М.В., Соколов С.А. и др. Новый взгляд на возраст и геологическое строение местонахождения неогеновых позвоночных Хиргис-Нур-2 (Северо-Западная Монголия) // Геодинам. тектонофиз. 2024. Т. 15. Вып. 6: 0791.
- Уманская А.С. Миоценовые птицы Западного Причерноморья СССР // Вестн. Зоол. 1981. Вып. 3. С. 17–21.
- Флинт В.Е. Отряд гагарообразные // Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые / Ред. Ильичев В.Д., Флинт В.Е. М.: Наука, 1982. С. 244–288.
- Baumel J.J., Witmer L.M. Osteologia // Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Second ed. / Ed. Baumel J.J. Cambridge, 1993. P. 45–132 (Publ. Nuttall Ornithol. Club. № 23).
- Boertmann D. Phylogeny of the divers, family Gaviidae (Aves) // Steenstrupia. 1990. V. 16. P. 21–36.
- Brodkorb P. A review of the Pliocene loons // Condor. 1953. V. 55. № 4. P. 211–214.
- Chandler R.M. Fossil birds of the San Diego Formation, Late Pliocene, Blacan, San Diego County, California // Ornithol. Monogr. 1990. V. 44. P. 73–161.
- Cheneval J. Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes a Ansériiformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France): Révision systématique // Palaeovertebrata. 1984. V. 14. № 2. P. 33–115.
- Delle Cave L., Simonetta A., Azzaroli A. A skull of a fossil loon from the Pliocene of Central Italy // Palaeontogr. Ital. 1998. V. 73. P. 86–93.
- Emslie S.D. Avian community, climate, and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula // Ornithol. Monogr. 1998. V. 50. P. 1–113.
- Göhlich U.B., Mayr G. The alleged early Miocene Auk *Petrarca austriaca* is a Loon (Aves, Gaviiformes): restudy of a controversial fossil bird // Histor. Biol. 2018. V. 30. № 8. P. 1076–1083.
- Heizmann E.P.J., Hesse A. Die mittelmiozänen Vogel- und Säugetierfaunen des Nördlinger Ries (MN6) und des Steinheimer Beckens (MN7) – ein Vergleich // Cour. Forschungsinst. Senckenb. 1995. Bd 181. S. 171–185.
- Howard H. Late Miocene marine birds from Orange county, California // Contrib. in Sci. Los Angeles Cty Mus. 1978. V. 290. P. 1–26.
- Howard H. Fossil birds from Tertiary marine beds at Oceanside, San Diego county, California, with description of two new species of the genera *Uria* and *Cephus* (Aves: Alcidae) // Contrib. in Sci. Los Angeles Cty Mus. 1982. V. 342. P. 1–15.
- Ganbold D., Smith C. A Field Guide to the Birds of Mongolia. Oxford: John Beaufoy Publ., 2019. 304 p.
- Kessler E. Noi contributii privind studiul avifaunei din Paratethys // Crisia. 1984. V. 14. P. 521–532.
- Martynovich N.V. Birds of the Late Neopleistocene of the Middle Yenisei River, based on the material from Elenov Cave // Paleontol. J. 2013. V. 47. P. 1369–1378.
- Mayr G. A partial skeleton of a new fossil loon (Aves, Gaviiformes) from the early Oligocene of Germany with preserved stomach content // J. Ornithol. 2004. V. 145. P. 281–286.
- Mayr G. A small loon and a new species of large owl from the Rupelian of Belgium (Aves: Gaviiformes, Strigiformes) // Paläontol. Z. 2009. V. 83. P. 247–254.
- Mayr G. Two-phase extinction of “Southern Hemispheric” birds in the Cenozoic of Europe and the origin of the Neotropic avifauna // Palaeobiodiv. Palaeoenviron. 2011. V. 91. P. 325–333.
- Mayr G. Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.

- Mayr G., Kitchener A.C. Oldest fossil loon documents a pronounced ecomorphological shift in the evolution of gaviiform birds // Zool. J. Linn. Soc. 2022. V. 196. P. 1431–1450.
- Mayr G., Poschmann M. A loon leg (Aves, Gaviidae) with crocodilian tooth from the Late Oligocene of Germany // Waterbirds. 2009. V. 32. P. 468–471.
- Mayr G., Zvonok E. Middle Eocene Pelagornithidae and Gaviiformes (Aves) from the Ukrainian Paratethys // Palaeontology. 2011. V. 54. P. 1347–1359.
- Mayr G., Zvonok E. A new genus and species of Pelagornithidae with well-preserved pseudodentition and further avian remains from the middle Eocene of the Ukraine // J. Vertebr. Paleontol. 2012. V. 32. P. 914–925.
- Moon J.I., Park J.G., Hur S. et al. Mitochondrial genome of the black-throated loon, *Gavia arctica* (Gaviiformes: Gaviidae): phylogeny and evolutionary history // Mit. DNA. B. 2018. V. 3. P. 586–587.
- Mlíkovský J. Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe. Praha: Ninox press, 2002. 406 p.
- Olson S.L., Rasmussen P.C. Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek Mine, North Carolina // Smithsonian Contrib. Paleobiol. 2001. V. 90. P. 233–365.
- Potapova O.R., Panteleyev A.V. Birds in the economy and culture of Early Iron Age inhabitants of Ust' Poluisk, Lower Ob' River, northwestern Siberia // Smithsonian Contrib. Paleobiol. 1999. V. 89. P. 129–137.
- Sprengelmeyer Q.D. A phylogenetic reevaluation of the genus *Gavia* (Aves: Gaviiformes) using next-generation sequencing // Unpubl. M.Sc. Thes., North. Michigan Univ., 2014. 43 p.
- Storer R.W. The fossil loon, *Colymboides minutus* // Condor. 1956. V. 58. P. 413–426.
- Švec P. Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia. Pt II // Čas. Mineral. Geol. 1981. V. 26. P. 45–56.
- Watanabe J., Matsuoka H., Hasegawa Y. Pleistocene seabirds from Shiriya, northeast Japan: systematics and oceanographic context // Histor. Biol. 2020. V. 32. P. 671–729.
- Wetmore A. Fossil bird remains from Tertiary deposits in the United States // J. Morphol. 1940. V. 66. P. 25–37.
- Wetmore A. Fossil birds from the Tertiary deposits of Florida // Proc. New England Zool. Club. 1943. V. 22. P. 59–68.
- Wu S.-M., Worthy T.H., Chuang C.-K., Lin C.-H. New Pleistocene bird fossils in Taiwan reveal unexpected seabirds in East Asia // Acta Palaeontol. Pol. 2023. V. 68. P. 613–624.
- 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. 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., Kurochkin E.N., Karhu A.A., Ballmann P. Birds of the Late Pleistocene and Holocene from the Palaeolithic Djuktai Cave site of Yakutia, Eastern Siberia // Oryctos. 2008. V. 7. P. 213–222.

A Loon (Aves, Gaviiformes) in the Upper Miocene of Mongolia

N. V. Zelenkov

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

Loons (genus *Gavia*; family Gaviidae of the order Gaviiformes) are highly specialized diving birds with an incompletely understood evolutionary history. In the Early to Middle Miocene, the earliest small species of the genus *Gavia* were part of the warm-climate faunas of southern Europe, but as the climate cooled in the Late Miocene, loons virtually disappeared from the fossil record of Eurasia, which may be explained by a shift in their nesting range to high latitudes. The coracoid of a fossil loon from the Upper Miocene of the Hyargas Nuur 2 locality in western Mongolia described in this paper represents the oldest find of the family Gaviidae in the fossil record of Asia and the first in the continental Neogene of the region. In size, the loon from Hyargas Nuur 2 corresponds to modern *G. stellata*, but is morphologically closer to *G. arctica* and may represent an ancestral form of this modern species. This find is within the modern breeding range of *G. arctica* and is also interpreted as belonging to the breeding range of loons in the Late Miocene.

Keywords: fossil birds, Gaviidae, Neogene, Central Asia