

Рабочая группа по журавлям Евразии  
Crane Working Group of Eurasia

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
A.N. Severtsov' Institute of Ecology and Evolution RAS

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации  
Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation

Государственный природный биосферный заповедник "Даурский"  
Daursky State Nature Biosphere Reserve

Амурский филиал ВВФ России  
Amur Branch of WWF Russia

# ЖУРАВЛИ ЕВРАЗИИ

(БИОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАЗВЕДЕНИЕ)

**Выпуск 5**

**СБОРНИК ТРУДОВ IV МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ  
"ЖУРАВЛИ ПАЛЕАРКТИКИ: БИОЛОГИЯ, ОХРАНА, УПРАВЛЕНИЕ"**

**Государственный природный биосферный заповедник "Даурский",  
ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ  
1-4 СЕНТЯБРЯ 2015 г.**



# CRANES OF EURASIA

(BIOLOGY, DISTRIBUTION, CAPTIVE BREEDING)

**ISSUE 5**

**PROCEEDINGS OF THE IV INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE  
"CRANES OF PALEARCTIC: BIOLOGY, CONSERVATION, MANAGEMENT"**

**DAURSKY STATE NATURE BIOSPHERE RESERVE,  
ZABAIKALSKY KRAI, RUSSIA  
1-4 SEPTEMBER 2015**

Москва - Нижний Цасучей, 2015  
Moscow - Nizhny Tsasuchey, 2015

**Журавли Евразии (биология, распространение, разведение). 2015.  
(Е.И. Ильяшенко, С.В. Винтер, ред.). Вып. 5. М.-Нижний Цасучей. 504 с.**

Сборник трудов IV Международной научной конференции “Журавли Палеарктики: биология, охрана, управление” включает статьи по биологии, распространению, численности, миграциям, зимовкам, разведению, реинтродукции, управлению популяциями журавлей и экологическому просвещению.

Корректор английского текста: Беверли Пфистер

Фотография на передней обложке: О.А. Горошко: Гнездование даурского журавля в Монголии в период засухи

**Издано при финансовой поддержке Государственного природного биосферного заповедника “Даурский”, Российского фонда фундаментальных исследований (проект 15-04-20636) и Амурского филиала WWF России (грант WWF673/RU009606-15/GLM)**

Утверждено к печати Учёным советом ИПЭЭ РАН

Рецензенты: д.б.н., проф. А.Ф. Ковшарь, к.б.н. В.А. Зубакин

© коллектив авторов, 2015

© Рабочая группа по журавлям Евразии, 2015

© ИПЭЭ РАН, 2015

© Государственный природный биосферный заповедник “Даурский”, 2015

**Cranes of Eurasia (Biology, Distrubution, Captive Breeding). 2015.  
(E.I. Ilyashenko, S.W. Winter, eds). Vol. 5. Moscow-Nizhny Tsasuchei, 504 p.**

Proceedings of the IV International Scientific Conference of “Cranes of Palearctic: Biology, Conservation, Management” include scientific articles on crane biology, distribution, number, migrations, captive breeding, reintroduction, population management, ecological education.

Editor of English text: Beverly Pfister

Photo on the front cover by O. Goroshko: Breeding of the White-naped Crane in Mongolia during drought

**Supported by Daursky State Nature Biosphere Reserve, Russian Foundation for Basic Research (the project 15-04-20636) and Amur Branch of WWF Russia (the project WWF673/RU009606-15/GLM)**

Approved for printing by Scientific Council of A.N. Severtsov’ Institute of Ecology and Evolution RAS

Reviewers: Dr. A.F. Kovshar, Dr. V.A. Zubakin

© team of authors, 2015

© Crane Working Group of Eurasia, 2015

© A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, 2015

© Daursky State Nature Biosphere Reserve, 2015

## ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ЖУРАВЛЕЙ

Н.В. ЗЕЛЕНКОВ

Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН, г. Москва, Россия  
E-mail: nzelen@paleo.ru

Журавлиные (семейство Gruidae), как и многие другие семейства птиц, имеют длительную эволюционную историю. Различные молекулярные исследования (обзор см. Houde, 2009) по-разному оценивают время расхождения журавлиных и их ближайших современных родственников, пастушковых журавлей (*Aramus*), однако, ясно, что это древнее эволюционное событие, которое, скорее всего, произошло в середине или конце эоцена, 45–35 миллионов лет назад. Из отложений этого возраста в Западной Европе известны древнейшие представители Gruidae (род *Palaeogrus*; Maug, 2009) и, кроме того, примерно в это время происходит дивергенция многих современных семейств в других отрядах птиц (Зеленков, 2014).

К сожалению, древнейшие журавлиные из рода *Palaeogrus* (а также другие предполагаемые журавлиные из палеогена Евразии и Северной Америки; см. Maug, 2009) известны по очень фрагментарным остаткам, поэтому остаются сомнения в их принадлежности к семейству Gruidae (ввиду мозаичности эволюции птиц в палеогене (Зеленков, 2015)). В Азии палеогеновая летопись журавлиных ограничена единственной находкой — *Eobalearica tugarinovi* Gureev, 1949 из раннего эоцена Казахстана. Эта довольно крупная птица, известная по фрагментарно плохо сохранившемуся тибиотарзусу, проявляет некоторое сходство с европейскими *Palaeogrus*, однако консенсуса относительно её систематического положения у исследователей пока нет (Зеленков, Курочкин, 2015). Несколько позже, в олигоцене, в Европе обитали представители ископаемого семейства Parvigruidae — некрупные (с курицу) птицы, похожие на журавлей многими деталями строения скелета (Maug, 2005, 2013). К сожалению, филогенетическое положение Parvigruidae остается не вполне ясным, но они могут оказаться сестринской группой к современным Gruoidea (таксону, объединяющему семейства Gruidae, Aramidae и Psophiidae (Maug, 2013)). В Азии долгое время были распространены крупные бегающие журавлеобразные Eogruidae и их потомки Ergilornithidae (Курочкин, 1981; Зеленков, Курочкин, 2015) — эти птицы не являются близкими родственниками Gruidae и даже отнесение их к Gruiformes s. s. требует подтверждения.

Несомненные Gruidae появляются в палеонтологической летописи в раннем миоцене (23–20 млн. л. н.) вместе со многими другими современными филогенетическими линиями птиц. Учитывая то, что раннемиоценовые фауны птиц разных регионов Земного Шара имеют корни в позднеолигоценых сообществах (Зеленков, 2014), можно предполагать существование несомненных гриуд уже в позднем олигоцене, то есть, около 25–23 млн. л. н. В первой половине миоцена журавли представлены тремя видами, относимыми к роду *Palaeogrus* (*Palaeogrus excelsa* Milne-Edwards, 1869) из раннего миоцена Франции, *P. crataegensis* Brodkorb, 1963 из нижнего миоцена Флориды и *P. mainburgensis* Göhlich, 2003 из среднего миоцена Германии), однако, скорее всего, эти формы следует выделить в отдельный род, по-

сколькo маловероятно сохранение в неогене палеогенового рода *Palaeogrus*.

Миоценовые представители рода *Palaeogrus* (например, Göhlich, 2003) более всего сходны с современными венценосными журавлями *Balearica* – однако это сходство не обязательно свидетельствует о принадлежности ископаемых европейских журавлей к *Balearicinae*, но может попросту отражать анатомическую примитивность ныне живущих *Balearica*. Филогенетических анализов, направленных на установления филогенетических отношений между неогеновыми и современными журавлиными, проведено не было. В то же время *Balearica*, действительно, представляет собой очень древнюю форму и даже может считаться реликтом первой половины миоцена. Близкие родственники современных венценосных журавлей уже существовали в самом начале миоцена: так, из раннего миоцена Германии известен ископаемый вид современного рода, *B. rummeli* (Mlíkovský, 1998), первоначально описанный как гигантская сипуха (Mourer-Chauviré, 2001). В конце миоцена (7–5 млн. л. н.) континентальные фауны птиц имели очень широкое распространение в Евразии, причем в состав этих фаун вошел ряд африканских по происхождению элементов (страусы, китоглавы). По-видимому, именно в это время венценосные журавли проникли в Северную Америку — из позднего миоцена Небраски по скелетам прекрасной сохранности описан *Balearica exigua* (Feduccia et Voorhies, 1992). *Balearica sp.* отмечен в позднем миоцене Чада (Louchart et al., 2008), однако, других находок этого рода в палеонтологической летописи не отмечено. По-видимому, ареал венценосных журавлей сильно сократился в плиоцене.

В конце среднего или в позднем миоцене в летописи появляются представители современного подсемейства *Gruinae*, которых палеонтологи традиционно описывали в составе родов *Grus* и *Pliogrus* (последний род сейчас считается младшим синонимом *Grus*). Филогенетические взаимоотношения всех ископаемых *Gruinae* с современными представителями подсемейства остаются неясными. Древнейшая форма — *Grus miocaenicus* Grigorescu et Kessler, 1977 из верхов среднего миоцена Румынии, однако систематическое положение этого журавля требует подтверждения. Из известных таксонов, наиболее примитивным может оказаться *Camusia quintanai* Seguí, 2002 из плиоцена Балеарских островов — несмотря на относительно молодой возраст находки (5.3–3.6 млн. л.н.), морфологически этот журавль весьма примитивен и отчасти схож с *Balearicinae* (Seguí, 2002). Из позднего миоцена Венгрии и Греции описан *G. pentelici* (Gaudry, 1862), другой вид, *G. afghana* Mourer-Chauviré, 1985 из верхнего миоцена Афганистана, может оказаться синонимом предыдущего вида (Mlíkovský, 2002). Из раннего плиоцена Монголии известен крупный журавль *G. mongolica* (Kurochkin, 1985), сходный по размерам (и отчасти морфологически) с современным стерхом (Zelenkov, 2013). Из верхнего миоцена — нижнего плиоцена Аризоны описан *G. haydeni* Marsh, 1870, из сходных по возрасту отложений Калифорнии по изолированному тарзометатарзусу описан *G. conferta* Miller et Sibley, 1942, а из Канзаса — *G. nannodes* Wetmore et Martin 1930. Указание на cf. *Grus sp.* есть из верхнего миоцена — нижнего плиоцена Аргентины (Noriega, Agnolin, 2008). Специального упоминания заслуживает «*Probalearica*» *moldavica* Kurochkin et Ganya, 1972 из верхнего миоцена Молдавии. Этот вид иногда ошибочно помещается в род *Grus* (Mlíkovský, 2002; Зеленков, Курочкин, 2015), однако в действительности не должен относиться к *Gruidae* (Mourer-Chauviré, 2001) и может оказаться цаплей (наши данные).

Позднемиоценовые и раннеплиоценовые виды журавлей ещё не позволяют сближать их с какими-то современными видами — нельзя исключить, что некоторые из них находятся за пределами современной радиации Gruinae, то есть, не относятся к кроновой группе Gruinae. Неясно также, можно ли всех относить к роду *Grus* в узкой трактовке (Dickinson, Renssen, 2013) — все эти вопросы требуют специальных исследований. Но в позднем плиоцене (3.6–2.6 млн. л. н.) в палеонтологической летописи уже появляются формы, близкие современным видам. Так, в верхах плиоцена Флориды отмечен современный вид *Antigone canadensis* (Emslie, 1992), форма, близкая современному *G. americana*, указана из плиоцена (около 3.5 млн л.н.) Айдахо (Becker, 1987). В Европе остатки журавля, родственного современному *G. grus*, известны уже из верхнего плиоцена Польши (Mlíkovský, 2002; Vocheňski et al., 2012). В то же время нужно учитывать, что разные авторы могут по-разному трактовать наблюдаемые отличия у ископаемых форм, в зависимости от чего их таксономический статус может существенно различаться (Зеленков, 2013).

Из плейстоцена Евразии известны современные *G. grus*, *G. leucogeranus*, *G. japonensis*, *Anthropoides virgo* (Tyrberg, 1998), но было также описано 3 ископаемых вида журавлей: *G. primigenia* (Milne-Edwards, 1867), *G. melitensis* (Lydekker, 1890) и *G. bohatschevi* (Serebrovsky, 1940). *Grus primigenia* — очень крупный журавль, изначально установленный из пещерных отложений Франции; в последующем к этому виду относили кости из плейстоцена Франции, Испании и Англии, а также из голоцена Германии и Англии (Stewart, 2007). Разные исследователи неоднозначно трактовали эту форму: одни относили его к современному *Antigone antigone*, другие считали крупным *G. grus*, третьи — признавали видовую самостоятельность (Stewart, 2007; Зеленков, 2013). Важно, что одновременно с предполагаемыми *G. primigenia* в западной Европе существовали и журавли, которых без вопросов относят к *G. grus* — правда, по размерам они (за редким исключением) всегда соответствуют самцам современного серого журавля. Специальное исследование (Stewart, 2007), направленное на выяснения таксономического статуса этих крупных европейских журавлей, не позволило прийти к однозначному ответу: весьма вероятно, что кости, определяемые как *G. primigenia*, принадлежали крупной расе серого журавля, при этом предполагается, что измельчание западноевропейских *G. grus* могло начаться в 16 столетии и быть связанным с массовым иссушением водно-болотных угодий (Stewart, 2007). Совместные зимовки крупных и мелких рас серого журавля также могут быть объяснением наблюдаемого разнообразия (Stewart, 2007). Однако нельзя полностью исключить и видовую самостоятельность *G. primigenia*, а также возможность того, что кости, относимые к этому виду, могут в действительности принадлежать стерху (Stewart, 2007). В этой связи важно, что остатки стерха обнаружены в позднем плейстоцене Италии (Gala, Tagliacozzo, 2010) и Азербайджана (Tyrberg, 1998). Единственная кость стерха, происходящая или из позднеплейстоценовых или из голоценовых отложений, известна также из Дюктайской пещеры в Восточной Якутии (Zelenkov et al., 2008). Не исключено, что стерх был широко распространен в плейстоцене и мог быть характерным представителем так называемой «мамонтовой фауны».

*Grus melitensis* — ещё один очень крупный плейстоценовый журавль, известный, в основном, с Мальты, но недавно обнаруженный в среднем плейстоцене Сицилии, где он найден вместе с серым журавлем (Pavia, Insacco, 2013). *Grus*

*melitensis* крупнее *G. primigenia*; Стюарт (Stewart, 2007) не исключает, что этот вид также может представлять популяцию очень крупных серых журавлей, однако другие авторы (Northcote, 1992; Pavia, Insacco, 2013) признают самостоятельный видовой статус этой формы, возможно, несколько лучше приспособленной к наземной локомоции, чем другие современные виды рода *Grus* (Northcote, 1992). Третий крупный плейстоценовый журавль, *G. bohatschevi*, описан из позднего плейстоцена Бинагад (Азербайджан) и иногда считается младшим синонимом *G. melitensis* или *G. primigenia* (Зеленков, Курочкин, 2015). В то же время нужно отметить, что *G. bohatschevi* известен по черепу, не описанному для западноевропейских видов, поэтому для уточнения его таксономического статуса требуется специальное исследование. Важно отметить, что в Бинагадах вместе с *G. bohatschevi* найден современный стерх – возможно, находки относятся к одной форме, однако, пока не ясно, какой именно.

В плейстоценовых местонахождениях остатки журавлей редки, и поэтому почти ничего не известно о палеоареалах этих птиц в эпохи оледенения и в межледниковья. Только серый журавль отмечен во многих местонахождениях Евразии, преимущественно позднеплейстоценовых, в то время как японский журавль, стерх и красавка найдены в единичных местонахождениях (Tyrberg, 1998). Отмечается, что фауны птиц межледниковий (хотя их известно очень немного) в целом соответствуют современным авифаунам птиц той или иной территории (Tyrberg, 2010), однако, во время оледенений география ареалов птиц несомненно претерпевала значительные изменения. Так, известно, что во время максимума последнего оледенения (50–40 тыс. лет назад) красавки жили на территории современной Англии (Stewart, Jacobi, 2015). В голоцене как общее число известных местонахождений с остатками птиц, так и число местонахождений с остатками журавлей несколько возрастают, однако подавляющее большинство находок относится к серому журавлю и располагается в пределах современного ареала вида. Известно, что в Швеции серый журавль появляется в самом начале голоцена, то есть значительно позднее, чем ряд арктических видов, отмеченных на этой территории ещё в эпоху максимального оледенения (Ericson, Tyrberg, 2004).

### Литература

- Зеленков Н.В. 2013. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии. — Зоологический журнал, 92 (9): 1077–1087.
- Зеленков Н.В. 2014. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии). — Зоологический журнал, 93 (10): 1173–1185.
- Зеленков Н.В. 2015. Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц. — Журнал общей биологии, 76(4): 266–279.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2015. Класс Aves. — Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: 86–290.
- Курочкин Е.Н. 1981. Новые представители и эволюция двух семейств архаичных журавлеобразных в Евразии. — Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции, 15: 59–86.
- Becker J.J. 1987. Neogene avian localities of North America. — Smithsonian Institution Press, Washington D.C., London, 171 pp.
- Dickinson E.C., Remsen Jr J.V. (eds) 2013. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, Volume 1: Non-passerines. — Aves Press, Eastbourne, U.K., 461 pp.



- Emslie S.D. 1992. Two new late blancan avifaunas from Florida and the extinction of wetland birds in the plio-pleistocene. — *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 36: 249–269.
- Ericson P.G.P., Tyrberg T. 2004. The early history of the Swedish avifauna. A review of the subfossil record and early written sources *Kungl. Vitterhets Historie och Antikvitets Akademien*, Stockholm, 349 pp.
- Gala M., Tagliacozzo A. 2010. The avifauna from Late Glacial archaeological sites in Italy: a tentative synthesis. — *Birds in Archaeology. Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group in Groningen (23.8–27.8.2008)*. Groningen Archaeological Studies 12. Groningen: 205–218.
- Göhlich U.B. 2003. A New Crane (Aves: Gruidae) from the Miocene of Germany. — *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 387–393.
- Houde P. 2009. Cranes, rails, and allies (Gruiformes). — *The Timetree of Life*. S.B. Hedges and S. Kumar (eds). Oxford University Press: 440–444
- Louchart A., Haile-Selassie, Vignaud P., Likius A., Brunet, M. 2008. Fossil birds from the Late Miocene of Chad and Ethiopia and zoogeographical implications. — *Oryctos*, 7: 147–167.
- Mayr G. 2005. A chicken-sized crane precursor from the early Oligocene of France. — *Naturwissenschaften*, 92: 389–393.
- Mayr G. 2009. Paleogene fossil birds. Springer–Verlag Berlin Heidelberg, 262 pp.
- Mayr G. 2013. Parvigruidae (Aves, core Gruiformes) from the early Oligocene of Belgium. — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93: 77–89.
- Mlíkovský J. 2002. Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Ninox press, Praha, 406 pp.
- Mourer-Chauviré C. 2001. The systematic position of the genus *Basityto* Mlíkovský, 1998 (Aves: Gruiformes: Gruidae). — *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 114(4): 964–971.
- Noriega J.I., Agnolin F.L. 2008. El registro paleontológico de las Aves del “Mesopotamiense” (Formaciyn Ituzaingy; Mioceno tardio-Plioceno) de la provincia de Entre Rios, Argentina. — *Miscelanea Inaugeo*, 17(2): 271–290.
- Northcote E.M. 1992. Swans (*Cygnus*) and cranes (*Grus*) from the Maltese Pleistocene. — *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 36: 285–292.
- Pavia M., Insacco, G. 2013. The fossil bird associations from the early Middle Pleistocene of the Ragusa province (SE Sicily, Italy). — *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 52(3): 157–165.
- Seguí B. 2002. A new genus of crane (Aves: Gruiformes) from the Late Tertiary of the Balearic Islands, Western Mediterranean. — *Ibis*, 144: 411–422.
- Stewart J.R. 2007. An evolutionary study of some archaeologically significant avian taxa in the Quaternary of the Western Palearctic. — *BAR International Series*, 1653: 1–272.
- Stewart J.R., Jacobi R.M. 2015. The Long Term Response of Birds to Climate Change: New Results from a Cold Stage Avifauna in Northern England. — *PloS one*, 10(5): e0122617.
- Tyrberg T. 1998. Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts, 720 pp.
- Tyrberg T. 2010. Avifaunal responses to warm climate: the message from Last Interglacial faunas. — *Records of the Australian Museum*, 62 (1): 193–205.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N., Karhu A.A., Ballmann P. 2008. Birds of the Late Pleistocene and Holocene from the Palaeolithic Djuktai Cave site of Yakutia, Eastern Siberia. — *Oryctos*, 7: 213–222.
- Zelenkov N.V. 2013. New finds and revised taxa of Early Pliocene birds from Western Mongolia. — *Paleornithological Research 2013. Proceed. 8th Internat. Meeting Society of Avian Paleontology and Evolution*. U.B. Göhlich and A. Kroh (eds). Verlag Naturhistorisches Museum Wien, Wien: 153–170.

## THE FOSSIL RECORD AND EVOLUTIONARY HISTORY OF CRANES

N.V. ZELENKOV

*Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*  
*E-mail: nzelen@paleo.ru*

Cranes (the family Gruidae), as many other bird families, has a long evolutionary history. Molecular studies provide various estimates for the time of the origin of the family (Houde, 2009), but it is likely that the divergence between Gruidae and Aramidae took place in the middle or late Eocene, i.e. some 45–35 MYA. Indeed, the oldest representatives of the family (attributed to the genus *Palaeogrus*) are known from that time (Mayr, 2009). Additionally, it is the late Eocene when many other modern families of birds for the first time occur in the fossil record (Mayr, 2009; Zelenkov, 2014).

Unfortunately, the oldest alleged cranes (the genus *Palaeogrus* and several other finds – Mayr, 2009) are known from very fragmentary remains, and thus their exact systematic position remains doubtful (due to mosaic morphology of many Paleogene birds — Zelenkov, 2015). In Asia, the Paleogene fossil record of cranes is very limited. *Eobalearica tugarinovi* Gureev, 1949 from the early Eocene of Kazakhstan is a large bird, which is known only from a fragmentary tibiotarsus, somewhat similar to the European species of *Palaeogrus*, but the exact systematic position of this find is debated (Zelenkov, Kurochkin, 2015). It is worth mentioning a fossil family of chicken-size crane-like birds Parvigruidae, which inhabited Europe in Oligocene (Mayr, 2013). The exact phylogenetic position of Parvigruidae is unclear but they may be related to the clade Gruoidea (which includes Gruidae, Aramidae and Psophiidae (Mayr, 2013). Other crane-like birds, Eogruidae and their descendants Ergilornithidae, were widespread in Asia from Eocene to Pliocene (Kurochkin, 1981; Zelenkov, Kurochkin, 2015) — these birds are probably not close relatives of Gruidae.

Undoubted Gruidae first occur in the fossil record in the early Miocene (23–20 MYA) together with many other modern phylogenetical lineages of birds. We can expect that they were already present in the faunas in the late Oligocene. The three Miocene species of the genus *Palaeogrus*, *P. excelsa* (Milne-Edwards, 1869) from the early Miocene of France, *P. crataegensis* Brodkorb, 1963 from the early Miocene of Florida and *P. mainburgensis* Göhlich, 2003 from the middle Miocene of Germany, may actually represent a distinct genus, because the survival of the Paleogene genus *Palaeogrus* into the Miocene seems unlikely.

These Miocene representatives of the genus *Palaeogrus* are similar to modern Balearica (e.g. Göhlich, 2003) but this similarity may be explained by the primitiveness of extant Balearica and not necessarily indicate their close relationships. Nevertheless, Balearicinae are likely a very old lineage of cranes and may be considered a relic of the early Neogene faunas. Close relatives of Balearicinae are known since that time: *Balearica rummeli* (Mlíkovský, 1998) has been described from the early Miocene of Germany, though initially as a giant tytonid owl (Mourer-Chauviré, 2001). At the end of the Miocene (some 7 to 5 MYA), the continental faunas of Eurasia had a very wide distribution across the continent, and they experienced some influence of African elements (Struthio, Balaeniceps). It is likely that during this time period Balearicinae migrated to North America



– beautifully preserved skeletons of *Balearica exigua* Feduccia et Voorhies, 1992 are known from the late Miocene of Nebraska (USA). *Balearica sp.* has been reported from the late Miocene of Chad (Louchart et al., 2008). In the Pliocene, the range of Balearicinae apparently reduced considerably.

The earliest representatives of the modern subfamily Gruinae occur in the fossil record in the late middle or late Miocene. These were traditionally classified within the genera Pliogus and Grus (the former is now considered a junior synonym of the latter), but their relationships with extant forms are not clear. The oldest taxon is *Grus miocaenicus* Grigorescu et Kessler, 1977 from the late middle Miocene of Romania, but its systematic position requires confirmation. *Camusia quintanai* Seguí, 2002 may be the most primitive of the known Gruinae, it has been described from the Pliocene of Balearic Islands and share similarities with Balearicinae (Seguí, 2002). *G. pentelici* (Gaudry, 1862) is known from the late Miocene of Hungary and Greece, and yet another species, *G. afghana* Mourer-Chauviré, 1985, has been described from the late Miocene of Afghanistan. *Grus mongolica* (Kurochkin, 1985) is a very large crane (the size of modern *G. leucogeranus*) known from the early Pliocene of Mongolia (Zelenkov, 2013). *G. haydeni* Marsh, 1870 is known from the late Miocene – early Pliocene of Arizona, *G. conferta* Miller et Sibley, 1942 has been described from the closely aged deposits of California, and *G. nannodes* Wetmore et Martin 1930 – from Kansas. All of these North American taxa require revision. *Grus sp.* has been reported from the same time period of Argentina (Noriega, Agnolin, 2008). “*Probalearica*” *moldavica* Kurochkin et Ganya, 1972, from the early late Miocene of Moldova, requires special discussion. This species is sometimes erroneously classified within the genus Grus (Mlíkovský, 2002; Zelenkov, Kurochkin, 2015), but it is not a crane (Mourer-Chauviré, 2001) and may be actually a heron (own data).

It is unclear if the late Miocene and early Pliocene species of cranes can be truly classified within the Grus (Dickinson, Remsen, 2013) and they may further fall outside the crown Gruinae. But in the late Miocene (3.6–2.6 MYA) paleontologists for the first time see the presence of the modern taxa: *G. canadensis* has been reported from the late Pliocene of Florida (Emslie, 1992), *G. americana* has been reported from the Pliocene of Idaho (see Becker, 1987), and *G. grus* is known since the late Pliocene from Poland (Jánossy, 1974; Mlíkovský, 2002; Bocheński et al., 2012). It must be noted, however, that various authors may treat observed similarities and differences in various ways, and this might strongly influence the taxonomic status of the described fossil birds (Zelenkov, 2013).

Several modern species of cranes, *G. grus*, *G. leucogeranus*, *G. japonensis*, *Anthropoides virgo*, are known from the Pleistocene of Eurasia (Tyrberg, 1998), and three fossil species have also been described. *Grus primigenia* (Milne-Edwards, 1867) is a large crane, first established from the cave deposits in France and later found in Spain, Germany and England (Stewart, 2007). Various authors treated the species differently: some considered it as a junior synonym of extant *G. antigone*, others believed it might represent large populations of *G. grus*, while several researchers accepted its separate specific status (reviewed in Stewart, 2007; Zelenkov, 2013). A special study of these large cranes (Stewart, 2007) did not solve the problem completely. Stewart (2007) conclude that *Grus primigenia* most likely represents large populations of modern species *G. grus* but he cannot exclude a possibility of the presence of yet another species of cranes in the Pleistocene of Europe. There remains a possibility that *Grus primigenia* is a junior synonym of the

Siberian Crane (*G. leucogeranus*), which has been reported from the late Pleistocene of Italy (Gala, Tagliacozzo, 2010), Azerbaijan (Tyrberg, 1998), and from the Pleistocene to Holocene of Yakutia (Zelenkov et al., 2008). I suppose that the Siberian Crane may have had a wide distribution across Eurasia in the Pleistocene and it may have been a characteristic component of the so called “mammoth faunas”.

*Grus melitensis* is yet another very large Pleistocene species of cranes known from Malta and Sicily (Pavia, Insacco, 2013). Stewart (2007) suggests that this species may also represent a large-bodied population of *G. grus*, but other researches (Northcote, 1992; Pavia, Insacco, 2013) accept the validity of this species. The third large Pleistocene crane is *G. bohatschevi* from Azerbaijan, described based on a skull. It is important, that the Siberian Crane is also known from the same deposits, and thus these finds may represent one taxon.

The remains of cranes are rare in the Pleistocene localities, and thus we know almost nothing about their past geographical ranges. The Common Crane is known from several fossil sites, and the other species are represented by single or very few finds (Tyrberg, 1998). The interglacial faunas were apparently similar to the modern faunas of the corresponding geographical areas (Tyrberg, 2010), but the glacial avian faunas undoubtedly differed from them and modern counterparts. For example, we know that Demoiselle Cranes inhabited England during the Last Glacial Maximum (50–40 KYA; Stewart, Jacobi, 2015). The total number of fossil sites in general and localities with remains of cranes increases during the Holocene. It is noteworthy that in Sweden the Common Crane first appears in the fossil record with the onset of the Holocene, i.e. considerably later than many other bird taxa (Ericson, Tyrberg, 2004).