

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА

РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



Арасланов Ильнур Фраилович

**СКУНСЫ РОДА *PROMERHITIS* (MERHITIDAE) В НЕОГЕНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И
АЗИИ**

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Лопатин Алексей Владимирович

д.б.н., акад. РАН

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. Обзор систематики рода <i>Promephitis</i>	7
1.1. Характеристика семейства Mephitidae	7
1.2. Систематическое положение и таксономический состав Mephitidae	14
1.3. История изучения <i>Promephitis</i>	24
1.4. Характеристика рода <i>Promephitis</i>	33
Глава 2. Материал и методы.....	46
2.1. Материал.....	46
2.2. Методы исследования.....	51
Глава 3. Систематическая часть.....	69
Глава 4. Морфологические особенности черепа Mephitidae	109
4.1. Зубная система	109
4.2. Морфология слуховой области	122
Глава 5. Морфология и адаптации скелета конечностей представителей Mephitidae	159
5.1. Сравнение строения костей предплечья.....	159
5.2. Мускулатура предплечья и их специализация.....	163
5.3. Особенности суставного соединения локтевая кость–запястье.....	169
5.4. Особенности морфологии области голеностопа	171
Глава 6. Филогения <i>Promephitis</i>	175
Глава 7. Комплексы адаптаций и палеоэкология Mephitidae.....	185
7.1. Особенности экологии современных Mephitidae	185
7.2. Комплексы адаптаций и палеоэкология <i>Promephitis</i>	202
Заключение.....	211
Список условных обозначений.....	215
Список литературы	218
Приложение	239

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Mephitidae – одна из самых мало изученных групп современных Carnivora (Mammalia). Согласно молекулярным данным, она возникла в раннем олигоцене. Однако первое появление представителей семейства в ископаемой летописи датируется ранним миоценом. Mephitidae обладают одной из самых длинных “призрачных линий” (ghost lineage; Norell, 1993) в палеонтологической летописи неогеновых Carnivora. Ископаемые остатки скунсов скудно представлены в палеонтологической летописи Евразии. Это создает существенные затруднения в исследовании эволюции группы.

В настоящее время представления о раннем этапе эволюции семейства и причинах его почти полного исчезновения с области первичного распространения довольно фрагментарны. *Promephitis* – наиболее известный, широко распространенный род ископаемых евразийских скунсов. Он населял континент с раннего валлезия до позднего русциния (11.6–3.4 млн л.н.).

В состоянии изученности *Promephitis* может быть выделено несколько ключевых проблем: слабо разработанная таксономия Mephitidae, неполные представления об изменчивости признаков представителей рода, большое разнообразие совместно существующих видов почти на всем времени существования таксона, неполнота описательной модели для строения черепа и зубов Mephitidae, недостаточная изученность типового материала *Promephitis*. Необходима ревизия типового материала; исследование адаптивного значения признаков и их использования в таксономической диагностике.

В 2008 г. на верхнемиоценовом местонахождении Таралык-Чер, Тува, в ходе полевых работ ПИН РАН, собран обширный черепной и посткраниальный материал по *Promephitis* (сборы А. В. Лаврова). Изучение новых сборов способно расширить представления об эволюционной истории рода, его систематике и палеоэкологии. Значительный интерес представляет сравнение материала из Тувы с остатками *Promephitis* из богатейшей коллекции Института палеонтологии и палеоантропологии Китайской академии наук (IVPP, Пекин, Китай).

Цели и задачи исследования

Цель диссертационной работы заключается в изучении таксономического разнообразия *Promephitis* с выявлением филогении, интерпретацией палеоэкологии и определением значения для биостратиграфии неогена.

В соответствии с поставленной целью решались следующие основные задачи:

1. Изучение новых и неописанных материалов по *Promephitis* из верхнего миоцена Тувы, Россия, и нижнего плиоцена Молдавии коллекций ПИН РАН, ЗИН РАН.
2. Ревизия таксономического состава *Promephitis* на основании анализа черепных и зубных признаков.
3. Морфологическое описание полостей среднего уха *Promephitis* и современных Mephitidae для установления тенденций развития слухового отдела черепа в эволюционной истории семейства.
4. Реконструкция и экологическая интерпретация особенностей слуха *Promephitis*.
5. Анализ строения костей конечностей для реконструкции особенностей локомоции.
6. Анализ полученных данных для реконструкции филогении *Promephitis*.
7. Уточнение биостратиграфического распространения *Promephitis*.
8. Выявление палеоэкологических особенностей *Promephitis* и факторов его вымирания.

Научная новизна

Впервые дано детальное морфологическое описание находок *Promephitis* из позднего миоцена Тувы. Определены важные особенности строения щечных зубов у представителей рода и эволюционные тренды их развития. Расширена верхняя граница стратиграфического распространения представителей рода в плиоцене Европы. Впервые рассмотрены формы мезокарниворной специализации зубного ряда у представителей Mephitidae.

Впервые проведен функциональный анализ полости среднего уха, передней и задней конечностей у Mephitidae. На основании расчетов воспринимаемого слухового диапазона выполнена реконструкция слуховых адаптаций *Promephitis*. Проведен анализ особенностей слуховой афферентации представителей таксона, их значение для формирования пищевой специализации. Результатом проведенного исследования стало уточнение особенностей палеоэкологии и распространения *Promephitis* в позднем неогене Евразии.

Практическая и теоретическая значимость работы

Результаты работы расширяют представления об истории развития Mephitidae и их адаптивной зоне в позднем неогене Евразии. Новые данные о строении зубной системы представителей семейства существенно дополняют сведения о разнообразии omnivorous адаптаций у Carnivora. Это создает возможность более полной характеристики спектра всеядной специализации у хищных животных через морфологию зубной системы. Результаты исследования челюстного аппарата и слухового отдела черепа могут быть применимы в разработке систематики семейства.

Защищаемые положения

1. Проведенная ревизия рода *Promephitis* показала валидность 8 видов: *P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. majori*, *P. maxima*, *P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*. Установлено обитание *P. qinensis* в Туве (Таралык-Чер; верхний миоцен, MN12–13), на 1000 км севернее ранее известной находки этого вида в Китае. Идентификация *P. alexejewi* из верхнего плиоцена Молдавии увеличивает известный биохронологический интервал распространения рода до позднего русциния – раннего виллафранка (Лучешты; MN15–16a).
2. Развитие комплексной всеядно-плотоядной специализации зубного аппарата рассматривается как главная эволюционная тенденция у *Promephitis*. Для поздних представителей (*P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*) характерно сильное развитие режущих и давящих элементов задней части зубных рядов.
3. Слуховой отдел черепа *Promephitis* характеризуется сильным уменьшением основной камеры среднего уха, полной редукцией надпроходного синуса и умеренно увеличенным надбарабанным синусом с простым внутренним рельефом. По строению и специализации функции надбарабанного синуса *Promephitis* занимал промежуточное положение между современными Mephitini и *Mydaus*.
4. На основании анализа морфологии слухового аппарата, зубов и конечностей реконструированы адаптации *Promephitis* к обитанию в открытых ландшафтах саванного типа. В рационе ранних видов *Promephitis* преобладали мелкие позвоночные; поздние виды имели комплексную плотоядно-всеядную специализацию.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 2 статьи в журналах из списка изданий, рекомендованных ВАК, и 2 тезисов докладов. Результаты были представлены на двух конференциях: Всероссийской конференции молодых ученых “Экология:

факты, гипотезы, модели” (Екатеринбург, 2023), LXX сессии Всероссийского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2024).

Личный вклад. Автором отпрепарированы экземпляры *P. qinensis* из Таралык-Чер. Проведены все морфометрические измерения основного материала, за исключением таковых для экз. колл. NNPM-P, № 43.332. Дополнены описательные модели верхних моляров Mephitidae. Автором изучены сборы *Promephitis* из неогена Китая из коллекции Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук (IVPP). На основе томографических реконструкций черепного материала из колл. ПИН РАН и ЗММУ подготовлены модели объема полости среднего уха современных Musteloidea и *Promephitis*. Была разработана методика для реконструкции резонансных частот с использованием упрощенных геометрических моделей полостей среднего уха. Автором был отпрепарирован трупный материал полосатого скунса для уточнения топографо-анатомических особенностей мускулатуры передней конечности. Автором была разработана методика реконструкции уровня потребления пищевых объектов на основании особенностей строения и функции зубов и слухового отдела.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, списка литературы и приложения. Текст изложен на 282 страницах и содержит 62 рисунка и 15 таблиц. Список литературы содержит 274 источника, из них 253 – на иностранных языках.

Благодарности. Я глубоко признателен своему научному руководителю д.б.н., акад. РАН А.В. Лопатину за всестороннее содействие и помощь на всех этапах работы, а также к.б.н. А.В. Лаврову за обсуждение основных этапов работы, предложенные методологические подходы и ценные советы. Выражаю благодарность Д.О. Гимранову (ИЭРиЖ УрО РАН), М.В. Сотниковой (ГИН РАН), М.В. Саблину, А.О. Аверьянову, Г.Ф. Барышникову (ЗИН РАН) и Ч. Цзянсу (Q. Jiangzuo, IVPP) за консультации и плодотворные дискуссии, А. Валенсиано (A. Valenciano, Мадридский Университет Комплутенсе, Мадрид, Испания), Н. Спасову (N. Spassov, Национальный музей естественной истории Болгарской академии наук, София, Болгария), Д. Гераадсу (D. Geraads, Национальный музей естественной истории, Париж, Франция) и Г. Куфосу (G.D. Koufos, Университет им. Аристотеля, Фессалоники, Греция) за предоставленные фотографии материала *Promephitis*, Д.А. Мельникову (ЗИН РАН) и Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в проведении КТ-анализа, С.В. Багирову (ПИН РАН) за высококачественную фотосъемку материалов, С.В. Крускопу и В.С. Лебедеву (ЗММУ) за помощь в обеспечении работ со сравнительным материалом по Mephitidae. Благодарю родных и близких за оказанную всестороннюю поддержку и терпение.

Глава 1. Обзор систематики рода *Promephitis*

1.1. Характеристика семейства Mephitidae

1.1.1. Общие сведения

Скунсы (Mephitidae) – это мелкие хищные млекопитающие характерного облика с всеядной специализацией. Одной из ярких особенностей современных представителей является наличие особой анальной железы, вырабатывающей сильнодействующий пахучий секрет. В своем общем облике Mephitidae имеют определенное сходство с Mustelidae, в состав которых они долгое время были включены. Размеры тела представителей Mephitidae от величины горностая *Mustela erminea* (Linnaeus, 1758) у *Spilogale pygmaea* Thomas, 1898 (полная длина тела 24.8–27.1 см; Van Gelder, 1959) до лесной куницы, *Martes martes* (Linnaeus, 1758) у *Conepatus leuconotus* (Lichtenstein, 1832) (полная длина тела 39.7–93.4 см; Dragoo, Sheffield, 2009). Семейство Mephitidae включает четыре современных рода: *Conepatus* – свиноносые скунсы (современные виды – *C. chinga* (Molina, 1782), *C. humboldti* Gray, 1837, *C. leuconotus*, *C. semistriatus* Boddaert, 1785; вымершие виды – *C. altiramus* (Reig, 1952), *C. talarae* Churcher et van Zyll de Jong, 1965, *C. robustus* (Martin, 1978), *C. sanmiguelensis* Wang et Carranza-Castaneda, 2007); *Mephitis* Geoffroy et Cuvier, 1795 – полосатые скунсы (*M. mephitis* (Schreber, 1776), *M. macroura* Lichtenstein, 1832); *Mydaus* Cuvier, 1821 – вонючие барсуки (*My. marchei* (Huet, 1887), *My. javanensis* (Desmarest, 1820)); *Spilogale* – пятнистые скунсы (современные виды – *S. angustifrons* Howell, 1902, *S. gracilis* Merriam, 1890, *S. putorius* (Linnaeus, 1758), *S. pygmaea*; вымерший вид – *S. rexroadi* Hibbard, 1941; Nowak, 1991; Wang, Carranza-Castaneda, 2007; Dragoo, 2009). За исключением *Mydaus*, обитающего в Юго-Восточной Азии, все упомянутые роды населяют территорию Северной и Южной Америки.

Для строения черепа скунсов характерны следующие признаки отсутствие мышечного канала (canalis condylaris; за исключением *Promephitis*); узкий подглазничный канал (canalis infraorbitalis); большие небные отверстия (for. palatinum majus), вынесенные вперед за небно-максиллярный шов (sutura palatamaxillaris; последний признак также характерен для Lutrinae); короткое костное небо, не расширяющееся назад дальше линии дистальных краев M1 (за исключением *Mydaus*); крупная наружная барабанная кость (ectotympanicum), формирующая большую часть вентральной поверхности слухового барабана; две мелких не срастающихся каудальных внутренних барабанных костей (entotympanicum); заднее расположение наружного отверстия канала сонной артерии (for. caroticum externum) на медиальной стенке слухового барабана (также характерно для Procyonidae); отсутствие расширения барабанной кости позади от сосцевидного отростка; близкое расположение шилососцевидного отверстия (for.

stylomastoideum; наружное отверстие канала лицевого нерва – canalis facialis) к заднему рваному отверстию (for. lacerum posterior); отсутствие костного контакта внутрибарабанной кости и основной затылочной (basioccipitale), разделяющего заднее рваное отверстие; редуцированный мозжечковый намет (tentorium osseum; особенно его латеральная часть; Hunt, 1974; Bryant et al. 1993; Geraads, Spassov, 2016). Для полушарий головного мозга характерны дорсально расположенная ринальная борозда (sulcus rhinalis), короткая сильвиева борозда (sulcus sylvii), а также такие архаичные признаки (наблюдаются у *Melogale*, *Ictonyx* и некоторых олигоценовых Caniformia) как неразвитые постсильвиева (sulcus posterosylvii) и постлатеральная борозды (sulcus posterolateralis; Radinsky, 1971).

Характерной особенностью строения полости среднего уха Arctoidea является отсутствие внутрибарабанной перегородки, в отличие от Canoidea (Caniformia) и представителей Feliformia, а также наличие надпроходной ямки (Flower, 1869; Schmidt-Kittler, 1981). Отличительными признаками строения черепа представителей Musteloidea являются отсутствие крылоклиновидного канала (canalis alaris), наличие надпроходной ямки, отсутствие M3/m3 (Schmidt-Kittler, 1981; Wolsan, 1999). Слуховой отдел представителей Mephitidae выделяется от такового у Musteloidea прирастанием барабанного кольца (annulus tympanicum) к вентральной поверхности слухового барабана за исключением *Galictis* (= *Grissonella*) и отсутствие поперечных костных полуперегородок (Росcock, 1921a). Полость среднего уха скунсов также характеризует сильное латерокаудальное расширение надбарабанного синуса (sinus epitympanicus), проникающего в чешуйчатую (squamosum) и каменистую (petrosum) кости через узкое соединительное отверстие (Van Kampen, 1905; Росcock, 1921a). На поверхности черепа присутствие синуса проявляется хорошо заметным выпячиванием латеральной стенки крыши черепа: при этом отсутствует вогнутость, отделяющая эту стенку от сосцевидного отростка (Schmidt-Kittler, 1981; Bryant et al. 1993).

Для зубной системы Mephitidae характерно сочетание следующих признаков редукция одного или более премоляров на обеих челюстях; умеренно лингвально расширенный лингвальный выступ P4; отсутствие хищнической вырезки на режущем лезвии P4; равные по размеру паракон и метакон M1, протокон M1 с выраженной постпротокристой; отсутствие M2; широкий талонид m1, примерно равный по длине тригониду; наличие добавочных корней m1; короткий, однокорневой m2 (Schmidt-Kittler, 1981; Bryant, 1993; Wolsan, 1999). Для современных представителей семейства отмечается уникальный признак среди Musteloidea – отсутствие генерации молочных зубов (Барышников, Аверьянов, 1990; Абрамов, Рожнов, 2007). Для *Miomephitis pilgrimi* Dehm, 1950 из раннего миоцена Германии известны DP3 и dp4 (Dehm, 1950).

Исчезновение молочной генерации зубов, вероятно, произошло за более позднее время, но это событие в палеонтологической летописи пока не зарегистрировано.

Посткраниальный скелет Mephitidae изучен недостаточно подробно. Тело относительно короткое. Хвостовой отдел позвоночника современных американских скунсов умеренно длинный. Его длина составляет 35–50% общей длины тела (Van Gelder, 1959; Nowak, 1991; Drago et al., 2003). Хвостовой отдел позвоночника *Mydaus* короткий – менее 15% общей длины тела (Payne, Francis, 1985; Davis, 1961; Nowak, 1991).

Конечности представителей Mephitidae высокие по сравнению со многими Mustelidae. Стилиподии современных Mephitini, отличаются от таковых у *Mydaus* следующими признаками: отсутствием отверстия медиального надмыщелка (for. entepicondylare) плечевой кости (humerus), низко расположенным вертелом бедренной кости (trochanter femoris) и пологой межвертельной выемкой (fossa trochanterica; Geraads, Spassov, 2016) (Mivart, 1885; Geraads, Spassov, 2016). Передний зейгоподий (предплечье) полосатого скунса характеризуется удлинённым отростком олекранона локтевой кости и его умеренным отклонением относительно оси локтевой кости, подобно таковому у роющих Carnivora (Van Valkenburgh, 1987).

Большое внимание было уделено изучению дистального отдела скелета конечностей современного *Mephitis mephitis*. Для переднего метаподия *M. mephitis* отмечена наибольшая степень укорочения проксимальных фаланг (изучено по усредненным показателям для III и IV пальцев отдельных особей) относительно пястных костей среди Arctoidea, подобно специализированным бегающим Carnivora (Van Valkenburgh, 1987). Полосатый скунс имеет наиболее слабо изогнутые когтевые отростки дистальной фаланги переднего метаподия среди Musteloidea (изучено по усредненным показателям для III и IV пальцев отдельных особей), также являющиеся наиболее вытянутыми среди современных Carnivora, совместно с медведем-губачом *Melursus ursinus* Shaw, 1791 (Van Valkenburgh, 1987). Когтевые фаланги переднего метаподия *M. mephitis* также отличаются наиболее высоким показателем удлинения (измерения приведены для III пальца) относительно таковых на заднем метаподии среди современных Carnivora (Van Valkenburgh, 1987).

Таранная кость *M. mephitis* выделяется наиболее пологим желобком блока (sulcus trochleae tali) среди Carnivora. Для заднего метаподия полосатого скунса характерны короткие пястные кости задних конечностей (metatarsi), относительно длины бедренной кости ($L \text{ metatarsus III} / L \text{ femur} = 0.26\text{--}0.31$; $L \text{ femur} / L \text{ metatarsus IV} = 3.4$; Polly, 2010; Van Valkenburgh, 1987). Это обуславливает низкое положение пяточной кости по отношению к субстрату и связано со стопоходящим типом передвижения (Gregory, 1912). Степень укорочения плюсневых костей

считается показателем роющей специализации. У полосатого скунса степень укорочения подобна некоторым роющим Musteloidea, но меньше, чем у *Meles meles* и современных представителей Usroidea (Van Valkenburgh, 1987).

1.1.3. Эволюционная история и зоогеография

Mephitidae – базальные представители надсемейства Musteloidea наряду с Ailuridae (Dragoo, Honeycatt, 1997; Flynn et al., 2000; Yonezawa et al., 2007; Sato et al., 2012; Law et al., 2018). Согласно результатам молекулярно-генетического анализа, появление линии скунсов датируется ранним олигоценом (28.9–34.7 Ma; Yonezawa et al., 2007; Sato et al., 2012; Law et al., 2018). Оно относится к первому этапу радиации Musteloidea.

Первое появление семейства в палеонтологической летописи фиксируется в нижнем миоцене (бунодонтный скунс *Miomephitis pilgrimi*; Германия, Винтерсхоф-Вест; нижний орлеаний, MN3; рис. 1.1). Таким образом, скрытая ранняя история семейства, или “призрачная” линия Mephitidae составляет около 10–15 млн лет (Sato et al., 2012). Ее продолжительность, по современным представлениям, составляет почти треть предполагаемого времени существования таксона. Скрытая история семейства является самой длительной среди Musteloidea (Sato et al., 2012).

Ранний этап развития семейства отмечен находками из среднего миоцена Европы. В позднем орлеании (MN4/5) появился самый долгоживущий род евразийских Mephitidae – *Proputorius* Filhol, 1890 (Mein, 1958: *P. pusillus* (Viret, 1951); Koufos, 2008: *P. cf. P. sansaniensis* (Filhol, 1890)). Он обладал наиболее выраженными гиперплотоядными особенностями строения зубной системы из известных евразийских скунсов. Для него характерны: длинный P4 со смещенным вперед, но слабо развитым протоконом; длинный метастиль M1; удлинённый нижний хищнический зуб (m1) со слабо развитым метаконидом и энтоконидом, коротким талонидом. В Европе его находки фиксируются до раннего валлезия (Filhol, 1890; Ginsburg, 1961).

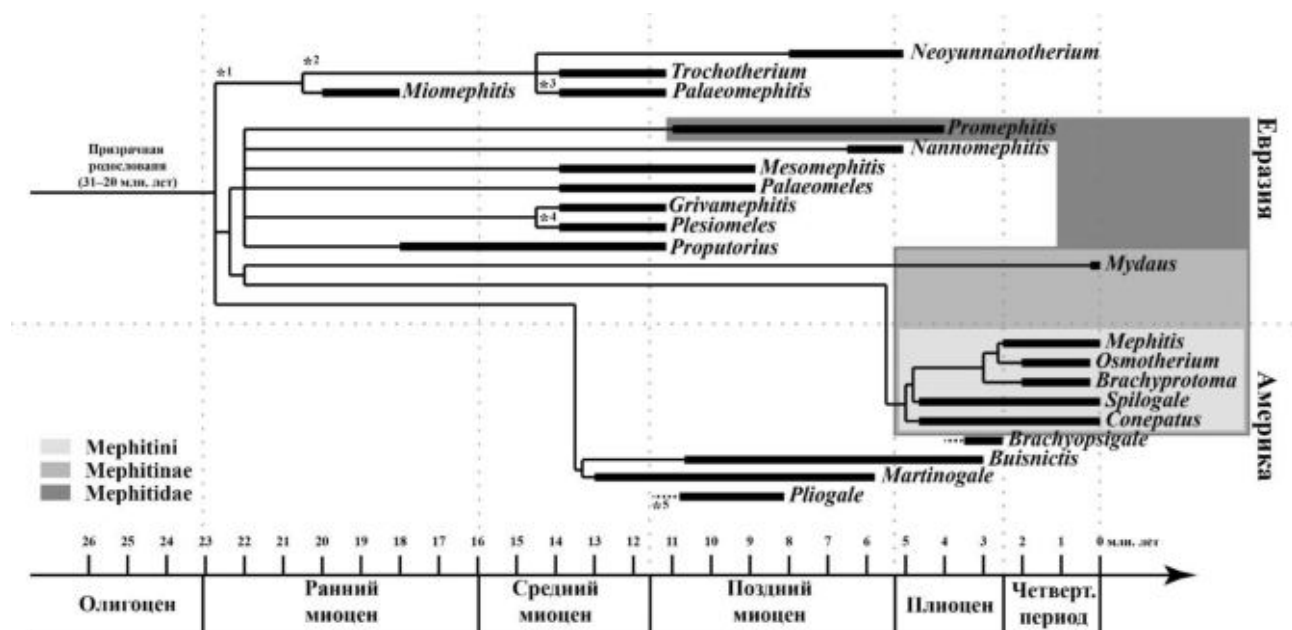


Рис. 1.1. Схема филогении Mephitidae: *1 – Geraads, Spassov, 2016; *2 – Deshmukh, Valenciano, 2022; *3 – Wolsan, 1999; *4 – Petter, 1963; *5 – (Wang et al., 2005); цветом отмечены систематические группы Mephitidae (по Geraads, Spassov, 2016).

В позднем астарации (MN7–8) отмечается усиление видообразования европейских Mephitidae (шесть родов), который может интерпретироваться как адаптивная радиация группы: появились скунсы со всеядными адаптациями зубной системы (рис. 1.2; их объединяло удлинение талонида m1) – *Grivamephitis* de Beaumont, 1973 (Франция, Ла-Грив-Сент-Альбан; Major, 1903: “*Proputorius pussila* sp. nov.”; de Beaumont, 1973), *Mesomephitis medius* (Petter, 1963) (Испания, местонахождения Кан-Понсик и Осталетс-де-Пьерола; Petter, 1963, 1967), *Palaeomeles pachecoi* Villalta et Crusafont, 1943 (Германия, Хаммершмидт; Испания, местонахождения Валье-Пенедес и Кастель-де-Барбера; Villalta, Crusafont, 1944; Crusafont, Golpe, 1982; Kargopoulos et al., 2022), *Plesiomeles* Viret et Crusafont Pairo, 1955 (Франция, Ла-Грив-Сент-Альбан; Viret, Crusafont, 1955); бунодонтный скунс *Trochotherium* Fraas, 1870 (Fraas, 1870; Wegner, 1913; Helbing, 1936; Viret, 1951; Engesser, 1972; Heizmann, 1973; Sánchez-Hernández et al., 2025); *Proputorius* Filhol, 1890 (Франция, местонахождения Ла-Грив-Сент-Альбан, Вьюё-Коллонж и Сансан; Германия, Хаммершмидт; Греция, Антониос; Filhol, 1890; Viret, 1951; Mein, 1958; Koufos, 2008) – скунс с плотоядной специализацией зубов (вытянутый метастиль и узкий гипокон M1; короткий талонид, высокий протоконид и низкий энтоконид m1); *Palaeomephitis steinheimensis* Jäger, 1839 (Германия, Штайнхайм-ам-Альбух; Wolsan, 1999), известный по находке только мозгового отдела черепа.

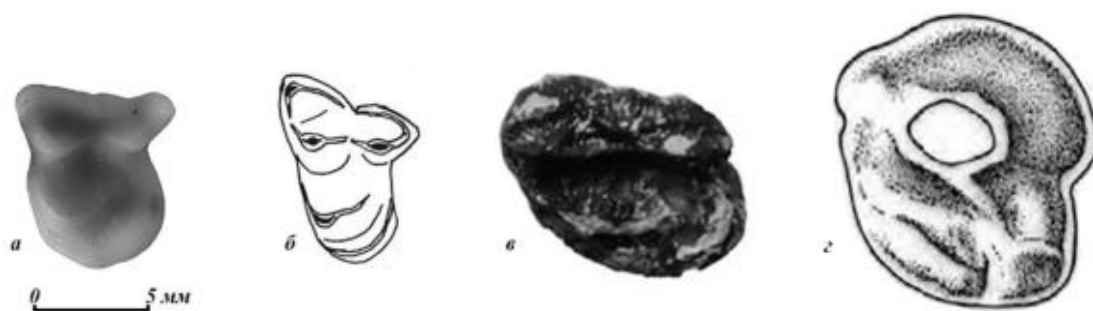


Рис. 1.2. Типы строения верхних моляров M1 у Mephitidae: *а, б* – бунодонтный с сильной секториальностью; *а* – *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, № S-656666); *б* – *Proputorius pusillus* (Viret, 1951) (по Mein, 1958, рис. 51); *в* – бунодонтный со слабо развитой секториальностью, *Palaeomeles pachecoi* Villalta, Crusafont, 1943 (по Karagopoulos et al., 2022, рис. 16); *г* – бунодонтный склеродонтный, *Trochotherium cyamoides* Fraas, 1870 (по Qiu, 2004, рис. 3).

Анализ всего комплекса ископаемых находок группы показывает, что рубеж астарация (MN6–8) и валлезия (MN9–10) пережили только формы, населявшие территорию Испании: *Mesomephitis medius* (Кан-Льобатерес; Petter, 1967), *Palaeomeles pachecoi* (Кастель-де-Барбера; Crusafont, Golpe, 1982) и *Proputorius* (Petter, 1967; Кан-Льобатерес; Werdelin, 2004; Рудабанья). В раннем валлезии появились первые представители *Promephitis* (Petter, 1967; Valenciano, 2017). Для этого времени они известны из ряда местонахождений Центральной Азии (Савинов, 1972; Аубекеров и др., 1970; Wang, Qiu, 2004). С наступлением средневаллезийского фаунистического кризиса произошло вымирание большинства европейских Mephitidae. Это событие является частью снижения уровня биоразнообразия млекопитающих среднего–мелкого размера (в категории 0.1–45 кг; в т.ч. Musteloidea) в Европе и Западной Азии произошедшее в конце валлезия (MN10; Fortelius et al., 1996). Наступление этого кризиса связывают с похолоданием, аридизацией и увеличением выраженности сезонных изменений климата.

Территорию Европы в туролии населяли только два рода Mephitidae со всеядной специализацией зубной системы: *Nannomephitis Kretzoi*, 1952 и *Promephitis* (Kretzoi, 1952; Gaudry, 1861; Алексеев, 1916; Pilgrim, 1933; Petter, 1963; Geraads, Spassov, 2016). Позднетуролийский *Nannomephitis* обладал сходным строением нижней челюсти с *Promephitis* за исключением нередуцированного ряда премоляров и характерным для него двукорневым р2 (Kretzoi, 1952). *Promephitis* является единственными Mephitidae, населявшими Европу в раннем русцинии (MN14; Schmidt-Kittler, 1995). В позднечетвертичное время фиксируется расширение его ареала в Передней и Центральной Азии.

Promephitis – самый ранний из известных Mephitidae в Азии: верхний миоцен Восточного Казахстана и Китая; нижний валлезий, MN9; ранний бахэ, MNU9 (Нурумов, Савинов, 1963; Deng et al., 2013). Он населял Переднюю Азию до позднего туролия (Şenyürek, 1954; Meladze, 1967; Bonis, 2005; Tesakov et al., 2017). В Китае многочисленные находки представителей рода наблюдались в MNU9–12 (MN9–14; Zdansky, 1937; Teilhard de Chardin, 1945; Wang, Qiu, 2004; Deng et al., 2013). Также есть находки с неподтвержденной принадлежностью к комплексу MNU13 (MN15; Wang, Qiu, 2004).

В среднем туролии появился эндемичный для Восточной Азии род бунодонтных скунсов с давящей специализацией моляров *Neoyunnanotherium* Desmukh et Valenciano, 2022 (MN12–13; баодэ, MNU10–11; Янмоу и Луфэн, Юньнань; Qi, 2014). По строению нижней челюсти, p2–m1 он сближается с *Trochotherium* (Qi, 2014). *Promephitis* являлся наиболее долгоживущим родом Mephitidae известным из Азии – он доживает до раннего плиоцена (нижний гаочжуан; нижний русциний, MN13/14; Deng et al., 2013). В настоящее время на территории Евразии сохранился только род *Mydaus* – представитель островных фаун Юго-Восточной Азии. Ископаемые находки представителей этого рода не известны.

Прохорез Mephitidae в Америку из Азии по Берингийскому перешейку датируется поздним миоценом (Baskin, 1998; Wang et al., 2005). Наиболее ранние Mephitidae Нового Света известны из верхнего кларендона (верхний миоцен, тортон) – *Martinogale* Hall, 1930. Вероятно, развитие американских Mephitidae происходило изолированно на территории Нового Света с образованием самостоятельной филетической ветви – Mephitini (sensu Wang et al., 2005). Однако некоторые авторы рассматривают прохорез семейства в Северную Америку как длительный процесс, состоящий как минимум из двух волн: первое вселение в кларендоне (поздний миоцен; предковые формы для *Martinogale* Wang et al., 2005 и *Buisnictis* Hibbard, 1950; *Brachyopsigale* Hibbard, 1954); второе – в раннем бланко (ранний плиоцен; предковые формы для современных американских форм и *Brachyprotoma* Brown, 1908; Baskin, 1998; Stevens, Stevens, 2003; Geraads, Spassov, 2016). Подтверждение такого сценария указывало бы на полифилетичность американских Mephitidae – Mephitini (sensu Wang et al., 2005).

Первые американские Mephitidae характеризуются бугорчато-гребенчатыми коренными зубами с выраженными признаками гиперкарниворной специализации: узким P4, слабо развитым протоконом P4, отсутствием гипокона P4, умеренно развитым метастилем M1, слабо развитым гипоконем M1, удлинёнными нижними премолярами, слабо развитыми метаконидом и энтоконидом m1, коротким талонидом m1. Род *Martinogale* населял территорию Северной Америки с позднего кларендона по поздний хемфилий (поздний миоцен–ранний плиоцен; США;

Baskin, 1998). В раннем хемфилии (поздний миоцен; США, Невада, Саузенд-Крик) появился *Pliogale* Hall, 1930 (*Pliog. furlongi* (Merriam, 1911)). Род известен по одной находке (принадлежность *Pliog. manka* Green, 1956 к роду сомнительна; Wang et al., 2005).

В плиоцене (бланко) наблюдается всплеск родового разнообразия американских Mephitini: появился *Brachyopsigale* (Hibbard, 1954), *Buisnictis* (Hibbard, 1950; Carranza-Castañeda, 1991), а также первые представители современных родов (*Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*; Hibbard, 1952; Anderson, 1984; Baskin, 1998; Wang, Carranza-Castaneda, 2008). *Conepatus* является первым Mephitidae, заселившим территорию Южной Америки, и единственным, совершившим прохождение во время первой волны межамериканского фаунистического обмена в среднем миоцене (Reig, 1952). Предполагается, что южная оконечность Северной Америки являлась рефугиумом для Mephitidae во время плейстоценовых ледниковых эпох (Van Gelder, 1959; Wang, Carranza-Castaneda, 2008; Wang et al., 2013). Вероятно, тропические и субтропические регионы Евразии также обладали благоприятными условиями для распространения представителей Mephitidae Старого Света в позднем плейстоцене (Wang et al., 2013).

В ирвингтоне (ранний–средний плейстоцен) фиксируются долгоживущие роды *Brachyprotoma* Brown, 1908 и *Osmotherium* Coxe, 1896. В настоящее время в Новом Свете обитают представители трех современных родов: *Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*.

1.2. Систематическое положение и таксономический состав Mephitidae

1.2.1. История изучения таксономии и филогении Mephitidae

Изначально скунсы (Mephitina; Bonaparte, 1845) рассматривались внутри Mustelidae (Bonaparte, 1845; Gill, 1872). В состав этого таксона входили современные американские скунсы: *Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*. Основными диагностическими остеологическими признаками являлись: слабо вздутый слуховой барабан, уплощенный спереди; узкая задняя часть слухового барабана за наружным слуховым отверстием; зубная формула (I3/3; C1/1; P2/2; M1/2); M1 субквадратной формы с развитым парастилем (Gill, 1872; с. 65). Исторически эти диагностические признаки были причиной трудностей в определении систематического положения первых находок ископаемых Mephitidae. Например, филогенетическое родство *Palaeomephitis steinhemensis*, самого первого описанного ископаемого представителя семейства (Jager, 1839), с американскими скунсами было подтверждено только спустя 160 лет с момента первого упоминания их сходства в строении основания черепа (Wolsan, 1999). Евразийское

происхождение группы было предположено только с первой находкой целого черепа ископаемого *Promephitis lartetii* (Gaudry, 1861).

Для современных Mephitidae характерно направление специализации зубов параллельно сходное со специализацией зубов барсуков (Mustelidae: Melinae, Helictinae, Taxidiinae). По этой причине с момента появления систематической гипотезы Carnivora Дж. Грея (Gray, 1869) развитие систематических представлений о группе долгое время находилось под влиянием тенденции морфологического разделения куньих на барсучьих и собственно куньих: Melinidae (Aeluropoda) и Mustelidae (Cynopoda) соответственно (Gray, 1869). В рамках альтернативной гипотезы У. Флауэром было предложено более близкое родство этих двух ветвей куньих (Flower, 1869). По результатам анализа строения основания черепа Melinidae и Mustelidae были понижены до ранга подсемейств Mustelidae внутри выделенного им инфраотряда Arctoidea. Признаком родства семейств Arctoidea (Ailuridae, Mustelidae, Procyonidae, Ursidae) было признано отсутствие костной перегородки, разделяющей барабанную полость на две части (в отличие от Aeluroidea и Canoidea).

На протяжении полутора столетий скунсы Нового Света и *Mydaus* рассматривались в отдельных таксономических подгруппах барсучьих куньих: Mephitina/Melina в рамках Melinidae или Mephitini/Mydaini в рамках Melinae (Flower, 1883; Gray, 1869; Simpson, 1945; Petter, 1971; Baskin, 1998). Однако также были предприняты попытки выделения американских скунсов в группу Mustelinae (в составе Musteloidea; de Winton, 1902). Примером устаревшей точки зрения может служить то, что во многих исследованиях второй половины XX в. авторами указывалось на близкое родство скунсов Нового Света с представителями Lutrinae. В роли объединяющих признаков указывались: вынесенные вперед за небно-верхнечелюстной шов большие небные отверстия; крупная наружная барабанная кость, две мелких каудальных внутренних барабанных кости; умеренно расширенный лингвальный выступ P4; субквадратная форма M1; широкие m1 с удлиненным талонидом, снабженным добавочными бугорками (Hunt, 1974; Wozencraft, 1989; Bryant et al., 1993).

Близкое родство современных скунсов Нового Света и *Mydaus* было впервые отмечено Р. Пококом (Росock, 1921a, b): отмечено сходство в строении среднего уха (в качестве примера было обозначено только наличие полости в сосцевидном (мастоидном) отростке и ее соединительное отверстие с полостью среднего уха; Росock, 1921a). Р. Покок (Росock, 1921b) выделил подсемейства Mydainae (*Mydaus*) и Mephitinae (*Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*) из состава Melinae, наряду с Helictidinae (*Helictis*, *Melogale*), Mellivorinae (*Mellivora*) и Taxidiinae (*Taxidea*). Он также отметил расположение больших небных отверстий (for. palatinum majus) на небно-

верхнечелюстном шве как отличительный признак *Mydaus* от Mephitinae. Однако позже таксономическая значимость признака была пересмотрена (Bryant et al., 1993).

Впоследствии Г. Пилгрим развил идеи Р. Покока: он впервые объединил американских скунсов (*Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*) с *Mydaus* в одном подсемействе Mephitinae (Pilgrim, 1933a, 1933b). В это подсемейство также вошли *Trocharion* (ныне в Mustelidae: Leptarctinae), *Promephitis* и *Brachyprotoma*. Mephitinae составляли одну родственную группу с Melinae, однако отличались от последних короткими затылочным и лицевым отделами черепа (за исключением *Mydaus*, который демонстрирует архаичное состояние признаков), и высоким приостренным энтоконидом m1 (у поздних представителей; Pilgrim, 1933a). Позже аргументация объединения *Mydaus* и скунсов Нового Света была дополнена сходством во вздутии сосцевидного отростка, дорсовентральном уплощении слухового барабана, положении засочленовного отверстия черепа (proc. retroarticularis) над наружным отверстием слухового прохода, слитности заднего рваного отверстия (Petter, 1971) и строении коры больших полушарий головного мозга (развитые обонятельные луковицы, слабое расширение височной и затылочной областей неокортекса, дорсальное расположение ринальной борозды, короткая сильвиева борозда; Radinsky, 1973).

Р.Х. Тедфорд объединил Mustelidae (включая Mephitinae и *Mydaus*) и Phocidae в группу Musteloidea на основании сходства в зубной формуле и строении основания черепа – отсутствии надпроходной ямки (Tedford, 1976). Совместно с Procyonidae они составляют парвотряд Mustelida. Их объединяют следующие признаки: отсутствие крылоклиновидного канала; наличие надбарабанного синуса; общая формула моляров – M1–2/2.

Большой вклад в развитие представлений о филогении Musteloidea внесли Н. Шмидт-Китлер (Schmidt-Kittler, 1981) и его ученик М. Вольсан (Wolsan, 1993). Ими были пересмотрены филогенетическая гипотеза Mustelida Тедфорда (Tedford, 1976). В частности, был опровергнут факт отсутствия надпроходной ямки у Musteloidea. Были выделены филогенетические стадии развития надпроходного синуса среднего уха Arctoidea:

- этап ранних Arctoidea – архаичный тип (неглубокая ямка расположена в медиальной части дорсальной стенки костной трубки наружного слухового прохода; характерен для *Ailurus fulgens* F. G. Cuvier, 1825);
- этап ранних Arctoidea – модифицированный тип (полное отсутствие надпроходной ямки, латеральное расширение надбарабанного синуса; характерно для *Phoca*, *Potamotherium*);
- этап Procyonidae (глубокая ямка расположена в медиальной части дорсальной стенки костного канала наружного слухового прохода);

- этап архаичных “Mustelidae”, тип *Plesiogale* (глубокая ямка расположена на дорсальной стенке костного канала наружного слухового прохода и расширена латерально);
- этап развитых Mustelidae, тип *Helictis* (глубокая ямка расположена на дорсальной стенке костного канала наружного слухового прохода с сильным медиальным смещением и расширена латерально; вентрально частично перекрыта медиальным расширением чешуйчатой кости);
- этап развитых Mustelidae, тип *Martes* (глубокая ямка расширена латерально и медиально открывается в полость среднего уха; с вентральной стороны она перекрыта медиальным расширением чешуйчатой кости; медиальная часть вентральной стенки надбарабанного синуса редуцирована; Schmidt-Kittler, 1981);
- этап Mustelidae, тип Mephitinae–*Mydaus* (полная редукция надпроходной ямки; надбарабанный синус сильно расширен дорсолатерально и соединяется с полостью сосцевидного отростка через мелкое отверстие).

На основании прогрессивных признаков строения слухового отдела, *Ailurus fulgens* был выделен из Ursoidea и классифицирован как Musteloidea. Тем не менее, конфигурация строения его среднего уха была признана архаичной наряду с ранними Arctoidea: олигоценowymi Ursoidea и Musteloidea (позже разделены на базальных Ailuridae и парафилетическую группу “Paleomustelidae”, см. Baskin, 1998). Конфигурация синусов полости среднего уха у Mephitinae–*Mydaus* была классифицирована как наиболее продвинутой. Морфотип синусов среднего уха Procyonidae определен как производный от такового у ранних Arctoidea и предковый для Mustelidae (включая группу Mephitinae–*Mydaus*). Шмидт-Китлер признавал полифилетичность Pinnipedia, однако, рассматривал Phocidae и Otariidae как самостоятельные группы внутри Arctoidea. По результатам комплексного анализа строения черепа Arctoidea, Вольсаном (Wolsan, 1993) был восстановлен таксон Pinnipedia (Phocidae, Otariidae). Этот таксон признан родственным к Musteloidea – вместе они вошли в состав парвотряда Mustelida (Wolsan, 1993). Pinnipedia был восстановлен в ранге между кладой парвотряда и надсемейством.

Проблемы парафилии Mustelidae (Simpson, 1945) и полифилии Melinae (sensu Simpson, 1945) неоднократно обсуждалась на протяжении XX в. (Simpson, 1945; Radinsky, 1973; Schmidt-Kittler, 1981; Bryant et al., 1993). Для семейства Mustelidae (Simpson, 1945) предполагается большое число гомоплазий и симплезиоморфий, осложняющих анализ филогении: так, в качестве синапоморфий клады Lutrinae–Mephitinae зачастую выступали признаки строения зубов, а общие особенности строения слухового отдела (слабо развитые каудальные внутренние барабанные кости) рассматривались как симплезиоморфии (Hunt, 1974; Schmidt-Kittler, 1981;

Bryant et al., 1993). Исключительное использование результатов сравнительного анализа зубной морфологии показывает слабую чувствительность к выявлению филогенетических сигналов при построении филогенетических схем для таксономических групп хищных млекопитающих (Muizon, Lange-Badre, 1997). Зубная морфология часто демонстрирует признаки с высокой вероятностью гомопластичности (конвергентного сходства в связи со сходством пищевой специализации у неродственных таксон). Поэтому кладистический анализ этой одонтологической группы признаков имеет ограничения и может приводить к ошибочному результату (Springer et al., 2007). На примере анализа черепной морфологии Musteloidea было показано (Bryant, 1993), что ни один из изученных признаков не поддерживает монофилии Mustelidae. Противоречивые результаты также показало применение метода геометрической морфометрии в отношении формы зубов и черепа Musteloidea (*Meles* был помещен в базальную ветвь по отношению к современным Musteloidea; Catalano et al., 2014).

Более очевидно проблемы несовершенства представлений о филогении Mustelidae были обозначены только с началом применения молекулярных методов. В ходе первых исследований кариотипа Carnivora, для скунсов Нового Света обнаружены уникальные диплоидный набор и фундаментальное число хромосом по сравнению с изученными Mustelidae (Wurster, Benirschke, 1968). В 1986 г., по результатам анализа последовательностей митохондриальной ДНК для современных Mephitini (Geraads, Spassov, 2016) было установлено более дальнее родство с Mustelidae, чем ~~такое~~ у Procyonidae (совместно с *A. fulgens*) и Pinnipedia (Arnason, Widegren, 1986). Однако позднее, в ходе исследования ядерной ДНК Carnivora, было предложено базальное положение представителей Pinnipedia относительно Musteloidea (Sato et al., 2009). Таким образом, была обозначена проблема полифилии Mustelidae.

Три рода американских современных скунсов и *Mydaus* были выделены в самостоятельное семейство Mephitidae на основании анализа частичных последовательности генов 12S рРНК, 16S рРНК, тРНК-Val и Cytb митохондриальной ДНК (мтДНК; Dragoo, Honeycutt, 1997). Скунсы Нового Света и *Mydaus* совместно с Ailuridae составили сестринскую ветвь по отношению к Mustelidae и Procyonidae. Несмотря на недостаточную эффективность использования мтДНК в выяснении таксономических связей высокого порядка, обособление Mephitidae и их базальное положение было подтверждено более поздними исследованиям ядерной ДНК (нДНК; Коерфли et al., 2008; Еизирик et al., 2010; Sato et al., 2012; и др.). Тем не менее существует неоднозначность в определении наиболее базальной группы Musteloidea путем дихотомического ветвления деревьев. Так, по результатам сравнения последовательности гена мДНК цитохрома-b (не подтверждается таковыми для последовательностей нДНК) было предложено выделить Ailuridae как наиболее базальное семейство (Marmi et al., 2004). Позже была обозначена неразрешимая в

настоящее время политомия Ailuridae, Mephitidae и клады Procyonidae–Mustelidae (Flynn et al., 2005).

Результаты молекулярных исследований Musteloidea являются предпосылкой для пересмотра параллельного развития элементов строения скелета в филогенезе Musteloidea и конкретно Mephitidae. Это открывает перспективы в уточнении филогенетических связей известных представителей семейства и более детальной разработке проблемы олигоцен–раннемиоценовой призрачной линии Mephitidae.

В XXI в. получили развитие филогенетические гипотезы о статусе Mephitidae. Они основаны на новейших представлениях о полярности морфологических признаков в эволюционной истории Musteloidea. Ш. Ван с соавторами (Wang et al., 2005) выделили современных и ископаемых Mephitidae Нового Света (*Buisnictis*, *Brachyopsigale*, *Brachyprotoma*, *Conepatus*, *Martinogale*, *Mephitis*, *Osmotherium*, *Pliogale*, *Spilogale*) в трибу Mephitini на основании следующих апоморфий: мелкий парастиль P4; отсутствие цингулюма, опоясывающего протокон M1; развитый лингвальный и задний цингулиды на c1; развитый гребень постпротокристида m1; гипоконид m1 выше энтоконида. Группа Mephitidae Старого Света имела такие прогрессивные признаки как переднее расширение выступа протокона P4 и наличие дополнительных бугорков спереди от энтоконида m1. Близкое родство *Brachyopsigale* и *Pliogale* с Mephitini установлено на основании скудного набора признаков нижней челюсти. Эти виды не рассматривались при филогенетическом анализе в связи с малым количеством и неполнотой находок.

Позже эта филогенетическая гипотеза была подвергнута критике по причине недостаточных знаний об изменчивости зубных признаков Mephitidae (Geraads, Spassov, 2016). Так, часть диагностических признаков Mephitini была обнаружена в строении зубов европейских *Promephitis*: наличие парастиля P4 и высокий гипоконид m1; степень развития цингулюма протокона M1 у Mephitini изменчива. При этом у современных и плио-плейстоценовых американских Mephitidae наблюдается отличие от более ранних форм из Нового Света в сильном развитии гипокона P4 (Geraads, Spassov, 2016). Однако развитие гипокона на лингвальном бассейне P4 также характерно для евразийских форм: *Mydaus* и *Promephitis*. *Brachyprotoma* и *Martinogale* не обладают синапоморфиями, диагностичными для Mephitidae, за исключением наличия надбарабанного синуса. Таким образом, эти два рода были определены как базальная филетическая линия по отношению к семейству (Geraads, Spassov, 2016).

1.2.2. Проблемы систематики и таксономии ископаемых Mephitidae

Mephitidae – морфологически разнообразная группа хищных млекопитающих. Однако количество традиционно используемых диагностических признаков недостаточно для описания возможного таксономического разнообразия группы. По некоторым представлениям, *Promephitis* являются единственными достоверными ископаемыми представителями Mephitidae на территории Евразии (Geraads, Spassov, 2016). Современная таксономия Mephitidae сталкивается с проблемой определения диагностических признаков семейства.

Развитие представлений о таксономии ископаемых Mephitidae до второй половины XX в. было ограничено знаниями о внешнем строении основания черепа и морфологии зубов у современных представителей. Эти признаки долгое время являлись основой определения скелетных остатков скунсов (Gill, 1872). В связи с этим таксономическое положение первой находки ископаемого представителя Mephitidae *Palaeomephitis steinheimensis*, известного по фрагменту мозгового отдела черепа и основания черепа, долгое время оставалось неясным (Jager, 1839; Wolsan, 1999).

История изучения таксономии ископаемых Mephitidae начинается с описанием *P. lartetii* – первого достоверно известного ископаемого представителя семейства (Gaudry, 1861). С конца XIX в. к числу ископаемых скунсов были отнесены формы, наиболее близкие к современным Mephitidae Нового Света по строению черепа (укороченный лицевой отдел), зубной формуле (I3/3; C1/1; P2/2; M1/2), а также субквадратной форме M1: *Brachyprotoma*, *Promephitis*, *Trocharion*.

Представления о таксономии рода и возможных филогенетических связях расширились с установлением сходства в наличии надбарабанного синуса, открывающегося постеролатеродорсально у известных Mephitinae и *Mydaus* (Росcock, 1921; Pilgrim, 1933a, 1933b). Отмечено, что продвинутое состояние строения черепа и зубов *Promephitis* не может рассматриваться как предковое для скунсов Нового Света (Pilgrim, 1933b). Строение черепа *Mydaus* и *Trocharion* было признаны наиболее архаичными среди представителей семейства. Долгое время *Trocharion* был известен только по остаткам нижней челюсти, изолированным m1 (Major, 1903; Pilgrim, 1933a). Однако впоследствии, с описанием находок черепного материала, *Trocharion* был перемещен из состава Mephitinae в Leptarctinae (Mustelidae; Qiu, Schmidt-Kittler, 1982; Robles et al., 2010; см. раздел 1.2.3.2.).

Позднее был описан ряд ископаемых европейских Mephitidae, известных только по зубному материалу. Анализ морфологии их зубов показывал, что это были всеядные животные.

При этом всеядные адаптации зубного аппарата сочетались у них с умеренно развитой хищнической специализацией зубных структур – *Mesomephitis*, *Miomephitis*, *Nannomephitis* и *Grivamephitis*; с развитой всеядной специализацией – *Palaeomeles*, *Plesiomeles* (Villalta, Crusafont, 1943; Dehm, 1951; Kretzoi, 1952; Viret, Crusafont, 1955; Petter, 1963).

На основании сходства в тесном примыкании протокона к паракону P4, сильном развитии парастилия и метастилия M1 было предположено близкое родство *Proputorius* (*Proputorius pusillus* (Viret, 1951)) и *Promephitis pristinidens* (Petter, 1963). Если эта гипотеза верна, порядок формирования зубных признаков у прогрессивных представителей Mephitidae в группе *Promephitis–Proputorius* и их общего предка начинался с преобразования M1. Сходная тенденция в развитии признаков верхнего моляра наблюдается в более поздней реконструкции филогенетических связей американских Mephitidae (Wang et al., 2005, 2008, 2013). Сложное строение лингвального выступа верхнего хищнического зуба также рассматривается как апоморфный признак. Например, в разных подсемействах Musteloidea установлено независимое параллельное расширение лингвального выступа P4 в разных филетических линиях и усложнение его структуры (Baskin, 1998).

На основании результатов анализа строения основания черепа была установлена принадлежность *Pal. steinheimensis* к Mephitidae (Wolsan, 1999). Этот вывод сделан на основании слабого развития надбарабанного синуса и умеренно развитого надпроходного синуса. Однако наличие крупных каудальных внутренних барабанных костей на основании черепа молодой особи *Pal. steinheimensis* отличают его от современных представителей семейства. Предполагается, что мелкие несрастающиеся каудальные внутренние барабанные кости современных Mephitidae являются прогрессивным признаком (Wolsan, 1999). Если гипотеза М. Вольсана верна, то этот признак перестает быть симплезиоморфией Mephitinae и Lutrinae. Это указывает на возможный параллельный характер уменьшения размеров каудальных элементов внутренней барабанной кости в филогенетически удаленных генетических линиях Musteloidea.

М. Вольсан определил *Pal. steinheimensis* как старший субъективный синоним бунодонтного *Trochotherium cyamoides* Fraas, 1870. *Trochotherium* был известен по фрагментам верхних и нижних челюстей, а также изолированным зубам с характерными признаками Mephitidae: отсутствием P1/1, M2; широким лингвальным выступом P4; протоконом P4, сдвинутым на уровень паракона; крупным M1, превосходящим размеры P4; отсутствием заднего базального бугорка на p4; наличием добавочных корней на m1; однокорневым m2 (Wolsan, 1999). Основанием для этого стал близкий размер находок. Тем не менее, такое таксономическое решение не может считаться объективным, пока не известны остатки зубов *Palaeomephitis*

(Robles et al., 2015; Deshmukh, Valenciano, 2022). Позже были описаны находки со сходной формой зубов из позднего миоцена Китая – *Neoyunnanotherium* Deshmukh et Valenciano, 2022 (= *Yunnanotherium* Qi, 2014). Изначально этот таксон был определен как представитель Melinae (Qi, 2014; Deshmukh, Valenciano, 2022). На основании сходства зубных признаков скусны *Miomphitis*, *Trochotherium* и *Neoyunnanotherium* выделены в группу базальных Mephitidae с адаптациями к обработке твердой пищи – склерофагии (Deshmukh, Valenciano, 2022).

В первое десятилетие XXI в. была проведена крупная ревизия таксономического состава неогеновых Mephitidae Северной Америки (Wang et al., 2005, 2008). В состав семейства вошли роды *Martinogale*, *Buisnictis*, *Pliogale*. Основанием для данного таксономического решения для *Martinogale* и *Buisnictis* явилось наличие вздутия надбарабанного синуса и сходство в строении зубов. В диагностике таксономического положения *Pliogale* использованы только зубные признаки m1: наличие дополнительных корней и удлиненный гребень потспротокристида (Wang et al., 2005). *Buisnictis* и *Martinogale* известны по полным черепам. Они демонстрируют архаичные черты строения черепа, зубов, нижних челюстей. Однако эти виды не обладают достаточным набором апоморфий для помещения их в состав семейства (Geraads, Spassov, 2016). Они были выделены в базальную группу по отношению к Mephitidae (Geraads, Spassov, 2016; рис. 1.2). Тем не менее, некоторые исследователи допускают для этих видов базальное внутри семейства (Deshmukh, Valenciano, 2022).

В настоящее время расширение надбарабанного синуса является единственным достоверным диагностическим признаком Mephitidae (Роскоп, 1921). Однако в случае таксономической диагностики фрагментарного ископаемого материала наличие этого признака не избавляет от сомнений в принадлежности к другому семейству. Д. Гераадс и Н. Спасов назвали сомнительным отнесение *Pal. steinheimensis* к Mephitidae, поскольку его надбарабанный синус был умеренно расширен и открывался в полость среднего уха вентрально (а не медиально, как у современных Mephitidae; Geraads, Spassov, 2016). Основание черепа вида также содержало сильное расширение надпроходного синуса.

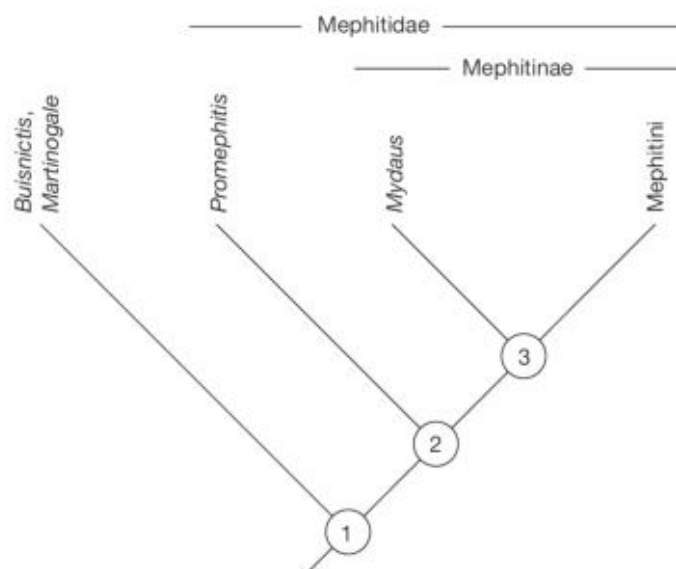


Рис. 1.2. Филогенетическая схема связи внутри Mephitidae (Geraads, Spassov, 2016, fig. 4): 1 – расширение надбарабанного синуса в мастоидный синус; наличие добавочных корней на m1; 2 – Mephitidae, дорсально расположенная ринальная борозда головного мозга; мелкий P2; редуцированный протокон P4; крупный гипокон P4; *Promephitis*, короткий, широкий и вздутый лицевой отдел; редуцированные передние премоляры; сильно развитый цингулом на клыках; вытянутый и высокий гипокон P4; крупный M1 с сильно развитым буккальным цингулом; 3 – Mephitinae, неглубокая парафлюккулярная ямка; тонкая скуловая дуга; латерально расширенный нижний край углового отростка нижней челюсти; неглубокая массетерная впадина; глубокая сильвиева борозда головного мозга; длинная надсильвиева борозда; изогнутая латеральная борозда; наличие крестообразной и закрестообразной борозд; *Mydaus*, вытянутый узкий лицевой отдел черепа; длинный ряд премоляров; далекое расположение внутреннего отверстия хоан за уровнем заднего края M1; очень мелкая ямка напрягателя молоточка; округлая аркада резцов; отсутствие буккального цингулома M1; низкий большой вертел берцовой кости; пологая межвертельная выемка; *Mephitini*, отсутствие протокона P4; сильное латеральное расширение нижнего края углового отростка нижней челюсти; отсутствие ямки медиального надмышцелка.

Изучение филогенетических отношений *Promephitis* внутри Mephitidae осложняется проблемой диагнозов семейства и рода. Особенности строения основания черепа и верхнего хищнического зуба P4 являются наиболее достоверными признаками семейства (Wolsan, 1999; Geraads, Spassov, 2016). Только два из одиннадцати известных родов ископаемых Mephitidae

Евразии известны по находкам полных черепов: *Palaeomephitis* и *Promephitis*. Предполагается, что представители рода формируют самостоятельную базальную филетическую ветвь внутри семейства. Однако некоторые филогенетические гипотезы рассматривают их в составе группы евразийских Mephitidae, совместно с *Mydaus* и *Palaeomephitis* (Wang et al., 2005, 2013). В 1963 г. Г. Петтером (Petter, 1963) было предположено близкое родство *Promephitis* и *Proputorius*. Им были подчеркнуты сходства в строении M1 у *Promephitis pristinidens* с таковым у *Proputorius pusillus*, наиболее архаичного *Promephitis*: продольное расширение (допущена ошибка в анатомической топологии; Petter, 1963, p. 40); обособленные паракон и метакон M1; продольно вытянутый комплекс гребней препаракристы–центрокристы–метакристы M1; почти продольно ориентированная постпротокриста; сильно развитый метастиль; наличие слабого расширения талона M1 (Petter, 1963). Также отмечено, что узкий выступ протокона P4 у *Proputorius pusillus* является возможным предковым состоянием для слабого продольного расширения лингвального выступа P4 у *Promephitis pristinidens*.

Таким образом, систематическое положение большинства ископаемых родов неогена Северной Америки и Евразии (за исключением *Promephitis*) остается неясным. Необходим пересмотр систематики Mephitidae incertae sedis и выдвижение новых филогенетических гипотез с учетом последних достижений (Wang et al., 2005; Geraads, Spassov, 2016).

1.3. История изучения *Promephitis*

Изначально, *Promephitis*, наряду с современными Mephitidae, рассматривался внутри семейства Mustelidae, в составе подсемейства Mephitinae (sensu Bonaparte, 1845; *Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*) и Melinae (sensu Bonaparte, 1845; *Mydaus*). По современным представлениям Mephitinae включают *Mydaus* и вместе с ним выделены в самостоятельное семейство Mephitidae (Carnivora: Musteloidea; Dragoo, Honeycutt, 1997; Flynn et al., 2005; см. раздел 1.4).

Первая находка рода *Promephitis* (*P. lartetii* Gaudry, 1861) представлена деформированным черепом с фрагментом нижней челюсти из верхнего миоцена (средний туроллий, MN12) Пикерми, Греция. Ее принадлежность к Mephitinae (Mustelidae; sensu Bonaparte, 1845) определялась следующими признаками: форма черепа; зубная формула (I3/3; C1/1; P2/2; M1/2); субквадратная форма M1 с сильно развитым талоном. Талонид m1 крупный (занимает почти половину длины зуба), широкий; m2 – округлый, низкий. Однако в отличие от современных Mephitinae (sensu Bonaparte, 1845), *P. lartetii* обладал узким выступом гипокона P4 и сокращенным набором премоляров (P3–P4; Gaudry, 1861, 1862).

Типовой вид *P. lartetii* назван в честь французского палеонтолога Л. Ларте, оказавшего А. Годри помощь в определении некоторых находок из неогена Греции. До публикации Годри (Gaudry, 1861), представители Mephitinae (sensu Bonaparte, 1845) были известны только из Нового Света.

Ф. Мейджор в сборах из раскопок 1887–1889 гг. на о. Самос (Греция) определил *P. lartetii* (Major, 1894). Этот вид вошел в состав позднемиоценовой (туролий, MN11–13) териофауны безымянного местонахождения, расположенном к северу от г. Митилины. *P. lartetii* был представлен фрагментом нижней челюсти с $c1$, $p2$ – $p3$ и неполным $m1$ (Major, 1894). Позже были обнаружены новые находки *P. lartetii* в верхнем миоцене (MN11–12) о. Самос (Solounias, 1981). Однако таксономическое определение находок *P. lartetii* из неогеновых сборов на о. Самос остается сомнительным и требует ревизии (Pilgrim, 1933b; Koufos, 2022).

По находке $m1$ из верхнего миоцена (MN9) местонахождения Мельхинген (Melchingen), Германия, был описан второй вид – *P. gaudryi* Schlosser, 1902 (Schlosser, 1902). Его $m1$ отличается от такового у *P. lartetii* выпуклой буккальной стенкой зуба, высоким энтоконидом и слабыми корнями. Позднее было отмечено сходство в строении $m1$ у *P. gaudryi* с таковым у *Trocharion albanense* Major, 1903 (Carnivora, Mustelidae; Major, 1903). По результатам анализа морфологии голотипа *T. albanense* Г. Пилгрим (1933а) установил *T. albanense* старшим синонимом *P. gaudryi*, ссылаясь на рисунок голотипа *P. gaudryi* (Schlosser, 1902, табл. II [VII], фиг. 14, 16). *T. albanense* (более позднее название) был выбран Пилгримом как приоритетное название, что противоречит положениям таксономического кодекса (ICZN, 1999: 11.5, 12.1, 13.1; Robles et al., 2010). Г. Хелбинг позже уточнил сходство в строении $m1$ *T. albanense* и *P. gaudryi* и предоставил подробный рисунок строения зуба голотипа последнего (Helbing, 1936). Несмотря на перечисленные сходства в строении $m1$ у этих видов (Pilgrim, 1933а; Helbing, 1936), к настоящему времени решение о синонимизации *T. albanense* и *P. gaudryi* не получило широкого признания (Wang, Qiu, 2004; Robles et al., 2010).

В 1915 г. А.К. Алексеев описал *P. maeotica* Alexejew, 1915 из отложений мэотиса (верхний миоцен, верхний туролий, MN12) местонахождения Новоелизаветовка, Украина (Алексеев, 1915). Это самый крупный представитель рода в Европе. Этот вид отличается от *P. lartetii* следующими признаками: низкий череп, короткая предчелюстная кость, наличие $P2$, широкие $P4$ – $M1$, субквадратная форма $M1$, вытянутый $m1$, заднее смещение метаконида $m1$ относительно протокониды (Алексеев, 1916). А.К. Алексеев отметил сходство строения $m1$ *P. maeotica* с таковым у *P. gaudryi*. Позже остатки *P. maeotica* были найдены в верхнем миоцене местонахождений Гребеники (верхний валлезий – нижний туролий, MN10–11b; Крокос, 1939;

Вангенгейм, Тесаков, 2008; Семенов, 2018) и Морская-2 (средний–верхний туроллий, MN12–13; Тесаков и др., 2013).

В 1924 г. были впервые описаны остатки *Promephitis* из Центральной Азии: из верхнемиоценовых (верхний баодэ, MNU11; верхний туроллий, MN13) отложений Китая (местонахождения Эртемте и Улан-Хурэ, Внутренняя Монголия; Schlosser, 1924). Это существенно расширило известные границы ареала рода в восточном направлении. По находкам зубных остатков (Эртемте) и посткраниального скелета (Улан-Хурэ) был описан *P. alexejewi* Schlosser, 1924 (Schlosser, 1924). Согласно М. Шлоссеру, новый вид отличается от известных представителей рода большими размерами, развитым лингвальным цингулюмом M1 (расширен в большей степени, чем буккальный цингулюм M1), узким m1 и сравнительно тонкими костями задних конечностей (Schlosser, 1924). М. Шлоссер также предположил происхождение *Promephitis* от общего предка с *Proputorius* Filhol, 1890 (“*Proputorius lartetii* Filhol”; Schlosser, 1924). П. Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin, 1945) считал *P. alexejewi* возможным младшим синонимом *Trochictis minutus* (Schlosser, 1924). Такое решение, вероятно, было связано с ошибкой в расчете пропорций p4, на что было указано китайскими палеонтологами на основе анализа новых коллекционных сборов (Wang, Qiu, 2004).

В 1930 г. И. Симионеску описал *P. malustenensis* (= *P. rumanus*; Simionescu, 1930) по единственной находке фрагмента нижней челюсти с полными c1, p2 и m1 из верхнего русциния (MN15a; Radulescu et al., 2003) Малуштени, Румыния (Simionescu, 1930). Видовое название *P. rumanus* было употреблено И. Симионеску (Simionescu, 1930) наряду с валидным названием вида. Отличительными признаками нового вида являются следующие признаки: сокращенный ряд премоляров и короткий талонид m1 (Simionescu, 1930). Тем не менее, принадлежность *P. malustenensis* к *Promephitis* и Mephitinae (*sensu* Bonaparte, 1845) сомнительно: размеры челюсти и премоляров больше значений таковых, установленных для представителей рода (Pilgrim, 1933b). По мнению Г. Пилгрима, утрата p4 могла быть следствием травмы (Pilgrim, 1933b). Гораздо позже сомнения в таксономическом статусе находки были дополнены сведениями о сильной редукции энтокониды на m1 (Kargopoulos et al., 2024, рис. 9). Подобная редукция характерна для представителей Ictonychinae (Kargopoulos et al., 2024). В 2024 г. этот вид был исключен из состава *Promephitis* (Kargopoulos et al., 2024). При этом, родовая принадлежность “*Promephitis*” *malustenensis* до сих пор остается сомнительной.

Пилгрим (1933b) описал новый вид *P. majori* Pilgrim, 1933 по целому черепу в сочленении с нижней челюстью из верхнемиоценовых отложений главного костеносного горизонта (средний туроллий, MN12; Bernor et al., 1996) Карьера 1 на острове Самос (Греция). С момента описания

типового вида (Gaudry, 1861) это наиболее полная находка черепа с нижней челюстью *Promephitis* (Pilgrim, 1933b). Г.Е. Пилгрим отметил следующие диагностические признаки нового вида: мелкие размеры, сильно развитые надглазничные отростки, слабо развитые затылочные мышелки, отсутствие P2, удлинённый P4 (равен по длине M1), узкий по букколингвальной оси M1, резкий изгиб вентрального края нижней челюсти каудальнее заднего края m2, отсутствие буккального цингулида на m1 (Pilgrim, 1933b).

Пилгрим (1933b) впервые дал перечень краниологических отличий *Promephitis* от современных американских *Mephitinae* (sensu Bonaparte, 1845): задний угол лямбдовидного гребня (у *P. majori*) с дорсальной стороны тупой, близкий к прямому; скуловая ширина лишь слегка превышает мастоидную ширину; прямой угол между задним краем скулового отростка височной кости и передним краем сосцевидного отростка – как у *Spilogale* (у современных *Mephitis* и *Conepatus* соединение краев этих структур описывается плавной кривой линией); укороченный лицевой отдел черепа; сублатеральное направление трубки наружного слухового прохода; массивная нижняя челюсть. Пилгрим пришел к заключению о быстром сокращении длины лицевого отдела черепа в эволюционной истории *Promephitis* (Pilgrim, 1933b).

В 1937 г. О. Здански описал *P. cf. maeotica* по находке черепа и челюстного материала из верхнего миоцена Китая (Шаньси, местонахождения Янмугоу и Цзяцзягоу; бахэ–баодэ, MNU10–11?; средний–верхний туроллий, MN12–13?; Zdansky, 1937). Плохая сохранность зубов не позволяла провести точную видовую диагностику. Однако краниальные признаки позволили установить отличия с известными представителями рода: *P. cf. maeotica* имел невысокую и широкую затылочную кость, прямой вентральный край нижней челюсти, сильное каудальное отклонение переднего края венечного отростка относительно горизонтальной ветви нижней челюсти, массетерную впадину нижней челюсти без костных гребней на ее дне. До настоящего времени это самая восточная находка *P. maeotica*. Сборы *Promephitis* из провинции Шаньси пополнились находками *P. alexejewi* из верхнего миоцена (MNU11; понт, MN12–13; фрагмент верхней челюсти с P4–M1) и нижнего плиоцена (гаочжуан, MNU12; MN14; фрагмент нижней челюсти с p4–m1) местонахождения Юйшэ (Teilhard de Chardin, Leroy, 1945).

В 1954 г. был описан *P. hootoni* Şenyürek, 1954 по находкам сочлененных фрагментов лицевого отдела черепа и неполной нижней челюсти из верхнего миоцена (MN11) местонахождения Кючукьозгат (Küçükoyzgat), Анатолия, Турция (Şenyürek, 1954). Наибольшее сходство в строении обнаруженных остатков наблюдается с *P. majori*: сильно развитый заглазничный отросток; окончание неба на уровне заднего края M1; наличие диастемы между верхними резцами; сокращение числа премоляров (P2/3); мелкий C1; короткая диастема C1–P3;

высокая нижняя челюсть; наличие изгиба контура вентрального края нижней челюсти на уровне заднего края m2; отсутствие диастемы c1–p2; слабый разворот p3 передним краем наружу; отсутствие буккального цингулида m1; расположение m2 на подъеме венечного отростка. М. Шеньюрек считал сильное развитие протокона Р4 и двурядное расположение альвеол i1–i3 наиболее значимым отличием *P. hootoni* от таковых у *P. majori* (Şenyürek, 1954).

В 1963 г. был описан *P. pristinidens* (Petter, 1963) по находке фрагмента верхнечелюстной кости с Р4–М1 из верхнего миоцена (MN10) местонахождения Виладекавальс бассейна Валлес-Пенедес, Северная Испания. Позже остатки этого вида были обнаружены в верхнемиоценовых отложениях местонахождения Кан-Льобатерес (Валлес-Пенедес, Северная Испания) из слоев более древнего возраста (MN9; Morales et al., 1999; Valenciano et al., 2020). Именно в этих слоях отмечено первое появление рода *Promephitis* в ископаемой летописи (Morales et al., 1999; Wang, Qiu, 2004). Для зубной системы *P. pristinidens* было установлено наиболее архаичное состояние из всех известных видов рода: узкий Р4 за счет слабого лингвального развития выступа гипокона; сильно развитый прецингулум Р4; расширенный вперед гребень гипокона Р4; низкий гипокон Р4; слабо развитый парастиль М1 (низкий и без буккального вздутия); удлинённый метастиль М1; отсутствие каудального расширения бассейна гипокона М1 (Petter, 1967; Wang, Qiu, 2004). Наиболее значимые плезиоморфные признаки относятся к строению М1.

В 1967 г. по находкам обломка крыши черепа и фрагментам нижних челюстей из верхнего миоцена (верхнего туролия, MN13) местонахождения Базалети (Восточная Грузия) был описан *P. brevirostris* Meladze, 1967 (Меладзе, 1967). Наряду с укорочением ряда премоляров и длины талонида m1, отмечалась редукция i3. До настоящего времени это единственная находка *P. brevirostris*. Самостоятельность этого вида сомнительна (Ginsburg, 1999; Geraads, Spassov, 2016).

В 1969 г. в списке неогеновой фауны долины р. Кучурган (Украина, Одесская обл.) указан *Promephitis* sp. (Короткевич, 1969). Находка представлена обломком правой горизонтальной ветви нижней челюсти (экз. ИЗШ, № 37-1256; Korotkevich, Topachevskii, 1986, рис. 1). Геологический возраст отложений местонахождений долины р. Кучурган с остатками *Promephitis* был датирован средним плиоценом по сходству состава ископаемой фауны с таковым в местонахождениях Косякинский карьер (Северный Кавказ) и Малюштени (Румыния; Короткевич, 1969). Однако позже для неогеновых местонахождений долины р. Кучурган был выделен самостоятельный фаунистический комплекс – кучурганский (Шевченко, 1965), – и определен более молодой возраст (ранний русциний, MN14; Vangengeim et al., 1995).

Во второй половине XX в. многократно было подтверждено присутствие *Promephitis* в местонахождениях миоценовой фауны Павлодарского Прииртышья, Казахстан (Нурумов,

Савинов, 1963; Аубекеров и др., 1970; Савинов, 1972). По результатам раскопок Зоологического института АН КазССР верхнего миоцена (MN12; Zazhigin et al., 2002) местонахождения Гусиный перелет, список павлодарской фауны был пополнен видом *P. alexejewi* (Нурумов, Савинов, 1963). Несколько позже остатки *P. alexejewi* были обнаружены в калкаманской свите в борту трассы канала Иртыш–Караганда, в окрестностях станции Калкаман (Савинов, 1972). *Promephitis* был описан также из местонахождения Карашигар (*P. alexejewi*, *Promephitis* sp; Аубекеров и др., 1970). В составе фауны позвоночных этих местонахождений преобладали формы, характерные для позднего миоцена и раннего плиоцена, однако, наблюдались также и отдельные раннемиоценовые виды (например, *Prodremotherium* (Artiodactyla); Аубекеров и др., 1970). Существует проблема определения возраста зеленых глин Калкаманской свиты, распространенных в Павлодарском Прииртышье (на основании состава фауны и палинокомплексов). Эти глины датируются средним миоценом (астараций, MN6–8; Исакова, 1969; Аубекеров и др., 1970; Тлеубердина и др., 1993; Sanchíz, 1998; Кузьмина и др., 2019) или терминальным миоценом (ранний валлезий, MN9; Шпанский, Иванцов, 2005).

В 1991 г. по находке сочлененных черепа и нижней челюсти был описан *P. maxima* из позднего плиоцена Китая (провинция Цзянсу, уезд Туньшань; MN15?; He, Huang, 1991). Материал обладает рядом отличий, наиболее важным из которых является большой размер черепа – кондилобазальная длина черепа (91 мм) на 20% превышает таковую для крупных представителей рода (*P. lartetii*, *P. maeotica*).

Promephitis sp. был описан из верхнемиоценовых – нижнеплиоценовых отложений Европы (верхний туроллий – нижний русциний, MN13–14; Schmidt-Kittler, 1995). Находка представлена недиагностичным для видового определения фрагментом M1 с зубчатым гребнем гипокона. Это самая поздняя достоверная находка рода в неогене Европы.

В 2004 г. описан массовый материал (37 экземпляров черепного материала) *P. hootoni* из местонахождений позднемиоценовой фауны (баодэ, MNU10, MN11–12) уездов Баодэ (Baode), Фугу (Fugu), Хечжен (Hezheng), Юйшэ (Yushe) Китая (Wang, Qiu, 2004). Были расширены представления об изменчивости черепных и зубных признаков вида, а также отмечены их размерное и морфологическое сходство с таковыми у *P. maeotica*, описанными А.К. Алексеевым (Alexejew, 1916; Wang, Qiu, 2004).

В 2004 г. на основе краниального материала из верхнего миоцена Китая были также описаны два новых вида: *P. parvus* Wang et Qiu, 2004 (провинция Ганьсу) и *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004 (провинция Шэньси; Wang, Qiu, 2004). Строение зубов этих видов демонстрирует

примитивное состояние. Была предположена принадлежность *P. parvus* и *P. qinensis* к раннему этапу дивергенции рода (Wang, Qiu, 2004).

P. parvus отличался от *P. majori* и более поздних представителей рода следующими признаками: меньшим расширением сосцевидных отростков, короткой трубкой наружного слухового отверстия, вздутым слуховым пузырем, несрастающимися височными гребнями, удлинённой лицевой частью черепа, удлинённым и узкими в букколингвальном направлении P3 и p4. В отличие от *P. pristinidens*, для *P. parvus* характерно переднее и лингвальное расширение лингвального цингулюма P4, слабо развитый прецингулюм P4, широкий в букколингвальном направлении M1, сильно развитый лингвальный цингулюм M1, развитый парастиль M1, менее расширенный назад метакон M1.

Для строения черепа *P. qinensis* отмечено промежуточное состояние развития признаков между таковыми у *P. parvus* (более примитивные черты) и *P. hootoni* (более прогрессивные черты; Wang, Qiu, 2004). Среди отличий *P. qinensis* от *P. parvus* указаны большие размеры, срастание сагиттального гребня, вздутие парастилья M1, редукция антеролингвального цингулюма M1, широкий p4. *P. qinensis* отличается от *P. hootoni* мелкими размерами, отсутствием вздутия лобных костей, короткими резцовыми отверстиями, узким выступом протокона P4, менее вздутым парастилем M1, более узким p4. Также перечислены отличия строения черепа *P. qinensis* от *P. majori*: прямой вентральный край нижней челюсти, удлинённый угловой отросток, более длинные P3 и p3 (относительно длины верхнего и нижнего зубных рядов соответственно), расширенная лингвально задняя часть p4. *P. qinensis* по сравнению с *P. pristinidens* обладал развитым протоконом P4 и более широким в букколингвальном направлении M1.

На основании морфологического анализа видового разнообразия *Promephitis* Китая была выдвинута первая филогенетическая гипотеза известных представителей рода (Wang, Qiu, 2004). Выделяются следующие тенденции развития черепных признаков у *Promephitis*: вздутие лобных костей; редукция заглазничных отростков; увеличение объема надбарабанных синусов за счет латерального расширения сосцевидных отростков; расширение лингвального цингулюма P4; слабо развитый прецингулюм P4; широкий в букколингвальном направлении M1; сильно развитый лингвальный цингулюм M1; развитый парастиль M1; менее расширенный назад метакон M1.

На основании морфологического анализа видов *Promephitis* из Китая была выдвинута новая филогенетическая гипотеза (Wang, Qiu, 2004). Территория Китая впервые был предложен как центр происхождения всех туролийских форм *Promephitis*. Выделены следующие тенденции

развития черепных признаков у *Promephitis*: вздутие лобных костей, редукция заглазничных отростков, увеличение объема надбарабанных синусов за счет латерального расширения сосцевидных отростков, уплощение черепа, редукция P2 и p2, расширение P4, p3 и p4, увеличение парастилия M1, редукция антеролингвального цингулюма M1.

Из верхнего миоцена местонахождения Аккашдаги в Малой Азии был описан *P. hootoni* по правой ветви нижней челюсти с i1–i3, c1, p3–m1 (Турция, Анатолия; MN11–12; Bonis, 2005). Позже на местонахождении Чоракьерлер (Çorakyerler) (Турция, Анатолия) из верхнего миоцена (MN11–12) были описаны еще две полные нижние челюсти *P. hootoni* (Mayda et al., 2015).

В 2006 г. Г. Куфосом были описаны остатки редких позднемиоценовых (MN12) Arctoidea (Mammalia, Carnivora) из местонахождения Периволаки, Фессалия, Греция: *Plesiogulo*, *Promeles*, *Promephitis*, *Ursavus* (Koufos, 2006). Отмечено присутствие *P. lartetii* по фрагменту черепа в сочленении с нижней челюстью. Позднее сведения о *Promephitis* Греции были пополнены находкой “cf. *P. lartetii*” из верхнего миоцена (MN12–13) местонахождения Криопиги (Lazaridis, 2015).

В 2009 г. было высказано предположение о высоком разнообразии пищевых объектов у *Promephitis* (Nagel, Koufos, 2009). На основании реконструкции структуры сообщества ископаемых Carnivora среднего туролия (верхний миоцен, MN12) о. Самос, Греция, было отмечено преобладание видов с выраженной хищнической специализацией (carnivorous, hypercarnivorous; Nagel, Koufos, 2009) – 11 из 16 видов (примерно 70% видов; Nagel, Koufos, 2009). Наряду с *Parataxidea*, *Promephitis* (*P. majori*) занимал относительно свободную (примерно 13% видов) нишу хищных животных мелких–средних размеров (3–10 кг) с гипокарниворной специализацией (Nagel, Koufos, 2009) в отсутствие находок костей конечностей из верхнемиоценовых отложений о. Самос для приблизительной реконструкции массы тела *Promephitis* была использована длина m1. Масса тела *Promephitis* из верхнемиоценовых местонахождений Китая, реконструированная с помощью произведения длины и ширины нижнего хищнического зуба, составляет 1–2 кг: среднее значение для *P. parvus* – 0.9 кг ($n = 9$); среднее значение для *P. hootoni* ($n = 10$) и *Promephitis* sp. ($n = 5$) – 1.9 кг (Deng, 2009). Реконструированные значения массы тела на основании длины и ширины m1 наиболее близки к таковым у современных представителей семейства со сходными размерами черепа (Nowak, 1991).

В 2011 г. известные границы ареала для *P. alexejewi* были существенно расширены благодаря новым находкам в Испании. Были описаны крупные фрагменты нижних челюстей и неполный M1 (местонахождение Вента-Дель-Моро; Montoya et al., 2011).

Позднее была описана находка M1 *P. cf. maeotica* из отложений мэотиса (верхний миоцен; средний туролий, MN12) местонахождения Морская-2, Россия (Тесаков и др., 2013). Этот экземпляр характеризуется продвинутыми чертами строения по сравнению с M1 у *P. maeotica* из Новоелизаветовки (Украина): высоким парастилем, наличием мезостилия, более короткой постпротокрыстой, отсутствием метаконуля (Тесаков и др., 2013).

В 2016 г. Д. Гераадсом и Н. Спасовым были описаны остатки *Promephitis* из верхнего миоцена местонахождений Калиманци (*P. lartetii*) и Хаджидимово (*P. lartetii*, *P. majori*), Болгария (Geraads, Spassov, 2016). *P. lartetii* был признан старшим синонимом *P. hootoni* (см. раздел 1.2.). Впервые были представлены данные анализа структур основания черепа *Promephitis*. Высоко расположенная ринальная борозда головного мозга подтвердила базальное положение *Promephitis* относительно других Mephitinae (sensu Geraads, Spassov, 2016) – *Conepatus*, *Mephitis*, *Mydaus* и *Spilogale* (Geraads, Spassov, 2016).

В 2017 г. А. Валенсиано указал на находку предположительно нового вида *Promephitis* из верхнего миоцена (верхний валлезий, MN10) местонахождения Батальонес III (Испания), с еще более примитивными признаками, чем у *P. pristinidens* (Valenciano, 2017). Однако подробного описания строения этой находки приведено не было.

В том же году была описана находка р4 *P. maeotica* из мэотических отложений (верхний миоцен, верхний валлезий – нижний туролий, MN10–11) Северного Кавказа, местонахождение Гавердовский, республика Адыгея, Россия (Tesakov et al., 2017). Для строения зуба было отмечено плезиоморфное состояние относительно *P. maeotica* из туролия Европы: отсутствие переднего добавочного бугорка, развитый лингвальный цингулюм.

В 2018 г. были описаны первые находки Mephitidae из Восточной Сибири – из верхнего миоцена местонахождения Таралык-Чер, Тува, Россия (Гимранов, Лавров, 2018). Находки черепного и посткраниального материала определены как *Promephitis* sp. Эта форма имеет большее родство с видами из Китая, чем из Европы (Гимранов, Лавров, 2018). Форма из Тувы обладает сходными апоморфными признаками с *P. qinensis* и *P. parvus*: отсутствием изгиба нижней челюсти под венечным отростком и наличие борозды массетерной впадины, разделяющей ее на две части. Данная находка характеризует расширение границы ареала вида на север в позднем миоцене Азии.

1.4. Характеристика рода *Promephitis*

1.4.1. Общие сведения о роде *Promephitis*

Скунсы рода *Promephitis* Gaudry, 1861 – мелкие хищные млекопитающие размером от горноста, *Mustela erminea* (Linnaeus, 1758) в случае *P. parvus* (L1, кондилобазальная длина черепа – 43.7 мм) до харзы, *Martes flavigula* (Boddaert, 1785) в случае *P. maxima* (L1 – 91 мм). Также *P. maxima* сопоставим по размерам с *Mydaus* (L1 – 82–101; $n = 5$; Davis, 1961; Hwang, Lariviere, 2003). *Promephitis* – наиболее известный и широко распространенный род Mephitidae в Старом Свете. Он является характерным компонентом позднечетвертичной фауны Евразии. Стратиграфический интервал рода *Promephitis* охватывает период 8.2 млн лет: с раннего валлезия (MN9, 11.6 млн л.н.) по поздний русциний (MN15, 3.4 млн л.н.; He, Huang, 1991; Morales et al., 1999; Wang, Qiu, 2004; Deng et al., 2013).

Самые ранние находки *Promephitis* Европы известны из местонахождения Кан-Льобатерес (бассейн Валлес-Пенедес, северная Испания; ранний валлезий, MN9; *P. pristinidens*). Первое появление представителей рода в Азии достоверно фиксируется в раннем бахэ (ранний валлезий, MN9–10) Китая: *P. qinensis* (Шэньси, Вандайфулян) и *P. parvus* (Ганьсу, Дашенгоу; Wang, Qiu, 2004). Представители рода также известны из отложений верхнего миоцена Казахстана (Аубекеров, Аубекерова, Лычев, 1970; Шпанский, Иванцов, 2005).

Основываясь на публикациях последнего десятилетия о палеозоогеографии таксона, можно достаточно обоснованно предполагать центром происхождения рода юг Европы (Wang, Qiu, 2004; Valenciano, 2022). Достоверные находки самых поздних представителей *Promephitis* датируются веком гаочжуан (ранний плиоцен; MNU12; MN14–15) Китая: *P. “alexejewi”* (sensu Teilhard de Chardin, Leroy, 1945; Wang, Qiu, 2004) из нижнего русциния Юйшэ (Шаньси; нижний плиоцен; MN14) и *Promephitis* sp. из верхнего туролия – нижнего русциния Шилидун (Ганьсу, уезд Гуанхэ; нижний миоцен – верхний плиоцен; MN13/14; Deng et al., 2013). Геологический возраст находки *P. maxima* из заполнения трещины в известняке на горе Дахэйшан (Китай, Цзяньсу) был предварительно датирован поздним плиоценом – 3–3.5 млн л.н. (He, Huang, 1991). Сложность уточнения его возраста связана с отсутствием сопутствующей фауны. Однако по морфологии черепных признаков (апomorphicное состояние), было предложено датирование находки более поздним возрастом по сравнению с известными находками рода в Китае – поздним гаочжуаном (ранний–поздний плиоцен; MNU13; поздний русциний, MN15; Wang, Qiu, 2004).

Морфология черепа и зубов *Promephitis* отличается от представителей Mephitinae следующими прогрессивными признаками: короткий и широкий лицевой отдел черепа; мозговой

отдел укорочен; базальный цингулом клыков сильно развит; длина ряда премоляров укорочена; широкая стилирная полка M1 (Pilgrim, 1933a; Geraads, Spassov, 2016). В отличие от современных сунсов *Promephitis* обладает следующими архаичными чертами строения черепа: массивной скуловой дугой; глубокой поддуговой ямкой (*fossa subarcuata*); высоко расположенным угловым отростком нижней челюсти; неглубокой массетерной впадиной нижней челюсти. *Promephitis* отличается от Mephitinae примитивным строением коры головного мозга (реконструированное): все борозды неглубокие; небольшие обонятельные луковицы слабо отделены от больших полушарий головного мозга; крестообразная борозда (*sulcus cruciatus*) и заткрестообразная борозда (*sulcus postcruciatus*) развиты очень слабо; нечеткая сильвиева борозда, короткая надсильвиева борозда и почти прямая латеральная борозда (Radinsky, 1973; Geraads, Spassov, 2016).

Наиболее контрастным отличием зубной морфологии *Promephitis* от неогеновых Mephitidae Евразии и Северной Америки является сравнительно плоский выступ протокона и высокий гипокон P4 (Geraads, Spassov, 2016). Нижний хищнический зуб у *Promephitis* длиннее ряда премоляров в отличие от *Mesomephitis*, *Miomephitis* и *Nannomephitis* (Dehm, 1950; Kretzoi, 1952; Petter, 1963). По сравнению с Mephitinae и линией неогеновых североамериканских Mephitidae, обладающих рядом признаков гиперплотоядной специализации, вырезка талонида m1 у *Promephitis* очень узкая (Wang, Qiu, 2004).

1.4.3. Таксономия *Promephitis*

1.4.3.1. Таксономический состав *Promephitis*

К настоящему времени описано 12 видов *Promephitis*: *P. alexejewi*, *P. brevirostris*, *P. gaudryi* (= *Trocharion albanense*), *P. lartetii* (= *P. hootoni*), *P. maeotica*, *P. majori*, *P. malustenensis* (= *P. rumanus*), *P. maxima*, *P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*. Два вида описаны из местонахождений Европы и Азии: *P. alexejewi* описан из верхнего туролия – раннего русциния Китая (MNU11–12, верхний баодэ – гаожуан; MN13–14, Эртемте, Внутренняя Монголия) и верхнего туролия Испании (MN13, Вента-Дель-Моро; Montoya et al., 2011); *P. maeotica* – из верхнего валлезия – верхнего туролия Северного Причерноморья (MN10–13; Алексеев, 1915; Крокос, 1939; Тесаков и др., 2013), верхнего валлезия – нижнего туролия Северного Кавказа (MN10–11; Гавердовский, Адыгея, Россия; Tesakov et al., 2017) и среднего – верхнего туролия Китая (MN12–13?; Внутренняя Монголия; Zdansky, 1937). Число эндемичных видов в Европе (пять видов) и Азии (пять видов) одинаково. Исключительно европейское распространение (т.е.

эндемичное) имели *P. gaudryi* (Франция; MN9), *P. lartetii* (Балканский полуостров; MN11–12), *P. majori* (Балканский полуостров; MN12), *P. malustenensis* (Румыния; MN15) и *P. pristinidens* (Испания; MN9–10). Виды *P. brevirostris* (Армения; MN13), *P. hootoni* (MN11–12 Турции, MN11–12 Китая), *P. maxima* (Китай; MN15?), *P. parvus* (Китай, MN9–12) и *P. qinensis* (Китай, MN9–10) были распространены только в Азии.

Самостоятельность нескольких видов подвергается сомнению (см. раздел 1.2.3.2.). Например, согласно мнению Л. Верделина валидными могут быть только четыре вида из позднего миоцена Европы: *P. pristinidens*, *P. maeotica*, *P. lartetii* и *P. brevirostris* (Werdelin, 1996). В то же время, Л. Гинзбург (Ginsburg, 1999) признавал валидными три вида: *P. gaudryi*, *P. pristinidens*, и *P. lartetii* (в который он также включил находки *P. majori* с Самоса и *P. maeotica* из Новоелизовки). Ш. Ван и Ж. Чу (2004) выделяли в териофауне Азии пять видов: *P. alexejewi*, *P. maxima*, *P. hootoni*, *P. parvus*, *P. qinensis*, а также форму “*P. minutus*”, известную по двум m1. После расширения географии находок известных видов таксономический состав был пересмотрен Д. Гераадсом и Н. Спасовым (2016): *P. hootoni* признан младшим синонимом *P. lartetii*; *P. alexejewi*, *P. brevirostris*, *P. malustenensis* и *P. pristinidens* отмечены как таксономически проблематичные; *P. gaudryi* был исключен из состава рода и семейства.

Суммируя эти представления, можно заключить, что в составе *Promephitis* признают шесть валидных видов: *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. majori*, *P. maxima*, *P. parvus* и *P. qinensis* (Geraads, Spassov, 2016). Трансконтинентальное (евразийское) распространение обнаруживается только для вида *P. lartetii*. Наибольшее видовое разнообразие *Promephitis* отмечается в Восточной Азии (6 видов): *P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica* и три вида, эндемичных для региона – *P. maxima*, *P. parvus*, *P. qinensis*.

Самые короткоживущие (с узким стратиграфическим интервалом) представители рода – *P. lartetii* (Китай, Балканский полуостров; MN11–12) и *P. qinensis* (Китай, MN10; Pilgrim, 1933a; Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Остатки *P. alexejewi* (Испания и Китай; MN9–14), *P. parvus* (Китай; MN9–12) и *P. maeotica* (Северное и Восточное Причерноморье; MN10–13) встречаются в более широком стратиграфическом интервале. Тем не менее, присутствие *P. alexejewi*, вида с прогрессивными зубными признаками, в MN9–10 Центральной Азии требует подтверждения (Аубекеров и др., 1970; Савинов, 1972).

1.4.3.2. Проблемы систематики *Promephitis*

Многие роды ископаемых Merphitidae известны по небольшому числу представителей (см. раздел 1.4.2.). Видовое разнообразие у *Promephitis* составляет 12 видов, из которых 6 может быть несомненно признано валидными (см. Главу 3). Самостоятельность части описанных видов вызывает сомнения у многих исследователей в связи с их анатомической неполнотой и немногочисленностью, а также невысоким таксономическим рангом ряда морфологических признаков, используемых в описаниях.

Изучение голотипа типового вида позволило отнести его к Merphitidae. При этом черепные признаки *P. lartetii* описаны недостаточно подробно для детального сравнения с современными представителями семейства. Тем не менее, *Promephitis* не рассматривались в качестве родственной формы сунгов Нового Света (Schlosser, 1902). Сравнительный анализ морфологии зубной системы голотипа затруднен= разрушенными антеробуккальной частью P4 и метастильной части M1 (рис. 1.3; Petter, 1963), а также деформацией талонида m1 по линии поперечной трещины (рис. 1.3). Отсутствие P2 у типового экземпляра *P. lartetii* обозначено как видоспецифичный признак согласно предположению о возможной принадлежности окклюзирующего с ним р3 к молочной генерации зубов. Форма черепа сильно деформирована латеромедиальным сжатием образца (рис. 1.3). Эти дефекты морфологической целостности не были отмечены в описании материала и на приведенных рисунках (Gaudry, 1861, 1862, Т. VI, рис. 6, 7). В связи с упомянутыми неточностями описания и изображения голотипа *P. lartetii* (рис. 1.4) в более поздних исследованиях отсутствует сравнение новых представителей рода с типовым видом (Wang, Qiu, 2004; Montoya, 2011). Необходимость ревизии видового описания *P. lartetii* неоднократно подчеркивалась исследователями (Petter, 1963; Wang, Qiu, 2004; Тесаков и др., 2013).

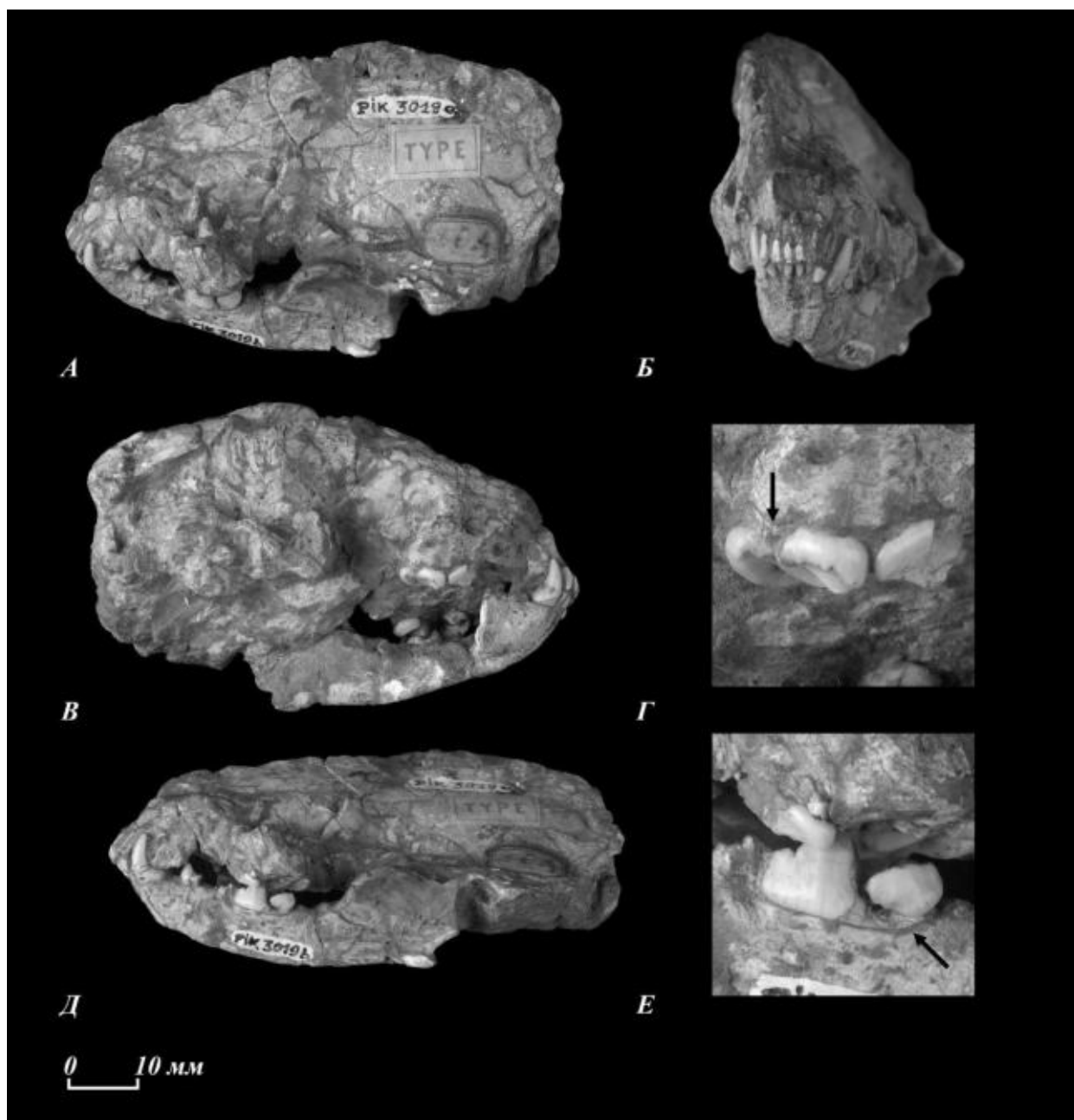


Рис. 1.3. Голотип *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 (колл. MNHN F PIK, № 3019; верхний миоцен, средний туролий, MN12; Пикерми, Греция; MNHN = [изображения], URL: <https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/f/item/pik3019a> (дата обращения: 11.08.2022)): *A* – с левой стороны; *B* – с передней стороны; *B* – с правой вентролатеральной стороны; *Г* – правые P4–M1 с вентролатеральной стороны, трехкратное увеличение; *Д* – с левой стороны; *E* – левый m1 с латеральной стороны, трехкратное увеличение; черные стрелки указывают на скол задней части буккальной стенки правого M1 (*Г*) и трещину на левом m1 (*E*).

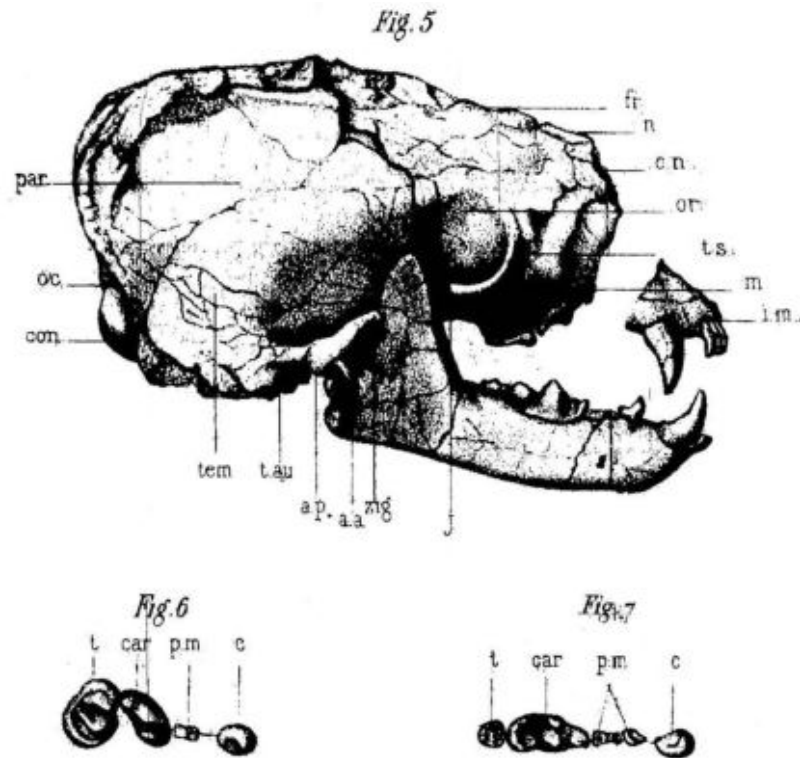


Рис. 1.4. Прорисовка голотипа *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 (колл. MNHN-PIK, № 3019; верхний миоцен, средний туроллий, MN12; Пикерми, Греция; Gaudry, 1862, Т. VI): *fig. 5* – череп в сочленении с нижней челюстью; *fig. 6* – правый верхний зубной ряд; *fig. 7* – реконструированный правый нижний зубной ряд.

Неверная интерпретация строения зубного ряда голотипа *P. lartetii* на рисунке (рис. 1.4) неоднократно становилась причиной ошибочности выделения диагностических признаков при описании новых видов. Так, в качестве единственных отличительных особенностей строения *m1* у *P. gaudryi* от такового у *P. lartetii* указаны форма зуба (выпуклая внутренняя стенка и прямая внешняя) и заднее смещение метаконида (Schlosser, 1902). Однако в настоящее время такое строение считается типичным для всех представителей рода. В отсутствии иных отличий, выделение *P. gaudryi* представляется необоснованным. Выделение нового вида по единственной находке *m1* многими авторами считается недостаточно обоснованным (Алексеев, 1915; Petter, 1963; Robles et al., 2010). Ф. Мэйджор (Major, 1903) отметил замкнутость бассейнов тригонида и талонида: наличие гребня между параконидом и метаконидом, замыкающим бассейн тригонида с лингвальной стороны, а также высокий гребень в области талонидной вырезки *m1*. На основании этих признаков, он указал на сходство *P. gaudryi* и *Trocharion albanense* из верхнего астарация (средний миоцен; MN7/8) Ла-Грив-Сент-Альбан (la Grive-Saint-Alban; Франция). При этом находка *m1* из Мельхингена отличалась тонкими корнями и отсутствием замкнутого

бассейна тригонида (“anterior pit”; Major, 1903). Позже отличия в развитии этих признаков у экземпляров из Ла-Грив-Сент-Альбан и Мельхингена были опровергнуты (Pilgrim, 1933b; Helbing, 1936). Г. Пилгрим (1933) признал *P. gaudryi* невалидным и синонимизировал его с *T. albanense*. С момента первого описания рода *Trocharion* его таксономическое положение долгое время оставалось недостаточно обоснованным (Major, 1903; Pilgrim, 1933; Petter, 1976). Однако с появлением более анатомически полных находок этого рода его таксономический статус был уточнен – в настоящее время *Trocharion* рассматривают в составе подсемейства Leptarctinae (Mustelidae; Qiu, Schmidt-Kittler, 1982; Robles et al., 2010). Одним из главных отличий *Trocharion* от Mephitidae являются двукорневые m1–m2 (для Mephitidae характерно наличие добавочных корней на m1 и однокорневой m2; Helbing, 1936). Это указывает на различный характер нагрузок на эти зубы, на отличия в их функциональном значении у этих таксонов.

P. maeotica известен по наибольшему количеству находок среди представителей рода, описанных в XX в. В обзоре морфологии первых находок приводятся те же отличия в форме m1 (выпуклая внешняя стенка и прямая внутренняя) и заднем смещении метаконида, как и для *P. gaudryi* (Алексеев, 1915). Помимо этого, упомянуты различия в высоте черепа (низкий череп), зубной формуле (наличие P2), ширине лингвального выступа P4 (более широкий; за неимением морфометрических данных о ширине P4, определено по рисунку), размере m1 (более длинный; Алексеев, 1915). Для M1 *P. maeotica* А.К. Алексеевым (1915) также обозначена меньшая длина буккальной стенки, чем у голотипа *P. lartetii*. Принимая во внимание проблему неточности описания голотипов *P. lartetii* и *P. gaudryi*, самостоятельность *P. maeotica* также представляется сомнительной. Несмотря на обнаружение новых находок вида (Zdansky, 1937; Крокос, 1939), диагностические признаки не были уточнены, а типовая коллекция (колл. ПИН, № 355) не получила ревизии.

Неполнота описания голотипа *P. lartetii* и неточность его рисунка также повлияли на нерелевантный выбор диагностических признаков для типового материала *P. alexejewi* (Schlosser, 1924). Архаичная морфология (simple structure; пояснение в тексте работы не предоставлено) P4 и M1 у *P. lartetii* была отмечена как контрастное отличие морфологически сходных *P. alexejewi* и *P. maeotica* от типового вида (Schlosser, 1924). В числе общих признаков *P. maeotica* и *P. alexejewi* М. Шлоссером впервые отмечено сильное развитие буккального цингулида m1 – редкого признака среди *Promephitis*. В число приведенных отличий *P. alexejewi* от *P. maeotica* входят большие размеры зубов и грацильные таранная кость и трубчатые кости (тонкие диафизы) задней конечности: бедро, большая берцовая кость, плюсневые кости II–III, фаланги пальцев (Schlosser, 1924). Идентификация находок костей посткраниального скелета мелких хищных из Эртемте и Улан-Хурэ как принадлежащих *P. alexejewi* представляется недостаточно обоснованной из-за

отсутствия сравнения строения с соответствующими элементами скелета у ископаемых и современных представителей семейства. В более поздних работах сравнение находок посткраниального скелета *Promephitis* не проводились.

В начале XX в. описано сравнительно большое число новых находок типового вида – *P. lartetii* (Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016). Г. Куфос отметил большее сходство *P. lartetii* и *P. hootoni*, чем предполагалось Шеньюреком (1956): в размере зубов, пропорциях m1; в отношении развития надглазничных отростков им была установлена высокая изменчивость (очевидно связанная с онтогенетическими изменениями). Гераадсом и Спасовым (2016) была установлена большая степень сходства размеров, строения черепа, зубов и нижних челюстей балканских *P. lartetii* и *P. hootoni* Турции и Китая, после чего *P. hootoni* был признан младшим синонимом *P. lartetii*. Для *P. lartetii* и *P. majori* были уточнены различия в длине черепа и его высоте.

П. Тейяр де Шарден при описании нового материала *P. alexejewi* из Юйшэ (верхний миоцен – нижний плиоцен, MN12–14) включил в состав вида находку *P. cf. maeotica* (Zdansky, 1937) из Баодэ (Teilhard de Chardin, 1945). Позже, это таксономическое решение было поставлено под сомнение – находка была идентифицирована как *P. hootoni* (Wang, Qiu, 2004). Тейяр де Шарден (1945) также полагал возможным отнесение находки фрагмента нижней челюсти с талонидом m1 *Trochictis minutus* Schlosser, 1924 (Mustelidae) к *Promephitis* на основании морфологического сходства и недостаточного обоснования реконструкции размера зуба, проведенного Шлоссером (1924). Это решение поддержали Ш. Ван и Ж. Чу (2004) – ими было впервые применено название “*Promephitis minutus*” по отношению к описанному ранее фрагменту нижней челюсти с m1, а также к неописанной находке m1 из Эртемте (Fahlbusch et al., 1983). С появлением первых находок этого вида в Европе (Испания, Вента-дель-Моро), была предложена синонимизация *P. cf. maeotica* из среднего – верхнего туролия Янмугоу (Китай; MN12–13; Zdansky, 1939) и неописанного образца из верхнего туролия Эртемте (Китай, MN13; Fahlbuh, Qiu, 1983) с *P. alexejewi* на основании больших размеров m1 и его грацильности (Montoya et al., 2011). Некоторые авторы считают эти признаки недостаточными для видовой диагностики *Promephitis* (Geraads, Spassov, 2016).

P. malustenensis характеризуется контрастными морфологическими отличиями в строении нижней челюсти по сравнению с другими представителями рода: длина горизонтальной ветви нижней челюсти и длина ряда премоляров сильно превышали таковые у других известных *Promephitis* (Simionescu, 1930). Одним из признаков, указывающим на принадлежность *P. malustenensis* к *Promephitis*, был сокращенный ряд премоляров. Однако отсутствие лунок на нижней челюсти при наличии диастемы в ряде щечных зубов может быть результатом их

зарастания костной тканью в ходе регенерационных процессов после утери зуба (Pilgrim, 1933b). Это мнение находит весомое подтверждение фактом неполного закрытия лунок альвеол р4 у экз. AICUPM-734-SM-12 (Kargopoulos et al., 2024, рис. 9). Похожие следы заращения альвеол щечных зубов костной тканью обнаруживаются на нижних челюстях современных *Mephitis mephitis* (экз ЗММУ, № S-69439; Hall, 1940, Т. VII, рис. 1, 2). Тем не менее, при сходном строении m1 с *Promephitis*, длинная нижняя челюсть *P. malustenensis* могла быть интерпретирована как архаичный признак (Pilgrim, 1933b). Однако позже родовое определение находки было опровергнуто в связи с отличающимся строением m1, более характерном для Galictinae – энтоконид полностью редуцирован (Mustelidae; Kargopoulos et al., 2024).

Голотип *P. majori* (этот вид – самый мелкий представитель *Promephitis* в Европе) характеризуется небольшими затылочными мыщелками и выпуклым сводом черепа позади сильно развитых заглазничных отростков (Pilgrim, 1933b). Диагностические признаки верхнего зубного ряда у этого вида: отсутствие P1 и P2; сильно развитый парастиль P4; приблизительно равные по длине P4 и M1; поперечно (во фронтальной плоскости) узкий M1; отсутствие буккального цингулюма m1; наличие изгиба вентрального края нижней челюсти позади уровня m2 (Pilgrim, 1933b). Сходство по форме M1 с современными *Mephitis*, реконструкция сильно развитого парастилья на P4 с разрушенным передним краем (Pilgrim, 1933b, рис. 4), а также следующее из этого заднее смещение лингвального выступа верхнего хищнического зуба повлияли на признание зубной системы *P. majori* как наиболее эволюционно прогрессивной среди представителей рода (Petter, 1963). Однако выделенные Г. Пилгримом (Pilgrim, 1933b) признаки вызвали сомнения (Koufos, 2006). Ряд авторов рассматривал различия черепных, нижнечелюстных и зубных признаков *P. lartetii*, *P. majori* и *P. maeotica* как проявление внутривидовой изменчивости *P. lartetii* (Bernor et al., 1996: Т. 10.2; Werdelin, 1996; Ginsburg, 1999). Однако с появлением новых находок *P. majori* его видоспецифичные признаки были уточнены: малые размеры; высокий и узкий затылочный отдел черепа; короткая нижняя челюсть (Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016). Признак сильного развития парастилья P4, предположенный Пилгримом (Pilgrim, 1933b) для зуба голотипа *P. majori* (на разрушенных P4), не подтвердился при анализе строения целого зуба у находки этого вида из верхнего миоцена (MN11) местонахождения Хаджидимово (Болгария; Geraads, Spassov, 2016).

Проблемы неточных видовых описаний и вытекающих из них ошибок сравнительного анализа черепной морфологии для представителей рода в первой половине XX в. оказали существенное влияние на развитие современных представлений о систематике *Promephitis*. Одна из главных проблем систематики рода – слабая дифференциация черепных и зубных признаков для трех видов *Promephitis* крупного размера: *P. hootoni*, *P. maeotica*, *P. lartetii* (Тесаков и др.,

2013; Geraads, Spassov, 2016; Tesakov et al., 2017). Изначально следующие морфологические отличия *P. hootoni* от *P. lartetii* были признаны значимыми: сильно развитые заглазничные отростки; наличие P2/p2; P4 короче M1; длинный относительно неширокий M1; наличие изгиба нижней челюсти позади m2; короткая диастема c1–p3; сдвинутый назад метаконид m1; расположенный на подъеме восходящей ветви нижней челюсти m2 (Şenyürek, 1956; Bonis, 2005). Однако сохранность передних премоляров, размеры M1, форма нижней челюсти, длина заклыковой диастемы, заднее смещение метаконида m1, положение m2 и некоторые другие особенности строения голотипа типового вида *Promephitis* могли являться следствием плохой сохранности и ошибочной интерпретации морфологии на рисунке (Gaudry, 1862, Т. VI, рис. 6, 7). Таксономическое значение морфологических различий этих трех крупных *Promephitis* туропия Евразии требует уточнения.

Несмотря на большое число выделенных различий в черепных и зубных признаках, М. Шеньюрек предполагал близкое родство *P. majori* и *P. hootoni* (Şenyürek, 1954). Он считал размеры гипокона P4 и положение резцов нижней челюсти наиболее таксономически значимыми различиями морфологии этих видов (Şenyürek, 1954). Шеньюрек предполагал происхождение *P. majori* и *P. hootoni* от общей предковой формы, населявшей территорию между о. Самос и Малой Азией в раннем понтическом или позднем сарматском времени в отсутствие островной изоляции (Şenyürek, 1954).

В 2004 г. были подробно описаны обильные сборы *P. hootoni* из Китая (Wang, Qiu, 2004). Среди описанного материала впервые представлены целые черепа этого вида. Однако, как отмечается авторами описания, сравнение с голотипом *P. hootoni* проводилось исключительно по его описанию (Wang, Qiu, 2004, p. 728). Материал по *P. lartetii* также не использовался при сравнительном анализе (Wang, Qiu, 2004).

Изначально для *P. lartetii* и *P. hootoni* отмечалось существенное морфологическое сходство: размеры паракона и гипокона P4; длина протокона M1; высота нижней челюсти на уровне середины m1; вертикально ориентированный венечный отросток с округлой вершиной; сохранение заднего базального бугорка c1 (Şenyürek, 1956; Bonis, 2005). Идентичность черепных и зубных признаков этих видов была установлена только после анализа морфологии более поздних находок *P. lartetii* (Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016).

P. brevirostris обладает несомненными признаками поздних *Promephitis*: крупные размеры, слабо выраженные надаглазничные отростки, редукция ряда премоляров, длинный ряд m1–m2 (Меладзе, 1967). Однако предложенный Меладзе (1967) набор диагностических признаков сомнителен для выделения нового вида: сокращенный ряд резцов I2–I3 (I1–I2; по

Meladze, 1967), длина m1–m2 больше половины длины нижнего зубного ряда (Geraads, Spassov, 2016). Тем не менее, он рассматривается его как самостоятельный вид с высокоспециализированной зубной системой (Wang, Qiu, 2004).

P. maxima (MN15) представлен хорошо сохранившимся полным черепом (He, Huang, 1991). Его строение описано очень кратко, а степень детализации приведенных рисунков недостаточна для корректной оценки состояния зубных признаков. Тем не менее, некоторые признаки характеризуют его как наиболее прогрессивного представителя рода: крупные размеры зубов и черепа; редуцированные надглазничные отростки; широкий заглазничный перехват; большая дистанция между надглазничными отростками; высокий венечный отросток, расположенный почти под прямым углом к линии зубного ряда (tall and erect ascending ramus), редукция P2 и p2, а также наличие нескольких бугорков на m1 (Wang, Qiu, 2004). Существует мнение о его близком родстве с *P. alexejewi* несмотря на отсутствие его полных краниальных остатков (Wang, Qiu, 2004). Эта гипотеза основана на сходстве в строении m1 (большие размеры и сложная бугристость энтокониды).

P. pristinidens (MN9-10) описанный Петтером (Petter, 1963), обладает самым архаичными чертами строения P4–M1 для рода: слабое развитие бассейна протокона P4, узкий выступ буккального цингулюма (стилярная полка) M1, слабо развитый гипокон M1 (Petter, 1963; Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Однако этот вид не имеет выраженных синапоморфий с другими представителями *Promephitis* для подтверждения его родственных связей (Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Тем не менее, допускается, что узкий лингвальный выступ протокона P4 у *P. pristinidens* может рассматриваться как морфологический предшественник для развития гипокона на лингвальном выступе у более поздних представителей рода (Wang, Qiu, 2004). Развитие выступа протокона близко к таковому у предполагаемых предковых форм Mephitini (sensu Geraads, Spassov, 2016) с конусообразным гипоконем P4 (Wang, Qiu, 2004). Такое состояние наблюдается для верхнего хищнического зуба у *Martinogale* и *Buisnictis* (Wang et al., 2005, 2013).

P. parvus и *P. qinensis* составляют группу представителей базального уровня рода в Китае (Wang, Qiu, 2004). *P. parvus* известен по обширному материалу хорошей сохранности – анатомически почти целые черепа и нижние челюсти (Wang, Qiu, 2004). По строению черепа он позиционируется как самый примитивный *Promephitis*. *P. parvus* достаточно близок по строению зубов и размерам к *P. pristinidens* (Wang, Qiu, 2004). Благодаря детальному анализу зубной морфологии большой выборки *Promephitis* Китая установлена внутривидовая изменчивость некоторых черепных и зубных признаков у *P. hootoni* и *P. parvus*. В некоторых частях ареала *P.*

parvus (уезды Баодэ и Усян, провинция Шаньси) обнаружены находки относительно крупных особей с более продвинутыми чертами строения черепа и зубов: небольшим вздутием сосцевидных отростков; слабо вздутым парастилем M1; редуцированным антеролингвальным цинуглюмом M1 (Wang, Qiu, 2004). Ван и Чу (Wang, Qiu, 2004) объясняют это более поздним возрастом фауны Шаньси по сравнению с Хечжен. Для *P. hootoni* и *P. parvus* из Баодэ характерны более крупные размеры и продвинутые зубные признаки, чем у представителей видов из местонахождений провинции Ганьсу (Wang, Qiu, 2004).

P. qinensis рассматривается как вид с промежуточными размерами и степенью развития зубных и черепных признаков между *P. parvus* и *P. hootoni* (Wang, Qiu, 2004). Ван и Чу (Wang, Qiu, 2004) поместили его в основании филетической ветви *P. alexejewi*, *P. brevirostris*, *P. maeotica*, *P. maxima* и *P. hootoni*. Он сохраняет ряд плезиоморфий как *P. majori*: плоские лобные кости, слитный сагиттальный гребень, короткие резцовые отверстия, узкий лингвальный выступ P4 (Wang, Qiu, 2004). Однако *P. majori* отличается от филы, включающей *P. qinensis* и более поздних *Promephitis* более узкими нижними премолярами небольшого размера (рис. 1.5; Wang, Qiu, 2004, рис. 3).

До настоящего времени не было разработано филогенетической гипотезы, учитывающей полный состав известных валидных видов. Наиболее полная гипотеза о филогенетических связях внутри *Promephitis* включала таксон "*P. minutus*", а также все известные виды, но за исключением *P. parvus* и балканских *P. lartetii* (рис. 1.5; Wang, Qiu, 2004, рис. 3). В филогенезе *Promephitis* выделяют следующие эволюционные тренды преобразования структур: вздутие лобных костей, редукция заглазничных отростков, увеличение надбарабанного синуса за счет латерального расширения сосцевидных отростков, дорсовентральное уплощение черепа, удлинение костной трубки барабанного кольца, редукция передних премоляров, поперечное расширение задних премоляров (Wang, Qiu, 2004).

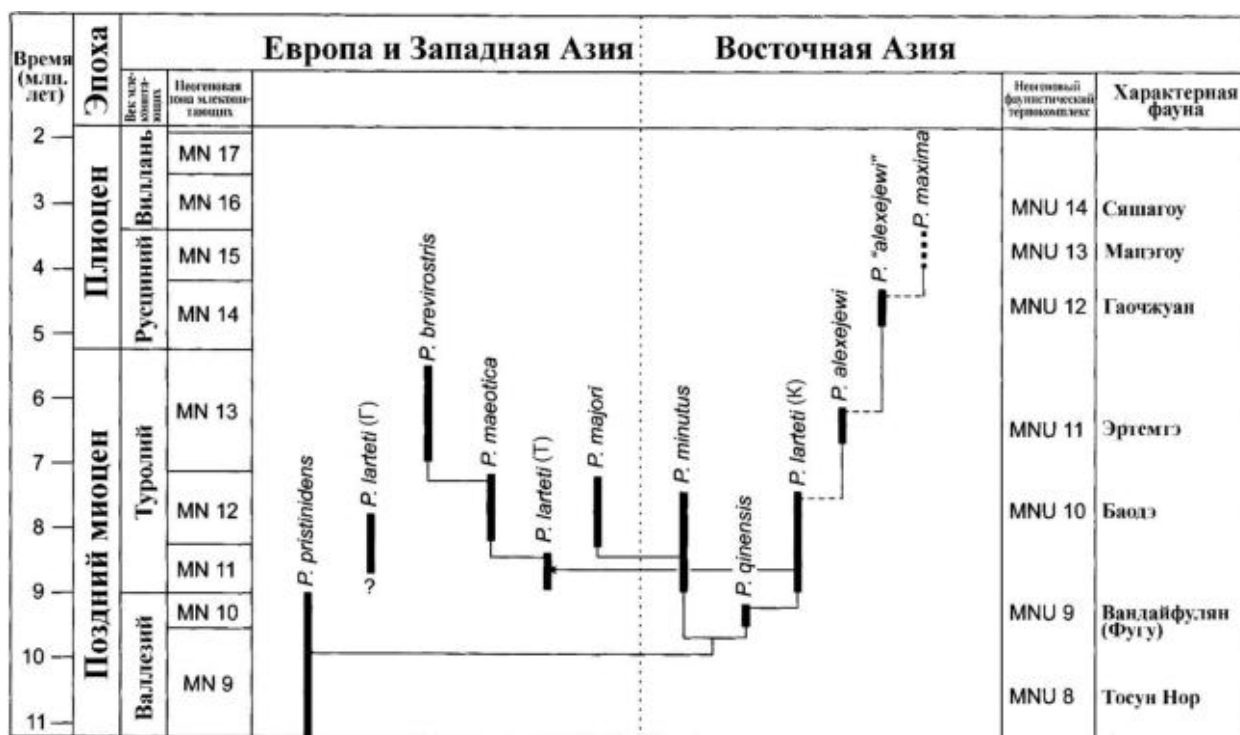


Рис. 1.5. Стратиграфическое распространение *Promephitis* Gaudry, 1861 в Евразии (по Wang, Qiu, 2004). Обозначения: (Γ) – Греция (Gaudry, 1861); (K) – Китай (Wang, Qiu, 2004); (T) – верхний миоцен Турции (Şenyürek, 1954).

Изучение филогенетических связей видов *Promephitis* затруднено с одной стороны редкостью находок и неясной степенью изменчивости признаков строения скелета внутри рода, с другой стороны – неполными видовыми описаниями. Особую проблему представляет несовершенство представлений о полярности морфологических признаков внутри семейства. Филогенетический анализ морфологии половины названных таксонов не может быть проведен адекватно в связи с анатомической неполнотой известных находок – не учитывается возможность мозаичного развития комплексов признаков в разных филетических ветвях. Для уточнения филогении рода, палеозоогеографического и стратиграфического распространения *Promephitis* необходим более детальный анализ скелетных признаков его представителей на серийном материале.

Глава 2. Материал и методы

2.1. Материал

В работе использованы материалы из коллекций следующих учреждений: Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН), Санкт-Петербург, Россия; Зоологический музей Московского государственного университета (ЗММУ), Москва, Россия; Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук (IVPP), Пекин, Китай; Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН), Москва, Россия; Палеонтологический музей Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины (NNPM-P), Киев, Украина.

Основной материал

Promephitis alexejewi Schlosser, 1924

Коллекция ЗИН; Молдавия, местонахождение Лучешты (рис. 2.1; прил. 1; верхний плиоцен; верхний русциний – нижний виллафранк, MN15–16a):

Экз. № 34846 – M1 (рис. 2.2).

Исследованный образец найден в 1959 г. на местонахождении Лучешты, Молдавия (сборы Л.И. Хозацкого, Зоологический институт АН СССР). Находки позвоночных из Лучешты относятся к молдавскому (MN15) и, очевидно, раннему урывскому (MN16a) фаунистическим комплексам (Nadachowski et al., 2006).

Коллекция IVPP; Китай, Шаньси, местонахождение Юйшэ (нижний плиоцен; нижний русциний, MN14; Гаожуан, MNU12).

Экз. № RV45025 (бывший V25.638) – фрагмент верхнечелюстной кости с P4–M1 и фрагмент нижней челюсти с p4–m1.

Promephitis lartetii Gaudry, 1861

Коллекция IVPP; Китай, Ганьсу, местонахождение Цяоцзя (Qiaojia, LX200047; верхний миоцен; нижний–средний туролий, MN11–12; верхний бахэ, MNU9–10).

Экз. № V0424 – череп в сочленении с нижней челюстью; экз. V0425 – череп в сочленении с нижней челюстью.

Коллекция IVPP; Китай, Ганьсу, местонахождение Шаньцзявань (Shanjiawan, LX200025; верхний миоцен; нижний–средний туроллий, MN11–12; верхний бахэ, MNU9–10).

Экз. № V13310 – череп.

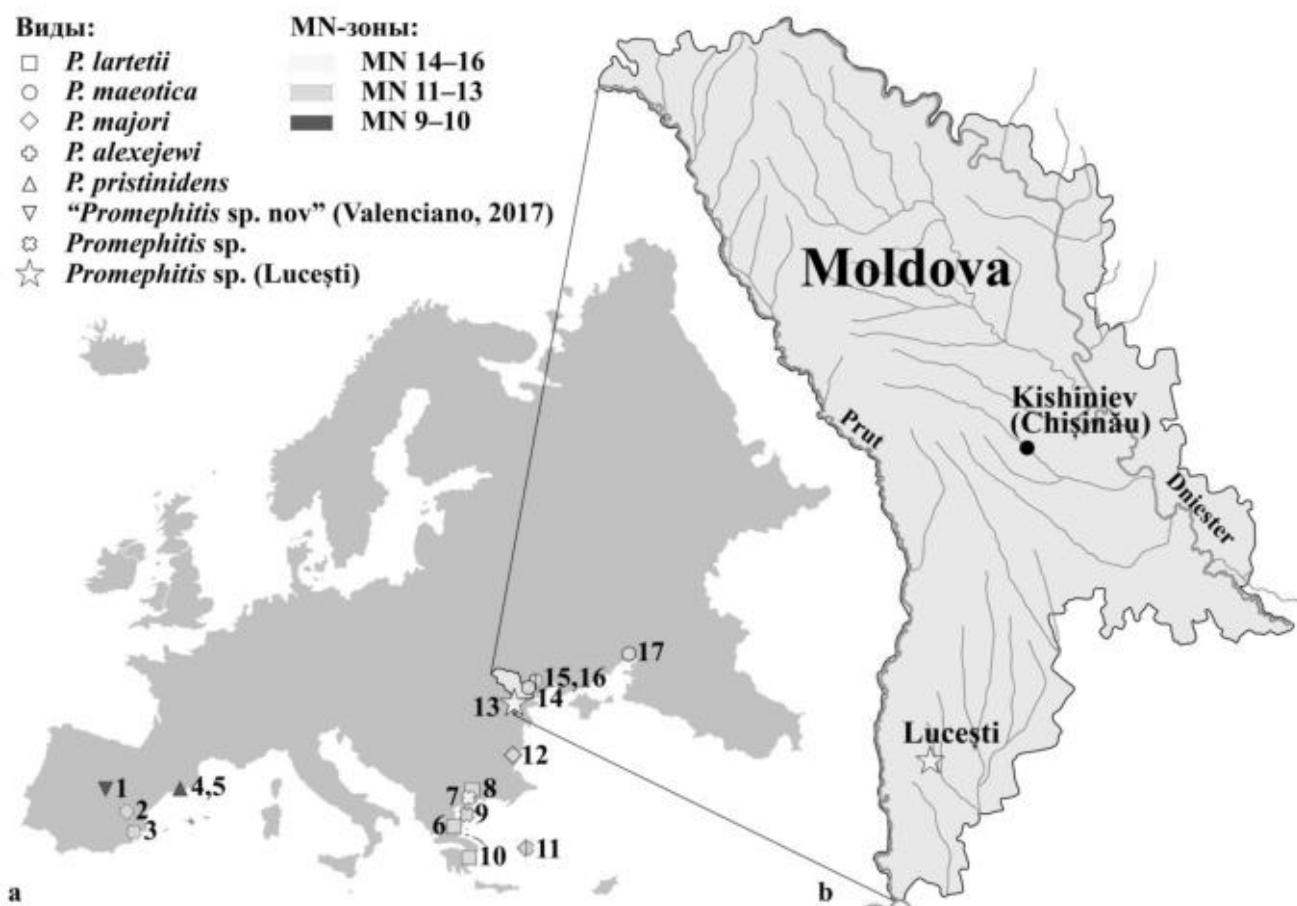


Рис. 2.1. Находки *Promephitis* в Европе: *а* – позднемиоценовые и плиоценовые местонахождения *Promephitis* в Европе; *б* – географическое положение местонахождения Лучешты. Обозначения: 1 – Батальонес III (Испания; поздний валлезий MN10; Valenciano, 2017); 2 – Вента-Дель-Моро (Испания; поздний туроллий, MN13; Montoya et al., 2011); 3 – Кревильенте 2 (Испания; ранний туроллий, MN11; Montoya, 1994); 4 – Виладекавальс, (Испания; поздний валлезий, MN10; Petter, 1963); 5 – Кан-Льобатерес (Испания; ранний валлезий, MN9; Morales et al., 1999); 6 – Периволаки (Греция; средний туроллий, MN12; Koufos, 2006); 7 – Марамена (Греция; русциний, MN13–14; Schmidt-Kittler, 1995); 8 –

Хаджидимово (Болгария; ранний туролий, MN11; Geraads, Spassov, 2016); 9 – Криопиги (Греция; срелний–поздний туролий, MN12–13; Lazaridis, 2015); 10 – Пикерми (Греция; средний туролий, MN12; Gaudry, 1861); 11 – о. Самос, неизвестное местонахождение (Греция; средний туролий, MN11–13; Pilgrim, 1933; Koufos, 2022); 12 – Калиманци (Болгария; ранний туролий, MN11; Geraads, Spassov, 2016); 13 – Лучешты (Молдавия; поздний русциний – ранний виллафранк, MN15–16a); 14 – Гребеники (Украина; верхний валлезий – ранний туролий, MN10–11b; Крокос, 1933); 15 – Новоелизаветовка (Украина; средний туролий, MN12; Алексеев, 1915); 16 – Кучурган (Украина; нижний русциний, MN14; Korotkevich, Topachevskii, 1986); 17 – Морская-2 (Россия; верхний туролий, MN13; Tesakov et al., 2013).

***Promephitis maeotica* Alexejew, 1915**

Коллекция ПИН, № 355; Украина, местонахождение Новоелизаветовка (рис. 2.1., 15; мэотис, верхний миоцен; средний туролий, MN12).

Экземпляры №№: 355/18 – пяточная кость, левая; 355/19 – плечевая кость, левая; 355/110 – дистальный конец левой плечевой кости; 355/111 – лучевая кость, правая; 355/119 – локтевая кость, правая; 355/1519 – череп с неполным зубным рядом; 355/1521 – фрагмент левой ветви нижней челюсти с c1, p3–m2; 355/1522 – фрагмент левой ветви нижней челюсти с p3–m2; 355/1523 – фрагмент левой ветви нижней челюсти с c1, p3–m2; 355/1524 – фрагмент правой ветви нижней челюсти с восходящей ветвью.

Коллекция NNPM-P; Украина, местонахождение Новоелизаветовка (рис. 2.1, 15; мэотис, верхний миоцен; средний туролий, MN12).

Экз. № 43.332 – череп с полным верхним зубным рядом: P4–M1 изучены по фотографиям.

***Promephitis parvus* Wang et Qiu, 2004**

Коллекция IVPP; Китай, Ганьсу, местонахождение Шаньчжуан (Shanzhuang, LX200027; верхний миоцен; верх нижнего валлезия – верхний валлезий; поздний MN9 – MN10; средний бахэ, MNU9).

Экз. № V13307 – полный череп в сочленении с фрагментом нижней челюсти с p3–m2.

Коллекция IVPP; Китай, Ганьсу, местонахождение Соншугоу (Songshugou, LX200030; верхний миоцен; средний–верхний туролий, MN12–13; баодэ, MNU10).

Экз. № V13308 – полный череп.

Коллекция IVPP; Китай, Ганьсу, местонахождение Цзиньчангоу (Jinchangou, LX200033; верхний миоцен; нижний–средний туролий, MN10–12; баодэ, MNU9–10).

Экз. № V13306 – череп с полным набором зубов верхней челюсти – I3, C1, P2–M1.

Коллекция IVPP; Китай, Ганьсу, местонахождение Цяоцзя (Qiaojia, LX200047; верхний миоцен; нижний –средний туролий, MN11–12; верхний бахэ, MNU9–10).

Экз. № V13309 – нижняя челюсть с c1, p3–m2.

***Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004**

Коллекция IVPP; Китай, Шэньси, местонахождение Вандайфулян (Wangdaifuliang; верхний миоцен; верхний валлезий, MN10; бахэ, MNU9).

Экз. № 13311 – череп с неполной нижней челюстью.

Коллекция ПИН, № 5126; Россия, Тува, местонахождение Таралык-Чер (верхний миоцен; средний–верхний туролий, MN12–13).

Экземпляры №№: 5126/234 – левая пяточная кость; 5126/248 – проксимальная часть правой локтевой кости; 5126/304 – фрагмент верхнечелюстной кости с P4–M1; 5126/794 – фрагмент черепа в сочленении с нижней челюстью; 5126/767 – фрагмент черепа в сочленении с фрагментом нижней челюсти; 5126/464, 793, 795–798 – фрагменты нижних челюстей; 5126/799 – p2; 5126/800, 801 – p3; 5126/802 – m2; 5126/803 – фрагмент верхнечелюстной кости и

предчелюстной кости с I2–C1; 5126/804 – M1; 5126/805 – фрагмент верхнечелюстной кости с P4–M1; 5126/806–808 – с1; 5126/809 – фрагмент талона P4.

Исследованный материал собран в 2007–2008 гг. на местонахождении Таралык-Чер, Тува, верхний миоцен (сборы А.В. Лаврова, ПИН). Местонахождение Таралык-Чер расположено вблизи г. Кызыл, на левом борту долины р. Малый Енисей. Костеносный слой находится в толще глин и алевроитов пролювиального генезиса. Наряду с остатками *Promephitis* были найдены остатки млекопитающих *Eomellivora ursogulo* (Orlov, 1948) (Лавров, Гимранов, 2018), *Adcrocuta eximia* (Roth et Wagner, 1854), *Moschus grandaevus* Schlosser, 1924 (Вислобокова, Лавров, 2009), *Cleuastochoerus tuvensis* Vislobokova, 2009, *Tragoreas* sp., *Protoryx tuvaensis* Dmitrieva et Serdyuk, 2011, многочисленные находки *Chilotherium* sp.

Сравнительный материал

В работе был использован черепной материал современных представителей Mephitidae из коллекции ЗИН (*Conepatus leuconotus* Lichtenstein, 1832, экз. ЗИН, № 224; *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820), экз. ЗИН, №№ 32794, 100500) и ЗММУ: *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776) (экз. ЗММУ, №№ S-29153, S-38105, S-53460, S-65664, S-69439, S-95827, S-105140, S-135740, S-182630), *Me. macroura* Lichtenstein, 1832 (= *M. vittata* Lichtenstein, 1832; экз. ЗММУ, № S-93385) *Conepatus chinga* (Molina, 1782) (экз. ЗММУ, №№ S-159363, S-161367, S-161368), *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, №№ S-105438, S-656666).

Для исследования морфологии слухового отдела черепа были использованы следующие черепа Mephitidae: *Conepatus chinga* (Molina, 1782) (экз. ЗММУ, №№ S-159363, S-161368), *Conepatus leuconotus* (экз. ЗИН, № 224), *Mephitis mephitis* (экз. ЗММУ, №№ S-53460, S-105140), *Mydaus javanensis* (экз. ЗИН, №№ 32794, 100500), *Spilogale putorius* (экз. ЗММУ, №№ S-105438, S-656666). Также изучена слуховая область черепов некоторых современных представителей Musteloidea: *Ailurus fulgens* (Ailuridae; экз. ЗММУ, №№ S-61304, S-191851), *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, № S-12961), *Martes martes* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, № S-45147), *Martes foina* Erxleben, 1777 (личная коллекция), *Meles meles* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, № S-6328), *Melogale* sp. (экз. ЗММУ, № S-77184), *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) (экз. ЗММУ, №№ S-3985, S-6821), *Procyon lotor* Linnaeus, 1758 (экз. ЗММУ, № S-95930), *Taxidea taxus* Schreber, 1777 (экз. ЗММУ, № S-95805).

Для исследования посткраниального скелета был использован следующий материал: *Mephitis mephitis* – экз. ЗММУ, № S-69439 (локтевая, лучевая, таранная и пяточная кости); *Conepatus leuconotus* – экз. ИПЭЭ, № 3032; *Meles meles* – экз. ЗММУ, № S-6328.

2.2. Методы исследования

2.2.1. Изучение внешнего строения черепа и зубов

При описании зубов использовалась общепринятая терминология морфологических структур (Van Valen, 1966; Kay, Hiiemae, 1974; Lange-Badre, 1979; Smith, Smith, 2001). Под стилирной полкой M1 (часть зуба лабиальнее паракона и метакона) подразумевается структура, традиционно называемая у представителей *Promephitis* лабиальным, или буккальным, цингулюмом M1 (рис. 2.2). Эта структура не имеет окклюзии с m1. По строению и функции она аналогична стилирной полке *Eulipotyphla*, архаичных *Carnivora* и *Creodonta*. Большой передний бугор с четко определяемым положением является парастилем. Буккальный цингулюм стилирной полки разделен на две части. Его передняя часть расположена позади парастилия. Она имеет вид длинного продольного гребня. На ее поверхности выделяется несколько цингулярных бугорков. Два наиболее развитых бугорка определяются на заднем конце переднего сегмента (мезостиль) и в передней части заднего сегмента (постмезостиль). Бугорок, расположенный в задней части постпротокрысты M1 определяется как метаконуль. Эта структура в строении моляра *Promephitis* была впервые выделена Е. Петтером (Petter, 1963). Лингвальный гребень паракона соединяется с буккальным гребнем протокона; вместе они образуют подобие лофа (Арасланов, Лавров, 2024).

Бассейн гипокона M1 зачастую соединен с желобком антеролингвального цингулюма. Эти структуры формируют непрерывный лингвальный желоб. Среди новых структур также выделены лингвальный добавочный гребень протокона и буккальный добавочный гребень гипокона. Оба гребня участвуют в образовании стенок бассейна гипокона M1 и его изоляции от желобка антеролингвального цингулюма M1 у *Promephitis*.

Для зубного комплекса P4–M1 была выделена функциональная зона интегрального режущего гребня (обозначен как “false carnassial” в Gregory, Hellman, 1939; Popowics, 1998). Интегральный режущий гребень представлен последовательным рядом разнонаправленных субпродольных и субпоперечных гребней P4 и M1. Интегральный режущий гребень P4–M1 имеет сложную пространственную структуру. Для исследования его геометрической характеристики использована проекция кривой линии гребня на окклюзиальную плоскость M1 на снимке P4–M1. Пространственная конфигурация режущих гребней P4 не учитывалась,

поскольку верхний моляр несет наибольшее количество функциональных элементов интегрального режущего гребня. Разметка происходила по основанию бугров со стороны окклюзии режущего типа. Перед разметкой линия от точки контакта Р4–М1 и конца метастиля выравнивалась по вертикальной оси (рис. 2.3). Передний край этой структуры отмечается в наиболее глубокой точке бассейна протокона Р4. Интегральный режущий гребень у *Mephitis* заканчивается метастилем М1.

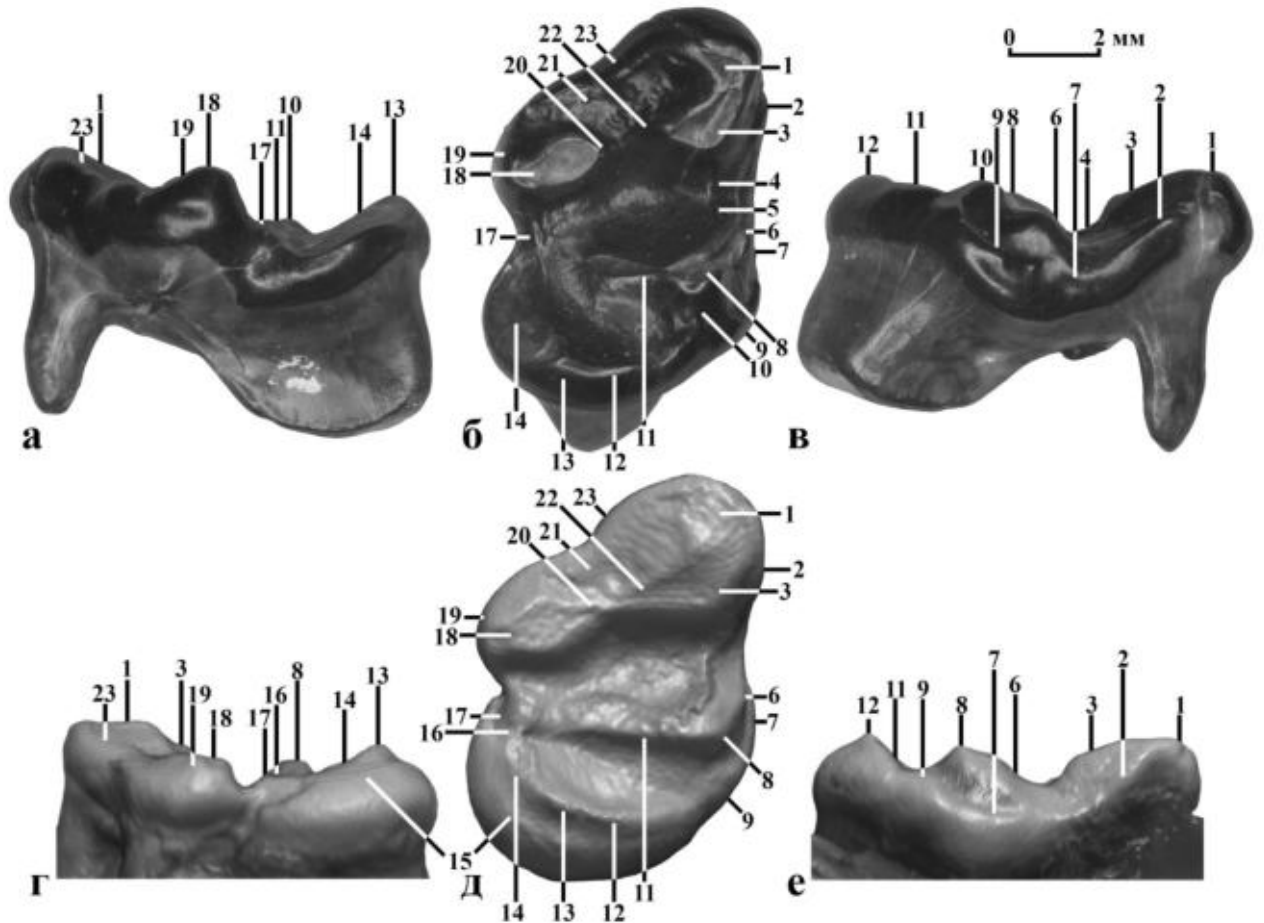


Рис. 2.2. Строение верхнего моляра М1 *Promephitis*: а–в – *Promephitis* sp., правый М1, экз. ЗИН № 34846 (Молдавия, Лучешты; нижний плиоцен; MN15); г–е – *P. maeotica* Alexejew, 1915, левый М1, экз. ПИН 355/1519 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; MN12 реверсирован, визуализация компьютерной томографии); а, г – вид сзади; б, д – вид с окклюзиальной стороны; в, е – вид спереди. Обозначения: 1 – парастиль; 2 – парацингулюм; 3 – паракон; 4 – лингвальный гребень паракона; 5 – буккальный гребень протокона; 6 – препротокриста; 7 – прецингулюм; 8 – протокон; 9 – антеролингвальный цингулюм; 10 – лингвальный гребень протокона; 11 – постпротокриста; 12 – прегипокриста; 13 – гипокон; 14 – постгипокриста; 15 – лингвальный цингулюм; 16 – добавочный гребень гипокона; 17 – метаконуль; 18 – метакон; 19 – постеробуккальный

цингулюм; 20 – преметакриста; 21 – стилиярная полка; 22 – постпаракрита; 23 – передняя часть неполного буккального цингулюма.

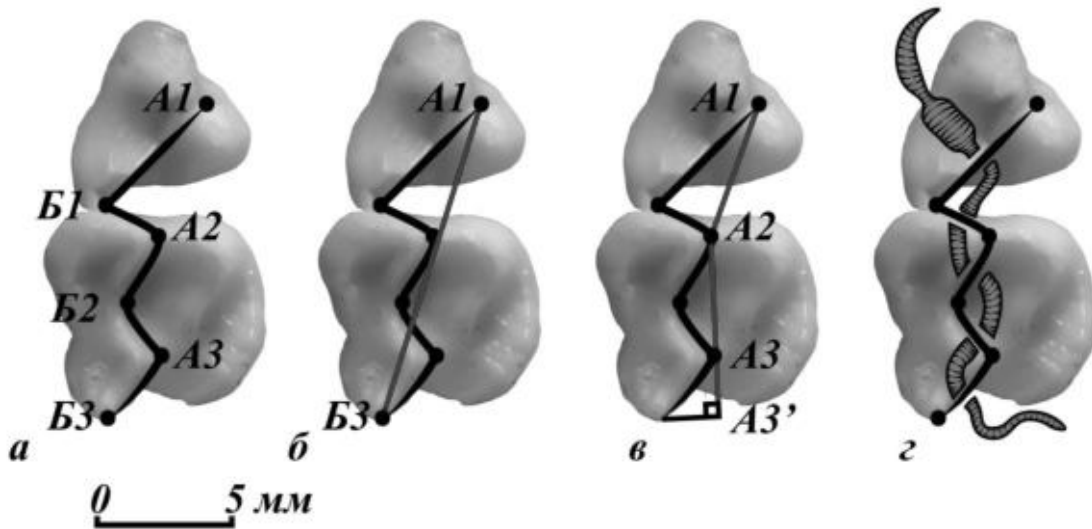


Рис. 2.3. Структура и промеры интегрального режущего гребня на примере P4–M1 *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776) (экз. ЗММУ, № S-53460): а – полная длина интегрального режущего гребня; б – отношение полной длины интегрального режущего гребня (черным цветом) и его продольной длины (синим цветом); в – отношение полных длин отдельных областей окклюзии (черным цветом) к их продольным длинам (синим цветом); г – функция изоморфного интегрального режущего гребня. Обозначения: A1B1A2B2A3B3 – полная длина ломаной интегрального режущего гребня; A1, A2, A3 – лингвально выступающий буккальный угол интегрального режущего гребня; B1, B2, B3 – буккально выступающий угол интегрального режущего гребня; A1–B1–A2 – зона окклюзии с протоконидом m1; A2–B2–A3 – зона окклюзии с гипоконидом m1; A2–B3–A3' – зона окклюзии с паракристом m2; A1B3 – продольная длина интегрального режущего гребня; A1A2 – продольная длина области окклюзии с протоконидом m1; A2A3 – продольная длина области окклюзии с гипоконидом m1; A3A3' – продольная длина области окклюзии с m2; точка A3' отмечается на прямой A2A3 на уровне B3 так, чтобы отрезок A3'B3 был перпендикулярен A2A3'.

Адаптивное значение развития интегрального режущего гребня заключается в компактном размещении разнонаправленных субпродольных и субпоперечных мелких режущих гребней вдоль P4–M1 (Gregory, Hellman, 1939; Popowics, 1998). Степень его специализации у отдельных животных проводилась по оценке компактности расположения гребней на общей

длине комплекса (рис. 2.3, б) и в отдельных областях окклюзии (рис. 2.3, в). Для оценки компактизации отдельных областей окклюзии входящие лингвально вершины интегрального гребня соединялись линиями, обозначающими продольную длину области его окклюзии с нижними молярами. Поскольку задняя область окклюзии не замкнута, отрезок ее компактной длины отмечался на прямой A2A3 от точки A3 до точки пересечения с перпендикулярной линией, проведенной от метастилия M1 (A3'). Выделены следующие области окклюзии интегрального режущего гребня: A1–B1–A2 – передняя зона, окклюзия с паракристидом и постеробуккальной поверхностью протокониды m1; A2–B2–A3 – средняя зона, окклюзия с гипоконидом m1; A3–B3 – задняя зона, окклюзия с паракристидом m2. Измерения длин проводились по изображениям. По отношению продольной длины (LA) к полной длине области окклюзии гребня (LB) выделялся показатель компактизации – $(LA/LB) \cdot 100 - 100$.

По характеру компактизации и удлинению областей выделялись четыре функциональных типа интегральных режущих гребней: изоморфный генерализованный, изоморфный плотоядный, анизоморфный генерализованный и анизоморфный плотоядный (рис. 2.4). Изоморфный генерализованный тип характеризуется сходным развитием последовательно расположенных зон окклюзии (A1–B1–A2 и A2–B2–A3). Он имеет близкие значения полных длин передней и средней области комплекса, а также сокращенную длину и низкую степень компактизации задней области. Изоморфный плотоядный тип выделяется постепенным снижением полной длины лезвия от передней области к задней с высоким показателем компактизации лезвия постметакрысты P4 и M1, превышающим таковой для центросты M1.

Продольная длина передней области у анизоморфных типов более чем в два раза превосходит продольную длину у средней и задней области. Плотоядный анизоморфный тип отличается от генерализованного анизоморфного типа низкой степенью компактизации отдельных областей.

Исследование зубов проводилось с использованием микроскопа Leica M165C при увеличении 10–40X. Измерения проводились электронным штангенциркулем (с точностью 0.01 мм) и механическим угломером (с точностью 1°). Все линейные промеры приведены в мм.

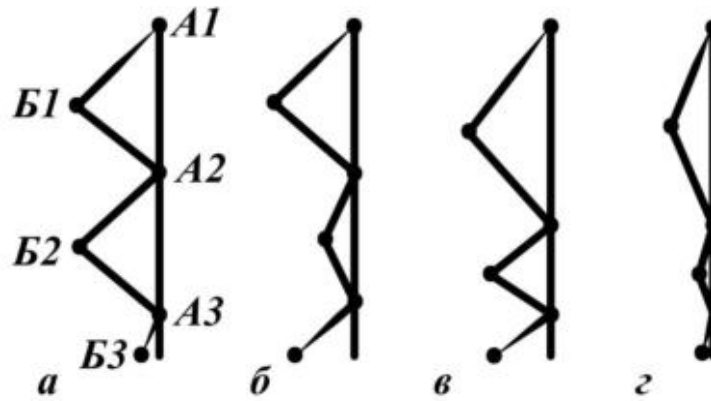


Рис. 2.4. Типы интегрального режущего гребня: *а* – изоморфный генерализованный тип; *б* – изоморфный плотоядный тип; *в* – анизоморфный генерализованный тип; *г* – анизоморфный плотоядный тип. Обозначения: *A1, A2, A3* – лингвально выступающий буккальный угол интегрального режущего гребня; *B1, B2, B3* – буккально выступающий угол интегрального режущего гребня.

Для сравнительного анализа также были использованы визуализации компьютерной томографии находок *P. lartetii* (экз. ПИН, № 5126/767) и *P. maeotica* (экз. ПИН, № 355/1519). Сканирование проведено на микрокомпьютерном томографе NEOSCAN 80 в кабинете приборной аналитики ПИН РАН. Поток рентгеновского излучения подавался при напряжении 75 кВ и силе тока 200 мА. Серии цифровых рентгенограмм современных образцов с глубиной цвета 16 бит были получены при вращении объектов на 180° с шагом 0.2°. Размер матрицы 2400 × 2752; размер вокселя 31 μm; шаг поворота 0.2°. Для ископаемых образцов был применен медный фильтр толщиной 1.0 мм. При сканировании ископаемого черепа *P. maeotica* шаг вращения составлял 0.3°. Визуализация проведена в CTvox v. 3.3.0r1403.

2.2.2. Изучение внутреннего строения слухового отдела черепа

Изучение морфологии слухового отдела современных представителей надсемейства Musteloidea проводилось с использованием сканирующего микротомографа Neoscan 80. Были применены параметры, использованные для исследования ископаемых образцов, за исключением использования алюминиевого фильтра толщиной 1.0 мм и шага вращения 0.2°.

Измерение площади барабанной перепонки проводилось по площади контура барабанного кольца; верхняя граница натянутой части барабанной перепонки проводилась по

линии, соединяющей большой (spina tympanica major) и малый (spina tympanica minor) барабанные шипы, к которым крепятся связки молоточка. Поскольку функция расслабленной части барабанной перепонки не определена (Mozaffari et al., 2020), проведено измерение только площади ее натянутой части (membrana tympani pars tensa). Измерение площади основания стремечка проводилось по контуру овального окна. Для вычисления объема полостей и слуховых косточек по набору микротомографических сегментов использовано ПО NEOSCAN 80.

При изучении полости среднего уха у Ailuridae и Procyonidae принято допущение о коммуникации полости надпроходного синуса с барабанной полостью. У *Procyon lotor* был обнаружен остаток соединительнотканной мембраны, отделяющий полость трубки наружного слухового прохода от полости надбарабанного синуса (рис. 2.5). Это указывает на функционирование надбарабанного синуса как части общего объема среднего уха.

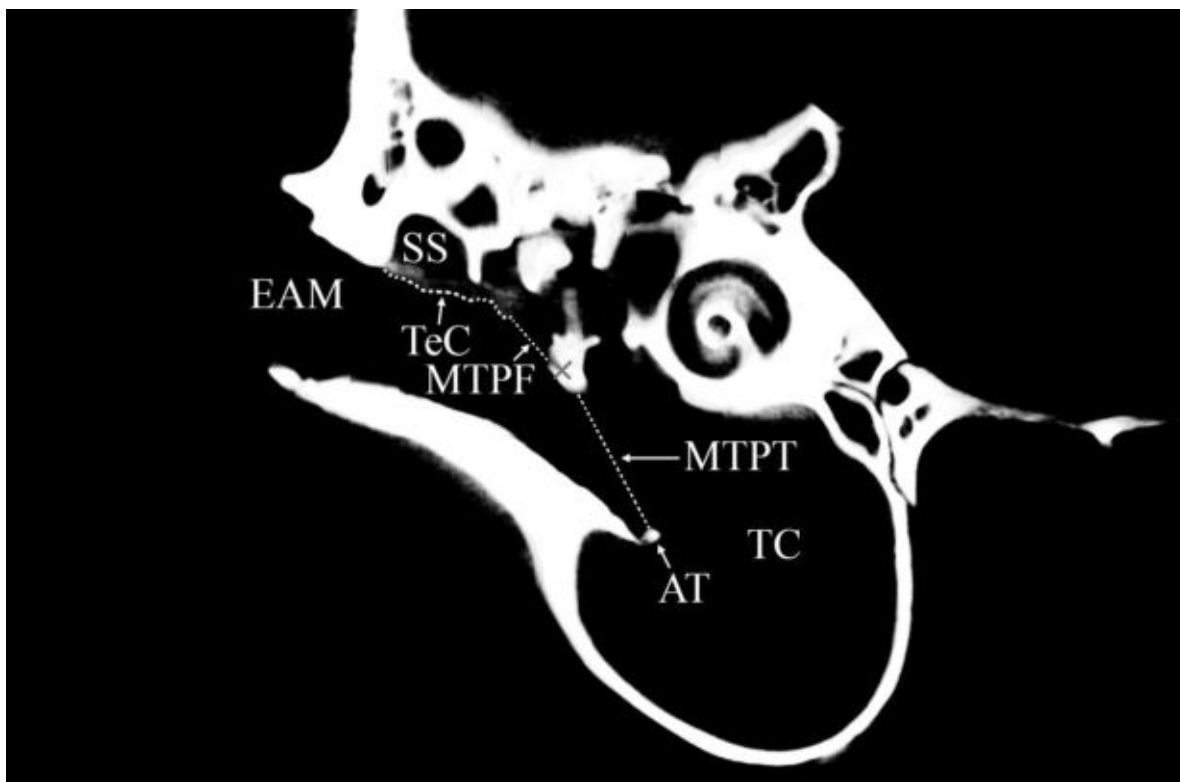


Рис. 2.5. Фронтальный срез визуализации томографии правой слуховой области черепа *Procyon lotor* Linnaeus, 1758 (экз. колл. ЗММУ, № S-95930) с увеличенной яркостью и пониженным контрастом: АТ – барабанное кольцо; ЕАМ – наружный слуховой проход; МТРР – расслабленная часть барабанной перепонки; МТРТ – натянутая часть барабанной перепонки; SS – надпроходной синус; ТеС – соединительнотканная мембрана; ТС – барабанная полость; красный крест указывает на проекцию малого барабанного шипа; желтой пунктирной линией обозначены остатки соединительнотканной мембраны; белой пунктирной линией обозначена реконструированная проекция барабанной перепонки.

2.2.3. Изучение биоакустических свойств среднего уха

2.2.3.1. Надбарабанный синус и его функция

Надбарабанный синус является расширением надбарабанного углубления (*recessus epitympanicus / atticus tympanicus / aditus ad antrum / aditus antri mastoidei*) – дорсального отдела полости среднего уха, вмещающего в себе головку молоточка (*caput mallei*) и тело наковальни (*corpus incudes*; Van Kampen, 1905; Van der Klaauw, 1931). Топологически надбарабанное углубление обнаруживается в полости среднего уха позади ямки напрягателя молоточка (*fossa tensoris tympani*; Van Kampen, 1905). Поверхность этого синуса образована чешуйчатой или каменистой костями. С высокой вероятностью в образовании полостей надбарабанного и надпроходного синусов задействованы процессы резорбции костной ткани (Ivanoff, 2001).

Расширение надбарабанного синуса характерно для некоторых териевых млекопитающих (Theria; Van der Klaauw, 1931). Среди Carnivora эта структура наблюдается только у Musteloidea: Mephitidae и Mustelidae (*Melogale* (= *Helictis*) и *Taxidea*; Pocock, 1921; Van der Klaauw, 1931). Однако топологическое определение этого расширения у Mustelidae вызывает споры. Так, Д. Гераадсом и Н. Спасовым (2016) предложено считать заднее дорсолатеральное расширение полости среднего уха *Melogale* гомологом надпроходного синуса Mustelidae. Сомнения в гомологичности заднего синуса среднего уха у *Taxidea* надбарабанному синусу Mephitidae связаны с задней ориентацией соединительного отверстия синуса с полостью сосцевидного отростка (Geraads, Spassov, 2016).

Функция расширения надбарабанного синуса Mephitidae не установлена. Однако предполагается, что отношение объема подобного расширения к объему полости среднего уха является функциональным и тесно связано с акустическими факторами адаптивной зоны (Van der Klaauw, 1931). Исключительный учет комплексного акустического сопротивления (импеданса) цепи из проводящих мембран, рычага слуховых косточек и перилимфы улитки, представленного в модели идеального преобразователя сигнала (Wever, Lawrence, 1954; Dallos, 1973), недостаточен для физиологической интерпретации механизма передачи звуковой волны структурами среднего уха (Legouix, Wisner, 1955; Webster, 1965; Rosowski, 1994). Импеданс объема газа внутри полости слухового барабана дополняет входной импеданс комплекса среднего уха в рамках модели последовательного импеданса (Onchi, 1961; Ravicz, Rosowski, Voigt, 1992). Таким образом, входящая в среднее ухо колебательная волна встречается с последовательной совокупностью сопротивлений барабанной перепонки, объема внутриполостного газа среднего уха, слуховых косточек и перилимфы ушной улитки: поток воздуха с определенным давлением приводит в движение барабанную перепонку; барабанная

перепонка попеременно сжимает и разряжает газ внутри полости среднего уха с частотой и амплитудой принятого колебания; возрастающее давление сокращающегося объема газа оказывает давление на медиальную поверхность барабанной перепонки; впоследствии происходит приглушение давления мембраны на величину давления внутриполостного газа; далее демпфированное колебание барабанной перепонки передается через цепь слуховых косточек на основание стремечка, и оттуда – на объем перилимфы улитки. Величина и характер акустического импеданса зависят от частоты колебаний, действующих на систему. На низких частотах в импедансе доминирует упругий компонент (springlike impedance; гибкостный реактанс; определяется жесткостью системы), а на высоких частотах – инерционный компонент (masslike impedance; массовый реактанс; определяется инерцией массы; Rosowski, 1994).

Таким образом, импеданс объема газа внутри полости среднего уха при низких частотах зависит от жесткости и, следовательно, от его объема: для животных с большими размерами полости среднего уха характерна низкая общая жесткость среднего уха и высокая чувствительность к низкочастотным колебаниям (Legoux, Wisner, 1955; Webster, 1965, 1982; Lay, 1972; Henson, 1974; Webster, Webster, 1975; Zwillenberg et al., 1981; Rosowski, 1994).

Объем внутриполостного газа косвенно влияет на величину инерционного сопротивления: с его возрастанием происходит повышение частотного порога, при достижении которого система начинает терять упругость и действовать как инерционная (Onchi, 1961). В этой точке инерционного перехода системы наблюдается явление резонанса – увеличение амплитуды колебания с минимальным значением комплексного импеданса в системе.

Проведение звуковых колебаний в среднем ухе с дополнительными полостями сопровождается резонансными явлениями различной сложности (Onchi, 1961). Дополнительные полости, соединенные с основной камерой среднего уха через узкие отверстия, проявляют свойства резонатора в узком диапазоне частот. Эти полости проводят колебания совместно с барабанной камерой на низких частотах. В этом диапазоне передача звука ограничивается высоким упругим сопротивлением системы. С увеличением частоты колебаний в характере передачи начинает доминировать инерционное сопротивление (Rosowski, 1994). На частоте выравнивания величин упругого и инерционного сопротивления возникает явление резонанса. При достижении резонансной частоты объема газа в дополнительной полости, амплитуда колебаний возрастает и, следовательно, происходит увеличение переменного внутриполостного давления на инерционный элемент объема воздуха в соединительном отверстии (Onchi, 1961). Наблюдается эффективное поглощение колебательной энергии полостью резонатора. Подобное взаимодействие двусоставной системы на частоте резонанса упругого элемента называется

резонансом Гельмгольца. На более высоких частотах в соединительном отверстии продолжает расти инерционное сопротивление. Столб воздуха в горлышке резонатора становится препятствием для передачи колебаний. Надбарабанный синус *Mephitidae* является примером резонатора Гельмгольца. При достижении резонансной частоты полости синуса, распространение более высоких частот в полости среднего уха ограничено исключительно акустическими характеристиками объема основной камеры.

Поскольку изолированная от надбарабанного синуса основная камера среднего уха обладает меньшим объемом по сравнению с общим объемом среднего уха, резонансная частота акустической системы смещена в сторону более высоких частот. В результате расширяется диапазон эффективного проведения высоких частот.

Таким образом, развитие надбарабанного синуса в полости среднего уха *Mephitidae* увеличивает диапазон воспринимаемых низкочастотных колебаний без потери чувствительности к высокочастотным колебаниям. Несмотря на то, что объем газа внутри полости среднего уха описывает общий входной импеданс среднего уха только частично, он вносит специфические ограничения для передачи звуковых колебаний в разных частях частотного спектра. Изучение акустических свойств объема газа полости среднего уха способно указать на качественные особенности слуха *Mephitidae* и, в частности, на характер восприимчивости колебательным воздействиям полости среднего уха.

2.2.3.2. Реконструкция особенностей проведения колебаний структурами среднего уха

Изучение акустических свойств проводилось путем сравнения модельных объемов среднего уха. Вычисление частных абсолютных показателей акустических свойств затруднено проведением экспериментальных вычислений инерционных поправок к используемой математической модели колебательного процесса для каждого изученного экземпляра. В рамках исследования эффективность акустической проводимости определялась путем сравнения объемов камер среднего уха и частоты резонанса добавочной камеры.

Было показано, что снижение жесткости объема внутриполостного газа среднего уха оказывало наиболее значительное влияние на эффективность низкочастотной проводимости у животных со слуховыми косточками с высокой степенью механической жесткости (рис. 2.6; Rosowski, 1994, рис. 6.29). Чем выше соотношение механической жесткости цепи слуховых косточек к величине жесткости внутриполостного газа, тем слабее демпферное влияние

внутриполостного газа на низкочастотную проводимость цепи слуховых косточек и ближе к таковому для свободного звукового поля.

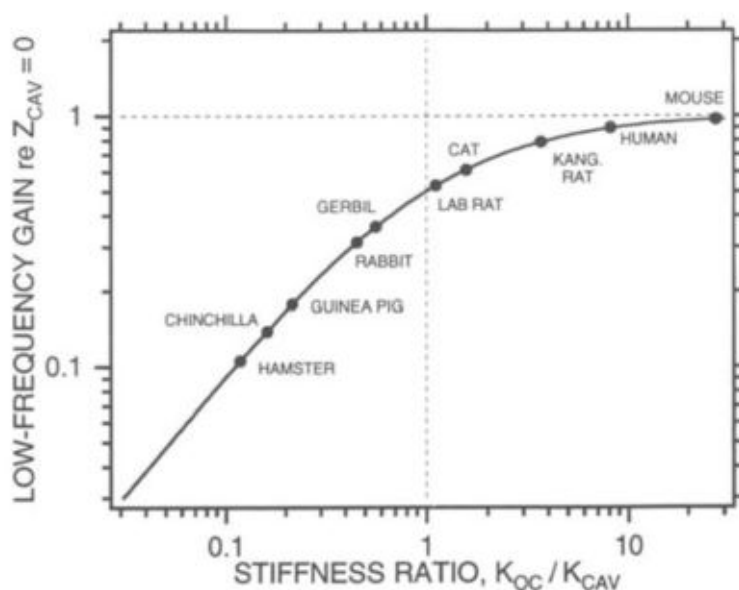


Рис. 2.6. Вклад жесткости объема газа полости среднего уха (K_{CAV}) в обеспечение низкочастотной проводимости у млекопитающих (по Rosowski, 1994, рис. 6.29): G_{LF} – коэффициент эффективности увеличения низкочастотной проводимости при открытой полости среднего уха (жесткость газа внутри полости равна нулю); K_{OC} – общей жесткости барабанной перепонки и слуховых косточек.

Для сравнения низкочастотной проводимости у исследуемых животных с близкими значениями геометрических параметров среднего уха (площади барабанной перепонки и овального окна; объема слуховых косточек и общего объема полости) была применена формула коэффициента эффективности низкочастотной проводимости:

$$G_{LF} = \frac{1}{(1 + K_{CAV} / K_{OC})} \quad (1)$$

G_{LF} – коэффициент эффективности низкочастотной проводимости; K_{CAV} – жесткость объема газа внутри полости среднего уха; K_{OC} – общая жесткость барабанной перепонки и слуховых косточек.

Параметр жесткости зависит от массы и объема. При известном различии в объеме у сравниваемых моделей, жесткость объема внутриполостного газа, а также общая для барабанной перепонки и цепи слуховых косточек у эталонной модели обозначалась переменными K_{CAV} и K_{OC} соответственно; к жесткости структур у сравниваемой модели прибавлялись или вычитались

переменные a и b , устанавливающие качественное отличие с эталоном (рис. 2.7). Поскольку величина переменных a и b неизвестна, оценка различия вклада увеличения объема полости среднего уха в увеличение низкочастотной проводимости возможна только при условии различия математических операторов в числителе и знаменателе аргумента (K_{OC}/K_{CAV} ; + и -) сравниваемой модели жесткости среднего уха. Так, например, при сравнении эталонной полости среднего уха со слуховыми косточками (K_{OC}/K_{CAV} ; комплексный аргумент эталона) и более мелкой полости среднего уха с относительно крупными слуховыми косточками ($[(K_{OC}-a)/(K_{CAV}+b)]$; комплексный аргумент сравниваемой модели) коэффициент низкочастотной проводимости (G_{LF}) у эталона будет больше: $K_{OC}/K_{CAV} > [(K_{OC}-a)/(K_{CAV}+b)]$. Однако при сравнении эталонной модели среднего уха с моделью с более низким объемом полости и объемом слуховых косточек ($[(K_{OC}+a)/(K_{CAV}+b)]$), проведение качественного сравнения невозможно.

Характер проводимости объемов среднего уха влияет на возникновение резонансных явлений. Предполагается, что резонанс Гельмгольца дополнительных полостей среднего уха возникает внутри спектра частот акустической проводимости среднего уха. Резонанс разделяет его на две области с самостоятельными пиками: области проводимости общего объема и область проводимости изолированной основной камеры. Вероятно, локальное поглощение звука (в узкополосном частотном диапазоне) могло оказаться адаптивным в зависимости от частоты резонанса и совпадения с частотами нецелевых сигналов, шумов.

Условия возникновения резонанса зависят от геометрических особенностей резонатора (рис. 2.8). Наиболее узкополосное и интенсивное поглощение звука отмечается для глубоких резонаторов с узким и длинным горлышком (Komkin et al., 2017). Неглубокие резонаторы с короткими и широкими горлышками обеспечивали менее интенсивное поглощение колебательной энергии в широком диапазоне частот.

Частота резонанса Гельмгольца надбарабанного синуса была изучена для модели сосуда с ровными стенками и прямым горлышком (соединительным отверстием надбарабанного синуса и основной камеры). Для вычисления резонансной частоты надбарабанного синуса была использована классическая формула:

$$f_n = \frac{c}{2\pi} \sqrt{\frac{S_0}{Vl}} \quad (2)$$

f_n – частота резонанса; c – скорость звука в воздушной среде; S_0 – площадь сечения горлышка резонатора; V – объем камеры резонатора; l – длина горлышка резонатора.

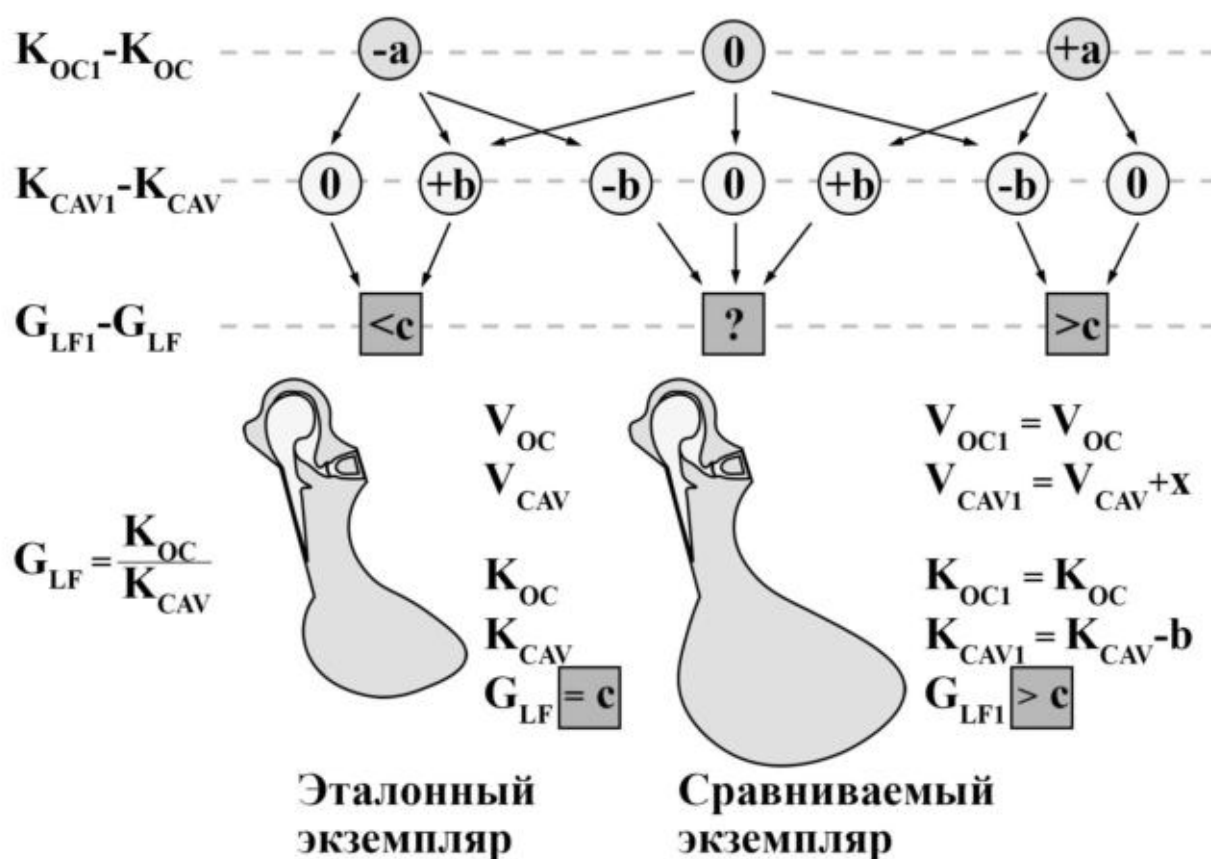


Рис. 2.7. Сравнение вклада увеличения объема внутриполостного газа среднего уха (V_{CAV} , V_{CAV1}) в увеличение низкочастотной проводимости барабанных полостей (G_{LF} , G_{LF1}), содержащих слуховые косточки равного объема (V_{CAV} , V_{CAV1}): сверху – алгоритм сравнения; снизу – рисунки эталонного и сравниваемого объемов среднего уха. Обозначения: G_{LF} , K_{CAV} , K_{OC} , V_{CAV} , V_{OC} – параметры эталонного экземпляра; G_{LF1} , K_{CAV1} , K_{OC1} , V_{CAV1} , V_{OC1} – физические параметры сравниваемого экземпляра; a – добавочная общая жесткость барабанной перепонки и слуховых косточек у сравниваемого экземпляра; b – добавочная жесткость сравниваемого экземпляра; c – значение показателя вклада увеличения объема внутриполостного газа среднего уха у эталонного экземпляра; K_{CAV} , K_{CAV1} – жесткость внутриполостного газа среднего уха; K_{OC} , K_{OC1} – общая жесткость барабанной перепонки и слуховых косточек; x – добавочный объем внутриполостного газа среднего уха; светло-серым цветом обозначена цепь слуховых косточек; желто-бежевым обозначен внутриполостной газ среднего уха.

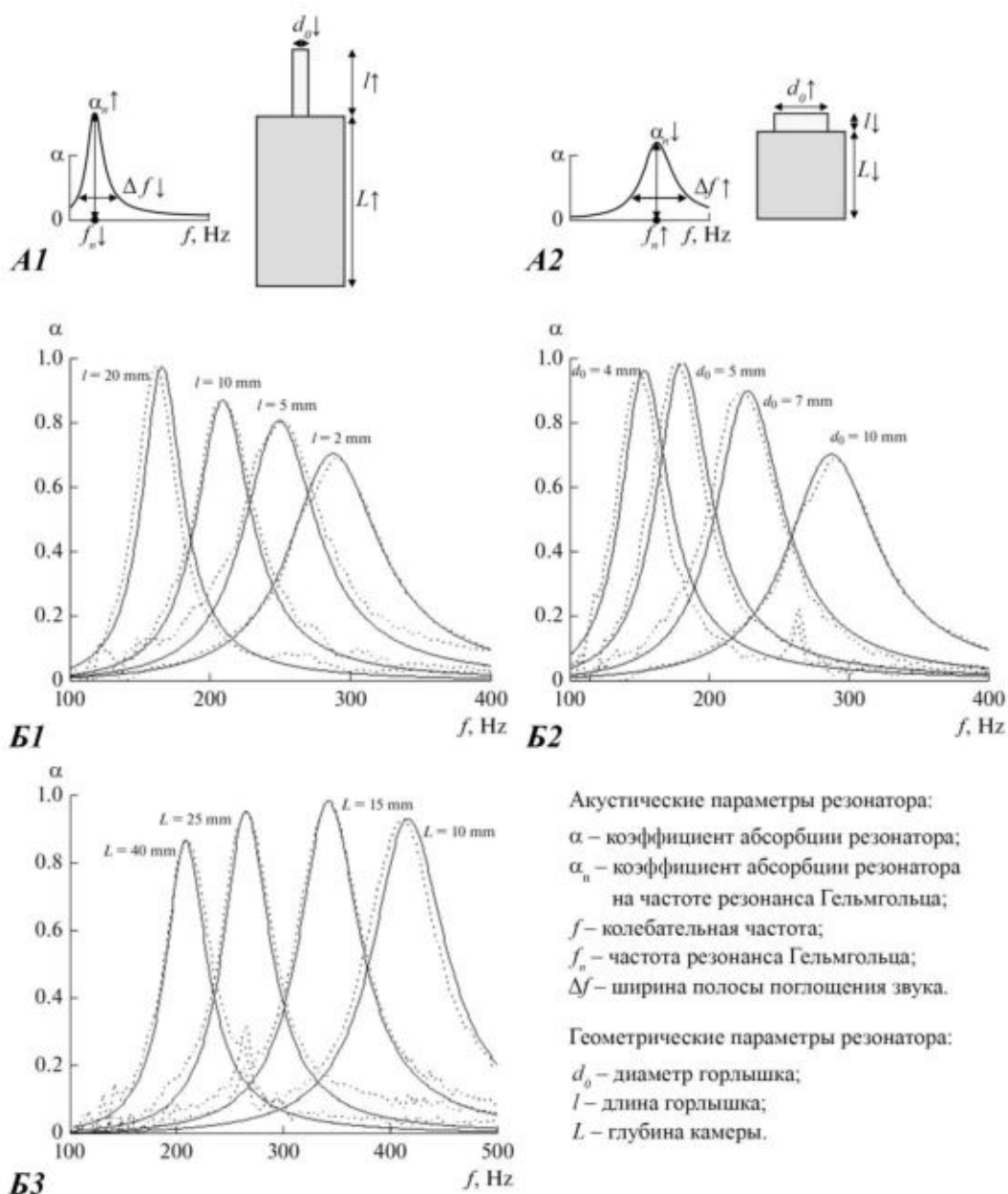


Рис. 2.8. Моделирование акустических резонаторов на основании зависимости некоторых акустических параметров резонатора Гельмгольца (α) от изменения параметров его геометрии (по Komkin et al., 2017): **A1** – акустические параметры глубокого резонатора с узким и длинным горлышком; **A2** – акустические параметры неглубокого резонатора с широким и коротким горлышком; **B1** – зависимость функции коэффициента звукопоглощения резонатора от длины горлышка резонатора (Komkin et al., 2017); **B2** – зависимость функции коэффициента звукопоглощения резонатора от ширины горлышка резонатора (Komkin et al., 2017); **B3** – зависимость функции коэффициента звукопоглощения резонатора от глубины камеры резонатора (Komkin et al., 2017); желтым цветом – горлышко резонатора (инерционная часть); зеленым цветом – камера резонатора (упругая часть).

Действительная частота для конкретного объема может отличаться в связи с геометрически неправильной формой сечения горлышка.

Поскольку диаметр горлышка резонатора меньше длины звуковой волны в воздухе, объем воздуха внутри горлышка имеет высокое инерционное сопротивление (массовый реактанс, реактивное массовое сопротивление). На границе расходящегося сферического волнового фронта у горлышка резонатора с механически более податливым объемом воздуха барабанной камеры возникает резкий перепад акустического импеданса. Это приводит к почти полному волновому отражению. При колебании воздушного столба в горлышке резонатора часть массы воздуха барабанной полости у входа горлышка движется синхронно с воздушным столбом внутри горлышка (Levine, Schwinger, 1948). Таким образом, движущаяся акустическая масса воздуха горлышка резонатора оказывается выше фактической. В связи с этим, для фактической длины горлышка резонатора (l) применена поправка эффективной длины (l_{ef}):

$$l_{ef} = l + r * 0.6133 \quad (3)$$

где r – радиус горлышка резонатора (Levine, Schwinger, 1948).

Скорость звука внутри полости среднего уха была рассчитана при температуре тела сунсов. В качестве модельной температуры для изученных представителей семейства была принята температура тела у *Mephitis mephitis* и *Spilogale putorius*, $T = 33\text{ }^{\circ}\text{C} = 306.15\text{ K}$ (Knudsen, 1979). Для расчета скорости звука в воздушной среде при $33\text{ }^{\circ}\text{C}$ использовано следующее выражение:

$$c = \sqrt{\frac{RT\gamma}{M}} \quad (4)$$

(c – скорость звука в воздухе при температуре T ; M – молярная масса воздуха, моль; R – универсальная газовая постоянная, Дж/(моль*К); T – температура воздуха, К; γ – показатель адиабаты воздуха).

Для расчета плотности воздуха (ρ , кг/м³) были использованы следующие выражения:

$$P = \rho T \frac{R}{M} \quad (5)$$

$$\rho = \frac{PM}{RT} \quad (6)$$

(M – молярная масса воздуха, моль; P – давление воздуха, атмосферное давление на уровне моря, Па; R – универсальная газовая постоянная, Дж/(моль*К); T – температура воздуха, К; Jones, 1978).

Использованные в исследовании физические показатели воздуха при 33 °С приведены в Таблице 2.1.

Таблица 2.1. Физические показатели воздуха, использованные для расчета частоты резонанса Гельмгольца.

Физические показатели	M , кг/моль	P , Па	R , Дж/(моль*К)	T , К	γ	ρ , кг/м ³	c , м/с
Значение	$29 \cdot 10^{-3}$	101325	8.31446262	306.15	1.403	1.1543	350.93

Примечание. c – скорость звука в воздухе при температуре T ; M – молярная масса воздуха, моль; P – давление воздуха, атмосферное давление на уровне моря, Па; R – универсальная газовая постоянная, Дж/(моль*К); T – температура воздуха; ρ – плотность воздуха при температуре T , кг/м³; γ – показатель адиабаты воздуха.

Для установления аналогий при реконструкции слуха были использованы известные аудиограммы хищных животных (рис. 2.9; Heffner, Heffner, 1985).

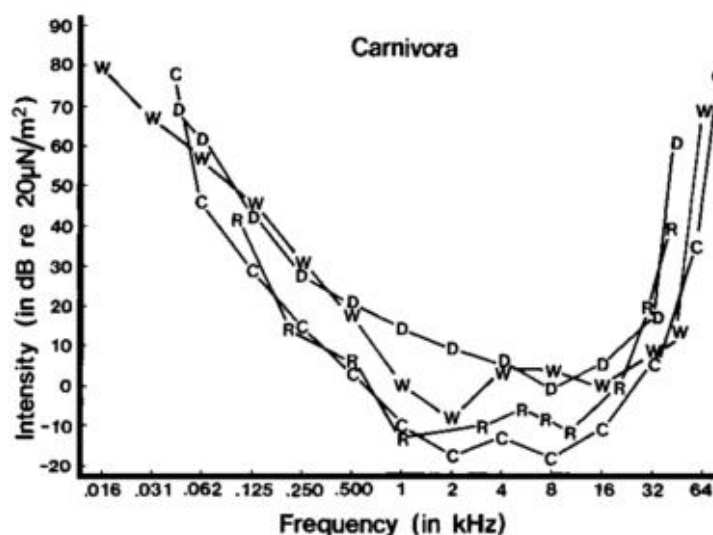


Рис. 2.9. Аудиограммы представителей Carnivora (по Heffner, Heffner, 1985): C – *Felis silvestris catus* (Linnaeus, 1758); D – *Canis lupus familiaris* (Linnaeus, 1758); R – *Procyon lotor* Linnaeus, 1758; W – *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766).

2.2.3.3. Реконструкция пищевого поведения *Promephitis*

Рацион пищевых оппортунистов с генерализованной функцией комплекса зубных признаков может сильно зависеть от сезонных изменений численности и доступности пищевых объектов, а также от эффективности добывания. При его реконструкции необходимо учитывать два параметра пищевого поведения: предпочтения в выборе пищевых объектов и пластичность рациона. Оба параметра зависят от адаптивных возможностей органов и ограничений энергетического бюджета животного. Пластичность пищевого поведения может поддерживать сильную изменчивость частоты потребления пищевых объектов на протяжении года – расширять диапазон частот.

Поскольку трофические предпочтения скунсов как пищевых оппортунистов определяются самыми специализированными зубными признаками, строение зубов играет решающую роль в регулировании частоты потребления (см. раздел 7.1.). Регулярное присутствие пищевых объектов в рационе обеспечивается эффективностью добывания и механической обработки. Оно наиболее сильно отражается в повышении нижнего частотного предела. Характер пластичности рациона и общая эффективность также могут определяться адаптациями вспомогательного комплекса признаков: функциональной специализации конечностей и систем афферентации.

На основании особенностей рациона (литературные данные об анализе содержимого желудков и экскрементов), особенностей строения зубов, среднего уха и передней конечности у современных представителей (см. Главу 7) была принята гипотеза о соответствии изменений строения некоторых зубных, черепных и посткраниальных признаков изменению характера рациона. Осложняющим фактором в этом построении является выраженная сезонная динамика в изменении рациона у современных представителей подсемейства.

Оценка общего уровня потребления происходила в зависимости от распределения сезонной частоты потребления. Для частотных диапазонов 0–40%, 40–70%, 70–100% были предложены категории низкого, умеренного и высокого уровней потребления. Низкий уровень потребления указывал на необязательный характер питания группой пищевых объектов. Умеренный и высокий уровень потребления указывали на отношение группы пищевых объектов к вторичным и первичным соответственно.

Для оценки общей регулярности поддержания уровня потребления сравнивались минимальные и максимальные уровни потребления пищевых объектов в течение годового цикла. Частоты подразделялись на следующие подкатегории: низкий уровень I (0–19%) и II (20–39%);

умеренный уровень I (40–54%) и II (55–69%); высокий уровень I (70–84%) и II (85–100%). На основании размаха межсезонной изменчивости уровня потребления, выраженного числом охватываемых подкатегорий, были предложены следующие категории регулярности потребления пищевых объектов: регулярное – минимальное и максимальное значения расположены в одной либо двух смежных подкатегориях; умеренно регулярное – размах значений частоты охватывает диапазон от трех до четырех подкатегорий; нерегулярное – диапазон размаха значений частоты охватывает от пяти до шести подкатегорий. Стабильный (регулярный) уровень добычи при средних–высоких значениях отражает степень трофической специализации на группе пищевых объектов у пищевых оппортунистов; при высокой регулярности и низком уровне потребления он указывает на низкую значимость этой группы пищевых объектов в рационе – случайное потребление. При сильной межсезонной изменчивости уровня потребления от низкого до высокого (низкая регулярность) группа пищевых объектов отмечается как сезонно-доминирующая. Промежуточные категории указывают на второстепенность пищевых объектов в рационе.

Для реконструкции рациона *Promephitis* предлагается следующий алгоритм:

1. По комплексу адаптаций зубов и среднего уха определялся наиболее близкий экологический аналог. Значения частоты потребления пищевых объектов у вида-аналога являются основой для реконструкции таковых значений у *Promephitis*.
2. Руководствуясь аналогичностью характера сезонных ограничений доступности пищевых объектов, значения частоты потребления в осенний–зимний период у современного вида-аналога учитывались как эквивалентные таковым в сухой сезон, а значения частоты потребления весеннего–летнего периода – как эквивалентные таковым во влажный сезон.
3. Категории частоты потребления вида-аналога были разделены на подкатегории: низкий уровень I подкатегории (0–19%) и II подкатегории (20–39%); умеренный уровень I подкатегории (40–54%) и II подкатегории (55–69%); высокий уровень I подкатегории (70–84%) и II подкатегории (85–100%).
4. При слабом развитии комплекса зубных адаптаций у *Promephitis* по сравнению с экологическим аналогом нижний предел реконструируемой частоты потребления опускался на уровень более низкой подкатегории по сравнению с видом-аналогом – ниже на одну подкатегорию.
5. При отсутствии поддержки специализации пищевого поведения другими морфологическими признаками верхний предел реконструируемой частоты потребления опускался на уровень более низкой подкатегории по сравнению с видом-

аналогом – ниже на две подкатегории. Низкая специализация вспомогательного комплекса признаков подчеркивает общее снижение пластичности пищевого поведения.

6. При сильном развитии комплекса зубных адаптаций с экологическим аналогом, нижний предел реконструируемой частоты потребления поднимался на уровень более высокой подкатегории по сравнению с видом-аналогом – выше на одну подкатегорию.
7. При поддержке специализации пищевого поведения другими морфологическими адаптациями верхний предел реконструируемой частоты потребления поднимался на уровень более высокой подкатегории по сравнению с видом-аналогом – выше на одну подкатегорию. Рост эффективности добывания отдельных пищевых объектов указывает на более регулярное потребление этого типа пищи.
8. Реконструированные уровни потребления приводятся в соответствии с крупными категориями: низкий, умеренный и высокий уровни.
9. Реконструкция уровня регулярности потребления групп пищевых объектов проводилась на основании размаха межсезонной изменчивости уровня потребления по аналогии с современными видами.

Глава 3. Систематическая часть

ОТРЯД CARNIVORA BOWDICH, 1821

ПОДОТРЯД CANIFORMIA KRETZOI, 1938

ИНФРАОТРЯД ARCTOIDEA FLOWER, 1869

НАДСЕМЕЙСТВО MUSTELOIDEA FISCHER VON WALDHEIM, 1817

СЕМЕЙСТВО MEPHITIDAE BONAPARTE, 1845

Род *Promephitis* Gaudry, 1861

Promephitis: Gaudry, 1861, с. 722, Табл. 6, фиг. 5–7; Gaudry, 1862, с. 52, Табл. VI, фиг. 5–7; Geraads, Spassov, 2016, с. 545, 548, рис. 1, 3.

Типовой вид. *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861; Болгария, Греция, Турция, Китай; верхний миоцен; MN11–13.

Диагноз (по Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016, с дополнениями). Представители Mephitidae с размерами тела от *Spilogale* до *Mephitis*. Череп широкий; лицевой отдел черепа короткий и широкий; фронтальный синус отсутствует; небные кости слабо расширены назад за уровень M1; скуловые дуги массивные; прирастание верхний край трубки наружного слухового прохода сросся с надпроходным гребнем; переднее положение засочленовного отверстия относительно наружного слухового прохода; теменной край чешуйчатой кости высокий; надбарабанный синус отсутствует; надбарабанный синус умеренно вздут; отверстие надбарабанного синуса короткое и узкое; септы и дополнительные каменистые синусы надбарабанного синуса отсутствуют; костный канал ушной ветви блуждающего нерва короткий; ряд верхних и нижних премоляров укорочен; P2 сильно редуцирован; P3 небольшого размера; парастиль P4 слабо развит; протокон P4 слабо развит; наличие гипокона P4; стилиарная полка M1 широкая; метакон M1 сильно развит; метаконуль M1 расположен вблизи заднего края зуба; наличие гипокона M1; латеральное расширение вентрального края массетерной впадины отсутствует; лингвальный изгиб паракристида m1 слабый; талонид m1 удлинённый и невысокий; вырезка талонида m1 узкая; энтоконид m1 развит умеренно сильно – сильно; m2 небольшой. Кора больших полушарий головного мозга характеризуется примитивным строением: обонятельные луковицы небольшие, со слабым обособлением от больших полушарий головного мозга; развитие крестообразной и заткрестообразной борозд очень слабое; сильвиева борозда нечеткая; надсильвиева борозда короткая; латеральная борозда почти прямая.

Видовой состав. *P. alexejewi* Schlosser, 1924, верхний миоцен Китая и Испании, нижний плиоцен Молдавии, MN13–16a; *P. lartetii* Gaudry, 1861, верхний миоцен юго-западной Болгарии, Греции и Китая, MN11–12; *P. maeotica* Alexejew, 1915, верхний миоцен Северного Причерноморья, Северного Кавказа и Китая, MN10–13; *P. majori* Pilgrim, 1933, верхний миоцен юго-западной Болгарии и Греции, MN12; *P. maxima* He et Huang, 1991, нижний плиоцен Китая, MN15?; *P. parvus* Wang et Qiu, 2004, верхний миоцен Китая, MN9–13; *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004, верхний миоцен Китая и России, MN 10–13 (рис. 3.1).

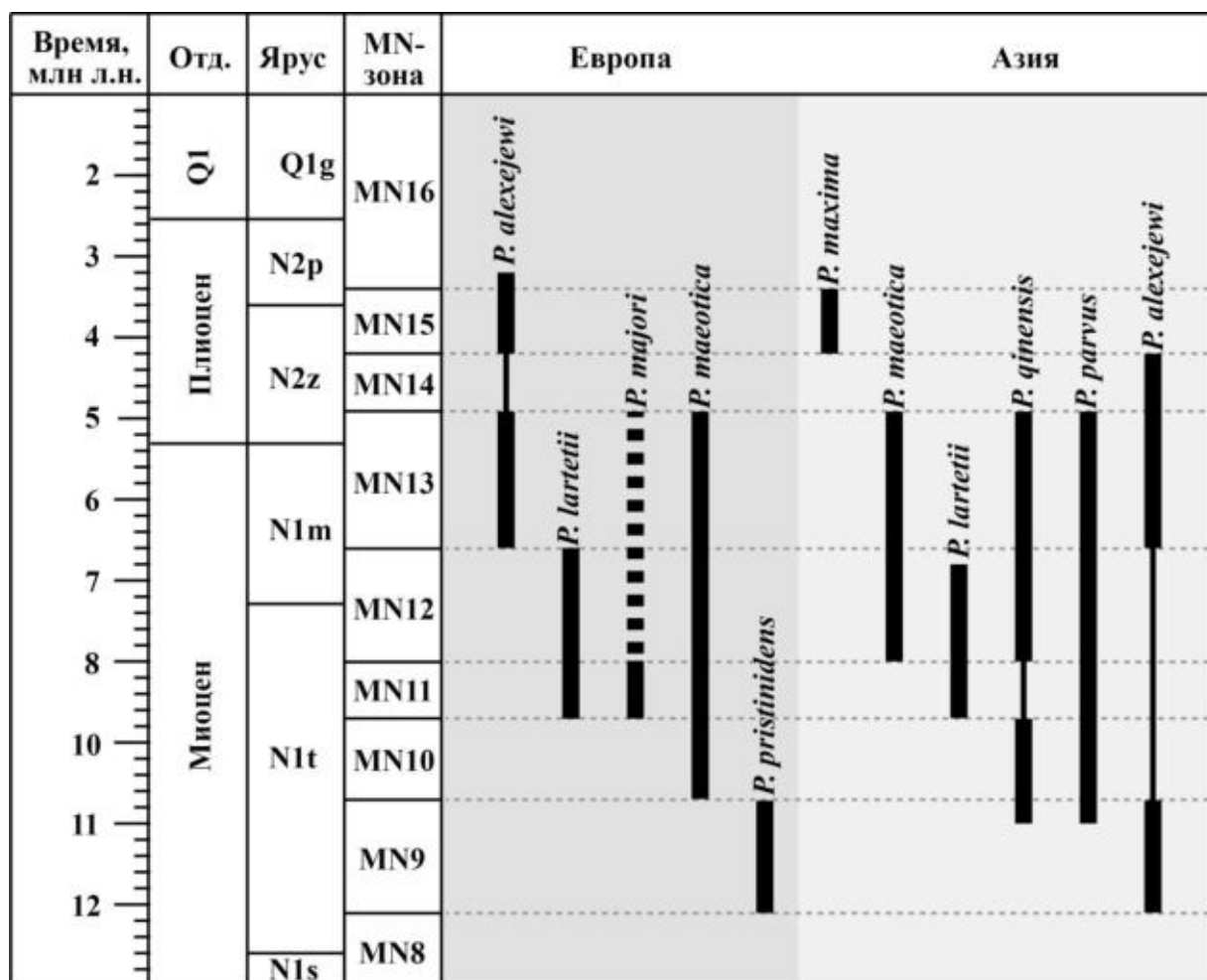


Рис. 3.1. Стратиграфическое распространение *Promephitis*. Обозначения: сплошная линия – присутствие вида; пунктирная линия – диапазон стратиграфической неопределенности находки *P. majori* в интервале MN11–13, Самос (Греция).

Сравнение. *Promephitis* отличается от *Palaeomephitis steinheimensis* Jager, 1839 малой дистанцией между шилососцевидным отверстием и задним рваным отверстием; полной изоляцией надпроходного синуса среднего уха от наружного слухового прохода; почти полной редукцией надпроходного синуса среднего уха; умеренным расширением надбарабанного синуса; наличием костного канала ушной ветви блуждающего нерва (см. Раздел 4.2.1.2; прил. 2; Wolsan, 1999).

В отличие от *Trochotherium* Fraas, 1870, *Promephitis* имеет сильно развитый протокон P4; сильно развитый гипокон P4; широкую стилирную полку M1; сильно развитый парастиль M1; сходными размерами паракона и метакона M1; метаконид m1; сильно развитый метаконид m1; удлиненный талонид m1; наличие энтокониды m1 (прил. 3; Qi, 2014).

По сравнению с *Proputorius* Filhol, 1890, *Promephitis* выделяется наличием гипокона P4; широким p4; высоким талоном m1; сильным развитием энтокониды m1 (Kargopoulos et al., 2022).

В отличие от *Palaeomeles pachecoi* Villalta et Crusafont, 1943, *Promephitis* имеет более широкий выступ протокона P4; менее вытянутый продольно M1; расположение метаконуля M1 на заднем крае зуба; длинный тригонид m1 (Villalta et Crusafont, 1943; Kargopoulos et al., 2022).

Promephitis отличается от *Miomephitis* Dehm, 1951 наличием гипокона P4; массивным m1 с сильным лингвальным изгибом паракристида m1; сильно развитым метаконидом m1; длинным талонидом m1; отсутствием дополнительных бугорков энтокониды m1 (Dehm, 1951).

В отличие от *Nannomephitis crassidens* Kretzoi, 1952, *Promephitis* выделяется однокорневым p2 (Kretzoi, 1952).

По сравнению с *Plesiomeles cajali* Viret et Crusafont, 1955, *Promephitis* имеет менее слабый лингвальный изгиб паракристида m1 (Viret, Crusafont, 1955).

В отличие от *Mesomephitis medius* (Petters, 1963), *Promephitis* имеет сильно развитый энтоконид m1 (Petters, 1963).

Promephitis отличается от *Grivamephitis* de Beaumont, 1973 одновершинным p4 и слабо развитым энтоконидом m1 (; de Beaumont, 1973).

В отличие от *Neoyunnanotherium* Desmukh et Valenciano, 2022, *Promephitis* имеет протокон и гипокон P4; широкую стилирную полку M1; сильно развитый парастиль M1; сходные размеры паракона и метакона M1; сильно развитый метаконид m1; удлиненный талонид m1; наличие энтокониды m1 (Qi, 2014; Desmukh, Valenciano, 2022).

В отличие от *Osmotherium* Cope, 1896, *Promephitis* имеет протокон Р4; менее массивный m1; низкий талонид m1 (Cope, 1896).

Promephitis отличается от *Brachyprotoma* Brown, 1908 наличием Р2; наличием протокона Р4; слабо развитым парастилем М1; слабым укорочением ряда нижних премоляров; отсутствием кулисообразного перекрытия нижних премоляров (Brown, 1908).

Promephitis отличается от *Pliogale furlongi* (Merriam, 1911) слабым буккальным расширением протокониды m1; сильным развитием метакониды m1; широким и длинным талонидом m1; наличием буккального расширения гипокониды m1; сильно развитым энтоконидом m1 (Hall, 1950, Табл. 7, рис. b, c, k).

В отличие от *Martinogale* Hall, 1950, для *Promephitis* характерен короткий лицевой отдел черепа; слабое развитие парастилия и протокона Р4; наличие гипокона Р4; широкая стилирная полка М1; слабым буккальным расширением протокониды m1; сильным развитием метакониды m1; широким и длинным талонидом m1; узкая талонидная вырезка; наличием буккального расширения гипокониды m1; сильно развитым энтоконидом m1 (Wang et al., 2005).

Promephitis отличается от *Buisnictis* Hibbard, 1950 слабым развитием парастилия и протокона Р4; наличием гипокона Р4; малой дистанцией между шилососцевидным отверстием и задним рваным отверстием; коротким каналом ушной ветви блуждающего нерва; низким тригонидом m1; слабым лингвальным изгибом тригониды m1; длинным m1; узкой талонидной вырезкой m1; крупный m2 (см. Раздел 4.2.1.2; Hibbard, 1950; Hibbard, 1941; Stevens et al., 2003; Wang et al., 2013).

Promephitis отличается от *Brachyopsigale* Hibbard, 1954 присутствием р2; двукорневым р3; менее массивным р4; сильно развитым метаконидом m1 (Hibbard, 1954).

По сравнению с современными Mephitinae, *Promephitis* имеет короткий лицевой отдел черепа; протокон Р4; сокращенную наибольшую ширину М1 (WM1max) относительно длины М1, широкую стилирную полку М1; сильно развитый парастиль М1; расположение метаконуля М1 на заднем крае зуба; массивные скуловые дуги; миниатюрную барабанную камеру; почти полностью редуцированный надпроходной синус полости среднего уха; сильно развитое парафлюкулярное углубление; слабое латеральное расширение вентрального края массивной впадины (см. Раздел 4.2.1.1., 4.2.1.2; Geraads, Spassov, 2016). Для *Promephitis*, в отличие от современных Mephitinae, характерно отсутствие фронтального синуса; слабо выраженная в рельефе коры больших полушарий мозга сильвиева борозда; короткая надсильвиева борозда;

слабый изгиб латеральной борозды; отсутствие крестообразной и закрестообразной борозд (Geraads, Spassov, 2016).

Promephitis отличается от *Mydaus* Cuvier, 1821 сильной редукцией P2; отсутствием бугорка метастилия на P4 и M1; одновершинным протоконом M1; высоким теменным отростком височной кости; отсутствием сильного расширения небных костей за уровень заднего края M1; сохранением височного венозного синуса в половозрелом состоянии; крупным надбарабанным синусом; наличием канала ушной ветви блуждающего нерва; отсутствием добавочного заднего бугорка на p4; слабым лингвальным изгибом праакристида m1 (см. Раздел 4.2.1.2).

В отличие от современных *Mephitis*, *Promephitis* имеет слабое развитие парастилия P4; прирастание трубки наружного слухового прохода к надпроходному гребню; меньшую дистанцию между шиловидным отверстием и задним рваным отверстием; меньший абсолютный размер надбарабанного синуса; короткий канал ушной ветви блуждающего нерва; слабое латеральное расширение вентрального края масеттерной впадины; более низкий талонид m1 (см. Раздел 4.2.1.2).

Помимо выделенных отличий, *Promephitis* отличается от *Conepatus* Gray, 1837 наличием P2; небольшим P3; отсутствием сильного расширения небных костей за уровень заднего края M1; более высоким теменным отростком височной кости; коротким каналом водопровода улитки; круглой формой отверстия внутренней слуховой артерии; узким m1; слабым лингвальным изгибом праакристида m1 (см. Раздел 4.2.1.2).

По сравнению с *Spilogale* Gray, 1865, *Promephitis* также выделяется сильной редукцией P2; низким теменным отростком височной кости; отсутствием полуперегородок и каменистых синусов надбарабанного синуса (см. Раздел 4.2.1.2).

В отличие от *Mephitis* Geoffroy et Cuvier, 1995, для *Promephitis* характерны следующие признаки: сильная редукция P2; низкий теменной отросток височной кости; отсутствие полуперегородок и каменистых синусов надбарабанного синуса; слабым лингвальным изгибом праакристида m1 (см. Раздел 4.2.1.2).

Замечания. Размеры черепа *Promephitis* (L1 – 43.5–91 мм; $n = 15$; Алексеев, 1915; Pilgrim, 1933a; Zdansky, 1937; Крокос, 1939; He, Huang, 1991; Wang, Qiu, 2004; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016) сопоставимы с таковыми у *Buisnictis* (L1 – 49.3–49.4 мм; $n = 15$; Stevens et al., 2003), *Brachyprotoma* (*B. pristina* Brown, 1908; L1 – 46 мм; $n = 1$; Brown, 1908) а также у современных *Conepatus* (L1 – 61.2–77.3 мм; $n = 5$), *Mephitis* (L1 – 58.5–78 мм; $n = 9$), *Mydaus* (L1 – 40 мм; $n = 2$; также отмечаются особи крупных размеров с L1 до 100 мм; Davis, 1961; Hwang,

Lariviere, 2003) и *Spilogale* ($L1 = 54.5\text{--}57.32$ мм; $n = 2$). Череп *P. maxima* обладал предположительно сходными размерами с таковым у *Palaeomephitis steinheimensis* (продольная длина фрагмента задней части черепа составляет приблизительно 40 мм; Jager, 1839; Wolsan, 1999). Череп *Promephitis* длиннее, чем у самого мелкого известного представителя семейства – *Martinogale* ($L1 = 40$ мм; $n = 1$). Он шире ($W1/L1 = 0.58\text{--}0.68$; $n = 9$; Алексеев, 1915; Pilgrim, 1933a; Zdansky, 1937; Крокос, 1939; Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016), чем у *Buisnictis* ($W1/L1 = 0.51\text{--}0.55$; $n = 3$; Stevens et al., 2003) и современных *Conepatus* ($W1/L1 = 0.52\text{--}0.58$; $n = 4$), *Mephitis* ($W1/L1 = 0.51\text{--}0.58$; $n = 9$), *Mydaus* ($W1/L1 = 0.52\text{--}0.55$; $n = 2$), *Spilogale* ($W1/L1 = 0.53\text{--}0.57$; $n = 2$).

***Promephitis lartetii* Gaudry, 1861**

Promephitis lartetii: Gaudry, 1861, с. 722, Табл. 6, фиг. 5–7; Gaudry, 1862, с. 52, Табл. VI, фиг. 5–7; Koufos, 2006, с. 58, Табл. 2, 3 partim; Geraads, Spassov, 2016, с. 548, рис. 1, 3, partim.

Promephitis hootoni: Şenyürek, 1954, с. 281, рис. 1–14; Wang, Qiu, 2004, с. 727, фиг. 1, 2, partim.

Promephitis sp.: Koufos, 2006, с. 60, partim.

Голотип – MNHN F PK, № 3019, сильно деформированный череп, сочлененный с неполной нижней челюстью; Греция, местонахождение Пикерми; верхний миоцен, нижний–средний туролий; MN11–12.

Описание (рис. 3.2, 3.3, 3.4, а–в). *Promephitis* крупного размера. Череп широкий и низкий. Наружный рельеф лобных костей вздутый. Заглазничные отростки сильно развиты; сагиттальный гребень низкий; широкое костное небо. М1 наиболее массивный из известных представителей рода; он имеет вздутие прецинггулома спереди от паракона, широкую стилиярную полку, сильно развитые парастиль, передний и задний сегменты передней части неполного буккального цингулома и заднее расширение гипокона. Горизонтальная ветвь нижней челюсти высокая.

В материале представлены черепа экз. IVPP, №№ V0424, V0425, V13310 с разрушенными скуловыми дугами (рис. 3.2). Экз. IVPP, №№ V0424 и V0425 сочленены с ветвями нижних челюстей. Задняя часть экз. IVPP, № V0424 поперечно сдавлена и деформирована с нарушением пропорции черепа; разрушен комплекс клиновидных костей основания черепа и правая крыловидная кость. Череп экз. IVPP, № V0425 так же деформирован с потерей пропорций;

клиновидные и крыловидные кости сильно повреждены; отсутствуют фрагменты лобных и теменной костей; зубы P4 (левый) и M1 (правый) расколоты с потерей пропорции. Ветви нижних челюстей экз. IVPP, №№ V0424 (рис. 3.3) и V0425 полные, за исключением левой ветви экз. IVPP, № V0425 – она представлена фрагментом горизонтальной ветви с зубным рядом c1–m1.



Рис. 3.2. Череп *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861, экз. IVPP, № V13310 (Китай, Ганьсу, местонахождение Цяоцзя (LX200047); верхний миоцен): *a* – вид справа; *б* – вид снизу; *в* – вид сверху.



Рис. 3.3. Правая ветвь нижней челюсти *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861, экз. IVPP, № V0424 (Китай, Ганьсу, местонахождение Цяоцзя (LX200047); верхний миоцен): *a* – лингвальный вид; *б* – буккальный вид; *в* – окклюзиальный вид.

Размеры. См. прил. 4–8.

Изменчивость. Изменчивость некоторых изученных признаков была интерпретирована нами как проявление внутривидовой изменчивости. Так, размеры и пропорции верхних зубов изменчивы в широких пределах у представителей вида на всем ареале: C1 (WC1/LC1 – 0.65–0.83; $n = 6$; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016), P3 (WP3/LP3 – 0.57–0.69; $n = 8$; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016), P3 (WP3/LP3 – 0.7–0.84; $n = 8$; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016), P4 (LP4/WP4 – 0.7–0.88; $n = 7$; Geraads, Spassov, 2016), M1 (LM1/WM1 – 0.91–1, $n = 7$; LM1/WM1max – 0.7–0.8, $n = 9$; LP4/LM1 – 1–1.2; $n = 9$; значение у голотипа – 0.92; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016). Пропорции m1 также сильно изменчивы (Ltdm1/Lm1 – 0.4–0.47; Wtrgm1/Wtdm1 – 0.82–0.941; $n = 5$; Şenyürek, 1956; Bonis, 2005).

Череп *P. lartetii* из верхнего миоцена Китая (L1 – 60.2–64.4 см; $n = 3$) немного превышают размеры таковых из верхнего миоцена Европы (L1 – 58–59.4; $n = 3$; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016). Они также имеют более узкий заглазничный перехват (Wpo/L1 – 0.22–0.27; $n = 7$;

Wang, Qiu, 2004) и более массивный р3 ($Wp3/Lp3 = 0.66-0.72$; $n = 5$), чем у европейских находок вида ($Wpo/L1 = 0.27$, $n = 2$; $Wp3/Lp3 = 0.72-0.77$, $n = 5$).

P. lartetii из Китая отличаются от экземпляров из Турции ($Lmd = 42.2$, $n = 1$; $Wp3/Lp3 = 0.72-0.77$, $n = 2$; $Wp4/Lp4 = 0.74-0.76$, $n = 2$; $Wm1/Lm1 = 0.46-0.49$, $n = 4$; Şenyürek, 1956; Bonis, 2005) немного более короткой нижней челюстью ($Lmd = 37-41$; $n = 3$), узкими р3 ($Wp3/Lp3 = 0.66-0.72$; $n = 5$) и m1 ($Wm1/Lm1 = 0.38-0.45$; $n = 3$), широким р4 ($Wp4/Lp4 = 0.8-0.88$; $n = 3$).

В строении М1 *P. lartetii* из верхнего миоцена Китая отмечаются различия в развитии некоторых структур зуба: развитие заднего сегмента передней части неполного буккального цингулюма с образованием постмезостилия (сильное развитие у экз. IVPP, №№ V0424 и V13310, слабое у экз. IVPP, № V0425); редукция метастилия (слабая экз. IVPP, №№ V0424 и V13310 и сильная у экз. IVPP, № V0425); развитие антеролингвального цингулюма (полная редукция у экз. IVPP, № V0425, слабое развитие у экз. IVPP, №№ V0424 и V13310); буккальное расширение гипокона (умеренно сильное расширение у экз. IVPP, №№ V0424 и V13310 и отсутствие расширения у экз. IVPP, № V0425). На М1 у экз. IVPP, № V13310 совместно с редукцией антеролингвального цингулюма наблюдается низкое соединение прегипокристы с протоконом. М1 у экз. IVPP, № V0425 имеет наиболее прогрессивные морфологические признаки относительно других *P. lartetii* из Китая.

Некоторые черепные признаки обладают низкой степенью изменчивости, что установлено на анализе серийного материала: широкий череп, относительно его кондиллобазальной длины ($L1/W1 = 0.64-0.68$; $n = 3$; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016), укороченный затылочный отдел черепа ($Lpstgl/L1 = 0.35-0.4$; $n = 3$), слабое ростральное сужение лицевого отдела ($Wcan/Wpal = 0.69-0.76$; $n = 7$; Wang, Qiu, 2004), умеренно массивный Р3 ($WP3/LP3 = 0.63-0.69$; $n = 7$; за исключением экз. NMNHA, № K-9504: $WP3/LP3 = 0.56$; Şenyürek, 1956; Geraads, Spassov, 2016), размеры Р4 ($LP4 = 6-6.85$ мм; $n = 11$; Şenyürek, 1956; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016), высокая горизонтальная ветвь нижней челюсти ($Hmnd/Lmnd = 0.19-0.2$; $n = 4$; Bonis, 2005), высокий венечный отросток ($Hcor = 18.73-20.17$; $Hcor/Lmd = 0.46-0.52$; $n = 3$), слабый задний наклон переднего края венечного отростка нижней челюсти к линии нижнего щечного зубного ряда ($Ascor = 70-80^\circ$; $n = 3$), длинный m1 ($Lm1/Lp2-m2 = 0.46-0.52$; $n = 3$). В строении М1 стабильно наблюдаются увеличенный парастиль, вздутие антеролингвальной стенки паракона и прецингулюма спереди от него; сильное развитие переднего сегмента передней части неполного буккального цингулюма с четко выраженным мезостилем; сильное заднее расширение гипокона.

Сравнение. М1 у *P. lartetii* является наиболее массивным среди известных представителей рода ($LM1/WM1 = 0.9-1$; $n = 7$; Geraads, Spassov, 2016; рисунок 3.3).

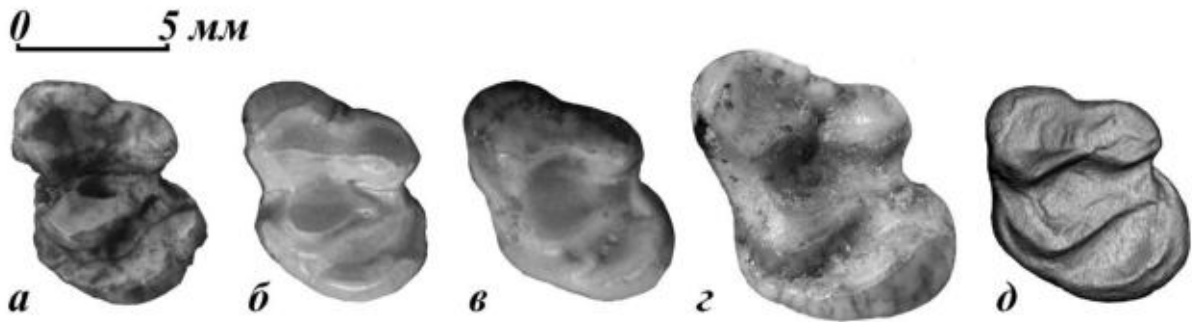


Рис. 3.4. Сравнение строения M1 у крупных *Promephitis*: а – *P. lartetii* Gaudry, 1861, экз. IVPP, № V0424 (Китай, Ганьсу, Шанцзявань; верхний миоцен); б – *P. lartetii* Gaudry, 1861, экз. IVPP, № V13310 (Китай, Ганьсу, Цяоцзя; верхний миоцен); в – *P. lartetii* Gaudry, 1861, экз. IVPP, № V0425 (Китай, Ганьсу, Цяоцзя; верхний миоцен); г – *P. cf. alexejewi* Schlosser, 1924, экз. IVPP, № RV45025 (Китай, Шаньси, Юйшэ; нижний плиоцен); д – *P. maeotica* Alexejew, 1915 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен).

P. lartetii отличается от *P. parvus* ($W_{can}/W_{pal} - 0.65-0.68$, $n = 3$; $W_{po}/L1 - 0.22-0.27$, $n = 5$; $WP4/LP4 - 0.68-0.71$, $n = 6$) большими размерами; развитием сагиттального и затылочного гребней; широким черепом с развитыми сосцевидными отростками; узким заглазничным перехватом ($W_{po}/L1 - 0.22-0.27$; $n = 7$); слабым сужением лицевого отдела черепа ($W_{can}/W_{pal} - 0.69-0.76$; $n = 7$); задней вырезкой хоан в форме сдвоенных полукруглых арок; длинной трубкой наружного слухового прохода; дорсовентрально уплощенными слуховыми барабанами; широким P4 ($WP4/LP4 - 0.7-0.88$; $n = 10$); сильным развитием парастилия M1, передней части неполного буккального цингулюма M1 и заднего расширения гипокона M1 (Şenyürek, 1956; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016).

Отличительными признаками *P. lartetii* от *P. maeotica* являются следующие признаки: вздутием прецингулюма спереди паракона M1; умеренно сильное заднее расширение метастилиарной области M1; отсутствие лингвального цингулюма M1; слабое буккальное расширение гипокона M1.

P. lartetii отличается от *P. alexejewi* ($LP4 - 7.5-8$ мм, $n = 2$; $Lm1 - 10.4-11.3$ мм, $n = 4$; Schlosser, 1924; Montoya et al., 2011) меньшими размерами P4 ($LP4 - 6-6.85$ мм, $n = 11$; Şenyürek, 1954; Bonis, 2005; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016) и m1 ($Lm1 - 8.5-9.28$ мм, $n = 6$; Şenyürek, 1954; Bonis, 2005); вздутием прецингулюма спереди паракона M1; сильным вздутием передней части неполного буккального цингулюма M1; лингвальным отклонением паракристида m1 от парасагиттальной оси.

P. lartetii отличается от *P. majori* ($L1 = 53.6\text{--}53.8$, $n = 2$; $W_{can}/W_{pal} = 0.86$, $n = 1$; Pilgrim, 1933a; Geraads, Spassov, 2016) большими размерами черепа ($L1 = 58\text{--}64.5$; $n = 6$; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016); узким лицевым отделом черепа ($W_{can}/W_{pal} = 0.69\text{--}0.76$; $n = 7$); уплощенными дорсовентрально слуховыми барабанами; сильным развитием парастилия и переднего сегмента передней части неполного буккального цингулюма M1; значительным расширением заднего края гипокона.

P. lartetii отличается от *P. pristinidens* ($LP4 = 6.1$ мм; $LM1 = 5.5$ мм; $n = 1$) большими размерами ($LP4 = 6\text{--}6.85$ мм, $n = 11$; $LM1 = 5.52\text{--}6.8$ мм, $n = 10$); широким лингвальным выступом P4; вздутием прецингулюма спереди паракона M1; сильным развитием парастилия, передней части неполного буккального цингулюма и заднего расширения гипокона M1.

P. lartetii по сравнению с *P. maxima* ($W_{can}/W_{pal} = 0.70$, $n = 1$; $WP3/LP3 = 0.86$, $n = 1$; $Hmd/Lmd = 0.21$, $n = 1$) имеет слабое переднее сужение лицевого отдела ($W_{can}/W_{pal} = 0.69\text{--}0.76$; $n = 7$); менее массивный P3 ($WP3/LP3 = 0.58\text{--}0.69$; $n = 8$; Şenyürek, 1956; Geraads, Spassov, 2016); грацильную челюсть ($Hmd/Lmd = 0.19\text{--}0.2$; $n = 1$; Bonis, 2005).

P. lartetii отличается от *P. qinensis* ($W_{can}/W_{pal} = 0.87$; $n = 1$) большими размерами; узким лицевым отделом черепа ($W_{can}/W_{pal} = 0.69\text{--}0.76$; $n = 7$); вздутием прецингулюма спереди паракона M1; сильно развитыми парастилем M1, передней частью неполного буккального цингулюма M1 и задним расширением гипокона M1.

Замечания. При описании голотипа были допущены ошибки. Метаконид m1 не лежит на одной линии с протоконидом, немного смещен назад (Koufos, 2006). Форма и пропорции m1 голотипа MNHN F PIK, № 3019 искажены в связи со смещением обломанной части талонида (рис. 1.2, E). Промеры черепа изначально были даны неверно в связи с сильной деформацией экземпляра (Koufos, 2006). Об обитании вида в валлезии Китая (MN9–10) известно недостоверно (Deng et al., 2013). При упоминании находок *P. lartetii* из отложений этого времени приводятся ссылки на работу (Wang, Qiu, 2004), не содержащую остатков вида из предполагаемого местонахождения из биозоны MN9–10 Дашенгоу и синхронных ему.

Распространение. Верхний миоцен Греции: Аттика, Пикерми (средний туролий; MN12); о. Самос (туролий; MN11–12); Фессалия, Периволаки (средний туролий; MN12). Верхний миоцен юго-западной Болгарии, местонахождения Хаджидимово (нижний туролий; MN11) и Калиманци (средний туролий; MN12; Geraads, Spassov, 2016). Верхний миоцен Китая: Ганьсу, местонахождения Цяоцзя (LX200047), Шанцзявань (LX200025; нижний–средний туролий; MN11–12) и Шаньчжуан (LX200027; верх нижнего валлезия – верхний валлезий;

верхний MN9 – MN10; Deng et al., 2013) Верхний миоцен Турции: Анатолия, местонахождения Аккашдаги (нижний–средний туролий; MN11–12; Bonis, 2005) и Кючукьозгат (нижний туролий; MN11; Şenyürek, 1954).

Материал. Экз. IVPP, №№ V0424, V0425, V13310.

***Promephitis maeotica* Alexejew, 1915**

Promephitis maeotica: Алексеев, 1915, с. 368, Табл. X, фиг. 1–8; Крокос, 1939, с.129, рис. 1–7; Тесаков и др, 2013, С. 271; Tesakov et al., 2017, с. 414; рис. 16, фиг. а–с.

Promephitis cf. *maeotica*: Zdansky, 1937, с. 324, фиг. 1–8.

Promephitis alexejewi: Teilhard de Chardin, 1945, с. 34 partim.

Голотип – ПИН, № 355/1519, череп с фрагментом левой ветви нижней челюсти; Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен, средний туролий, MN12.

Описание (рис. 3.5–3.7). *Promephitis* крупного размера с широким низким черепом. M1 массивный, округлой формы с редуцированным метастилем, сильно развитыми парастилем, передним и задним сегментами передней части неполного буккального цингулюма, лингвальным цингулюмом, сильными задним и буккальным расширениями гипокона. На m1 имеется бугорчатый буккальный цингулид талонида, а также сильное лингвальное расширение лингвальной стенки талонида.

На черепе экз. ПИН, № 355/1519 разрушены предчелюстные кости и передняя часть правой верхнечелюстной кости с C1–P4 (рис. 3.5). У экземпляра небольшие повреждения в области заглазничного перехвата, левых теменной и височной костей, а также медиальная часть барабанной кости.

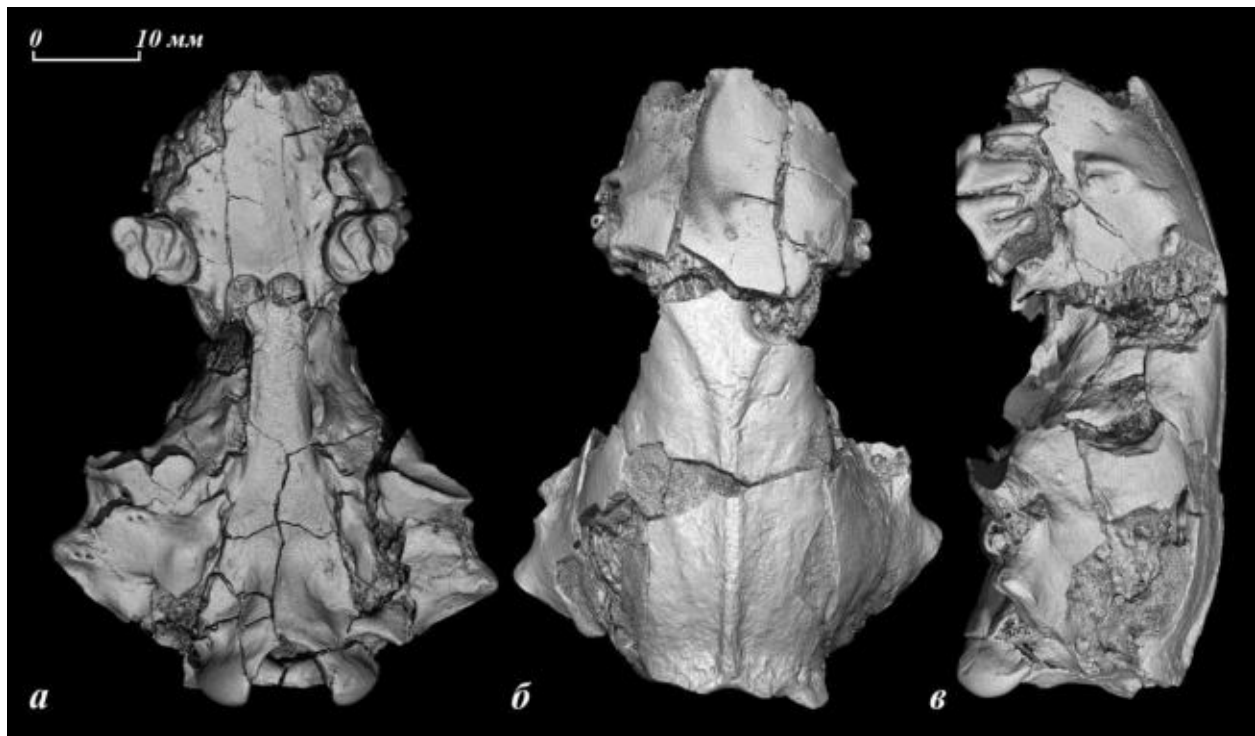


Рис. 3.5. Череп *Promephitis maeotica* Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1519 (Украина, Новоелизовка; верхний миоцен; средний туролий, MN12): а – вид снизу; б – вид сверху; в – вид сбоку, левая сторона.

Череп широкий ($L1/W1 = 0.66$; $n = 1$; Табл. 3.1), с сильно развитыми сосцевидными отростками. Вздутие сосцевидных отростков различимо в наружном рельефе латеральной стенки мозгового отдела. Затылочный гребень сильно развит, сагиттальный гребень низкий. Заглазничный перехват умеренно широкий. Заглазничный отросток умеренно сильно развит. Лобные кости не вздуты. Лицевой отдел умеренно широкий ($W_{can}/W_{pal} = 0.7$; $n = 1$). Задние отверстия хоан имеют форму двух полукруглых арок.

Слуховой барабан уплощен в дорсовентральном направлении. Костная трубка наружного слухового прохода длинная и широкая. Она ориентирована к сагиттальной плоскости под углом 60° . Ее верхний край срастается с надпроходным гребнем. Спереди от нее на вентральной поверхности чешуйчатой кости открывается засочленовное отверстие для выхода сосцевидной эмиссарной вены. На вентральной поверхности черепа у заднего медиального края костной трубки наружного слухового прохода расположено шилососцевидное отверстие. Оно сближено с задним рваным отверстием.

Таблица 3.1. Сравнение промеров черепа у *Promephitis maeotica* Alexejew, 1915 и *Promephitis alexejewi* Schlosser, 1924: ¹ – (Zdansky, 1937).

Промеры, мм	<i>P. maeotica</i>		<i>P. alexejewi</i>	
	Украина		Китай	
	Новоелизаветовка	Гребеники	Янмугоу	Юйшэ
	ПИН 355/1519	ПН 408/193	? ¹	IVPP RV45025 (бывший V25.638)
Кондилобазальная длина L1	67	72.3	–	–
Базальная длина LB	60.17	65.94	–	–
Занебная длина LPP	35.5	35.6	–	–
Засочленовная длина L2	24	–	–	–
Сосцевидная ширина W1	44.32	44.5	39.1	–
Высота черепа H1	22.24	26.9	18.4	–
Ширина мозгового отдела WNC	32.1	–	–	–
Ширина заглазничного перехвата Wpo	16.5	17.4	17.2	–
Ширина между заглазничными отростками Wsuo	24.2	26.5	–	–
Межглазничная ширина Wo	22.55	–	–	–
Высота глазницы	–	–	–	–
Длина лицевого отдела Lfac	28	30.2	–	–
Длина предглазничного отдела Lpro	18–19	26.5	–	–
Высота большого затылочного отверстия Hfm	8.7	8	–	–
Ширина большого затылочного отверстия Wfm	10.2	9	–	–
Ширина мыщелков Wcond	18.6	–	–	–
Длина заднего рваного отверстия Llp	3.42	–	–	–
Ширина заднего рваного отверстия Wlp	1.92	–	–	–
Ширина между for. Hypoglossum Wfhfh	15	–	–	–
Ширина между задними рваными отверстиями Wlplp	15	–	–	–
Высота подглазничного отверстия Hinf	2.83	–	–	3.64
Ширина подглазничного отверстия Winf	2.1	–	–	2
Длина подглазничного канала Lcinf	2.67	–	–	2.46
Ширина хоан Wcho	7.7	–	–	–
Длина неба Lpal	22.2	29.1	–	–
Ширина черепа на уровне клыков Wcan	18.1	–	–	–
Ширина черепа на уровне переднего края M1 Wpal	25.8	–	–	–

Задняя поверхность яремного отростка плоская. Его латеральный край слегка расширен назад. Расширение задней поверхности яремного отростка служит для крепления расширенного окончания дистального апоневроза латеральной прямой мышцы головы (*m. rectus capitis lateralis*; это указывает на определенную специализацию этой небольшой мышцы к флексии-экстензии в атлanto-окципитальном суставе и возможно специализацию других элементов шейной мускулатуры: например, каудальной косой мышцы головы – *m. obliquus capitis caudalis*).

Правый верхний зубной ряд представлен только М1. В левом верхнем зубном ряду сохранились корень С1, Р4–М1. Р4 разделен со смещением на две части по трещине, проходящей вдоль бассейна лингвального выступа. Реконструированный левый Р4 (рис. 3.6) узкий ($WP4/LP4 = 0,68$; $n = 1$; прил. 9). Отношение его ширины к длине сходно с таковой, вычисленной по значениям, приведенным А. Алексеевым (1915) для утраченного целого Р4 из правого зубного ряда ($WP4/LP4 = 0,66$; $n = 1$). Реконструированный Р4 имеет очень массивное хищническое лезвие, составляющее около 68% ширины зуба. Лингвальный корень раздвоен в шейной части зуба; срастается книзу. Протокон сильно редуцирован; гипокон умеренно высокий, вытянутый в продольном направлении. Гипокон имеет дополнительный буккальный гребень, направленный перпендикулярно лингвальной стенке хищнического лезвия. Постеролингвальный цингулюм сильно развит.

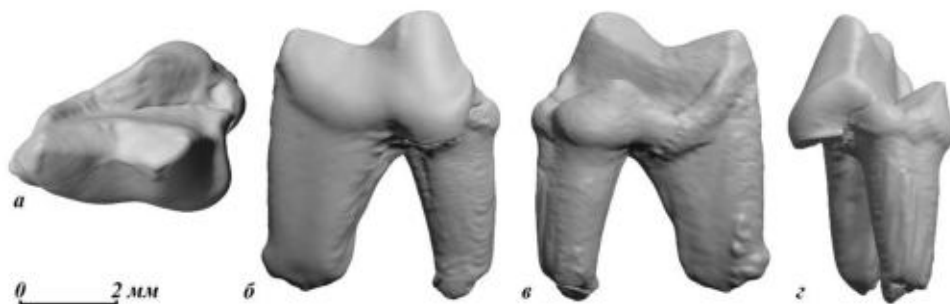


Рис. 3.6. Реконструированный Р4 *Promephitis maeotica* Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1519 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; средний туролий, MN12).

М1 массивный ($WM1/LM1 = 0,88–0,9$; $n = 2$). Метакон слегка короче паракона ($LmtM1/LpaM1 = 0,85–0,9$; $n = 2$). Основание антеролингвальной стенки паракона не вздутое. Передняя стенка тригона прямая (экз. ПИН, № 355/1519) или слегка изогнутая вперед из-за переднего смещения парастилия (экз. колл. NNPM-P, № 43.332). Парастиль сильно развит; стилиярная полка широкая. Передняя часть неполного буккального цингулюма сточена, однако, развитый эктофлексус указывает на ее сильное развитие. Задний сегмент передней части неполного буккального цингулюма развит умеренно сильно, невысокий. Метастиль слабо развит. Бассейн тригона вытянут в продольном направлении. Постпротокриста длинная. Сзади она заканчивается метаконулем. Метаконуль находится на одном уровне с задним краем метакона. Антеролингвальный цингулюм слабо развит. Гипокон сильно расширен назад. Постеролингвальную часть гипокона окаймляет валикообразный лингвальный цингулюм. Задняя часть постгипокристы расширена буккально до уровня буккального края метаконуля, спускается к его основанию. В области наиболее высокой части постгипокристы отмечается сильный износ. Однако различимы следы наличия дополнительного гребня гипокона, соединяющего его с

метаконулем. Этот гребень образует с продольной осью зуба (от переднего края паракона до заднего края метакона) угол величиной 130° .

Нижние челюсти представлены фрагментом правой восходящей ветви (экз. ПИН, № 355/17) и остатками левых ветвей нижней челюсти: одна неполная ветвь без предклыковой области и вершины венечного отростка (экз. ПИН, № 355/1523), фрагментами без восходящей ветви с $s1$, $p3-m2$ (экз. ПИН, № 355/1521; рис. 3.7) и с $p3-m1$ (экз. ПИН, № 355/1522). Нижняя челюсть экз. ПИН, № 355/1523 длинная и массивная ($Hmd/Lmd - 0.19$; $Hmd/Lc1-m2 - 0.32$; $n = 1$). Экз. ПИН, № 355/1522 вероятно был более грацилен ($Hmd/Lc1-m2 - 0.25$; $n = 1$). Экз. ПИН, № 355/1523 имеет сильный изгиб вентрального края в парасагиттальной плоскости за $m1$. У экз. ПИН, №№ 355/1521 и 1522 этот изгиб не выражен. Вероятно, они были имели более прямой вентральный край. Количество подбородочных отверстий (*for. mentalis*) варьирует от двух (экз. ПИН, № 355/1522) до четырех (экз. ПИН, № 355/1523) или шести (экз. ПИН, № 355/1521). Массетерная впадина глубокая. Ее нижний край расширен латерально и образует выступ. В нижней части массетерной впадины имеется невысокий гребень, соединяющий передний угол впадины с суставным отростком. Он отделяет наружную порцию жевательной мышцы (*musculus masseter*; площадка дистального крепления мышцы находится ниже гребня) от средней порции (площадка дистального крепления мышцы находится выше гребня). Сверху массетерная впадина резко выполаживается чуть выше уровня суставного отростка. Верхний край венечного отростка экз. ПИН, № 355/17 слегка подогнут латерально. Передний край венечного отростка образует с линией нижнего зубного ряда угол $50-57$ ($n = 3$). Поверхность крепления височной мышцы (*musculus temporalis*) в его нижней части сильно расширяется как у большинства Carnivor. Угловые отростки не сохранились.

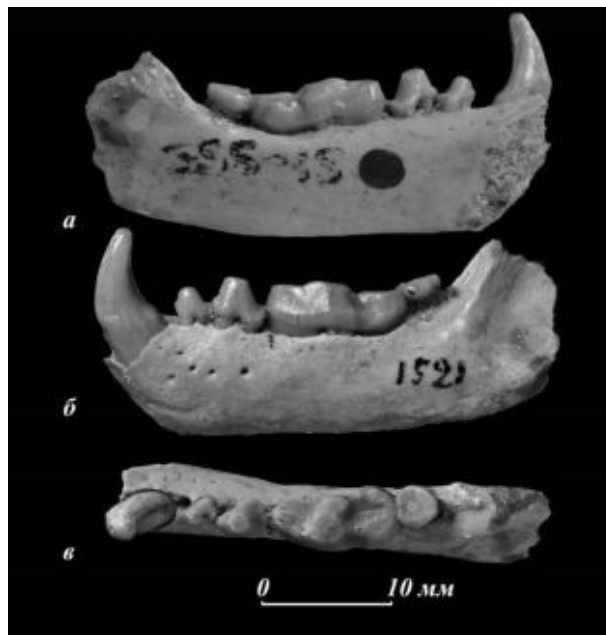


Рис. 3.7. Фрагмент левой ветви нижней челюсти *P. maeotica* Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1521 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; средний туроллий, MN12): *а* – лингвальный вид; *б* – буккальный вид; *в* – окклюзиальный вид.

Нижние премоляры массивные: значения W/L для р3 и р4 равны 0.71–0.79 ($n = 2$) и 0.78–0.83 ($n = 3$) соответственно. Нижний хищнический зуб m1 широкий ($Lm1/Wm1 = 0.43–0.45$; $n = 3$). Его длина составляет приблизительно половину длины щечного зубного ряда ($Lm1/Lp2–m2 = 0.45–0.52$; $n = 3$). Лезвие паракристида слабо отклонено лабиально от парасагиттальной плоскости. Метаконид слегка смещен назад относительно протокониды. Гребневидный гипоконид крупный и массивный; позади него расположен небольшой гипоконулид. Задняя стенка гипоконулида является самой задней точкой зуба. Энтоконулид отсутствует. Вершина энтоконида сдвинута назад, за уровень вершины гипоконида. На презентокристиде расположены от одного (экз. ПИН, № 355/1521) до двух (экз. ПИН, № 355/1522) добавочных бугорков. Вырезка талонида узкая. У основания талонида с буккальной стороны на всех m1 из колл. ПИН 355 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; MN 12) замечен мелкобугорчатый буккальный цингулюм. Нижний хищнический зуб имеет два дополнительных корня под протоконидом и один под метаконидом.

Последний нижний моляр m2 округлой формы со слегка выступающим назад выступом гипоконида. Коронка m2 у экз. ПИН, №№ 355/1521 сильно изношена. Однако в рельефе ее передней стенки различимы три целых мелких бугорка.

Размеры. Ширина черепа на уровне переднего края M1 у экз. NNPM-P, № 43.332 равна 26.7 мм. M1 из местонахождения Морская-2 (место хранения и коллекционный номер неизвестны; Россия; Тесаков и др., 2013): L – 5.9 мм; W – 7.9 мм. Размеры других экз. представлены в Табл. 3.1, прил. 9–10.

Изменчивость. При сравнении с другими известными находками *P. maeotica* установлен характер изменчивости некоторых признаков. Размеры P4–M1 (LP4/LM1 – 0.89–1.15; $n = 6$; Крокос, 1939) и их пропорции (WP4/LP4 – 0.66–0.83, $n = 7$; LM1/WM1 – 0.75–0.91, $n = 7$; LP4/LM1 – 0.89–1.15, $n = 6$; Крокос, 1939; Тесаков и др., 2013) изменчивы в широких пределах. Экз. ПН, № 408/194 имеет наиболее контрастные отличия в пропорциях P4–M1 от известных экземпляров вида: самый массивный P4 (WP4/LP4 – 0.83; $n = 1$; Крокос, 1939) и один из самых широких M1 (WM1 – 9.5; LM1/WM1 – 0.76; $n = 1$; Крокос, 1939).

Длины нижних челюстей (Lmd – 38.4–50.2 мм; $n = 4$; Крокос, 1939) и нижних зубных рядов (Li1–m2 – 21.30–30.5 мм; $n = 7$; Крокос, 1939) сильно изменчивы. Нижние челюсти массивные (Hmd/Lmd – 0.18–0.2; $n = 3$; Крокос, 1939), за исключением экз. ПН, № 408/195 (Hmd/Lmd – 0.16; $n = 1$; Крокос, 1939). Нижняя челюсть экз. ПН, № 408/195 также отличается от экз. ПИН, № 355/1523 отсутствием изгиба вентрального края (Крокос, 1939, рис. 6). Пропорции p4 (W/L) изменчивы в небольшом пределе от 0.73 до 0.83 ($n = 6$; Крокос, 1939). Задний нижний моляр m2 *Promephitis maeotica* из Новоелизаветовки обладает круглой формой (Lm2/Wm2 – 1; $n = 1$), в отличие от таковых, слегка вытянутых, из Гребеников (Lm2/Wm2 – 1.14–1.25; $n = 1$; Крокос, 1939).

Наименее изменчивыми признаками являются размеры черепа (L1 – 67–72.3; $n = 2$; Крокос, 1939) и его пропорции (W1/L1 – 0.62–0.66; H1/L1 – 0.33–0.37; H1/W1 – 0.5–0.6; $n = 2$; Крокос, 1939), пропорции P3 (LP3/WP3 – 0.62–0.63; $n = 3$; Крокос, 1939); угол наклона нижней челюсти к линии нижнего ряда щечных зубов (Acor – 50–57; $n = 4$; Крокос, 1939), длина m1 относительно длины щечного зубного ряда (Lm1/Lp2–m2 – 0.45–0.52; $n = 7$; Крокос, 1939), пропорции m1 (Lm1/Wm1 – 0.43–0.46; $n = 7$; Крокос, 1939).

В строении M1 стабильно наблюдаются следующие признаки: сильно развитый парастиль и вздутые элементы передней части неполного буккального цингулюма; редуцированный метастиль; продольно удлинённый бассейн тригона; слабо развитый антеролингвальный цингулюм. Наличие сильно развитого валикообразного лингвального цингулюма, сильного буккального расширения гипокона M1 и буккального цингулида талонида m1 является уникальным признаком этого вида. Ниже приводятся дополнительные отличительные признаки строения зубов и черепа от других *Promephitis*.

Сравнение. *P. maeotica* имеет наибольшее сходство с *P. lartetii*. Отличается от него отсутствием вздутия прецингулюма спереди от паракона; сильной редукцией метастилия; наличием лингвального цингулюма. Совокупность этих отличительных признаков у *P. maeotica* выражается в более округлой форме M1.

P. maeotica отличается от *P. alexejewi* более округлой формой M1: сильным развитием передней части неполного буккального цингулюма; слабой редукцией метастилия; сильным буккальным расширением гипокона. Передний край паракристида m1 у *P. maeotica* сильнее отклонен от парасагиттальной плоскости в лингвальном направлении по сравнению с *P. alexejewi*.

P. maeotica обладает меньшими размерами по сравнению с *P. maxima*.

P. maeotica отличается от группы *Promephitis* малого размера (*P. majori*, *P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*; L1 – 43.5–53.8 мм, $n = 5$; Wp4/Lp4 – 0.58–0.74, $n = 7$; Pilgrim, 1933b; Geraads, Spassov, 2016) большими размерами (L1 – 67–72.3 мм, $n = 2$; Крокос, 1939); продольно вытянутым гипоконем P4; широкой стилирной полкой M1 с сильно развитыми парастилем и передним сегментом передней части неполного буккального цингулюма; редукцией метастилия M1 (за исключением поздних форм *P. qinensis*); сильным задним расширением гипокона M1; массивным p4 (Wp4/Lp4 – 0.73–0.83; $n = 6$; Крокос, 1939).

P. maeotica в отличие от *P. majori* (Wcan/Wpal – 0.86; $n = 1$; Pilgrim, 1933a), также имеет узкий лицевой отдел черепа (Wcan/Wpal – 0.7; $n = 1$); ровный контур прецингулюма спереди паракона; менее развитый мезостиль и более длинную постпротокристу M1.

P. maeotica отличается от *P. pristinidens* более широким лингвальным выступом протокона P4 с высоким гипоконем, а также миниатюрным метаконулем M1.

P. maeotica в отличие от *P. parvus* (Wpo/L1 – 0.27–0.31; $n = 3$; Wcan/Wpal – 0.65–0.68, $n = 3$) обладает слабым ростральным сужением лицевого отдела черепа (Wcan/Wpal – 0.7; $n = 1$); узким заглазничным перехватом (Wpo/L1 – 0.25; $n = 1$); задняя вырезка хоан имеет форму двойных полукруглых арок; слуховые барабаны уплощенные; на M1 отсутствует вздутие прецингулюма спереди от паракона; лингвальная стенка m1 слегка вздута.

P. maeotica по сравнению с *P. qinensis* (Wcan/Wpal – 0.87; $n = 1$) имеет узкий лицевой отдел черепа (Wcan/Wpal – 0.7; $n = 1$); более короткий P4 относительно M1 (LP4/LM1 – 1.1; $n = 1$); более широкий лингвальный выступ протокона P4 с высоким гипоконем.

Распространение. Верхний миоцен (верхний валлезий – верхний туролий; MN10–13); Северное Причерноморье, Северный Кавказ и Китай (Внутренняя Монголия).

Материал. Экз. ПИН, №№ 355/1519, 1521–1524.

***Promephitis alexejewi* Schlosser, 1924**

Promephitis alexejewi: Schlosser, 1924, с. 11, Табл. 1, фиг. 31–35, 37, 38.

Promephitis cf. *alexejewi*: Teilhard de Chardin, 1945, с. 34, рис. 19–20.

Promephitis sp.: Araslanov et al., 2025, с. 2, рис. 2.

Голотип – Не выделен. Типовая серия хранится в палеонтологической коллекции Музея эволюции Университета Уппсалы (колл. PMU). Она представлена находками из верхнего миоцена Китая (Китай, Внутренняя Монголия, местонахождения Эртемте; баодэ; верхний туролий; MN 13): фрагмент левой ветви нижней челюсти с рядом зубов р4–m1 и альвеолой m2, изолированные зубы (два правых M1, левый P4, два премоляра, клык) и кости автоподия (Schlosser, 1924). Коллекция Университета Уппсалы, Уппсала, Швеция.

Описание (рис. 3.8, 3.9). *Promephitis* крупного размера с массивными P4 и M1. M1 с редуцированным метастиллярным расширением, широкой стиллярной полкой с узкой передней частью неполного буккального цингулюма, прямой передней стенкой тригона. Нижний хищнический зуб с почти прямым паракристидом.

Подглазничный канал верхнечелюстной кости экз. IVPP, № RV45025 короткий и широкий. Его наружное отверстие овальной формы ($W/H = 0.55$; $n = 1$).

Буккальные стенки щечных зубов P4 и M1 у экз. IVPP, № RV45025 образуют угол 140° (рис. 3.8, б). Лингвальная стенка метастилия P4 и передняя стенка препаракристы M1 образуют почти прямой угол. P4 широкий ($WP4/LP4 = 0.83$; $n = 1$); его длина приблизительно равна таковой у M1. В рельефе прецингулюма лингвального выступа P4 выделяется бугорок протокона со вздутым основанием. Гипокон P4 длинный, почти достигает передней стенки зуба. Спереди от вершины гипокона P4 на прегипокристе находится небольшой добавочный бугорок. Буккальный гребень гипокона слабо выражен в рельефе бугра. От заднего края гипокона P4 к заднему краю метастилия тянется узкий низкий цингулюм.

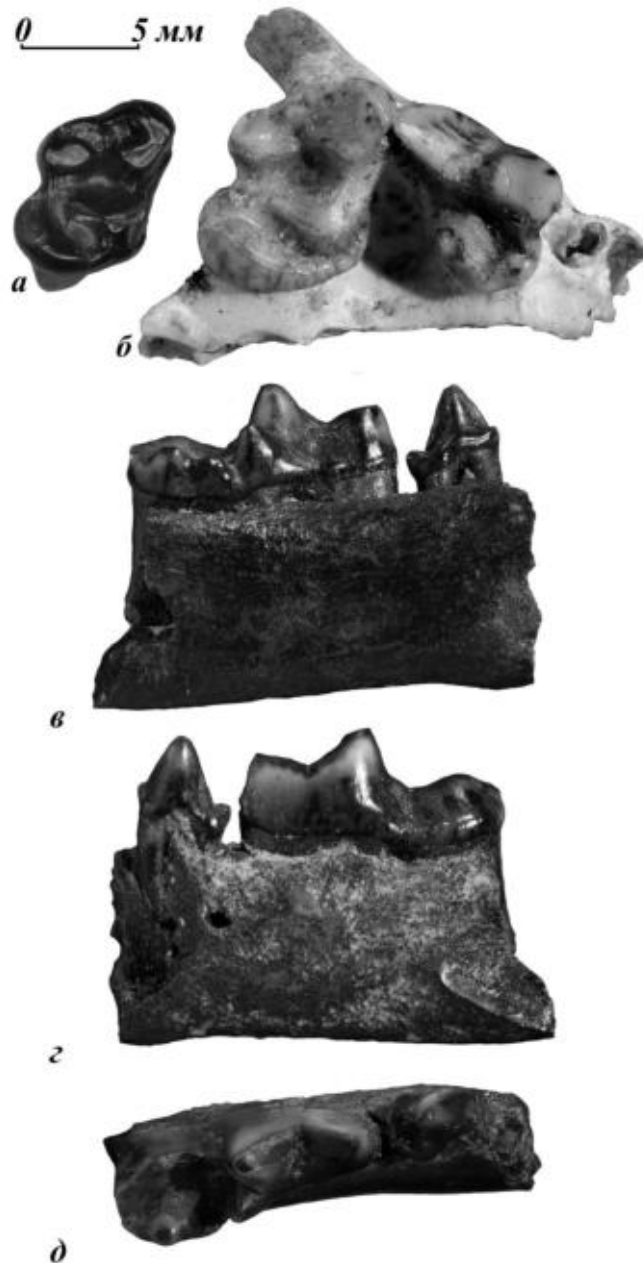


Рис. 3.8. Находки *Promephitis alexejewi* Schlosser, 1924. Обозначения: а, б – М1; а – экз. ЗИН, № 34846 (Молдавия, Лучешты; нижний плиоцен; ранний русциний; MN15–16а); б – экз. IVPP, № RV45025 (Китай, Шаньси, Юйшэ; нижний плиоцен; ранний русциний; MN14); в – д – фрагмент левой ветви нижней челюсти с р4–м1, экз. IVPP, № RV 45025 (Китай, Шаньси, Юйшэ; нижний плиоцен; ранний русциний; MN14); в – лингвальный вид; г – буккальный вид; д – окклюзиальный вид.

М1 массивный (LM1/WM1 – 0.9–0.91; $n = 2$). Передняя стенка тригона прямая. Наиболее четко это видно на зубе с почти полностью изношенной препротокристой экз. IVPP, № RV45025

(рис. 3.9, б). Парастиль сильно развит. Стилярная полка широкая, однако, передняя часть неполного буккального цингулюма имеет архаичную структуру: она имеет вид плавно уменьшающегося гребня, тянущегося к задней части зуба; сегменты не вздуты, но их границы различимы. На экз. IVPP, № RV45025 слабо развит мезостиль. Метастильное расширение сильно редуцировано. На М1 экз. ЗИН, № 34846 задний цингулюм метастильной области поднялся высоко на короткую постметакрысту. Антеролингвальный цингулюм развит слабо (экз. IVPP, № RV45025), либо полностью редуцирован (экз. ЗИН, № 34846). На экз. ЗИН, № 34846 прегипокриста соединена с добавочным лингвальным гребнем протокона. В задней части М1 экз. IVPP, № RV45025 виден след добавочного гребня, соединявшего постгипокристу и метаконулю (рис. 3.9, ДГ); гипокон расширен буккально до уровня буккального края основания метаконуля. У экз. ЗИН, № 34846 эта область несет следы сильного стачивания. Вероятно, выступ гипокона не был расширен буккально, а постгипокриста слилась с добавочным гребнем гипокона, формируя заднюю стенку зуба.

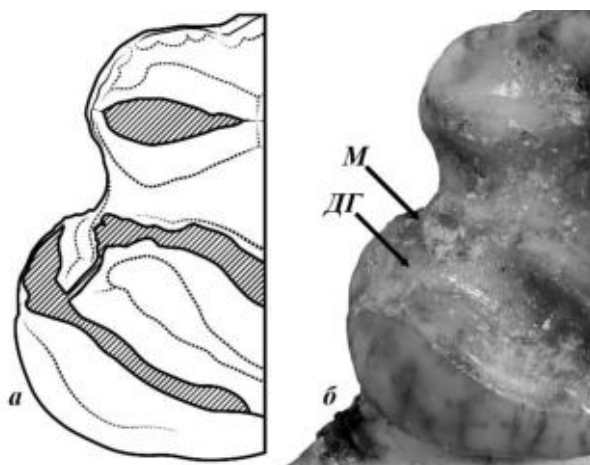


Рис. 3.9. Добавочный гребень постгипокристы М1 экз. IVPP, № RV 45025 (Китай, Шаньси, Юйшэ; нижний плиоцен; ранний русциний; MN14): *а* – прорисовка задней части М1; *б* – задняя часть М1; *ДГ* – добавочный гребень; *МТ* – метаконуль.

Нижний хищнический зуб длинный и узкий ($Lm1 = 11.3$; $Wm1 = 4.34$; $Wm1/Lm1 = 0.38$; $n = 1$). Паракристид слабо отклонен от продольной оси зуба.

Размеры. Размеры подглазничного канала экз. IVPP, № RV45025: Н подглазничного отверстия – 3.64 мм; W подглазничного отверстия – 2 мм; L подглазничного канала – 2.46 мм. Остальные размеры в прил. 11–12.

Изменчивость. P4 экз. IVPP, № RV45025 (WP4 – 6.23 мм; WP4/LP4 – 0.83; $n = 1$) шире и массивнее, чем P4 у топотипа из Эртемте (WP4 – 5 мм; WP4/LP4 – 0.63; $n = 1$). M1 из Юйшэ и Лучешты (LM1 – 6.92–7.41; LM1/WM1 – 0.9–0.91; $n = 2$) больше и массивнее, чем экземпляры из типовой серии (LM1 – 5.8–6; LM1/WM1 – 0.75–0.76; $n = 2$).

M1 экз. ЗИН, № 34846 отличается от M1 у более ранних форм из Внутренней Монголии редукцией антеролингвального цингулюма и буккального расширения гипокона. Эти особенности строения M1 у наиболее поздней известной формы *P. alexejewi* (поздний русциний) соответствуют эволюционным трендам внутри рода.

Нижний хищнический зуб (m1) экз. IVPP, № RV45025 (Wm1 – 4.34 мм; Wm1/Lm1 – 0.38; $n = 1$) уже, чем m1 из типовой серии для вида (Wm1 – 4.8 мм; Wm1/Lm1 – 0.45; $n = 1$).

В строении M1 у *P. alexejewi* наименьшей изменчивостью обладают следующие признаки: прямая передняя стенка тригона; редукция метастилиарного расширения; широкая стилиарная полка; отсутствие вздутия сегментов передней части неполного буккального цингулюма. В строении нижнего хищнического зуба *P. alexejewi* стабильно проявляются следующие признаки: большие размеры, малый угол отклонения паракристида от продольной оси зуба, сильно развитый энтоконид с выраженной вершиной.

Сравнение. Наибольшее морфологическое сходство наблюдается у *P. alexejewi* и *P. maeotica*. В отличие от *P. maeotica*, *P. alexejewi* имеет M1 менее округлой формы (передняя часть неполного буккального цингулюма и лингвальный цингулюм слабо развиты, гипокон слабо расширен буккально), а также почти прямой паракристид m1.

От других крупных *Promephitis* (*P. lartetii*, *P. maxima*) *P. alexejewi* отличается слабо развитой передней частью неполного буккального цингулюма M1, наличием лингвального цингулюма M1 и выпрямленным паракристидом m1. По сравнению с *P. maxima* (LM1 – 8.8–8.9 мм; LM1/WM1 – 0.72–0.86; $n = 2$), *P. alexejewi* имеет меньший по размеру, но более массивный M1 (LM1 – 7 мм; LM1/WM1 – 0.91; $n = 1$).

Большие размеры, сильная редукция метастилия M1, широкая стилиарная полка M1, почти прямой паракристид и сильно развитый конический энтоконид m1 отличают *P. alexejewi* от мелких представителей рода: *P. majori*, *P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*.

P. alexejewi в отличие от *P. pristinidens* имеет широкий P4 с умеренно высоким гипоконном и редуцированный метаконуль M1.

P. alexejewi отличается от *P. lartetii*, *P. majori* и *P. parvus* отсутствием переднего смещения парастилия и вздутия прецингулюма M1 спереди от паракона.

Замечания. Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin, 1945) предположил возможность определения *P. alexejewi* младшим синонимом *Trochictis minutus* (Schlosser, 1924). Это представляется сомнительным из-за наличия у *T. minutus* сильно развитого энтоконулида m1, энтокониды с более выраженным коническим профилем. Размеры изолированного P4, приведенные М. Шлессером (1924, С. 12), указывают на узкие пропорции зуба ($WP4/LP4 = 0.63$; $n = 1$). Это является контрастным отличием находки *P. alexejewi* из местонахождения Эртемте от многих поздних представителей рода. Тем не менее измерение пропорций зуба с использованием рисунка (Schlosser, 1924, Табл. 1, фиг. 31) указывает на более широкие пропорции верхнего хищнического зуба ($WP4/LP4 = 0.75$; $n = 1$). В этом исследовании находка P4 *P. alexejewi* из Эртемте была исключена из сравнительного ряда.

Распространение. Верхний миоцен (верхний баодэ; MNU11; верхний туролий; MN13) Китая (Эртемте) и Испании (Вента-Дель-Моро; верхний туролий; MN13); нижний плиоцен Китая (MN14) и Молдавии (Лучешты; верхний русциний – нижний виллафранк; MN15–16a).

Материал. Экз. ЗИН, № 34846, экз. IVPP, № RV45025.

***Promephitis parvus* Wang et Qiu, 2004**

Promephitis parvus: Wang, Qiu, 2004, с. 722, рис. 1, 2, partim.

Голотип – экз. IVPP, № V13306; череп с полным набором зубов верхней челюсти – I3, C1, P2–M1; Китай, Ганьсу, местонахождение Цзиньчангоу (LX200033); верхний миоцен, формация Дунсян; баодэ; MNU9–10; ранний–средний туролий; MN10–12.

Описание (рис. 3.10, 3.11). Мелкий *Promephitis* с узким черепом. Теменные гребни не срастаются в сагиттальный; заглазничный перехват широкий; надглазничные отростки крупные; лицевой отдел сильно сужен в роstralном направлении; задняя вырезка хоан имеет полукруглую форму, слуховые барабаны вздутые. P4 узкий; слабо развитый парастиль M1 немного сдвинут вперед, прецингулюм спереди от паракона M1 немного вздут; стилиарная полка узкая; передняя часть неполного буккального цингулюма слабо развита; нерасширенный назад гипокон; p3–p4 узкие и вытянутые; лингвальная стенка талонида m1 прямая.

Экз. IVPP, №№ 13306–307 представлены полными черепами с полным набором зубов: I3, C1, P3, M1. Экз. IVPP, № 308 – полный череп с P2–M1. Экз. IVPP, № 307 сочленен с фрагментом правой ветви нижней челюсти с p4–m2 и передним краем венечного отростка.



Рис. 3.10. Голотип *Promephitis parvus* Wang et Qiu, 2004, экз. IVPP, № V13306 (Китай, Ганьсу, местонахождение Цзиньчангоу (LX200033); верхний миоцен): *а* – вид справа; *б* – вид снизу; *в* – вид сверху.

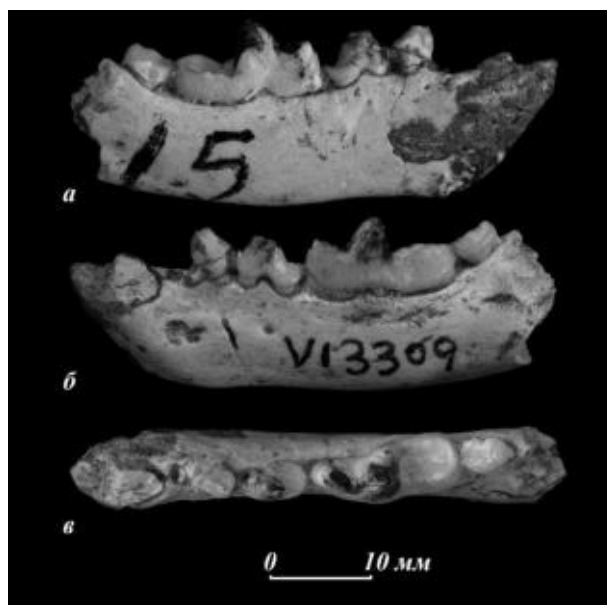


Рис. 3.11. Фрагмент левой нижней челюсти *Promephitis parvus* Wang et Qiu, 2004, экз. IVPP, № V13309 (Китай, Ганьсу, местонахождение Цяоцзя (LX200047); верхний миоцен): *а* – лингвальный вид; *б* – буккальный вид; *в* – окклюзиальный вид.

Размеры. Все размеры представлены в прил. 13–15.

Изменчивость. Сильная изменчивость некоторых признаков определяется нами как внутривидовая. К ним относится относительная высота черепа ($H1/L1 - 0.32-0.44$, $n = 3$; $H1/W1 - 0.56-0.75$, $n = 3$), пропорции P3 ($WP3/LP3 - 0.57-0.7$; $n = 7$), массивность M1 ($LM1/WM1 - 0.76-0.9$; $n = 6$), длинный P4 относительно длины P2–M1 ($LP4/LP2/M1 - 0.42-0.49$), небольшая длина M1 относительно длины P4 ($LP4/LM1 - 1.04-1.2$; $n = 5$), пропорции m2 ($Lm2/Wm2 - 0.99-1.2$; $n = 2$). Среди признаков строения M1 высокой изменчивостью обладают развитие антеролингвального цингулюма (умеренно развит у экз. IVPP, № V13307; слабо развит у экз. IVPP, № V13306; сильно редуцирован у экз. IVPP, № V0425), а также степень развития парастилия (слабо развит на экз. IVPP, № V13307; умеренно сильно развит у экз. IVPP, №№ V13306 и V13308 с легким вздутием переднего сегмента передней части неполного буккального цингулюма).

Наименьшей изменчивостью обладают следующие признаки: сильное ростральное сужение лицевого отдела ($Wcan/Wpal - 0.65-0.69$; $n = 3$), слабо развитые сосцевидные отростки и узкий череп ($W1/L1 - 0.58-0.61$; $n = 3$), укороченный затылочный отдел черепа ($Lpstgl/L1 - 0.37-0.39$; $n = 3$), угол соприкосновения буккальных стенок P4–M1 ($AP4-M1 - 141-150^\circ$; $n = 5$), массивность P4 ($WP4/LP4 - 0.71$; $n = 6$), короткий M1 относительно длины P2–M1 ($LM1/LP2-M1 - 0.37-0.41$; $n = 6$), пропорции m1 ($Lm1/Wm1 - 0.4-0.44$; $n = 2$). Двойной сагиттальный гребень, ростральное сужение лицевого отдела черепа, полукруглая форма задних вырезов хоан являются уникальными признаками *P. parvus*.

Сравнение. *P. parvus* отличается от *P. alexejewi* ($Wp4/Lp4 - 0.74$; $n = 1$), *P. lartetii* ($Wp3/Lp3 - 0.66-0.77$; $Wp4/Lp4 - 0.74-0.88$; $n = 7$), *P. majori* ($Wp3/Lp3 - 0.7$; $Wp4/Lp4 - 0.66$; $n = 1$), *P. maeotica* ($Wp3/Lp3 - 0.66-0.79$, $n = 2$; $Wp4/Lp4 - 0.67$; $n = 1$), *P. qinensis* ($Wp3/Lp3 - 0.7$; $Wp4/Lp4 - 0.66$; $n = 1$) и *P. maxima* ($Wp3/Lp3 - 0.76-0.81$, $n = 4$; $Wp4/Lp4 - 0.73-0.83$; $n = 5$) продольно вытянутыми p3–p4 ($Wp3/Lp3 - 0.55$; $Wp4/Lp4 - 0.58$; $n = 1$; прил. 15). *P. parvus* также отличается от представителей этой группы видов узким P4 ($WP4/LP4 - 0.66-0.71$; $n = 6$); индекс массивности P4 у сравниваемой группы *Promephitis* выше ($WP4/LP4 - 0.7-0.88$; $n = 20$). У *P. maeotica* ($WP4/LP4 - 0.64-0.77$; $n = 7$; Крокос, 1939) индекс массивности P4 близок к *P. parvus*.

P. parvus отличается от *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. majori*, *P. maxima* (единственные виды, известные по полным черепам; $L1 - 67-91$ мм, $n = 10$; $Wcan/Wpal - 0.69-0.86$, $n = 10$; $Wpo/L1 - 0.22-0.27$, $n = 14$; Pilgrim, 1933b; He, Huang, 1991; Wang, Qiu, 2004; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016; Табл. 3.2) мелкими размерами ($L1 - 43.5-44.95$ мм; $n = 3$); несрастающимися теменными гребнями (не образуют сагиттального гребня в задней части черепа); интенсивным ростральным сужением лицевого отдела черепа ($Wcan/Wpal - 0.65-0.68$; $n = 3$); короткой костной

трубкой наружного слухового прохода; широким заглазничным перехватом ($W_{po}/L1 = 0.27-0.31$; $n = 3$).

Наряду с обозначенными отличиями, *P. parvus* выделяется узким лицевым отделом ($W_{can}/W_{pal} = 0.65-0.68$; $n = 2$), отсутствием мезостиля, слабо развитыми сосцевидными отростками и узкими P3 и p4 по сравнению с *P. majori* ($W_{can}/W_{pal} = 0.65-0.68$, $n = 1$).

Таблица 3.2. Сравнение значений некоторых черепных индексов у *Promephitis*: ¹ – Китай; ² – Болгария; ³ – Украина; ⁴ – Греция; ⁵ – (Wang, Qiu, 2004); ⁶ – (Geraads, Spassov, 2016); ⁷ – (Крокос, 1939); ⁸ – (Pilgrim, 1933a); ⁹ – (He, Huang, 1991).

Таксон	Местонахождение	№	L1	W _{po}	W _{po} /L1	W _{can}	W _{pal}	W _{can} /W _{pal}
<i>P. lartetii</i>	Паньян ^{1,5}	V0411	62.3	16.8	0.27	17.5	23.1	0.76
	Янцзяшань ^{1,5}	V0417	61.7	16.1	0.26	16.9	24.1	0.70
	Цяоцзя ¹	IVPP V0424	64.5	15.6	0.24	16.98	23.85	0.71
	Цяоцзя ¹	IVPP V0425	60.8	14.22	0.23	17.6	23.94	0.74
	Гаоцзяшань ^{1,5}	V0428	64.1	15.3	0.24	17.2	25	0.69
	Соншугу ^{1,5}	V0429	61.9	15.4	0.25	16.2	23.6	0.69
	Шанцзявань ¹	IVPP V13310	60.2	13.4	0.22	17.1	22.46	0.76
	Хаджидимово ^{2,6}	HD-9506 ⁵	59.4	16	0.27	–	–	–
	Хаджидимово ^{2,6}	HD-9508 ⁵	58	15.4	0.27	–	–	–
<i>P. maeotica</i>	Новоелизаветовка ³	ПИН 355/1519	67.00	16.50	0.25	18.10	25.80	0.70
	Новоелизаветовка ^{3,7}	ПГН 408/193 ⁶	72.30	17.40	0.24	–	–	–
<i>P. majori</i>	Самос ^{4,8}	AMNH-20585 ⁷	53.6	14.7	0.27	14	16.3	0.86
	Хаджидимово ^{2,6}	HD-9505 ⁵	53.8	12.9	0.24	–	–	–
<i>P. maxima</i>	Дашенгу ^{1,9}	XM001 ⁸	91	21.1	0.23	23.1	33.2	0.70
<i>P. parvus</i>	Цзиньчангу ¹	V13306	43.5	12.53	0.29	10.78	16.6	0.65
	Шаньчжуан ¹	V13307	44.95	12.3	0.27	11	16.55	0.66
	Соншугу ¹	V13308	43.73	13.6	0.31	11.8	17.34	0.68
<i>P. qinensis</i>	Вандайфулян ¹	V13311	–	–	–	17.3	19.86	0.87

Среди отличий *P. parvus* от *P. lartetii*, *P. maxima* также выделяются сильное развитие заглазничных отростков и вздутие слуховых барабанов; слабо развитый парастиль M1; узкая стилирная полка M1; отсутствие заднего расширения M1; прямая лингвальной стенка талонида m1.

P. parvus в отличие от *P. maeotica* также имеет сильно развитые заглазничные отростки; вздутые слуховые барабаны; узкую стилирную полку M1; очень слабо развитую переднюю часть неполного буккального цингулюма M1; слабо развитый парастиль M1; выпуклый прецингулюм M1 спереди от паракона; слегка смещенный вперед сильно развитый парастиль M1, сильно развитый метастиль M1; прямую лингвальную стенку талонида m1. У *P. parvus* в отличие от *P. alexejewi* и *P. maeotica* отсутствует заднее расширение M1 и буккальный цингулид m1.

P. parvus отличается от *P. alexejewi* немного смещенным вперед слабо развитым парастилем M1; выпуклым прецингулюмом M1 спереди от паракона; узкой стилирной полкой M1; сильно развитым метастилем M1; отсутствием заднего расширения M1; сохранением прямой лингвальной стенки талонида m1; отсутствием развитого энтокониды и буккального цингулида m1.

По сравнению с *P. qinensis* ($W_{can}/W_{pal} = 0.87$, $n = 1$; $WP_4/LP_4 = 0.73-0.79$, $n = 5$, $Wp_3/Lp_3 = 0.55$; $n = 1$, $Wp_4/Lp_4 = 0.58$; $n = 1$), *P. parvus* имеет несрастающиеся теменные гребни, узкий лицевой отдел ($W_{can}/W_{pal} = 0.65-0.68$; $n = 2$), короткую костную трубку наружного слухового прохода, выпуклые барабанные пузыри, вздутие прецингулюма спереди паракона M1, наличие диастемы C1-P3; узкий P4 ($WP_4/LP_4 = 0.66-0.7$; $n = 6$); расширенные p3-p4 ($Wp_3/Lp_3 = 0.63-0.74$; $n = 7$, $Wp_4/Lp_4 = 0.58$, $n = 1$).

P. parvus отличается от *P. pristinidens* широким P4 с более высоким гипоконем, коротким метастилирным выступом M1, метаконулем M1 меньшего размера, а также задним расширением гипокона M1.

Распространение. Китай, бассейн Линся и регионы Баодэ и Усян, Ганьсу; верхний миоцен (верх нижнего валлезия – верхний туроллий; MN9–13).

Материал. Экз. IVPP, №№ V13306–13309.

***Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004**

Promephitis qinensis: Wang, Qiu, 2004, с. 726, рис. 1, 2, partim.

Promephitis lartetii: Арасланов, Лавров, 2024, с. 121, рис. 2–5.

Голотип – IVPP, № V13311, фрагмент черепа с неполной нижней челюстью; Вандайфулян, уезд Фугу, провинция Шэньси, Китай; верхний миоцен, верхний валлезий; MNU9; MN10; рис. 3.12; Wang, Qiu, 2004). Вид известен только по голотипу.

Описание (рис. 3.12–3.16). *Promephitis* мелкого–среднего размера. Череп с низким сагиттальным гребнем, слабо развитыми заглазничными отростками, уплощенными барабанными костями, удлинённой трубкой наружного слухового прохода, широкой лицевой частью и грацильной горизонтальной ветвью нижней челюсти. Зубной ряд характеризуется умеренно широким Р4 и слабо развитой стилирной полки М1. У более поздних представителей вида редуцирован метастиль М1.

У черепа экз. IVPP V13311 разрушена задняя часть по линии переднего края теменных костей (рис. 3.12). Он слабо деформирован по дорсовентральной оси с небольшим латеральным смещением. Черепа экз. ПИН, №№ 5126/304, 767 (верхний миоцен Тувы, рис. 3.13), сильно деформированы дорсовентрально. Предчелюстные кости (*os premaxilla*) представлены только на экз. ПИН, № 5126/304 и IVPP V13311. Лицевой отдел черепа укороченный; черепная коробка расширена. Основание черепа представлено почти полными правыми слуховыми пузырями (*bulla tympani*) и чешуйчатой костью (*os squamosum*). Затылочная часть черепа разрушена. Реконструируемая длина черепа экз. ПИН, № 5126/304 (табл. 3.3) примерно равна длине черепа современного *S. putorius*.

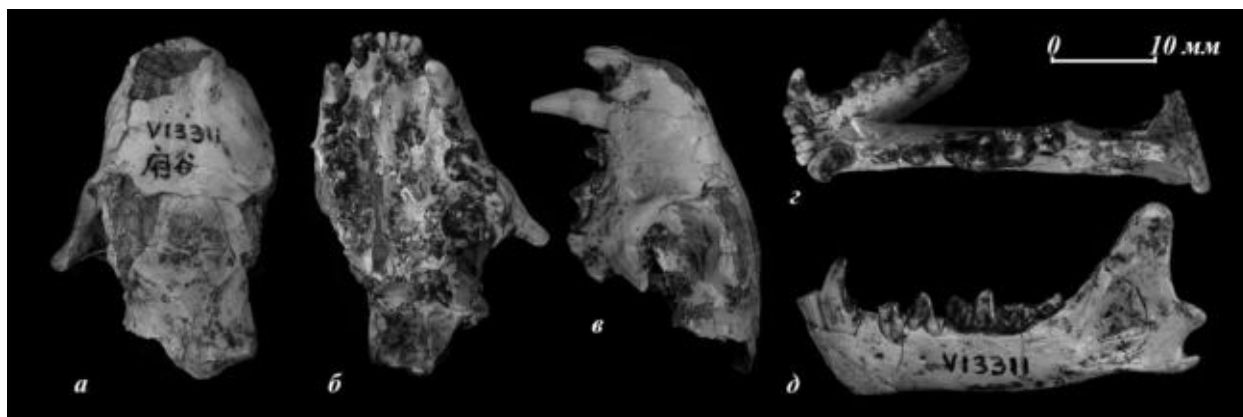


Рис. 3.12. Голотип *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004 экз. IVPP V13311 (Китай, Шэньси, Вандайфулян; верхний миоцен; верхний валлезий; MN10; MNU9): *a–e* – фрагмент черепа; *a* – вид сбоку, левая сторона; *б* – вид сверху; *в* – вид снизу; *в–г* – нижняя челюсть; *г* – окклюзиальный вид; *д* – вид слева.

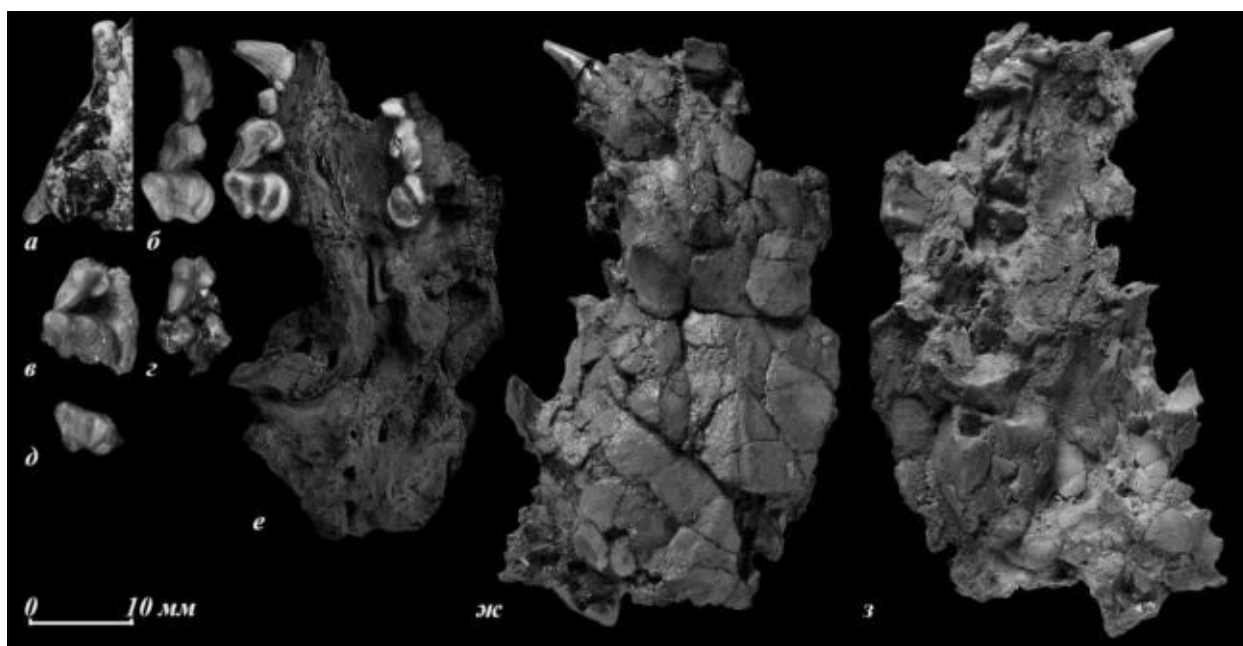


Рис. 3.13. Черепной материал *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004 из верхнего миоцена Китая (*a*; Шэньси, Вандайфулян; верхний валлезий; MN10; MNU9) и России (*б–з*; Тува, Таралык-Чер; средний–верхний туролий; MN12–13): *a* – отраженный фрагмент экз. IVPP V13311; *б* – фрагмент maxilla с C1–M1, экз. ПИН, № 5126/304; *в* – M1, экз. ПИН, № 5126/805; *г* – отраженный фрагмент maxilla с P4–M1, экз. ПИН, № 5126/304; *д* – M1, экз. ПИН, № 5126/804; *е* – фрагмент черепа, экз. ПИН, № 5126/767, вид снизу; *ж–з* – череп, экз. ПИН № 5126/304; *ж* – вид сверху; *з* – вид снизу.

Таблица 3.3. Промеры черепа *Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004 из верхнего миоцена Китая (колл. IVPP; Шэньси, Вандайфулян; верхний валлезий; MN10; MNU9) и России (колл. ПИН; Тува, Таралык-Чер; средний–верхний туролий; MN12–13): ¹ – реконструированная величина.

Промеры, мм	<i>P. qinensis</i>		
	ПИН, № 5126/304	ПИН, № 5125/767	IVPP, № V13311
Высота глазницы	8.5	–	8,8
Ширина заглазничного перехвата W _{po}	17.00 ¹	–	–
Длина предглазничного отдела L _{pro}	–	16.50 ¹	17,3
Высота подглазничного отверстия H _{inf}	–	2.60	2,2
Ширина подглазничного отверстия W _{inf}	–	2.26	1,6
Длина подглазничного канала L _{cnf}	–	1.40	3
Ширина черепа на уровне клыков W _{can}	–	–	18,9
Длина неба L _{pal}	–	–	17,3

Передний край глазницы находится над передним краем Р4. Сзади она ограничена развитым надглазничным гребнем (*crista supraorbitalis*). Подглазничное отверстие небольшого размера, эллипсовидной формы. Подглазничный канал короткий. Слезное отверстие круглой формы. Заглазничные отростки хорошо развиты. Теменные гребни на экз. ПИН, № 5126/304 и IVPP V13311 срастаются, но сагиттальный гребень не развит. На первом черепе они срастаются на участке длиной 7 мм в задней части теменной кости и расходятся латерально.

Задняя часть верхнечелюстной кости разрушена. Небная ширина реконструируется через перпендикулярную линию к линии, соединяющей задний край i1 и шиловидный задний небный отросток. Передний край вырезки хоан расположен на линии заднего края М1. Вырезки хоан имеют вид двух полукруглых выемок идентичных форме таковых у современных *M. mephitis* и *S. putorius*. Засочленовые отростки челюстного сустава (*proc. retroarticularis*) сильно развиты. Засочленовое отверстие (*for. retroarticularis*) располагается вблизи и спереди от отверстия наружного слухового прохода.

Сосцевидные отростки сильно развиты. Их вершины приостренные, направлены антеролатерально. Вентральная поверхность сосцевидного отростка вплоть до яремного отростка образует позади слухового пузыря широкую плоскую площадку, характерную для всех *Mephitidae*. Наличие такой площадки связано со слабым развитием каудальных внутренних барабанных костей (*caudal entotympanics*; Hunt, 1974). Яремный отросток имеет относительно широкую заднюю площадку. Латеральный край этой площадки немного отклонен назад.

Шилососцевидное отверстие (*for. stylomastoideus*) открывается на вентральной поверхности слухового пузыря между медиальным концом костной трубки наружного слухового прохода и яремным отростком. Оно сближено с задним рваным отверстием. Заднее рваное отверстие (*fissura. tympanooccipitalis*) небольшого размера. Оно отделено от подъязычного отверстия (*for. hypoglossum*) низкой перегородкой, частично погружено с ним в общий синус. Среднее рваное отверстие (*for. lacerum medium*) лежит посередине медиальной стенки слухового пузыря. Оно немного удлинено продольно. Овальное отверстие маленького размера.

Слуховой пузырь у экз. ПИН, № 5126/304 уплощенный, как у современного *Coneratus chinga*. Костная трубка наружного слухового прохода относительно длинная. Ее ось составляет с сагиттальной плоскостью угол примерно 45°. Надпроходный гребень (*crista suprameatalis*) хорошо развит. Он срастается с верхним краем трубки наружного слухового прохода.

Верхние резцы у изученных образцов сильно стерты. Коронка I3 экз. ПИН, №5126/304 округлая в сечении. Диастема между I3–C1 узкая (экз. ПИН, №№ 5126/304, 767, 803). C1 длинный

и массивный (табл. 3.4). Он уплощен с боков, немного изогнут назад. C1 имеет хорошо выраженные передний и задний режущие гребни, что является показателем высокого уровня хищнической специализации вида. Лингвальная поверхность немного уплощенная. На клыке присутствует небольшой задний базальный бугорок. Лингвальный цингулом C1 хорошо развит. Он имеет небольшой передний бугорок и несколько миниатюрных бугорков, расположенных позади первого. P2 сильно редуцирован, однокорневой. Он сильно смещен лингвально и плотно примыкает к дистолингвальному краю C1. По причине своего положения и малого размера P2 не препятствует контакту C1 и P3, таким образом диастема между C1 и P3 отсутствует. P3 относительно большой: его длина равна половине P4. P2 и P3 слабо расширены дистолингвально. Передний и задний базальные бугорки P3 слабо развиты.

Верхний хищнический зуб (P4) широкий ($WP4/LP4 = 0.73-0.80$; $n = 5$; Табл. 3.4; рис. 3.12, 3.13). P4 немного длиннее M1 ($LP4/LM1 = 1-1.13$; $n = 4$). Главный бугорок P4 высокий. Прецингулом (спереди от паракона) низкий. Длина метастилия составляет менее половины длины зуба. Хищническая вырезка отсутствует, как у современных представителей *Mephitinae*. На переднем крае коронки находится неглубокая выемка между параконем и протоконом. Ширина выступа протокона P4 составляет примерно половину ширины зуба. Бугорок протокона сильно редуцирован. Его передний край расположен немного впереди от переднего края паракона. Бугорок гипокона невысокий: он почти вдвое ниже паракона P4, что сравнимо по высоте с крупными гипоконами P4 у современных представителей *Mephitinae*. От вершины гипокона в перпендикулярном направлении к лезвию буккального комплекса бугорков спускается слабо развитый буккальный гребень гипокона. Гипокон продольно удлинен. Спереди от него расположены один или два маленьких добавочных бугорка. В передней части лингвального выступа находится небольшой бассейн окклюзии с параконидом m1. Буккальные стенки P4 и M1 в окклюзиальной плоскости образуют угол около 145° ($n = 2$). Лингвальная стенка метастилия P4 и передняя стенка препаракристы M1 образуют почти прямой угол.

Таблица 3.4. Промеры верхнего зубного ряда (в мм) *Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004 из верхнего миоцена Китая (колл. IVPP; Шэньси, Вандайфулян; верхний валлезий; MN10; MNU9) и России (колл. ПИН; Тува, Таралык-Чер; средний–верхний туроллий; MN12–13).

M1 крупный. Он занимает почти 40% длины щечного зубного ряда ($LM1/LP2-M1 = 0.35-0.4$; $n = 3$). Зуб широкий; его индекс массивности ($LWM1/WM1$) варьирует в пределах $0.83-0.89$ ($n = 5$; Табл. 3.4). Паракон немного выше метакона. Паракон равен по длине метакону, либо слегка длиннее ($LmtM1/LpaM1 = 0.79-0.99$; $n = 5$). Основание антеролингвальной стенки

паракона имеет контур почти прямой линии. Передняя стенка тригона прямая. Парастиль расширен в антеробуккальном направлении и немного смещен вперед относительно паракона.

Промеры, мм	ПИН, № 5125/767	ПИН, № 5126/304, dex	ПИН, № 5126/304, sin	ПИН, № 5126/804	ПИН, № 5126/805	IVPP V13311, sin	IVPP V13311, dex
LI1–M1	–	–	–	–	–	23.42	–
LC1–M1	16.9	17.02	–	–	–	18.52	–
LC1	4.06	3.36	–	–	–	3.47	3.5
WC1	2.6	2.44	–	–	–	2.74	2.7
HC1	6.501	8.6	–	–	–	–	–
LP2–M1	14	13.16	–	–	–	14.58	–
LP2–P4	8.6	8.5	–	–	–	10.1	–
LP2	0.7	–	–	–	–	0.87	1
WP2	0.5	–	–	–	–	0.86	0.9
LP3	3	2.7	–	–	–	2.62	–
WP3	1.72	1.5	–	–	–	1.7	–
HP3	3	3.14	–	–	–	–	–
LP4–M1	9.7	9.71	–	–	–	10.75	–
LP4	5.56	5.331	5.85	–	5.41	5.86	–
WP4	4.23	4.27	4.3	–	4.06	4.3	–
HP4	4.32	–	4.3	–	4.53	–	–
LM1	4.9	5.1	–	4.97	5.25	5.87	–
WM1	5.7	6.1	–	5.6	6.32	6.92	–
WM1max	6.6	7.4	–	7	7.52	7.5	–
Wpa–pasM1	2.35	2.66	2.64	2.6	2.5	2.84	–
LpaM1	2.42	2.61	–	2.14	2.32	2.8	–
LmtM1	2.14	2.27	–	1.68	2.3	2.26	–
WtnM1	4.18	4.5	–	3.6	4.5	4.52	–
AP4–M1	145	145	–	–	145	137.6	–

Примечание. ¹ – реконструируемая величина; L – длина; W – ширина; WM1max – наибольшая ширина M1; Wpa–pasM1 – ширина комплекса парако́н–парасти́ль M1; LpaM1 – длина паракона M1; LmtM1 – длина метакона M1; WtnM1 – ширина талона M1; AP4–M1 – угол соприкосновения буккальных стенок P4 и M1.

Строение стилирной полки M1 изменчиво. Парастиль и передний сегмент передней части неполного буккального цингулюма у экз. IVPP V13311 и ПИН, №№ 5126/767, 805 сильно развиты в отличие от экз. ПИН, №№ 5126/304 и 804 (рис. 3.14). Задний сегмент передней части неполного буккального цингулюма заканчивается приблизительно на уровне вершины метакона. У экз. IVPP V13311 из верхнего валлезия Китая задняя часть стилирной полки шире, чем у находок вида из среднего туролия Тувы. Это проявляется в более сильном развитии эктофлексуса M1. У экз. ПИН, №№ 5126/767 и 804 метастиль слабо развит – задний край метакона M1 слегка приострен.

У экз. ПИН, №№ 5126/304 и 805 метастиль сильно редуцирован – задний край метакона М1 округлый.

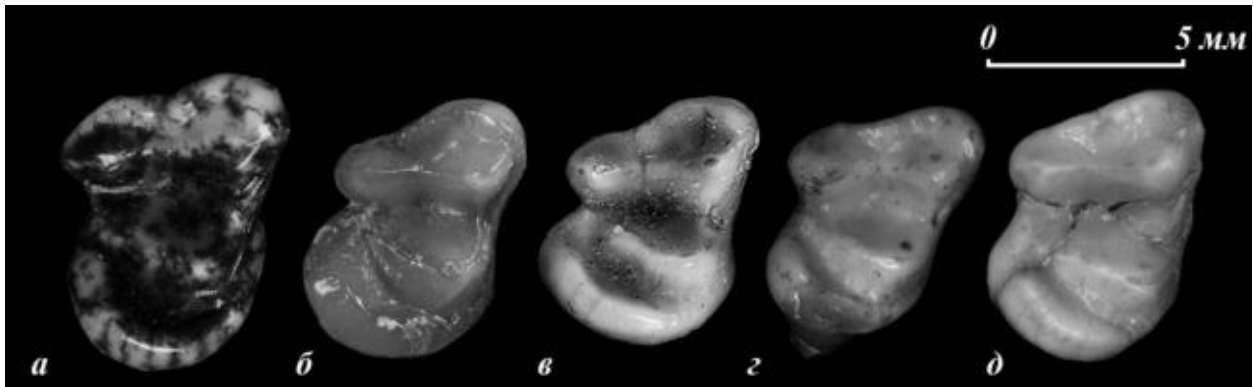


Рис. 3.14. Верхний моляр М1 *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004 из верхнего миоцена Китая (*а*; Шэньси, Вандайфулян; верхний валлезий; MN10; MNU9) и России (*б–д*; Тува, Таралык-Чер; средний–верхний туролый; MN12–13), окклюзионный вид: *а* – реверсированный М1 голотипа экз. IVPP, № V13311); *б* – экз. ПИН, № 5126/805; *в* – экз. ПИН, № 5126/767; *г* – экз. ПИН, № 5126/804; *д* – экз. ПИН, № 5126/304б.

Передняя часть препротокрысты низкая – она сливается с прецингулюмом. Передняя стенка бассейна тригона у экз. ПИН, №№ 5126/767, 807 образована паралофом. На экз. ПИН, №№ 5126/304б, 805 и экз. IVPP, № V13311 паралоф сливается с поверхностью стачивания протокона. Постпротокрыста не достигает метаконуля. На всех пяти исследованных образцах присутствует небольшой, редуцированный метаконуль, изолированный от постпротокрысты (рис. 3.14). Он расположен буккальнее самой глубокой точки постфлексуса. Антеролингвальный цингулюм развит умеренно сильно (экз. ПИН, №№ 5126/767, 805, IVPP V13311; рис. 3.14), либо редуцирован (экз. ПИН, №№ 5126/304б, 804). Выступ гипокона немного расширен антеролингвально. Бассейн гипокона глубокий и широкий. Гипокон представлен гребнем со слабо развитой вершиной.

Заднее расширение гипокона М1 у *P. qinensis* обладает небольшой внутривидовой изменчивостью. У экз. IVPP, № V13310, экз. ПИН, №№ 5126/804 и 304 гипокон слабо расширен назад по сравнению с экз. ПИН, №№ 5126/767 и 805. Это выражено в более слабо развитом постфлексусе М1. Буккальная часть постгипокристы М1, позади метаконуля, укорочена до состояния, похожего на постцингулюм (экз. ПИН, №№ 5126/767, 805), либо отсутствует экз. ПИН, №№ 5126/304б и 804, IVPP V13311). Она изношена у экз. ПИН, №№ 5126/767, 805 (рис. 3.14). У экз. ПИН, №№ 5126/304б, 804 и экз. IVPP V13311 буккальнее вершины гипокона от

постгипокристы тянется низкий дополнительный гребень в антеробуккальном направлении к метаконулю (либо к точке немного лингвальнее от него на одной линии с постпротокристой). У экз. ПИН, №№ 5126/304 этот гребень входит в состав задней стенки зуба.

Нижняя челюсть грацильная ($Hmd/Lmd = 0.17$; $n = 4$; рис. 3.15; прил. 16). Степень изгиба вентрального края нижней челюсти изменчива в широких пределах. У экз. ПИН, № 5126/795 изгиб выражен наиболее сильно (рис. 3.15, а). У IVPP V13311 нижний край нижней челюсти почти прямой (рис. 3.12, д). Переднее подбородочное отверстие расположено под задним краем альвеолы $c1$, заднее подбородочное отверстие находится под серединой $p4$ или его дистальной частью. Между ними имеются одно (экз. ПИН, № 5126/797, IVPP V13311) или два (экз. ПИН, №№ 5126/794, 795, 798) промежуточных отверстия. На экз. ПИН, № 5126/796, в отличие от остальных, переднее и промежуточное подбородочные отверстия находятся в единой ямке.

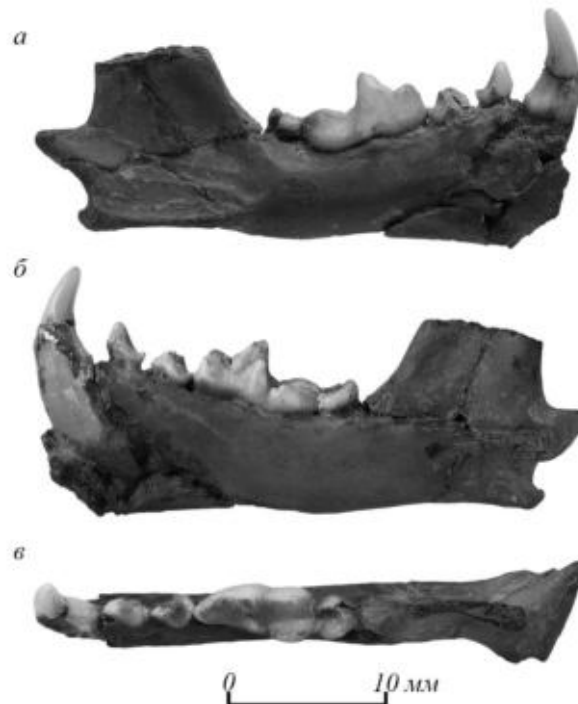


Рис. 3.15. Правая ветвь нижней челюсти *P. qinensis* Wang, Qiu, 2004, экз. ПИН, № 5126/767 (Тува, Таралык-Чер; средний–верхний туролий; MN12–13): а – лингвальный вид; б – буккальный вид; в – окклюзионный вид.

Венечный отросток высокий, за исключением экз. IVPP V13311. Передний край венечного отростка у большинства экземпляров образует с линией щечного зубного ряда угол $60\text{--}70^\circ$ ($n = 4$; рис. 3.15). У экз. IVPP V13311 этот угол составляет 50° . Сочленовный отросток лежит на линии альвеол нижнего зубного ряда $p2\text{--}m2$. Массетерная впадина глубокая, треугольной формы. На экз. ПИН, № 5126/767 и IVPP V13311 в нижней части массетерной впадины имеется гребень,

направленный от переднего угла ямки назад к суставному отростку. Он разделяет нижнюю порцию массетерной мышцы от вышележащей. Нижнечелюстное отверстие находится несколько ниже линии $p3-m2$.

Ряд нижних резцов расположен компактно: альвеола $i2$ смещена назад относительно альвеол $i1$ и $i3$. Апикальная часть коронок резцов стерта. В строении резцов $i1$, $i3$ (экз. ПИН, № 5126/796) хорошо выражены мезоконид и дистоконид, а также лингвальный цингулид.

Нижний клык слабо изогнут, немного уплощен лабиолингвально ($Wc1/Lc1 - 0.63-0.78$; $n = 8$). Задний край $c1$ имеет приостренный режущий гребень. У его основания находится мелкий задний базальный бугорок. Лингвальный цингулид $c1$ хорошо развит. Буккальный цингулид выражен слабо. На нем расположены несколько мелких аксессуарных бугорков (до пяти).

Ряд премоляров $p2-p4$ сильно укорочен. Ось коронки $p2$ сильно наклонена вперед. Премоляр $p3$ двухкорневой: он по длине почти равен $p4$. Премоляры одновершинные. Передний и задний базальные бугорки на $p3-p4$ сильно развиты. Задняя часть лингвального цингулюма на $p3-p4$ сильно расширена лингвально. Премоляры $p4$ немного расширены ($Wp4/Lp4 - 0.63-0.73$; $n = 9$). Длина $m1$ составляет около половины длины ряда щечных зубов ($Lm1/Lp2-m2 - 0.49-0.51$; $n = 4$). Показатель массивности $m1$ ($Wm1/Lm1$) у большинства экземпляров варьирует в диапазоне $0.4-0.45$ ($n = 8$; прил. 16). У $m1$ экз. ПИН, № 5126/304 тригонид немного смещен лингвально относительно талонида по поперечной трещине. Его массивность ($Wm1/Lm1$) равна 0.37 .

Вершина параконида $m1$ находится на линии переднего края зуба. Хищническая вырезка хорошо выражена. Протоконид заметно выше параконида. Метаконид крупный, он почти равен по высоте паракониду. Он смещен назад от протоконида. Метаконид сближен с протоконидом, заметно ниже него. Талонид равен по ширине тригонида либо немного шире него. Гипоконид и энтоконид выражены в виде длинных приостренных гребней. Гипоконид немного выше энтоконида. В передней части энтокрстида расположены два небольших добавочных бугорка. На экз. ПИН, № 5126/304 имеется очень мелкий буккальный цингулид талонида с несколькими небольшими бугорками, расположенными в ряд (рис. 3.16). Эта структура окклюдирует с постпаракристой $M1$ (имеются следы стирания бугорков цингулида). Единый посткристид формирует заднюю стенку талонидного бассейна $m1$.

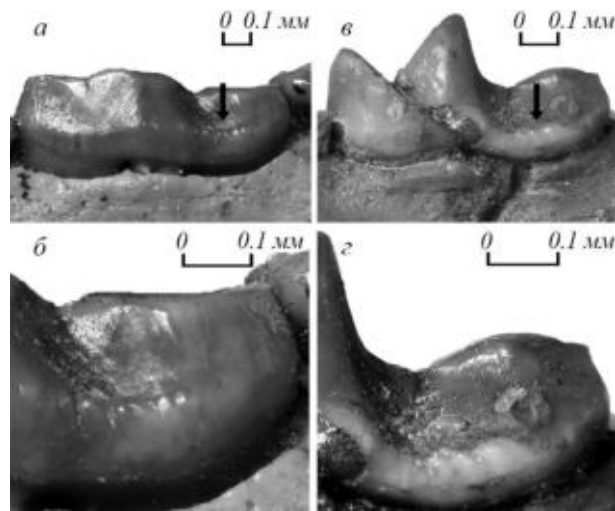


Рис. 3.16. Буккальный цингулид талонида m1 *Promephitis*: а, б – *P. maeotica* Alexejew, 1915 экз. ПИН, № 355/1521 (Украина, Новоелизовка; верхний миоцен; средний туролий, MN12); в, г – *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004 экз. ПИН, № 5126/793 (Тува, Таралык-Чер; средний–верхний туролий; MN12–13).

Второй нижний моляр m2 округлой формы, небольшой, однокорневой, немного удлинен продольно. Он расположен вблизи основания переднего края венечного отростка нижней челюсти. Его коронка сильно уплощена. По периметру зуба выражен невысокий гребень, окружающий неглубокий центральный бассейн. Протоконид и метаконид низкие. Они различимы только на нестертых образцах. Протоконид и метаконид имеют вид пологих низких гребней со слабо выраженными вершинами. Гребень протоконида m2 лежит на одной линии с гребнем гипоконида m1.

Размеры. Размеры изолированных зубов: экз. ПИН, № 5126/799: Lp3 – 2.67, Wp3 – 1.55; экз. ПИН, № 5126/800: Lp3 – 2.50, Wp3 – 1.43; экз. ПИН, № 5126/801: Lp3 – 2.67, Wp3 – 2; экз. ПИН, № 5126/802: Lm2 – 2.93, Wm2 – 2.64; экз. ПИН, № 5126/803: L диастемы – 1.54, LC1 – 4, WC1 – 2.80, HC1 – 6.60; экз. ПИН, № 5126/804: LM1 – 4.97, WM1 – 6.80, WPa–PasM1 – 2.50, LpaM1 – 2.32, LmtM1 – 2.30, WtnM1 – 4.50; экз. ПИН, № 5126/805: LM1 – 5.25, WM1 – 7.52, WPa–PasM1 – 2.60, LpaM1 – 2.14, LmtM1 – 1.68, WtnM1 – 3.60; экз. ПИН, № 5126/806: LC1 – 3.63 мм, WC1 – 2.26; экз. ПИН, № 5126/807: LC1 – 3.40, WC1 – 2.15; экз. ПИН, № 5126/808: Lc1 – 3.07, Wc1 – 2.40. Остальные размеры в табл. 3.3–3.4, прил. 16.

Изменчивость. Ряд рассматриваемых ниже признаков проявляют определенную степень изменчивости, которую мы интерпретируем как внутривидовую. Пропорции P3 (WP3/LP3) изменчивы от 0.56 до 0.65 ($n = 3$). P4 у *P. qinensis* из Тувы менее длинный (LP4 – 5.4–

5.7 мм; $n = 4$), но более массивный ($WP4/LP4 - 0.75-0.79$; $n = 4$), чем таковой у находки вида из Вандайфулян, Китай ($LP4 - 5.86$ мм; $WP4/LP4 - 0.73$; $n = 1$).

Парастиль M1 у экз. ПИН, № 5126/3046 мелкий, в отличие от немного вздутого парастилия у экз. ПИН, №№ 5126/767, 804, 805 и IVPP V13311. Передний сегмент передней части неполного буккального цингулюма сильнее вздут у экз. ПИН, №№ 5126/767, 805 и IVPP V13311, чем у ПИН, №№ 5126/304 и 804. M1 у голотипа *P. qinensis* отличается от M1 у находок вида из Тувы широкой задней частью стилирной полки и сильным развитием метастилия. Антеролингвальный цингулюм M1 у экз. ПИН, №№ 5126/3046 и 804 слабо развит по сравнению с таковым у экз. ПИН, №№ 5126/767, 805 и IVPP V13311. Буккальная часть гипокона у экз. ПИН, №№ 5126/304 и 804 укорочена; его задний край имеет угловатую форму в отличие от экз. ПИН, №№ 5126/767 и 805 с широкой буккальной частью гипокона и его округлым общим контуром. Находка из Вандайфулян экз. IVPP, № V13311 отличается от M1 у *P. qinensis* из Тувы более слабыми задним и буккальным расширением гипокона M1.

Нижний край нижней челюсти почти прямой у экз. IVPP V13311 и умеренно или сильно изогнутый у экземпляров из Тувы. Венечный отросток у экз. ПИН, №№ 5126/3046, 767, 804 и 805 высокий в отличие от экз. IVPP V13311. Передняя стенка венечного отростка у находки *P. qinensis* из Китая отклонена назад. Она образует более острый угол ($Ascog - 50^\circ$; $n = 1$) с линией зубного ряда, чем у экземпляров из Тувы ($Ascog - 60-70^\circ$; $n = 4$). Количество подбородочных отверстий варьирует от двух до четырех.

Нижний клык ($c1$) у большинства экземпляров немного уплощен лабиолингвально ($Wc1/Lc1 - 0.7-0.78$; $n = 7$), за исключением IVPP V13311 ($Wc1/Lc1 - 0.63$), у которого $c1$ округлый в поперечном сечении. Массивность $p4$ ($Wp4/Lp4$) изменяется в небольших пределах: от 0.63 до 0.73 ($n = 9$). У у экземпляров из Таралык-Чер $m1$ имеет такую же массивность ($Wm1/Lm1 - 0.4-0.45$; $n = 7$) как у экземпляра из Вандайфулян ($Wm1/Lm1 - 0.46$; $n = 1$). Относительная длина талонида ($Ltdm1/Lm1$) у находок из Таралык-Чер и Вандайфулян варьирует в небольших пределах: от 0.41 до 0.48 ($n = 9$). Количество добавочных бугорков гребня энтоконулида на $m1$ варьирует от двух до трех ($n = 9$). На талониде $m1$ *P. qinensis* из Таралык-Чер имеется буккальный цингулид. Он слабо развит и встречается только у одного экземпляра из восьми (экз. ПИН, № 5126/793, рис. 3.10).

Ниже приведены признаки строения зубов и черепа у *P. qinensis* с минимальной изменчивостью. Известные экземпляры *P. qinensis* обладают сходными линейными размерами зубов, степенью массивности $P4$ ($WP4/LP4 - 0.73-0.79$; $n = 5$), $M1$ ($WM1/LM1 - 0.83-0.89$; $n = 5$), $m1$ ($Wm1/Lm1 - 0.4-0.46$; $n = 8$) и нижней челюсти ($Hmd/Lmd - 0.17$; $Hmd/Lc1-m2 - 0.26-0.30$;

$n = 4$). Тем не менее, у *P. qinensis* из верхнего миоцена Вандайфулян экз (IVPP, № V13311) разрушенная позади уровня тригона m1 правая ветвь нижней челюсти на 5% ($Hmd - 6.4$ мм) выше левой ветви и, вероятно, могла быть более массивной. Для вида также характерны следующие зубные признаки M1: прямая антеролингвальная стенка паракона, слабо развитый парастиль, немного вздутый передний сегмент передней части неполного буккального цингулюма, слабо развитый эктофлексус, небольшой метаконуль.

Сравнение. Необходимо отметить группу признаков *P. qinensis*, определяющих своеобразие его специализации по сравнению с другими видами рода.

Широкий лицевой отдел черепа у *P. qinensis* ($Wcan/Wpal - 0.87$; $n = 1$) является одним из главных отличий от *P. parvus* ($Wcan/Wpal - 0.65-0.68$; $n = 3$) и *Promephitis* крупного размера (*P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. maxima*; $Wcan/Wpal - 0.69-0.76$; $n = 9$). Сходным расширением лицевого отдела череп обладает *P. majori* ($Wcan/Wpal - 0.86$; $n = 1$; Pilgrim, 1933a).

P. qinensis отличается от *P. lartetii* ($Hmd/Lmd - 0.19-0.2$, $n = 4$; $Wp4/Lp4 - 0.66-0.82$, $n = 7$) слабо развитыми парастилем M1, передним сегментом передней части неполного буккального цингулюма M1, коротким гипоконем M1, узкой стилиярной полкой, грацильной горизонтальной ветвью нижней челюсти ($Hmd/Lmd - 0.17$; $n = 5$), слегка менее массивным p4 ($Wp4/Lp4 - 0.68-0.74$; $n = 9$).

P. qinensis по сравнению с *P. maeotica* имеет более мелкие размеры зубов и черепа, продольно короткий выступ гипокона P4. Отличительными признаками строения M1 у *P. qinensis* от такового у *P. maeotica* являются парастиль небольшого размера, узкая стилиярная полка, слабо развитая передняя часть неполного буккального цингулюма, сильно развитый метастиль, короткий и узкий гипокон, отсутствие лингвального цингулюма.

P. qinensis отличается от *P. alexejewi* меньшими размерами нижней челюсти и зубов; более длинным гребнем гипокона P4; M1 имеет узкую стилиярную полку и короткий выступ гипокона; паракристинд m1 лингвально отклонен от парасагиттальной оси; сильно развитый энтоконид m1. Верхний хищнический зуб у *P. alexejewi* из Эртемте относительно более длинный ($LP4/LM1 - 1.31$; Schlosser, 1924), чем таковой у *P. qinensis* ($LP4/LM1 - 1-1.14$; $n = 4$).

P. qinensis отличается от *P. maxima* ($L1 - 93$ мм; $Lmd - 53$ мм, $n = 1$; $Hmd/Lmd - 0.21$; $n = 1$) меньшими размерами ($L1 < 70$ мм; $Lmd - 30.1-36.8$; $n = 6$), коротким выступом гипокона P4 и грацильной ветвью нижней челюсти ($Hmd/Lmd - 0.17$; $n = 5$).

Наиболее значимыми отличиями *P. qinensis* от *P. parvus* являются: наличие сагиттального гребня, вырезка хоан в форме двух сдвоенных узких полукруглых арок, удлиненная костная трубка наружного слухового прохода; уплощенные барабанные пузыри; отсутствие диастемы C1–P3; широкий P4 с длинным выступом гипокона; передняя стенка тригона M1 прямая, без выпуклостей спереди от паракона; расширенный p4; слегка выпуклая лингвальная стенка талонида m1.

P. qinensis отличается от *P. pristinidens* более широким лингвальным выступом P4 с более выраженным гипоконем, большей степенью укорочения M1 относительно P4 ($LP4/LM1 = 1.1$; $n = 1$), слабым развитием стилиарной полки M1 в задней части зуба, метастиль M1 слабо развит или отсутствует (у поздних *P. qinensis*), сильным задним расширением гипокона M1.

Наименьшие различия наблюдаются в строении черепа черепа *P. qinensis* и *P. majori*. *P. qinensis* отличается от *P. majori* ($Wp4/Lp4 = 0.66$, $n = 2$; $Hmd/Lmd = 0.2$, $n = 1$; Pilgrim, 1933a; Geraads, Spassov, 2016) отсутствием переднего смещения парастилия, слабо выраженным вздутием переднего сегмента передней части неполного буккального цингулюма M1, грацильной нижней челюстью ($Hmd/Lmd = 0.17$; $n = 5$), а также массивными p3–p4 ($Wp4/Lp4 = 0.68–0.74$; $n = 9$). Однако экз. ПИН, № 5126/795 *P. qinensis* из верхнего миоцена Тувы обладает узким p4 ($Wp4/Lp4 = 0.63$).

Замечания. Ранее материал *P. qinensis* из верхнего миоцена Тувы (колл. ПИН № 5126) был неверно определен как *P. larretii* (Арасланов, Лавров, 2024).

Распространение. Верхний миоцен Китая: Шэньси, Вандайфулян (верхний валлезий; MN10; MNU9). Верхний миоцен России: Тува, Таралык-Чер (средний–верхний туролий; MN12–13).

Материал. Экз. IVPP, № V13311, экз. ПИН, №5126/304, 464, 767, 793–809.

Глава 4. Морфологические особенности черепа *Mephitidae*

4.1. Зубная система

Зубная система представителей рода *Promephitis* представляет особый интерес для морфологического и филогенетического анализа. Изолированные зубы и фрагменты челюстей представителей рода составляют основную часть доступного материала. В связи с этим зубная морфология играет ключевую роль в диагностике отдельных видов и в реконструкции аутэкологии животного и эволюционных связей внутри группы. В этом разделе рассматриваются традиционно используемые и дополнительные признаки строения зубной системы, использованные в исследовании. Анализ этого комплекса признаков позволяет уточнить представления о спектре функциональных адаптаций зубной системы *Promephitis*.

У *Promephitis* выражена тенденция к редукции передних премоляров P1/p1–2 (Wang, Qiu, 2004). При этом отмечается тенденция к расширению p3–p4 и увеличению их массивности. Сокращение плеча силы в рычажной системе челюстного аппарата в сочетании с увеличением массивности зубов указывает на адаптацию к склерофагии. Самые тонкие премоляры отмечаются для *P. parvus* (Wp4/Lp4 – 0.58; $n = 1$; экз. IVPP, № V13309); самые массивные – для *P. lartetii* (Wp4/Lp4 – 0.74–0.88; $n = 5$; Şenyürek, 1956; Bonis, 2005) и *P. maxima* (Wp4/Lp4 – 0.85; $n = 2$; экз. IVPP, № V0424). Наблюдается высокая изменчивость массивности P3 у *P. parvus* (WP3/LP3 – 0.53–0.70; $n = 6$) и *P. lartetii* (WP3/LP3 – 0.58–0.69; $n = 8$; Şenyürek, 1956; Geraads, Spassov, 2016). Самые массивные отмечаются для *P. majori* (WP3/LP3 – 0.7–0.80; $n = 2$) и *P. maxima* (WP3/LP3 – 0.86; $n = 1$).

Наблюдается эволюционный тренд к расширению P4. Он узкий у некоторых ранних мелких видов: *P. parvus* (WP4/LP4 – 0.69–0.71; $n = 6$) и *P. pristinidens* (WP4/LP4 – 0.66; $n = 1$; Petter, 1963; рис. 4.1.1). Наиболее массивные P4 наблюдаются у *P. maxima* (WP4/LP4 – 0.84–0.86; $n = 2$; He, Huang, 1991). При этом, для пяти видов зафиксирована высокая изменчивость массивности P4: *P. lartetii* (0.7–0.88; $n = 10$; Şenyürek, 1956; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016), *P. maeotica* (WP4/LP4 – 0.64–0.83; $n = 7$), *P. lartetii* (WP4/LP4 – 0.7–0.88; $n = 10$), *P. majori* (WP4/LP4 – 0.74–0.76; $n = 2$; Pilgrim, 1933a; Geraads, Spassov, 2016), *P. qinensis* (WP4/LP4 – 0.73–0.79; $n = 6$). Вероятно, ширина бассейна протокона слабо связана с эффективностью обработки пищи у *Promephitis*. Ранее было указано на отсутствие прямой связи этих двух категорий у всеядных животных с генерализованной функцией щечных зубов (Porowics, 1998). Для большинства *Promephitis* отмечается изменчивость в отношении длин P4 и M1 в пределах 0.9–1.1 (LP4/LM1). Однако верхний хищнический зуб у *P. parvus*, как правило, длиннее первого моляра (LP4/LM1 – 1.04–1.2; $n = 6$). Этот признак имеет низкое таксономическое значение.

Одним из отличительных признаков *Promephitis* от современных Mephitidae является сохранение миниатюрного протокона на верхнем хищническом зубе и развитие его бассейна. *Promephitis* обладают сходными пропорциями P4 с современными *Conepatus*, *Mephitis* и *Mydaus* (рис. 4.1.1; прил. 17).

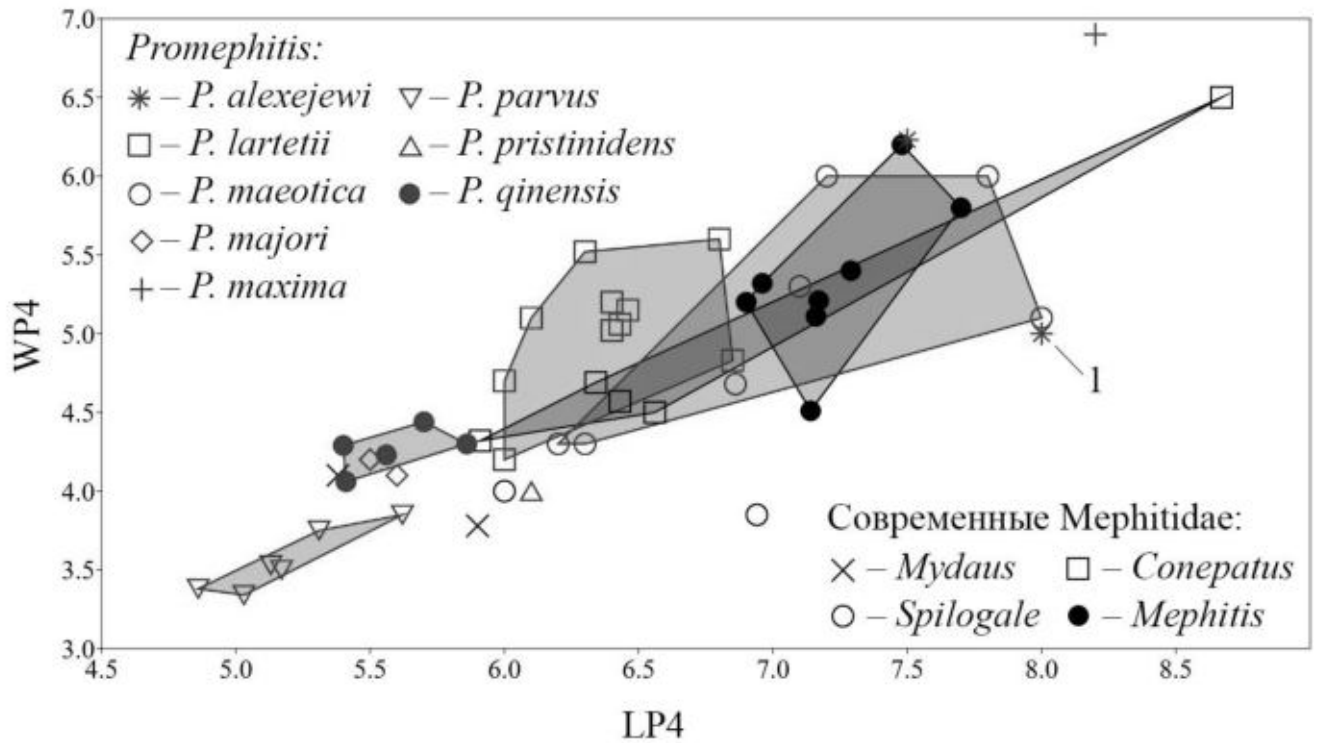


Рис. 4.1.1. Сравнение размеров P4 у *Promephitis* (синим цветом) и современных Mephitidae (черным цветом). Обозначения: 1 – M1 у *P. alexejewi* с сомнительными промерами (по Schlosser, 1924).

Морфология M1 является важным элементом пищевой специализации у *Promephitis*. Он является одной из наиболее важных структур в обработке пищи и таксономической диагностике представителей рода. Степень массивности M1 ($WM1/LM1$) у большинства представителей рода изменчива в диапазоне 0.7–0.9: *P. alexejewi* ($WM1/LM1$ – 0.75–0.9; $n = 4$); *P. maeotica* ($WM1/LM1$ – 0.75–0.92; $n = 7$; Крокос, 1939; Тесаков и др., 2013); *P. majori* ($WM1/LM1$ – 0.72–0.86; $n = 2$; Pilgrim, 1933a; Geraads, Spassov, 2016); *P. maxima* ($WM1/LM1$ – 0.85; $n = 2$; He, Huang, 1991); *P. parvus* ($WM1/LM1$ – 0.76–0.9; $n = 5$); *P. pristinidens* ($WM1/LM1$ – 0.86; $n = 1$; Petter, 1963); *P. qinensis* ($WM1/LM1$ – 0.83–0.9; $n = 5$; рис. 4.1.2). Наибольшей массивности достигают верхние моляры *P. lartetii* ($WM1/LM1$ – 0.91–1; $n = 7$; Geraads, Spassov, 2016). Соотношение длины и наибольшей ширины M1 у *Promephitis* изменчиво в узком диапазоне ($WM1/LM1_{max}$ – 0.68–0.8; $n = 26$; рис. 4.1.2., Б). Оно ниже, чем таковое у современных Mephitini ($WM1/LM1_{max}$ – 0.75–

0.91; $n = 15$). Современный *Mydaus javanensis* имеет наиболее высокий показатель WM1/LM1max (1.19–1.37; $n = 2$) среди изученных Mephitidae.

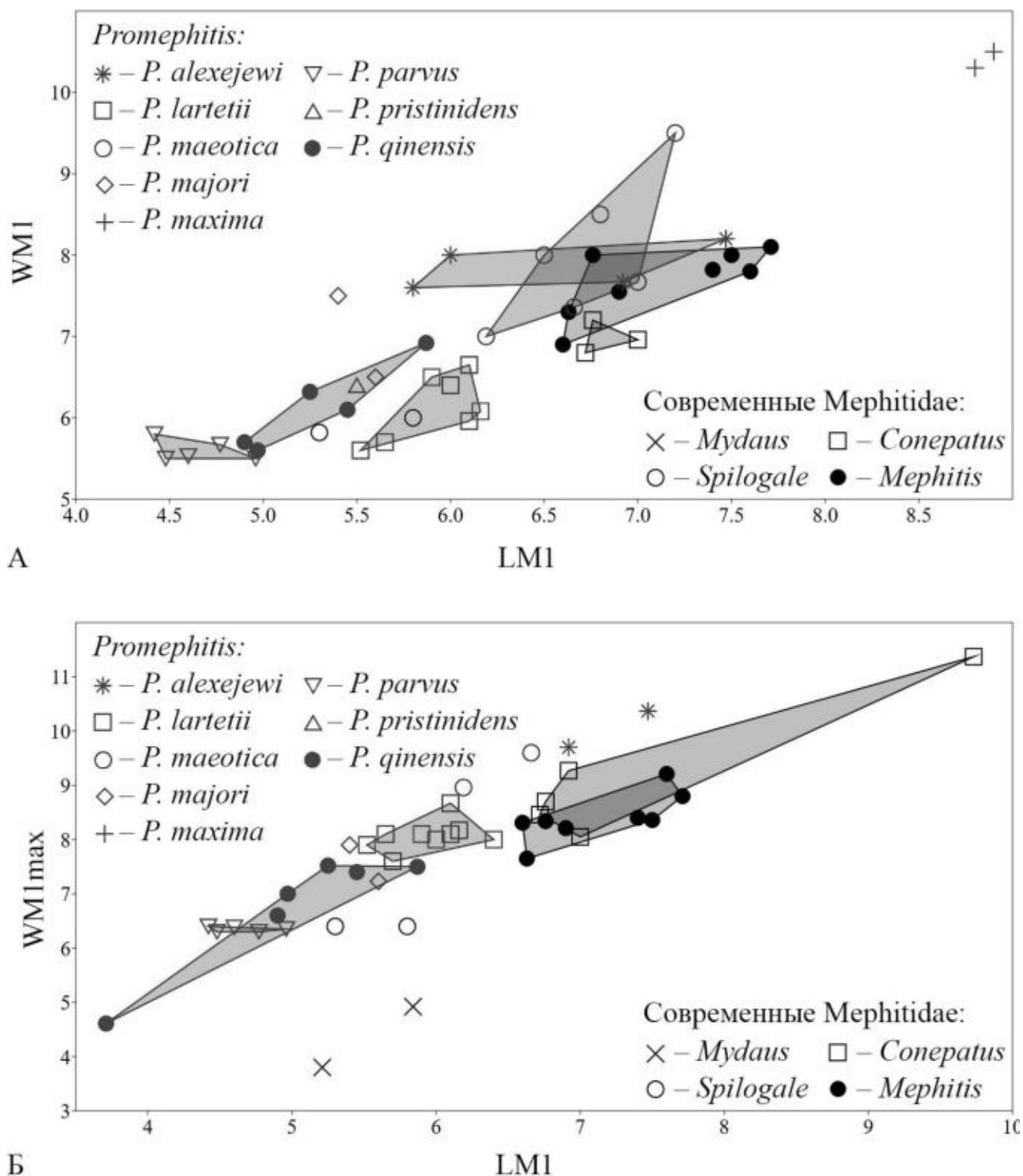


Рис. 4.1.2. Сравнение размеров M1 у *Promephitis* (синим цветом) и современных Mephitidae (черным цветом). Обозначения: А – LM1/WM1; Б – LM1/WM1max.

Паракон и метакон M1 у *Promephitis* обладают характерным для Mephitidae изогнутым контуром гребней: передние и задние края их оснований расположены на одной линии, а вершины смещены лингвально. Их гребни выстроены в форме буквы “W”, подобно таким у специализированных насекомоядных млекопитающих, и образуют режущие поверхности. Парастиль, препаракриста, центрокриста, постметакриста и метастиль образуют интегральный режущий гребень совместно с метастилем.

При анализе структуры интегрального режущего гребня P4–M1 у представителей Mephitidae наиболее высокий показатель общей компактизации режущей длины был установлен для *Conepatus chinga* (136%), *Mephitis mephitis* (130%) и *Spilogale putorius* (130%; рис. 4.1.3; Табл. 4.1). Наиболее низкий показатель общей компактизации обнаружен у *Mydaus javanensis* (125%) и *Promephitis alexejewi* (122%). *My. javanensis* и *P. alexejewi* в целом обладают наиболее низкими показателями компактизации отдельных областей окклюзии интегрального режущего гребня – она не превышает 130% для каждой области (табл. 4.2; рис. 4.1.4). Более высокая степень компактизации поверхностей окклюзии интегрального режущего гребня P4–M1 у *Mydaus javanensis* (125%) достигается округлой формой бугорков метакона и метастиля P4 и M1. Для таких бугорков характерен давящий тип механической обработки пищи. Это принципиально отличает его от других изученных представителей Mephitidae. Препаракриста, постпаракриста и преметакриста M1 у *M. javanensis* являются единственными поверхностями интегрального режущего гребня P4–M1, сохранившими режущую функцию (сектор B1–A2–B2–A3).

Характер удлинения отдельных областей интегрального режущего гребня и степень их компактизации указывает на функциональные особенности зубного комплекса P4–M1. Специализированное состояние этого гребня отражается в его высокой компактизации и изоморфной структуре – при достижении геометрического подобия между его областями. Интегрированный режущий гребень *Conepatus chinga* относится к изоморфному генерализованному типу с сильным подобием длин компактных передней (A1–B1–A2) и средней (A2–B2–A3) областей и редукцией метастиля (табл. 4.2; рис. 4.1.4, 4.1.5). Такая конфигурация предполагает равномерную нагрузку на комплекс множественных небольших режущих гребней.

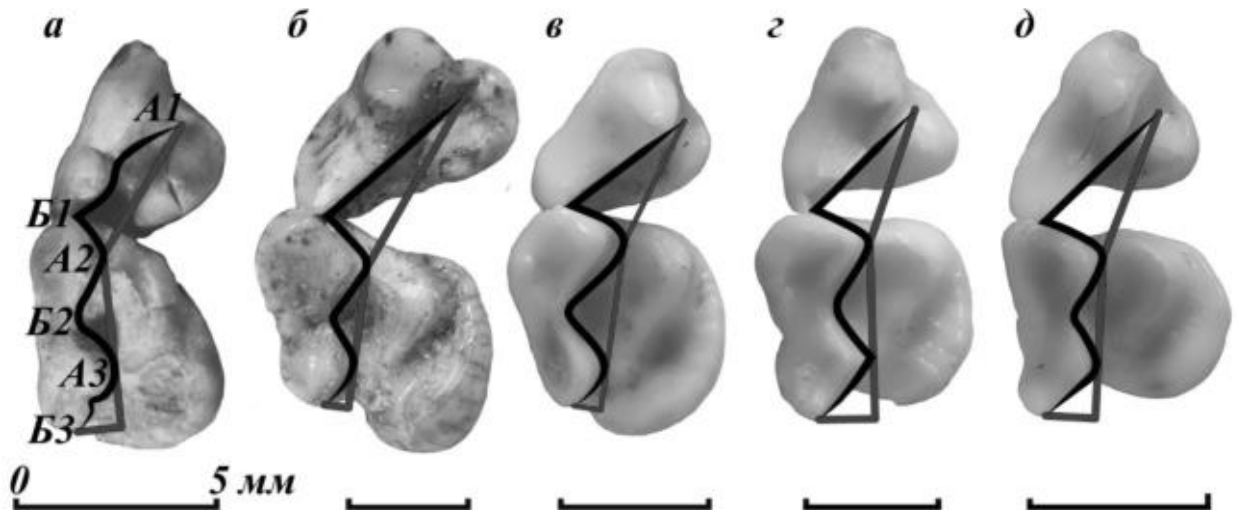


Рис. 4.1.3. Сравнение структуры интегрального режущего гребня P4–M1 у Mephitidae: *a* – *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820), экз. ЗИН, № 10050; *б* – *Promephitis alexejewi* Schlosser, 1924, экз. IVPP, № RV45025 (Китай, Юйшэ; нижний плиоцен); *в* – *Conepatus chinga* (Molina, 1782), экз. ЗММУ, № S-159363; *г* – *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776), экз. ЗММУ, № S-53460; *д* – *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758), экз. ЗММУ, № S-656666. Обозначения: A1, A2, A3 – лингвально выступающий буккальный угол интегрального режущего гребня; B1, B2, B3 – буккально выступающий угол интегрального режущего гребня; черным цветом показан контур интегрального режущего гребня; синим цветом показаны продольные длины отдельных областей окклюзии интегрального режущего гребня.

Таблица 4.1. Степень общей компактизации режущих поверхностей интегрального режущего гребня P4–M1 у исследованных Mephitidae.

Таксон	LA, мм ¹	LB, мм ²	(LA/LB)*100-100 ³
<i>Conepatus chinga</i> (Molina, 1782)	6.49	4.77	136
<i>Mephitis mephitis</i> (Schreber, 1776)	7.26	5.58	130
<i>Mydaus javanensis</i> (Desmarest, 1820)	4.75	3.79	125
<i>Promephitis alexejewi</i> Schlosser, 1924	7.84	6.44	122
<i>Spilogale putorius</i> (Linnaeus, 1758)	5.54	4.27	130

Примечание. ¹ – полная длина комплекса; ² – продольная длина комплекса; ³ – показатель компактности режущих поверхностей.

Несмотря на почти одинаковую продольную длину передней и средней области, метастиль (задняя область) у *C. chinga* редуцирован. Его развитие на М1 характерно для более плотоядных животных. Наиболее длинный и массивный метастиль наблюдается у *Mephitis mephitis* – он занимает приблизительно 20% от суммы продольных длин интегрального режущего гребня Р4–М1. У *Spilogale putorius* продольная длина задней области короче (16% от суммы продольных длин), однако в связи с более сильным буккальным отклонением метастиля, степень ее компактизации выше, чем у *Mephitis* – до 40%. Таким образом, *Mephitis mephitis* и *Spilogale putorius* имеют сходную структуру режущих поверхностей: сильно компактизованные передняя и задняя области, слабо компактизованная средняя область. Интегрированный режущий гребень у этих видов относится к изоморфному плотоядному типу. Структурная организация продольных длин у *Mydaus javanensis* близка к этим видам больше, чем у *Conepatus chinga* (рис. 4.1.5). Однако интегральный режущий гребень у *Mydaus* в целом компактизован слабее, чем у изученных Mephitini (рис. 4.1.4). В развитии этого параметра он напоминает *Promephitis alexejewi*.

Наибольший вклад в эффективность режущей обработки пищи щечными зубами у животных с редуцированной формулой моляров (М1/м1–2) оказывает развитие Р4. Удлинение передней области интегрального режущего гребня у всех изученных Mephitidae превосходит другие области – она занимает не менее 44% ($n = 5$). Среди современных представителей семейства наиболее сильное развитие передней области наблюдается у *Spilogale putorius* (рис. 4.1.3). Совместно с наиболее слабой компактизацией средней области интегрального режущего гребня Р4–М1 оно характеризует пятнистого скунса как наиболее плотоядного Mephitini.

Интегральный режущий гребень *Promephitis alexejewi* относится к анизоморфному хищническому типу. Он наиболее контрастно отличается от современных представителей семейства: наиболее удлиненная передняя область; наиболее низкая степень общей компактизации и степень компактизации отдельных режущих областей (у самой компактной области ниже 30%). Такая конфигурация интегрального режущего гребня Р4–М1 указывает на его общее неспециализированное строение и усиление хищнической специализации передней области – метакристы Р4 и парастиля М1. Развитие парастиля у *P. alexejewi* и других поздних *Promephitis* сопровождается комплексным развитием передней части стилирной полки (увеличение ее ширины, вздутие передней части неполного буккального цингулюма). Аналогичная специализация наблюдается для задней части стилирной полки М1 у *Mephitis mephitis* – заднее расширение метастиля, сопровождающееся поперечным расширением задней части стилирной полки. Подобное укрепление указывает на сопротивление высокому давлению в этой части зуба (Anderson et al., 2011). В отличие от метастиля Р4, парастиль М1 является коротким гребнем с массивным основанием. Он обладает менее выраженными режущими

адаптациями. Вероятно, его окклюзия с задней поверхностью протоконоида m1 имела смешанную функцию – резание и давление. Функциональная специализация передней области интегрального режущего гребня у *Promephitis* выражается в увеличенной эффективности режущей обработке твердой животной пищи: например, мышечной ткани и костей мелких позвоночных животных. Подробнее утилитарность этой функции рассматривается в Главе 7.

Таблица 4.2. Степень компактизации отдельных режущих поверхностей интегрального режущего гребня P4–M1 у исследованных Mephitidae.

Таксон	<i>Conepatus chinga</i> (Molina, 1782)	<i>Mephitis mephitis</i> (Schreber, 1776)	<i>Mydaus javanensis</i> (Desmarest, 1820)	<i>Promephitis alexejewi</i> Schlosser, 1924	<i>Spilogale putorius</i> (Linnaeus, 1758)
A1–B1–A2					
LA, мм	3.24	3.54	2.27	4.72	2.97
LB, мм	2.12	2.45	1.79	3.76	2.02
(LA/LB)*100-100	52.57	44.48	26.88	25.60	47.01
A2–B2–A3					
LA, мм	2.49	2.32	1.61	2.10	1.65
LB, мм	1.99	1.96	1.37	1.82	1.47
(LA/LB)*100-100	25.13	18.60	17.52	15.38	12.24
A3–B2					
LA, мм	0.74	1.40	0.88	1.01	0.93
LB, мм	0.65	1.07	0.65	0.86	0.67
(LA/LB)*100-100	14.32	30.59	34.70	17.43	38.79

Примечание. LA – полная длина комплекса; LB – продольная длина комплекса; LA/LB*100% – показатель компактности режущих поверхностей.

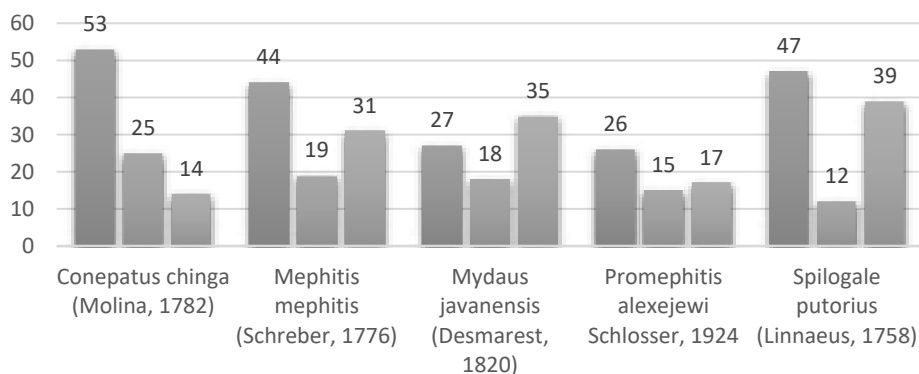


Рис. 4.1.4. Характер компактизации отдельных режущих поверхностей интегрального режущего гребня P4–M1 у исследованных Mephitidae. Обозначения: синим цветом – передняя часть, режущий гребень P4 и парастиль M1 (A1–B1–A2); красным цветом – средняя часть, центрокриста M1 (A2–B2–A3); на диаграмме приведены значения показателя компактности $((LA/LB) \cdot 100 - 100)$.

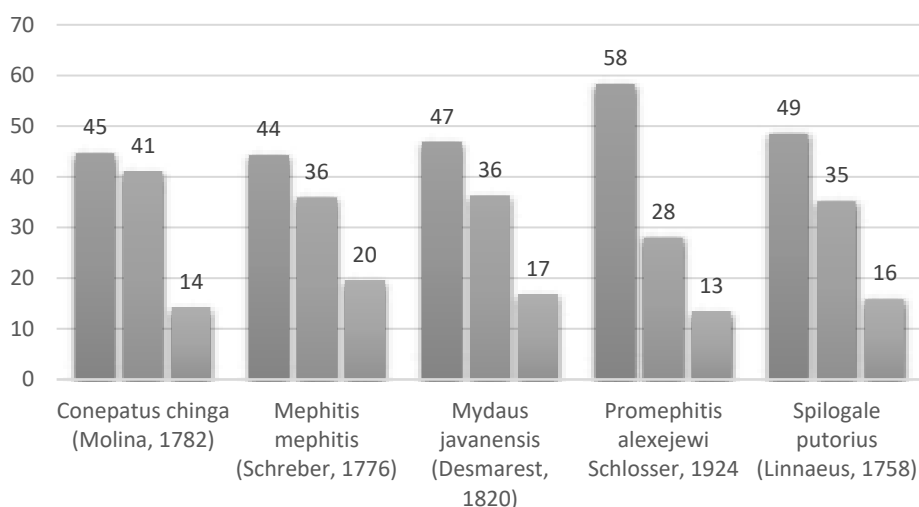


Рис. 4.1.5. Соотношение продольных длин отдельных областей окклюзии интегрального режущего гребня P4–M1 у исследованных Mephitidae. Обозначения: синим цветом – передняя часть, режущий гребень P4 и парастиль M1 (A1A2); красным цветом – средняя часть, центрокриста M1 (A2A3); на диаграмме продольные длины приведены в процентах от суммы продольных длин отдельных областей окклюзии.

Важным элементом морфологии верхнего моляра *Promephitis* является развитие стилиарной полки. Наблюдается эволюционная тенденция к общему расширению стилиарной

полки, развитию передней части неполного буккального цингулюма, а также к развитию стилиярных элементов – цингулярных бугорков. Сильное развитие стилиярных бугорков является диагностическим признаком поздних *Promephitis*. Ранние *Promephitis* обладали узкой стилиярной полкой, низкой передней частью неполного буккального цингулюма, слабо развитым парастилем и мелкими мезостилем и постмезостилем, неразличимыми в рельефе зуба (*P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*). У *P. qinensis* из Тувы наблюдается небольшая изменчивость в развитии стилиярной полки. У экз. ПИН, №№ 5126/304, 704 она узкая в отличие от известных форм с умеренно широкой стилиярной полкой. Для *P. majori* характерно развитие мезостиля, придающего буккальной стенке зуба округлые очертания (Pilgrim, 1933b, рис. 4; Geraads, Spassov, 2016, рис. A1, A2). У более поздних форм парастиль сильно развит. У *P. lartetii* (рис. 4.1.6) и *P. maeotica* передняя часть неполного буккального цингулюма вздутая, сильно развит мезостиль. В отличие от этих видов, для *P. alexejewi* характерно отсутствие вздутия передней части неполного буккального цингулюма и слабое развитие ее цингулярных бугорков. Тем не менее, мезостиль и постмезостиль четко различаются в рельефе стилиярной полки M1. При их развитии как правило видна неглубокая бороздка, проходящая между ними. Она различима на зубах с небольшой степенью износа.

Примечательно, что стилиярная полка у *P. pristinidens* в отличие от остальных *Promephitis* имеет более сильное развитие заднего сегмента стилиярной полки M1 буккальное метакона. Вероятно, это связано с развитием метастиля и увеличением функциональной нагрузки на него. Развитие цингулюмов указывает на механическое укрепление области для локального противостояния давлению на окклюзионную поверхность зуба (Anderson et al., 2011). Характер развития стилиярной полки у *Promephitis* может указывать на перенос функционального значения на переднюю часть зуба, а именно на препаракристу (и парастиль). Эту гипотезу подтверждает наличие анизоморфного интегрального режущего гребня у более поздних представителей рода в отличие от *Mephitidae* с развитым метастилем.

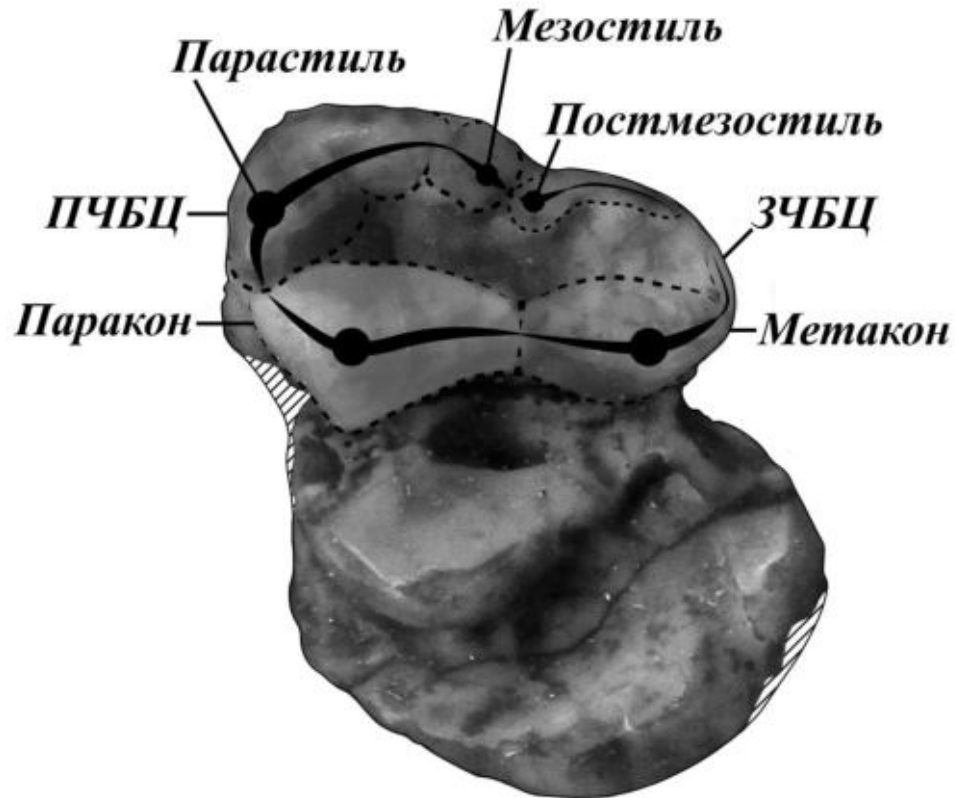


Рис. 4.1.6. Строение стилирной полки (выделена синим цветом) *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861, экз. IVPP, № V0424 (Китай, Ганьсу, местонахождение Шанцзявань (LX200025); верхний миоцен). Обозначения: штрихом обозначены разрушенные зоны зуба.

Среди сильно изменчивых признаков M1 отмечается развитие антеролингвального цингулюма. Ранее, Ван и Чу (2004) отметили значимость этого признака для видовой диагностики *P. lartetii*, *P. parvus*, *P. qinensis*. Однако по результатам ревизии степени развития антеролингвального цингулюма на материале *Promephitis* из позднего миоцена этого региона (колл. IVPP) обнаружена ее более высокая внутривидовая изменчивость. Среди *P. parvus*, на экз. IVPP, № V13306, V13308 он слабо развит. У экз. IVPP, № V13307 антеролингвальный цингулюм сильно редуцирован. M1 у *P. qinensis* и некоторых *P. parvus* (экз. IVPP, № V13306, V13308) в целом имеет сходный уровень развития антеролингвального цингулюма. Среди изученных *P. lartetii* антеролингвальный цингулюм M1 был представлен на экз. IVPP, №№ V0424, V13310 и полностью отсутствовал только на экз. IVPP, № V0425 (рис. 3.4). На верхнем моляре у экз. IVPP, № V0425 также наблюдается лингвальное сужение бассейна гипокона в отличие от других изученных *P. lartetii* из Китая. Этот признак, вероятно, имеет низкое значение для

таксономической диагностики. Наличие лингвального цингулюма является важным диагностическим признаком для *P. alexejewi* и *P. maeotica*.

Желобок выступа антеролингвального цингулюма при сильном развитии у большинства *Mephitis* соединяется с бассейном гипокона (за исключением *Mydaus javanensis*; рис. 4.1.7). Совместно эти бассейны объединяются в лингвальный бассейн М1. Это обеспечивает большую поверхность окклюзии с лингвальной стенкой m1. У *Mydaus javanensis* и *Promephitis alexejewi* из нижнего плиоцена Молдавии (экз. ЗИН, № 34846; местонахождение Лучешты) бассейн гипокона М1 изолирован спереди прегипокристой. У *P. alexejewi* (экз. ЗИН, № 34846) также наблюдается контакт прегипокристы с лингвальным гребнем протокона М1. Бассейн гипокона М1 у *Mephitis mephitis* и *Conepatus chinga* имеет множество слабо выраженных дополнительных поперечных гребней. У *M. mephitis* и *Promephitis* бассейн гипокона разделен невысоким гребнем, соединяющим метаконуль и точку на постгипокристе вблизи вершины гипокона. Таким образом, область окклюзии М1 с лингвальной стенкой m1 обособляется от таковой с окклюзией передней части m2. Зачастую, при поперечно узком гипоконе М1, гребень, соединяющий метаконуль и лингвальную часть постгипокристы М1, слит с буккальной частью постгипокристы М1 (*P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*). На М1 у *Promephitis* с буккально расширенным гипоконем, постгипокриста обособлена от добавочного гребня гипокона М1, оконтуривает метаконуль М1 сзади (*P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*). У *P. maeotica* постгипокриста М1 достигает основания метакона М1. Область окклюзии М1 с m2 у *Promephitis* редуцирована. Задний нижний моляр окклюдирован с постгипокристой и метаконулем М1. Это осложняет диагностику наличия дополнительного гребня бассейна гипокона на верхнем моляре у *Promephitis* с сильным износом. Наименьшие размеры лингвального бассейна М1 отмечаются для *Mephitis mephitis*, ранних *Promephitis* (*P. majori*, *P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*) и *Spilogale putorius*. Обширный лингвальный бассейн верхнего моляра *Conepatus*, *M. javanensis*, а также поздних *Promephitis* (*P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*) характеризует их как животных с более выраженной всеядной специализацией.

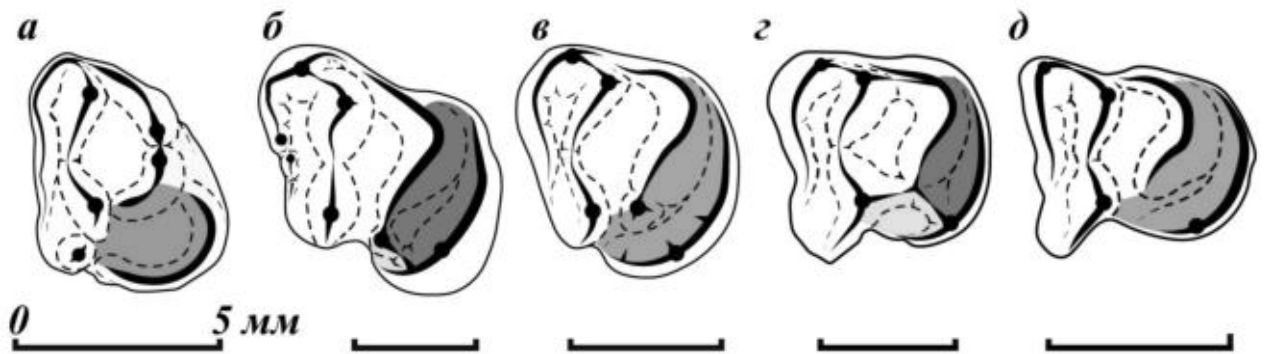


Рис. 4.1.7. Сравнение структуры лингвального бассейна M1 у Mephitidae: *a* – *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820), экз. ЗИН, № 10050; *б* – *Promephitis alexejewi* Schlosser, 1924, экз. IVPP, № RV45025 (Китай, Юйшэ; нижний плиоцен); *в* – *Conepatus chinga* (Molina, 1782), экз. ЗММУ, № S-159363; *г* – *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776), экз. ЗММУ, № S-53460; *д* – *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758), экз. ЗММУ, № S-656666; розовым цветом – недифференцированный лингвальный желоб; желтым цветом – изолированная передняя область лингвального желоба, желобок антеролингвального цингулюма, область окклюзии с метаконидом m1; красным цветом – изолированный бассейн гипокона; зеленым цветом – изолированная постеробуккальная область лингвального желоба, область окклюзии с m2.

Для *Promephitis* небольшого размера (*P. majori*, *P. parvus*, *P. qinensis*) характерно наличие узкого р4: *P. majori* ($Wp4/Lp4 = 0.66-0.67$; $n = 2$), *P. parvus* ($Wp4/Lp4 = 0.58$; $n = 1$) и *P. qinensis* ($Wp4/Lp4 = 0.63-0.74$; $n = 8$). Крупные виды имеют массивные Р4: *P. alexejewi* ($Wp4/Lp4 = 0.74$; $n = 2$), *P. lartetii* ($Wp4/Lp4 = 0.72-0.96$; $n = 7$), *P. maeotica* ($Wp4/Lp4 = 0.71-0.83$; $n = 7$) и *P. maxima* ($Wp4/Lp4 = 0.76-0.85$; $n = 2$; рис. 4.1.8).

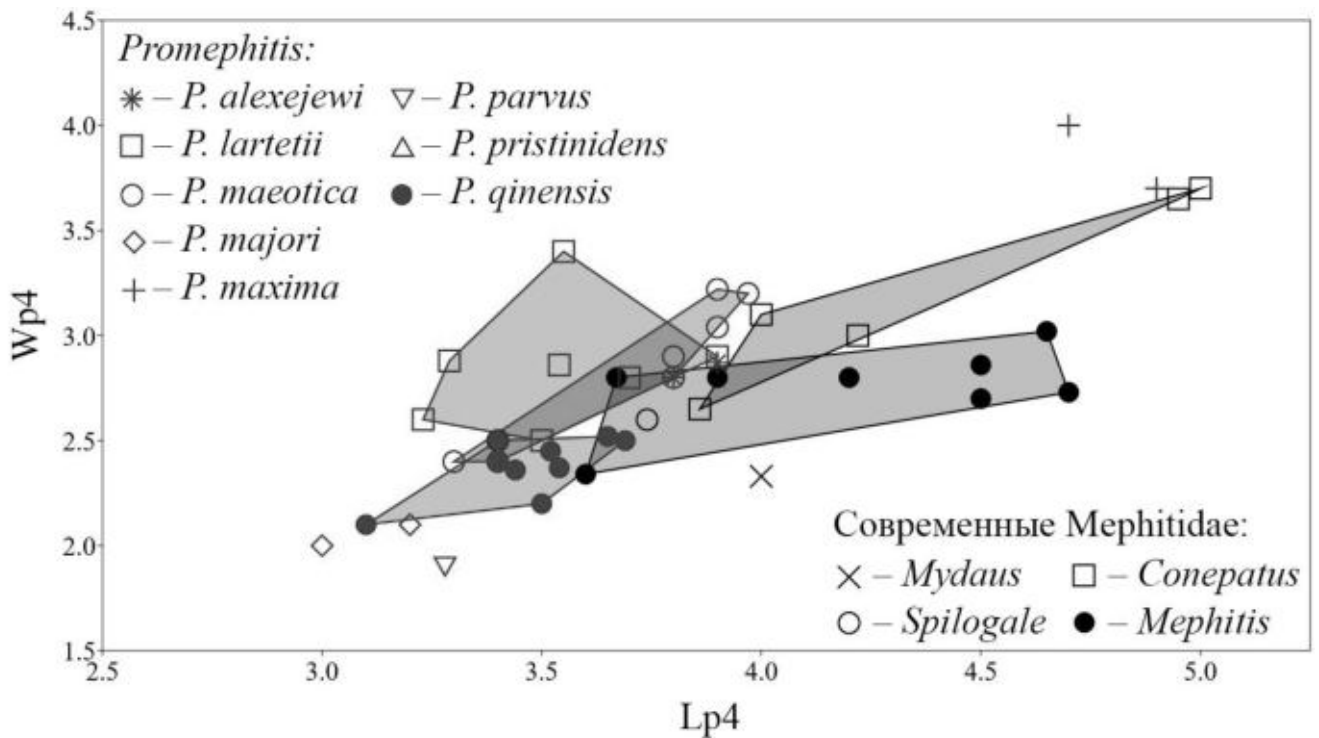


Рис. 4.1.8. Сравнение размеров р4 у *Promephitis* (синим цветом) и современных Mephitidae (черным цветом).

Для большинства мелких форм установлена изменчивость массивности m1 ($Wm1/Lm1$) в пределах 0.4–0.46: *P. majori* ($Wm1/Lm1$ – 0.42–0.44; $n = 2$), *P. parvus* ($Wm1/Lm1$ – 0.4–0.44; $n = 2$), *P. qinensis* ($Wm1/Lm1$ – 0.4–0.46; $n = 10$). Однако для крупных форм отмечена изменчивость в более широком пределе: *P. alexejewi* ($Wm1/Lm1$ – 0.38–0.45; $n = 2$; Schlosser, 1924), *P. lartetii* ($Wm1/Lm1$ – 0.38–0.49; $n = 8$; Şenyürek, 1956; Bonis, 2005; Koufos, 2006), *P. maeotica* ($Wm1/Lm1$ – 0.43–0.51; $n = 7$; Крокос, 1939; Zdansky, 1937; рис. 4.1.9). Для *P. maxima*, известного по находке одного черепа, установлены следующие пропорции m1: $Wm1/Lm1$ – 0.46 ($n = 2$; He, Huang, 1991). В эволюционной истории рода отмечается развитие энтоконида m1. Он наиболее слабо развит у *P. parvus*: низкий бугорок, плоская лингвальная стенка. У более поздних форм лингвальная стенка зуба слегка вздувается, приобретает округлую форму. Наиболее контрастное строение m1 отмечается для *P. alexejewi*: паракристид почти прямой в отличие от слабо изогнутого паракристида m1 остальных представителей рода; энтоконид высокий, сильно развит.

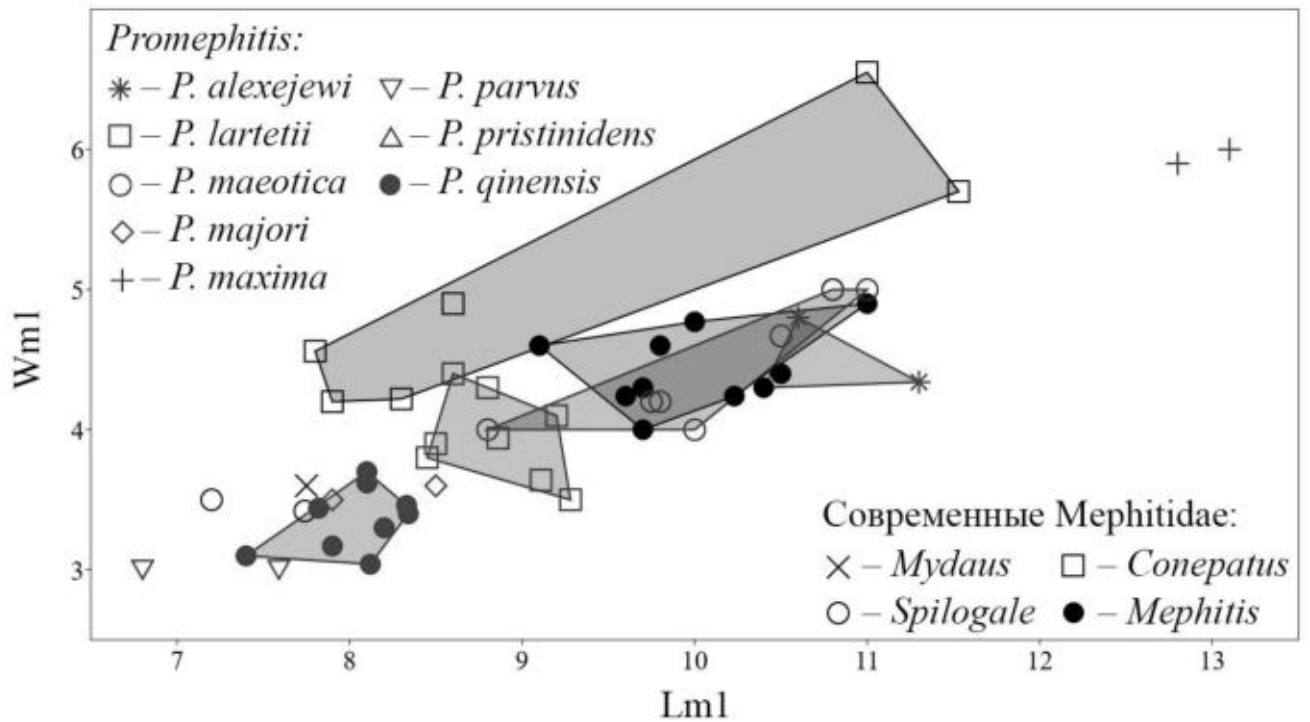


Рис. 4.1.9. Сравнение размеров m1 у *Promephitis* (синим цветом) и современных Mephitidae (черным цветом).

4.2. Морфология слуховой области

4.2.1. Особенности строения височной кости некоторых Musteloidea

4.2.1.1. Описание строения височной кости Mephitidae

Promephitis maeotica

Стенки височной кости слабо пневматизированы (рис. 4.2.1). Они толстые у *P. maeotica* (экз. ПИН, № 355/1519, за исключением медиальной стенки задней части чешуйчатой кости) и тонкие у *P. qinensis* (экз. ПИН, №№ 304, 767). Сосцевидный отросток сильно пневматизирован.

Слуховой барабан уплощенный. Трубка наружного слухового прохода ориентирована антеролатерально. Она длинная, округлая в поперечном сечении. Отверстие наружного слухового прохода срастается с сильно развитым надпроходным гребнем. Вентральный край барабанного кольца сильно вдаётся внутрь полости слухового барабана и срастается с его дном на уровне его самой низкой точки (рис. 4.2.2). Край барабанного кольца оконтурен слабо выраженным гребнем, подогнутым внутрь диаметра кольца. Дорсальная поверхность барабанного кольца проникает в полость среднего уха в виде слабо развитой полуперегородки.

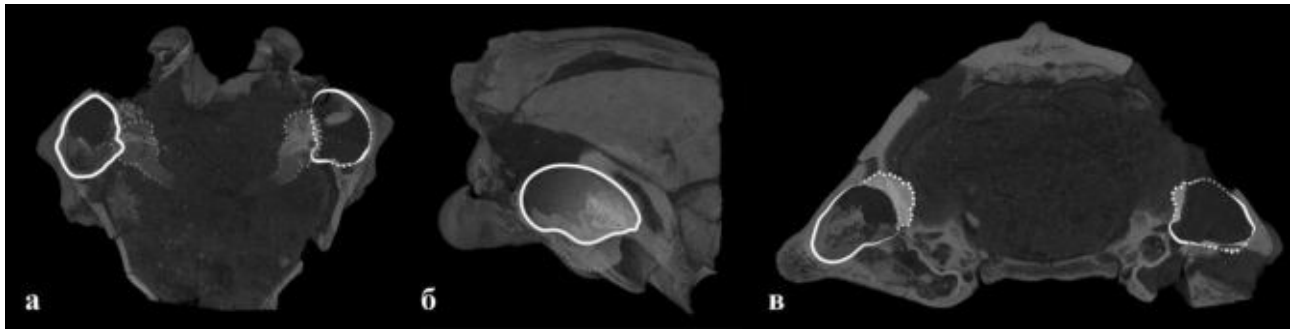


Рис. 4.2.1. Строение добавочных полостей среднего уха у *Promephitris maeotica* Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1519 (Украина, Новоелизовка; верхний миоцен; средний туролит, MN12): а – сечение в горизонтальной плоскости, вид сверху; б – сечение во фронтальной плоскости, вид спереди; в – сечение в парасагиттальной плоскости, вид сбоку. Обозначения: красным цветом отмечен контур барабанной полости; желтым цветом отмечен контур надбарабанного синуса; синим цветом отмечен контур костной трубки наружного слухового прохода и барабанной перепонки; сплошной линией обозначен видимый контур; пунктирной линией обозначена проекция контура, лежащего позади плоскости сечения; заливкой обозначены области, лежащие позади плоскости сечения.

Барабанные шипы (*spinae tympanicae*) слабо развиты. Спереди от большого барабанного шипа на латеральной стенке расположено отверстие переднего канальца барабанной струны (*canaliculus chordae tympani anterior*). Этот каналец открывается на вентральной поверхности черепа в щели барабано-чешуйчатого шва (*fissura tympanosquamosa*). Расслабленная часть барабанной перепонки (*membrana tympani pars flaccida*) имеет мелкие размеры и полукруглую форму; находится в одной плоскости с натянутой частью. Сзади от малого барабанного шипа по задней стенке барабанной камеры в медиальном направлении проходит небольшая костная складка. На ее нижней поверхности, медиодорсальнее заднего края барабанного кольца расположено заднее отверстие канальца барабанной струны (*canaliculus chordae tympani posterior*).

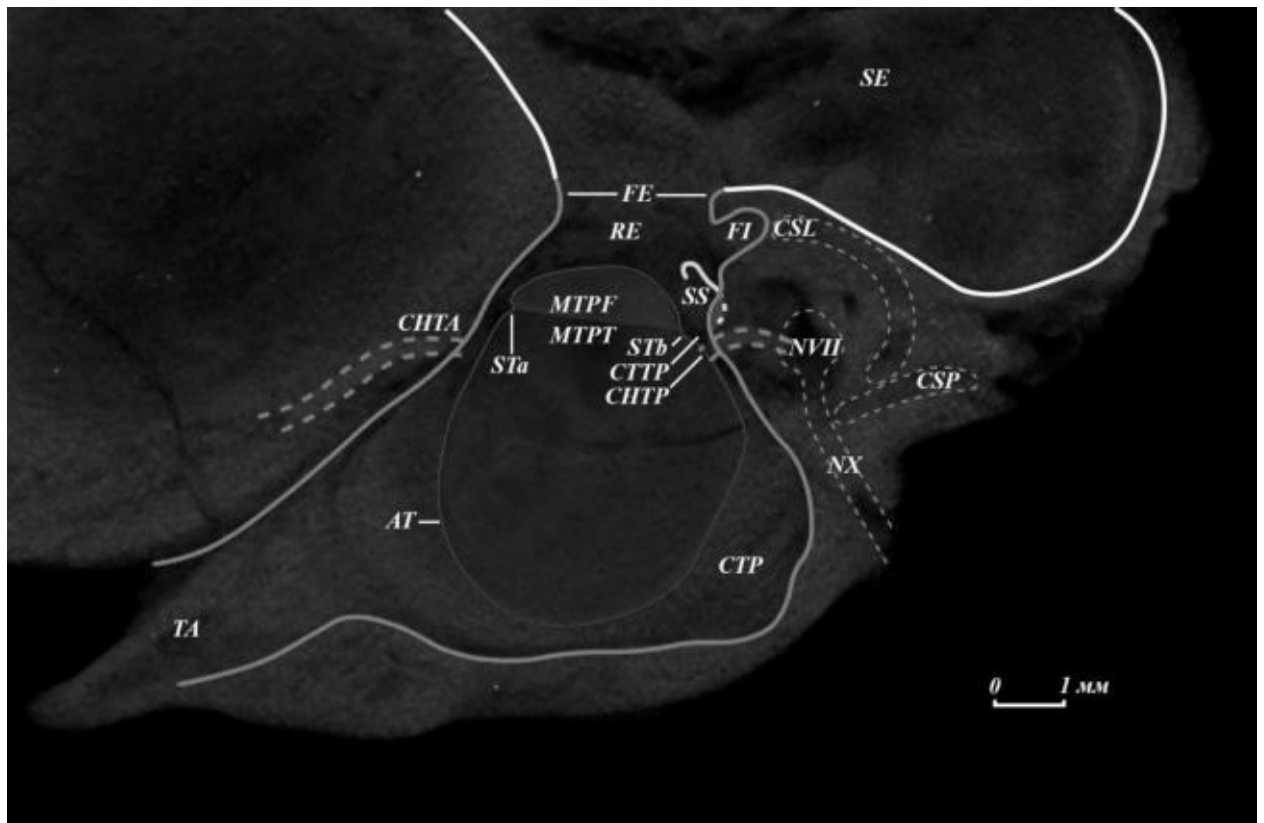


Рис. 4.2.2. Строение полости среднего уха *P. maeotica* Alexejev, 1915, экз. ПИН, № 355/1519 (Украина; Новоелизаветовка; верхний миоцен; средний туроллий, MN12), латеральный вид медиальной стенки левого слухового пузыря, сечение в плоскости, параллельной барабанной перепонке. Обозначения: *AT* – барабанное кольцо (*annulus tympanicum*); *CHTA* – передний каналец барабанной струны (*canaliculus chordae tympani anterior*); *CHTP* – задний каналец барабанной струны (*canaliculus chordae tympani posterior*); *SPACS* – каменистый синус арки латерального полукружного канала (*sinus petrosus arcus canalis semicircularis lateralis*); *CSL* – латеральный полукружный канал (*canalis semicircularis lateralis*); *CSP* – задний полукружный канал (*canalis semicircularis posterior*); *CTP* – (*cavitas tympani principalis*); *CTTP* – задняя поперечная полуперегородка слухового барабана (*crista tympanica transversa posterior*); *FE* – *for. epitympanicum*; *FI* – ямка короткой ножки наковальни (*fossa incudis*); *MTPF* – расслабленная часть барабанной перепонки (*membrana tympani pars flaccida*); *MTPT* – натянутая часть барабанной перепонки (*membrana tympani pars tensa*); *NVII* – канал лицевого нерва (*canalis nervus facialis*; VII; поперечный срез); *NX* – канал блуждающего нерва (*canalis nervus vagus*; X; продольный срез); *PVCT* – нижняя стенка барабанной полости (*paries ventralis cavitatis tympani*); *RE* – надбарабанное углубление (*recessus epitympanicus*); *SE* – надбарабанный синус (*sinus epitympanicus*); *SSE* – полусепты надбарабанного синуса (*septae sinūs eptympanici*); *SS* – Надпроходной синус (*sinus suprameatalis*); *STa* – большой барабанный шип (*spina tympanica major*); *STb* – малый

барабанный шип (*spina tympanica minor*); ТА – костная часть евстахиевой трубы (*tuba auditiva*); желтый цвет – Надбарабанный синус; зеленый цвет – Надпроходной синус; красный цвет – основная камера среднего уха; непрерывной линией отмечены видимые границы полостей; пунктирной линией отмечены проекции границ полостей, закрытых костью; цветом закрашены области проекции полостей, закрытых костью; положение ямки стремениной мышцы (*fossa musculi stapedius*) неразлично.

Надбарабанное углубление узкое и неглубокое. Оно расположено над барабанной перепонкой. На его задней стенке, позади малого барабанного шипа, находится небольшая ямка сильно редуцированного надпроходного синуса. Задняя стенка надбарабанного углубления имеет слабо выраженную в рельефе ямку короткой ножки наковальни (*f. incudis*). Надбарабанное углубление постеролатеродорсально открывается в умеренно сильно расширенный надбарабанный синус через узкое соединительное отверстие круглой формы. Этот синус сильно расширен в медиальном и заднем направлениях. В его рельефе отсутствуют перегородки и дополнительные каменистые синусы.

Выступ промоториума (*promontorium tympani*) крупного размера относительно пространства миниатюрного слухового барабана. В его рельефе выражена выпуклость широкого базального витка улитки. В его рельефе различаются первый виток ушной улитки, отделенный от последующих витков плавным сужением во фронтальной плоскости. В кровле барабанной полости, антеромедиальнее надбарабанного углубления, на уровне второго витка ушной улитки находится крупная ямка напрягателя молоточка (*m. tensor tympani*) в форме, близкой к пузырю.

Овальное окно (*fenestra ovale/ fenestra cochleae*) мелкого размера по сравнению с площадью натянутой части барабанной перепонки. Обе функциональные площадки находятся в абсолютно параллельных плоскостях друг к другу. Место крепления стремениной мышцы (*m. stapedius*) не различается в рельефе задней стенки барабанной полости. Круглое окно (*fenestra rotunda/ fenestra vestibuli*) улитки близко по размеру с овальным окном.

Канал височного венозного синуса (*sinus temporalis*) крупный. Он проходит внутри латеральной стенки черепа, над надбарабанным синусом. Засочленовное отверстие (*for. retroarticulare*) открывается вентрально на вентральную поверхность черепа спереди от отверстия наружного слухового прохода (*meatus acusticus externus*), позади сочленовного отростка.

Шилососцевидное отверстие открывается постеролатероventрально в щели позади слухового барабана, сразу позади места его срастания с барабанным кольцом. Оно расположено

очень близко к заднему рваному отверстию, соединяется с ним коротким каналом ушной ветви блуждающего нерва (X). На передней стенке канала лицевого нерва, вблизи шиловосцевидного отверстия, находится узкое отверстие барабанной струны. Вентральная стенка канала лицевого нерва в области над овальным окном не окостеневает. На уровне второго витка улитки находится медиодорсальный поворот канала лицевого нерва. Костные каналы малого каменистого (n. petrosus minor; латеральный) и большого каменистого нервов (n. petrosus major; медиальный) ответвляются от канала лицевого нерва и открываются на церебральную поверхность каменистой кости вблизи места ответвления. В этом месте внутренняя слуховая артерия (a. auditiva interna) входит в канал лицевого нерва через широкое щелевидное отверстие на поверхности каменистой кости. Здесь лицевой нерв совершает постеромедиальный поворот, погружается внутрь каменистой кости совместно с внутренней слуховой артерией и постероventрально открывается в синус внутреннего слухового прохода (meatus acusticus internus). Снизу от канала лицевого нерва в синус открывается улитковый нерв (n. vestibulocochlearis, VIII); позади от улиткового нерва открывается нижнее преддверное поле (area vestibularis inferior) нижнего узла преддверного нерва (n. vestibularis inferior); на постеродорсальной стенке находится верхнее преддверное поле (area vestibularis superior) верхнего узла преддверного нерва (n. vestibularis superior, VIII). Поперечный гребень (crista transversa/ crista falciformis) выражен слабо. Отверстия и поля нервов тесно сомкнуты внутри верхней и нижней частей синуса внутреннего слухового прохода. Костный канал тройничного нерва каменистой кости (canalis n. trigeminale petrosum) отсутствует.

Парафллоккулярная ямка глубокая. Отверстие каменистососцевидного канальца (canaliculus petromastoideum) вероятно открывается на церебральную поверхность на вентральной стенке на глубине парафллоккулярной ямки. Канал движется латероventрально к вентральной стенке надбарабанного синуса. Костный канал эндолимфатического протока (ductus endolymphaticus) короткий. Он заканчивается небольшой полостью эндолимфатического мешочка (saccus endolymphaticus).

***Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820)**

Стенки височной кости немного утолщенные и сильно пневматизированные за исключением таковых у входящих в состав надбарабанного синуса: верхняя часть латеральной стенки его задней половины и средняя часть медиальной стенки. Стенки барабанной кости слегка утолщены; латеральная стенка с костной трубкой наружного слухового прохода сильно

пневматизированы (рис. 4.2.3). Каменистая кость имеет толстые стенки. Ее задняя часть сильно пневматизирована за внутренним слуховым проходом.

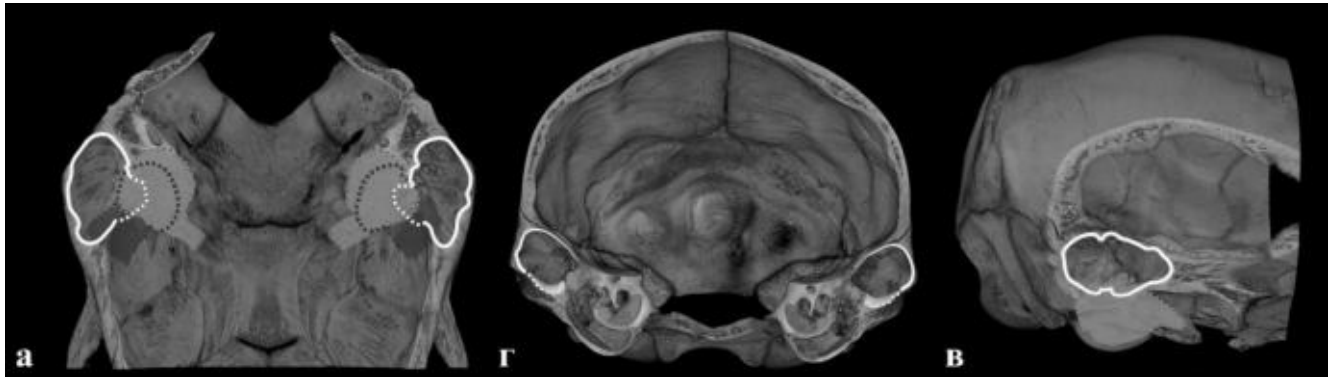


Рис. 4.2.3. Строение добавочных полостей среднего уха у *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820) экз. ЗИН, № 32794: а – сечение в горизонтальной плоскости, вид сверху; б – сечение во фронтальной плоскости, вид спереди; в – сечение в парасагиттальной плоскости, вид сбоку; красным цветом отмечен контур барабанной полости; желтым цветом отмечен контур надбарабанного синуса; синим цветом отмечен контур костной трубки наружного слухового прохода и барабанной перепонки; сплошной линией обозначен видимый контур; пунктирной линией обозначена проекция контура, лежащего позади плоскости сечения; заливкой обозначены области, лежащие позади плоскости сечения.

Слуховой барабан слабо выпуклый. Трубка наружного слухового прохода ориентирована антеролатерально. Она короткая; в поперечном сечении имеет форму эллипса: сплюснута дорсовентрально, широкая по продольной оси черепа. Ее ширина приблизительно равна диаметру барабанного кольца. Отверстие наружного слухового прохода срастается со слабо развитым надпроходным гребнем. Вентральный край барабанного кольца сильно вдается внутрь полости слухового барабана и срастается с его дном на уровне его самой низкой точки. Он почти достигает медиальной стенки барабанной кости. Край барабанного кольца оконтурен слабо выраженным гребнем (рис. 4.2.4), подогнутым внутрь диаметра кольца. Дорсальная поверхность барабанного кольца проникает в полость среднего уха в виде слабо развитой полуперегородки. Ее передняя часть срослась с окостеневшим комплексом связок. У изученных экз. *M. javanensis* строение этой полуперегородки и находящейся спереди области барабанной кости различно.

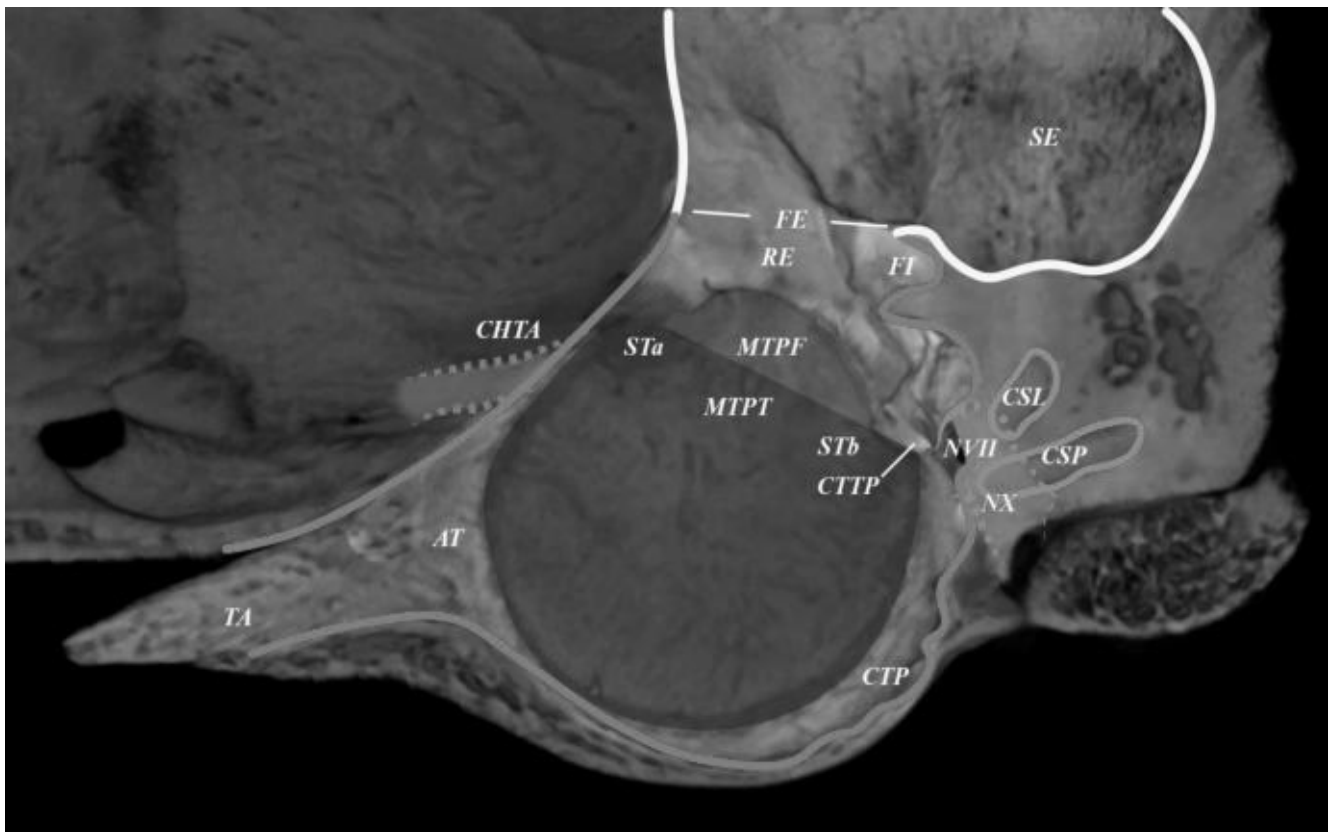


Рис. 4.2.4. Строение полости среднего уха *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820), экз. ЗИН, № 10050, латеральный вид медиальной стенки левого слухового пузыря; сечение в плоскости, параллельной барабанной перепонке. Обозначения: AT – барабанное кольцо (*annulus tympanicum*); CHTA – передний каналец барабанной струны (*canaliculus chordae tympani anterior*); CSL – латеральный полукружный канал (*canalis semicircularis lateralis*); CSP – задний полукружный канал (*canalis semicircularis posterior*); CTP – (*cavitas tympani principalis*); CTTP – задняя поперечная полуперегородка слухового барабана (*crista tympanica transversa posterior*); FE – *for. epitympanicum*; FI – ямка короткой ножки наковальни (*fossa incudis*); FMS – ямка стременной мышцы (*fossa muscoli stapedius*); MTPF – расслабленная часть барабанной перепонки (*membrana tympani pars flaccida*); MTPT – натянутая часть барабанной перепонки (*membrana tympani pars tensa*); NVII – канал лицевого нерва (*canalis nervus facialis*; VII; поперечный срез); NX – канал блуждающего нерва (*canalis nervus vagus*; X; продольный срез); PVCT – нижняя стенка барабанной полости (*paries ventralis cavitatis tympani*); RE – надбарабанное углубление (*recessus epitympanicus*); SE – надбарабанный синус (*sinus epitympanicus*); STa – большой барабанный шип (*spina tympanica major*); STb – малый барабанный шип (*spina tympanica minor*); TA – костная часть евстахиевой трубы (*tuba auditiva*); желтый цвет – Надбарабанный синус; зеленый цвет – Надпроходной синус; красный цвет – основная камера среднего уха; непрерывной линией отмечены видимые границы полостей; пунктирной линией отмечены

проекции границ полостей, закрытых костью; цветом закрашены области проекции полостей, закрытых костью.

Медиальный край комплексной дорсальной поверхности барабанного кольца у экз. ЗИН № 32794 раздвоен и образует борозду, переходящую в передний канал антеролатеральной стенки барабанной кости. Этот канал открывается на вентральной поверхности черепа в барабано-чешуйчатом шве в области между трубкой наружного слухового прохода и костной трубкой евстахиевой трубы. Предположительно, он является передним каналцем барабанной струны. Параллельно этому каналу, сверху от него, проходит второй, сужающийся вперед по направлению к облитерированному наружному отверстию. Эти каналы разделены костной перегородкой. Вероятно, они являются производными комплекса задней части меккелева хряща: верхний канал содержал деградировавшие хрящевые остатки, костная перегородка является производной окостеневшей суставной кости (*goniale / articulare*). У экз. ЗИН № 10050 эти каналы объединены в широкую трубку, проходящую внутри барабано-чешуйчатого шва, медиально от костной трубки наружного слухового прохода. Длинная и тонкая суставная кость визуально прослеживается только в костной трубке на правой стороне черепа. Она соединена сзади со связкой переднего отростка молоточка. На связках отсутствует борозда для барабанной струны.

Большой и задний барабанные шипы слабо развиты. Расслабленная часть барабанной перепонки (*pars flaccida membranae tympanicae*) имеет мелкие размеры и полукруглую форму. Она находится в одной плоскости с натянутой частью. Сзади от малого барабанного шипа по задней стенке слухового барабана тянется короткая задняя поперечная костная складка, прижатая к задней стенке барабанного кольца. Она плавно переходит в легкий передний выступ нижнего края отверстия заднего канала барабанной струны, открывающегося на задней стенке слухового барабана и ориентированного антеролатерально. Медиально от отверстия барабанной струны задняя костная складка продолжается легкой выпуклостью рельефа задней стенки барабанной кости. У экз. ЗИН № 10050 в постеромедиальной части барабанной кости имеется широкое отверстие, прикрытое округлой костной пластиной заднего компонента двусоставной внутрибарабанной кости (*caudal entotympanic*; Hunt, 1974). Она частично срослась с медиальным краем латеральной стенки барабанной кости (внешней) и образует задний костный каналец барабанной струны. Сзади за латеральной каудальной внутренней барабанной костью находится синус лицевого нерва. У экз. ЗИН № 37294 латеральная каудальная внутренняя барабанная кость полностью срослась с внешней барабанной костью.

Синус лицевого нерва теряет часть костного обрамления после поднятия на дорсальную поверхность слухового барабана. Приблизительно до уровня переднего края овального отверстия каменистой кости его латеральная стенка не окостеневает. Задняя стенка слухового барабана выше задней поперечной костной складки представлена чешуйчатой костью. У экз. ЗИН, № 10050 чешуйчатая кость плотно прилегает к задней стенке барабанного кольца; у экз. ЗИН, № 32794 позади костной трубки слухового прохода есть очень узкий карман остаточного пространства надпроходного синуса барабанной кости, ограниченный сзади складкой чешуйчатой кости. Нижняя часть этой области задней стенки представлена ямкой с непостоянными краями и рельефом; сверху она ограничена небольшим валиком границы надбарабанного углубления. Широкая и глубокая надбарабанное углубление расположено над барабанной перепонкой и ориентировано дорсолатерально. Ее латеральная стенка образована височной костью, а медиальная – каменистой. Ее передний край доходит до переднего края барабанного кольца. Постеромедиальный край отверстия ямки сформирован латеральным гребнем каменистой кости, входящим в состав части канала лицевого нерва. С антеромедиальной стороны ямка не имеет выраженного медиального края. Ее стенка плавно переходит в широкую и неглубокую ямку мышцы напрягателя молоточка (*m. tensor tympani*) со слабо выраженными краями. Эта ямка расширяется вперед и становится тоньше; образует глубокую борозду. Она впадает в небольшой канал в теле каменистой кости, заканчивающийся облитерированным отверстием.

Задняя стенка надбарабанного углубления имеет узкую и глубокую ямку для короткой ножки наковальни с небольшим расширением на ее дне. Надбарабанное углубление постеролатеродорсально открывается в большой надбарабанный синус через широкое соединительное отверстие треугольной формы. Надбарабанный синус ограничен от своей ямки слабым сужением. Полость синуса сильно расширена латерально и назад; имеет небольшое переднее расширение. Она имеет простой бугристый рельеф внутренней поверхности. У экз. ЗИН, № 10050 от середины латерального края входного отверстия синуса до его переднего края тянется низкий массивный гребень. У экз. ЗИН, № 10050 дно передней части надбарабанного синуса от уровня заднего края входного отверстия синуса покрыто низкими поперечными складками; внутренний рельеф стенок менее бугристый.

Надбарабанный синус слабо расширен медиально и не имеет дополнительных впячиваний внутри своих стенок. Полукружные каналы проходят глубоко в теле каменистой кости. С внутренней поверхностью наадбарабанного синуса находятся в контакте только ампульные концы горизонтального и переднего полукружного каналов.

Выступ промоториума крупного размера относительно пространства миниатюрного слухового барабана. В его рельефе выражена выпуклость широкого базального витка улитки. Выступ базального витка отделен сильным прогибом от выступа второго витка меньшего диаметра. Латеральную стенку второго витка прикрывает медиальная стенка барабанной кости. Ее верхний край формирует переднюю часть канавки мышцы напрягателя молоточка (*m. tensor tympani*), слепо заканчивающуюся спереди, не достигая уровня переднего края барабанного кольца. Ямка напрягателя молоточка широкая и неглубокая. Она полностью расположена на медиальной внутренней стенке слухового барабана.

Овальное окно мелкого размера по сравнению с площадью барабанной перепонки. Обе функциональные площадки находятся в абсолютно параллельных плоскостях друг к другу. Стремечко ориентировано латероventрально, слегка наклонено вперед. Постероventрально от шейки стремечка на внутренней поверхности задней стенки барабанной кости, ниже внутреннего отверстия синуса лицевого нерва, находится вытянутая борозда крепления стремечной мышцы. Круглое окно улитки немного шире овального окна.

Медиальнее от отверстия переднего канала барабанной струны, почти до переднего края костной трубки евстахиевой трубы, по латеральной стенке барабанной камеры тянется миниатюрный костный валик медиально подвернутого верхнего края латеральной стенки барабанной кости. Он образован свисающим медиальным краем латеральной стенки барабанной кости, подгибающейся медиально на вентральную поверхность каменистой и чешуйчатой костей. В костном отделе евстахиевой трубы этот валик расширяется медиально и образует ее небольшую латеральную подсекцию. В области рострального отростка барабанной кости (*processus tympanicus rostralis*) валик соединяется с его медиальным краем. Ростральный отросток имеет шовную полость внутри.

Канал височного венозного синуса внутри латеральной стенки черепа не обнаружен. Засочленовное отверстие (*for. retroarticulare*) так же отсутствует. Функция эмиссарной ветви засочленовного отверстия (*vena emissaria retroarticularis*), вероятно, распределена на другие эмиссарные вены черепа.

Шилососцевидное отверстие открывается постеролатероventрально в щели позади слухового барабана, сразу позади места его срастания с барабанным кольцом. Оно расположено очень близко к заднему рваному отверстию, отделено от него аркой канала ушной ветви блуждающего нерва (*ramus auricularis nervi vagi*, X). Эта арка образована основанием яремного отростка и задним выступом барабанной кости. Шилососцевидное отверстие образует единый широкий и глубокий синус для лицевого нерва и ушной ветви блуждающего нерва, медиально

расширенный на вентральной поверхности черепа до парокципитального отростка. На передней стенке канала лицевого нерва, вблизи шилососцевидного отверстия, находится узкое отверстие барабанной струны, ответвления лицевого нерва, которое открывается в основную барабанную полость. Вблизи промоториума вентральная стенка канала лицевого нерва не окостеневает. На уровне второго витка улитки находится медиодорсальный поворот канала лицевого нерва и ответвление костных каналов малого каменистого (латеральный) и большого каменистого нервов (медиальный). Далее, канал лицевого нерва открывается на церебральную поверхность каменистой кости. Самостоятельное отверстие внутренней слуховой артерии отсутствует; внутренняя слуховая артерия входит в канал лицевого нерва через широкий синус на поверхности каменистой кости. Здесь лицевой нерв совершает постеромедиальный поворот, погружается внутрь каменистой кости совместно с внутренней слуховой артерией и постеродорсально открывается в синус внутреннего слухового прохода. Снизу от канала лицевого нерва в синус открывается улитковый нерв; позади от улиткового нерва открывается нижнее преддверное поле (*area vestibularis inferior*) нижнего узла преддверного нерва; на постеродорсальной стенке находится верхнее преддверное поле (*area vestibularis superior*) верхнего узла преддверного нерва. Поперечный гребень выражен слабо.

Канал тройничного нерва каменистой кости отсутствует. Вероятно, он проходит по дорсальной поверхности каменистой кости и спускается вперед в углубление на церебральной поверхности крыловидной кости (*facies cerebialis alae majoris basisphenoidei*).

Парафлуккулярная ямка отсутствует. Канал эндолимфатического протока сильно изогнут. Полость эндолимфатического мешочка отсутствует. Отверстие каменистососцевидного канальца находится на церебральной поверхности каменистой кости в области арки переднего полукружного канала. Канал движется латерально и разделяется на два вблизи надбарабанного синуса: очень узкий движется в сторону сильно пневматизированной области за надбарабанным синусом; сильно расширенная часть спускается в общий канал с сигмовидным венозным синусом (*sinus sigmoideus*). Сигмовидный синус начинается на церебральной поверхности постеродорсального края каменистой кости, движется вниз и открывается внутри полости черепа, вблизи яремного и внутреннего мыщелкового отверстий. У экз. колл. ЗИН, № 32794 канал сигмовидного синуса облитерирован.

Современные Mephitini

Conepatus chinga (Molina, 1782), *Conepatus leuconotus* Lichtenstein, 1832, *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776), *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758)

Строение височной кости представителей современных родов *Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale* обобщается совместно по причине высокого подобия описываемых признаков.

Стенки костей, входящих в состав слуховой области черепа, тонкие, за исключением церебральной стенки каменистой кости в области вокруг внутреннего слухового прохода и спереди от него до уровня купола улитки. Они очень слабо пневматизированы (рис. 4.2.5).

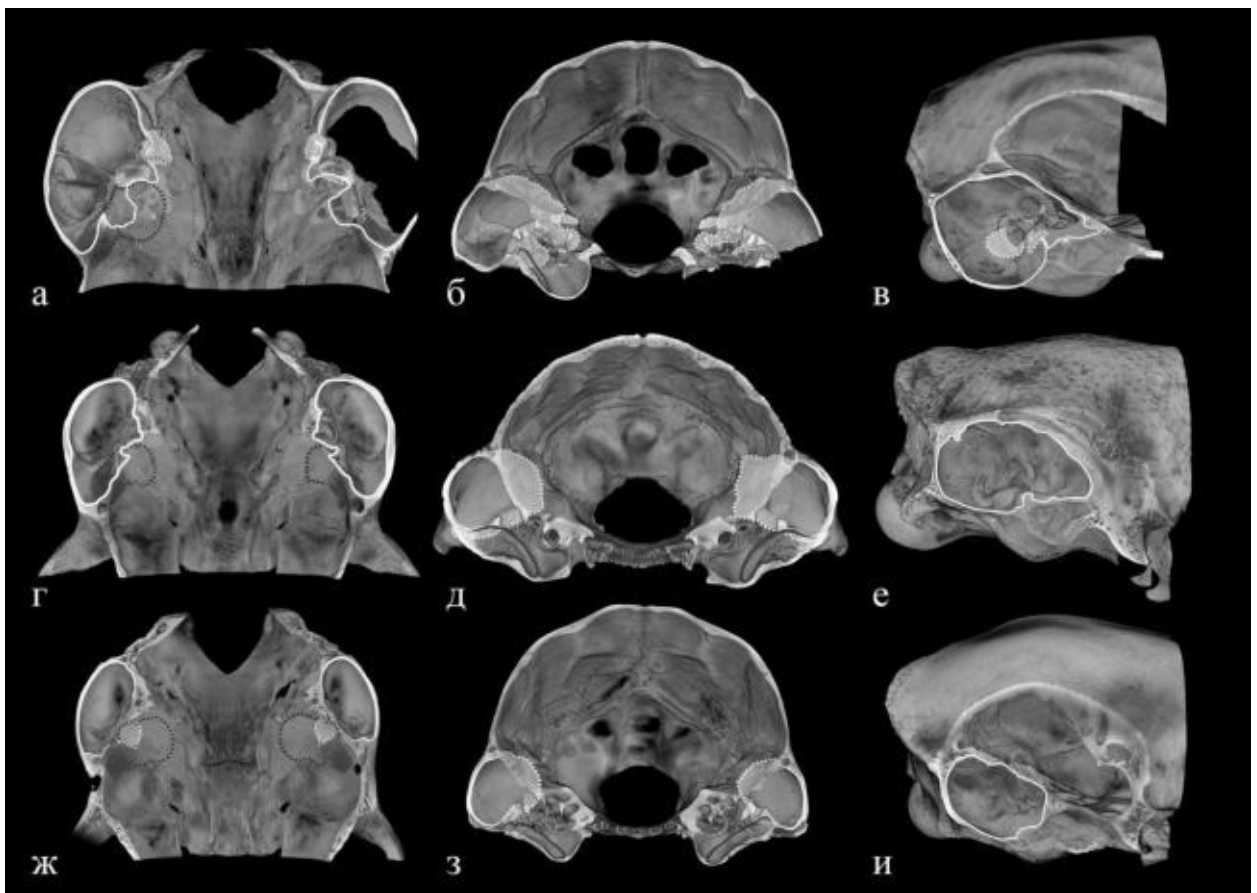


Рис. 4.2.5. Строение добавочных полостей среднего уха у современных Mephitini: а, б, в – *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, № S-105438); г, д, е – *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776) (экз. ЗММУ, № S-53460); ж, з, и – *Conepatus chinga* (Molina, 1782) (экз. ЗММУ, № S-161368); а, г, ж – сечение в горизонтальной плоскости, вид сверху; б, д, з – сечение во фронтальной плоскости, вид спереди; в, е, и – сечение в парасагиттальной плоскости, вид сбоку. Обозначения: красным цветом отмечен контур барабанной полости; желтым цветом отмечен контур надбарабанного синуса; синим цветом отмечен контур костной трубки наружного слухового прохода и барабанной перепонки; сплошной линией

обозначен видимый контур; пунктирной линией обозначена проекция контура, лежащего позади плоскости сечения; заливкой обозначены области, лежащие позади плоскости сечения.

Слуховой барабан у *S. putorius* сильно выпуклый в отличие от умеренно выпуклого у *M. merphitis* слабо и слабо выпуклого у *C. chinga* и *C. leuconotus*. Трубка наружного слухового прохода короткая и узкая. Она ориентирована антеролатерально. Отверстие наружного слухового прохода не примыкает к надпроходному гребню. Вентральный край барабанного кольца сильно вдается внутрь полости слухового барабана и срастается с его дном. Он почти достигает самой низкой точки слухового барабана. Край барабанного кольца оконтурен слабо выраженным гребнем. Дорсальная поверхность барабанного кольца проникает в полость среднего уха в виде слабо развитой полуперегородки. Большой барабанный шип (*spina tympanica major*) сильно развит; задний барабанный шип (*spina tympanica minor*) не развит и выделяется топологически по резкому дорсальному изгибу контура верхней части барабанного кольца.

Натянутая часть барабанной перепонки занимает большую часть латеральной стенки слухового барабана (рис. 4.2.6). Сверху от линии, соединяющей большой и малый барабанные шипы, находится расслабленная часть барабанной перепонки. Она имеет мелкие размеры, вытянутую полукруглую форму, сплюсненную по дорсовентральной оси, и находится в одной плоскости с натянутой частью. Спереди от большого барабанного шипа находится мелкое отверстие узкого переднего каналца барабанной струны проходящего в барабанно-чешуйчатом шве в области между трубкой наружного слухового прохода и костной частью канала евстахиевой трубы. Сверху от большого барабанного шипа, за складкой барабанной кости находится внутреннее отверстие облитерированной щели суставной кости – производного образования меккелева хряща (*cartilago arcus pharyngei primi*; Jin et al., 2023). Сзади от малого барабанного шипа по задней стенке слухового барабана тянется короткая задняя поперечная костная складка. С медиальной стороны ее ограничивает стенка костного канала лицевого нерва. За точкой соприкосновения внутреннего гребня барабанного кольца с задней полуперегородкой, под последней находится отверстие каналца барабанной струны (*canaliculus chorda tympani posterior*), а кверху от нее – отверстие мелкого надпроходного синуса, открывающегося медиально. Надпроходной синус расширяется латерально, позади костной трубки наружного слухового прохода. Спереди синус прикрыт ее поднятой задней стенкой (на экз. ЗММУ № S-656666 виден ее горизонтальный шов с чешуйчатой костью).

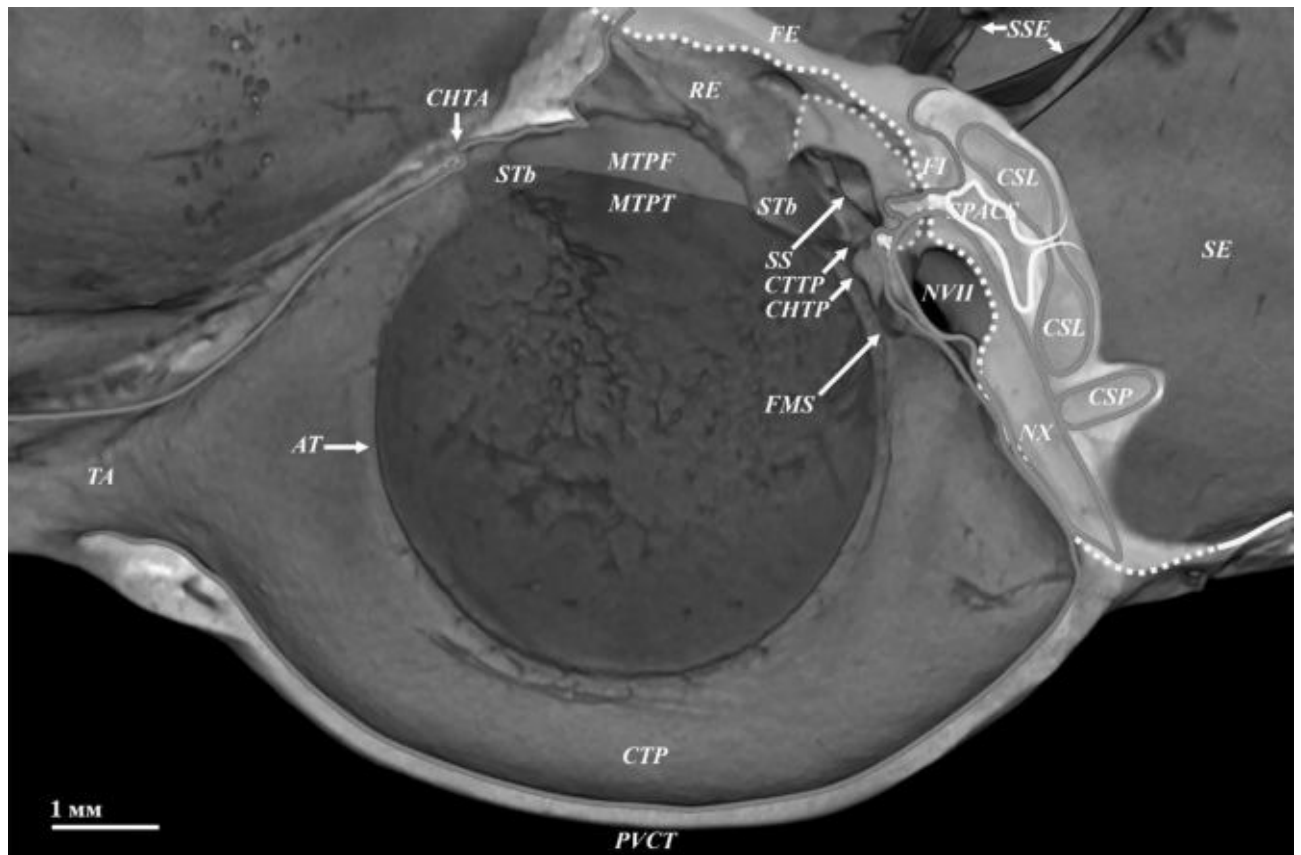


Рис. 4.2.3. Строение полости барабанной камеры уха *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758), экз. ЗММУ, № S-105438, латеральный вид медиальной стенки левого слухового пузыря; сечение в плоскости, параллельной барабанной перепонке. Обозначения: AT – барабанное кольцо (*annulus tympanicum*); CHTA – передний каналец барабанной струны (*canaliculus chordae tympani anterior*); CHTP – задний каналец барабанной струны (*canaliculus chordae tympani posterior*); SPACS – каменистый синус арки латерального полукружного канала (*sinus petrosus arcus canalis semicircularis lateralis*); CSL – латеральный полукружный канал (*canalis semicircularis lateralis*); CSP – задний полукружный канал (*canalis semicircularis posterior*); CTP – (*cavitas tympani principalis*); CTTP – задняя поперечная полуперегородка слухового барабана (*crista tympanica transversa posterior*); FE – *for. epitympanicum*; FI – ямка короткой ножки наковальни (*fossa incudis*); FMS – ямка стременной мышцы (*fossa musculus stapedius*); MTPF – расслабленная часть барабанной перепонки (*membrana tympani pars flaccida*); MTPT – натянутая часть барабанной перепонки (*membrana tympani pars tensa*); NVII – канал лицевого нерва (*canalis nervus facialis*; VII; поперечный срез); NX – канал блуждающего нерва (*canalis nervus vagus*; X; продольный срез); PVCT – нижняя стенка барабанной полости (*paries ventralis cavitatis tympani*); RE – надбарабанное углубление (*recessus epitympanicus*); SE – надбарабанный синус (*sinus epitympanicus*); SSE – полусепты надбарабанного синуса (*septae sinus epitympanici*); SS – Надпроходной синус (*sinus suprimeatalis*); STa – большой барабанный шип (*spina tympanica major*); STb – малый

барабанный шип (*spina tympanica minor*); ТА – костная часть евстахиевой трубы (*tuba auditiva*); желтый цвет – Надбарабанный синус; зеленый цвет – Надпроходной синус; красный цвет – основная камера среднего уха; непрерывной линией отмечены видимые границы полостей; пунктирной линией отмечены проекции границ полостей, закрытых костью; цветом закрашены области проекции полостей, закрытых костью.

Над надпроходным синусом находится область дорсального надбарабанного углубления, ограниченная от нижележащей основной камеры костным гребневидным ободком, медиальный край которого имеет валиковатую форму с костным каналом лицевого нерва (n. facialis, VII) внутри. Задняя часть его латерального края образована дорсальным краем надпроходной ямки, передняя – дорсальным краем барабанного кольца. Передний край надбарабанного углубления образован латеральной стенкой барабанной кости, медиально подогнутой под медиальный край чешуйчатой кости. В надбарабанном углублении свободно умещаются головки молоточка и наковальни. Ямка короткой ножки наковальни широкая и глубокая.

Надбарабанное углубление постеролатеродорсально открывается в большой надбарабанный синус через широкое соединительное отверстие различной формы: субтреугольной формы у *S. putorius*; овальной формы у *C. chinga*, *M. mephitis*. Объем синуса превышает таковой у основной полости среднего уха примерно в три раза у представителей *Conepatus* ($V_{ES}/V_{TC} - 3.43-3.61$; $n = 3$, экз. ЗММУ, №№ S-159363, S-161368, ЗИН, № 224), *S. putorius* ($V_{ES}/V_{TC} - 3.07-3.25$; $n = 2$, экз. ЗММУ, №№ S-656666 и S-105438) и *M. mephitis* ($V_{ES}/V_{TC} - 4.57-5.76$; $n = 2$, экз. ЗММУ, №№ S-53460 и S-105140). Надбарабанный синус сильно расширен латерально за пределы основной полости слухового барабана. Это выражено во вздутии наружного рельефа мозгового отдела черепа в области сосцевидных отростков. Латеральная часть надбарабанного синуса расширена вентрально. Антеровентральная часть синуса у *M. mephitis* и *S. putorius*, ограниченной сзади уровнем заднего края соединительного отверстия, снабжена большим количеством костных полуперегородок, образующих глубокие воздушные карманы. Полукружные каналы глубоко проникают в полость синуса. Полость надбарабанного синуса у *M. mephitis* и *S. putorius* расширяется внутри их арок с образованием полостей каменистых синусов арок полукружных каналов (*sinuum petrosus arcus canalis semicircularis*). Синус арки латерального полукружного канала уплощен в продольном направлении. Расширение его передней стенки ограничено каналом лицевого нерва. Синус арки переднего полукружного канала расширен антеромедиовентрально. Синус арки заднего полукружного канала сильно расширен медиовентрально с образованием широкой полости. Внутренний рельеф

надбарабанного синуса у представителей *Conepatus* не имеет перегородок и дополнительных каменистых синусов.

Выступ промоториума крупного размера относительно пространства миниатюрного слухового барабана. В его рельефе выражена выпуклость широкого базального витка улитки. Второй виток улитки имеет меньшую ширину и отделен от предыдущего витка сильным прогибом. Его граница с двумя конечными витками купола улитки слабо выражены в рельефе промоториума. Овальное окно мелкого размера по сравнению с площадью барабанной перепонки. Обе функциональные площадки находятся в абсолютно параллельных плоскостях друг к другу. Продольная ось овального окна почти совпадает с продольной осью черепа. Стремечко ориентировано латероventрально, слегка наклонено вперед. Позади шейки стремечка на внутренней поверхности задней стенки барабанной кости находится мелкая площадка крепления стремечной мышцы. Круглое окно улитки в несколько раз превышает площадь его овального окна.

Ямка напрягателя молоточка находится антеромедиально от надбарабанного углубления. Она открывается антеролатероventрально и имеет сферическую форму. Антеролатеральный край ямки имеет полукруглую выемку. Вперед от нее, почти до переднего края костной трубки евстахиевой трубы, тянется костный валик. Он образован свисающим медиальным краем латеральной стенки барабанной кости, подгибающейся медиально на вентральную поверхность каменистой и чешуйчатой костей. Предположительно, надваликовое пространство может выполнять функцию узкого переднего расширения площадки крепления мышцы напрягателя молоточка – латеральным аналогом канала мышечно-трубного канала (*canalis musculotubarius*), – а сам валик – латеральным аналогом септы этого канала (*septum canalis musculotubarius*). В костном отделе евстахиевой трубы этот валик расширяется медиально и образует ее небольшую латеральную подсекцию. В области рострального отростка барабанной кости (*processus tympanicus rostralis*) валик соединяется с его медиальным краем. Ростральный отросток имеет шовную полость внутри.

Канал височного венозного синуса проходит внутри латеральной стенки черепа. Он принимает кровь, от засочленованной эмиссарной вены (*v. emissaria foraminis retroarticularis*). Этот канал начинается засочленованным отверстием (*for. retroarticulare*), расположенным на наружной поверхности черепа над наружным слуховым проходом. Он поднимается вверх спереди от передней стенки надбарабанного синуса. Затем канал височного венозного синуса проходит над надбарабанным синусом: его нижняя стенка образует самую высокую точку свода полости этого синуса, а медиальная стенка является латеральной для мозговой камеры. Он открывается в

полость мозговой камеры на церебральной стороне чешуйчатой кости над задней частью каменисто-чешуйчатого шва (*sutura petrosquamosa*), спереди от соединения последнего с латеральной частью ламбдовидного шва на внутренней стороне черепа. Спереди от церебрального конца костного канала на его медиальной стенке открывается продольная щель длиной около 2 мм. Медиально от церебрального конца костного канала височного венозного синуса с ним соединяется узкая борозда дорсального венозного синуса каменистой кости (*dorsal petrosal sinus*). Последний погружен в короткий костный канал, примыкающий к церебральной стенке участка канала височного венозного синуса между его продольной щелью и церебральным концом.

Шилососцевидное отверстие открывается постеролатероventрально на вентральной поверхности слухового барабана сразу позади места его срастания с барабанным кольцом. На передней стенке канала лицевого нерва, около шилососцевидного отверстия, находится узкое отверстие барабанной струны, ответвления лицевого нерва, которое открывается в основную барабанную полость. Канал лицевого нерва проходит медиадорсально между основной полостью среднего уха и надбарабанным синусом до латеральной стенки латеральной ампулы внутреннего уха (*ampula osseae lateralis*) – место соединения с ушной ветвью блуждающего нерва (*ramus auricularis nervi vagi*), приходящей по ее самостоятельному каналу, открывающемуся на вентральную поверхность черепа у яремного отверстия. Канал ушной ветви блуждающего нерва длинный у *S. putorius* и короткий у *C. chinga*, *C. leuconotus* и *M. mephitis*. На медиальной стенке канала лицевого нерва, медиальнее отверстия барабанной струны, находится отверстие ответвления нерва стременной мышцы, открывающееся в барабанную полость в латеральной части ямки стременной мышцы. Затем канал проходит антеромедиодорсально и огибает преддверие улитки. В его антеролатеральной стенке над дорсальной стенкой ямки напрягателя молоточка находятся два отверстия переднего ответвления костных каналов малого каменистого (латеральный) и большого каменистого нервов (медиальный).

Далее канал лицевого нерва простирается постеромедиально по дорсальной поверхности улитки, погружается в костный канал и открывается в мозговую полость через общее пространство углубления внутреннего слухового прохода, содержащего ветви преддверно-улиткового нерва. Позади него в этой области находится верхнее преддверное поле (*area vestibularis superior*) верхнего узла преддверного нерва. Вертикальные перегородки между этими каналами отсутствуют. Эти сдвоенные каналы отделены поперечным гребнем от нижележащего синуса преддверно-улиткового нерва: в переднюю часть синуса входит улитковый нерв (*n. cochlearis*), а в заднюю – нижнее преддверное поле (*area vestibularis inferior*) нижнего узла преддверного нерва. Постеромедиально от внутреннего слухового отверстия находится

отверстие узкого канальца улиткового нерва (*apertura externa canaliculi cochleae*). Антеромедиально от внутреннего слухового прохода на поверхности каменистой кости находится самостоятельное отверстие канала внутренней слуховой артерии. Этот канал соединяется с каналом лицевого нерва и совместно с ним углубляется в сторону внутреннего слухового прохода.

Канал тройничного нерва каменистой кости отсутствует. Предположительно, его нерв проходит по дорсальной поверхности каменистой кости и спускается вперед в углубление на церебральной поверхности крыловидной кости (*facies cerebralis alae majoris basisphenoidei*).

Парафлуккулярная ямка отсутствует. Отверстие каменистососцевидного канальца у *M. merphitis* и *S. putorius* находится на церебральной поверхности каменистой кости в области арки переднего полукружного канала. Он очень узкий и короткий. Он начинается на церебральной поверхности каменистой кости в области арки переднего полукружного канала двумя отверстиями, не превышающими диаметра 1 мм и открывается на медиальную поверхность каменистого синуса ямки арки переднего полукружного канала. У изученных *Coneratus* церебрально он открывается внутри полости синуса, проходящего внутри арок полукружных каналов. Вероятно, возникновение синуса связано с задержкой склеротизации этого канала в онтогенезе у представителей рода (Krombach et al., 2002). Эндолимфатический проток короткий; эндолимфатический мешочек небольшого размера.

4.2.1.2. Таксономические различия в строении височной кости *Mephitidae*

Височная кость современных американских сунсов характеризуется наличием крупного надбарабанного синуса ($V_{ES} - 253-457 \text{ мм}^3$; $V_{ES}/V_T - 0.71-0.85$; $n = 7$; рис. 4.2.7.). У *Promerphitis* он немного меньше ($V_{ES} - 192.6 \text{ мм}^3$; $V_{ES}/V_T - 0.82$; $n = 1$). Надбарабанный синус у *Mydaus* имеет наименьший объем и превосходит объем основной камеры менее, чем в два раза, в отличие от других *Mephitidae* ($V_{ES} - 94-120.33 \text{ мм}^3$; $V_{ES}/V_T - 0.56-0.62$; $n = 2$). Надпроходной синус у *Mephitidae* редуцирован. Он не превышает 1 мм^3 и составляет не более 0.1% от общего объема полости среднего уха ($n = 10$). Наибольшим размером обладает синус у *Coneratus chinga* ($V_{ss} - 0.63-0.88 \text{ мм}^3$; $n = 2$). Функциональные отношения полостей среднего уха рассмотрены в Главе 4.2.2.

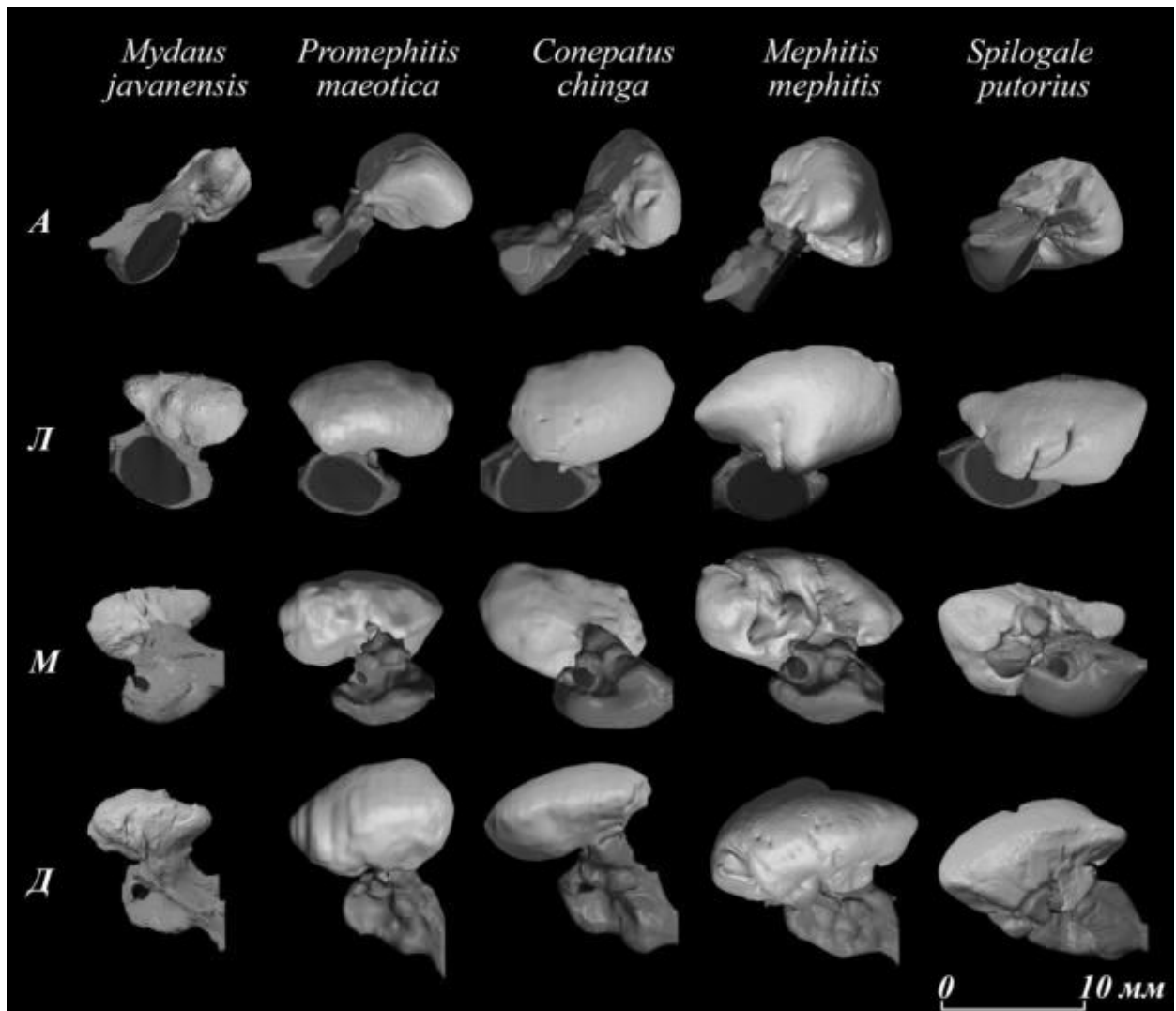


Рис. 4.2.7. Визуализация объемов полостей среднего уха Mephitidae: *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820) (экз. ЗИН, № 10050); *Promephitis maeotica* – экз. ПИН, № 350/1519 (верхний миоцен; средний туроллий, MN12; Новоелизаветовка, Украина); *Conepatus chinga* – экз. ЗММУ, № S-159363; *Mephitis mephitis* – экз. ЗММУ, № S-53460; *Spilogale putorius* – экз. ЗММУ, № S-656666; А – вид спереди; Л – латеральный вид; М – медиальный вид; Д – вид сверху. Обозначения: желтым цветом – полость надбарабанного синуса; зеленым цветом – полость надпроходного синуса; красным цветом – барабанная полость; розовым цветом – дополнительные полости надбарабанного синуса; синим цветом – натянутая часть барабанной перепонки; фиолетовым цветом – поверхность промоториума; светло-серым цветом – овальное окно; темно-серым цветом – круглое окно.

Височный венозный синус у *Mephitini* и *Promephitis* проходит над полостью надбарабанного синуса внутри костного канала, образованного височной и теменной костями. Костный канал височного венозного синуса наиболее широкий в сечении у *Promephitis*.

Засочленовное отверстие открывается на вентральной поверхности надпроходного гребня над наружным слуховым проходом (*Conepatus*, *Spilogale*) или на уровне его переднего края (*Mephitis*). *Mydaus* не имеет канала височного венозного синуса с обеих сторон черепа. Засочленовное отверстие обнаружено только на экз. ЗИН, № 32794 (рис. 4.2.8). Оно открывается на вентральную поверхность надпроходного гребня височной кости, на уровне наружного края трубки наружного слухового прохода. Однако канал височного венозного синуса облитерирован с задней стороны. Височный венозный синус у большинства других Musteloidea (кроме *Mustela nivalis*) проходит внутри вентральной части латеральной стенки мозгового отдела черепа и характеризует височную кость как низкую.

Вероятно, редукция височного венозного синуса у *Mydaus* связана с особенностями онтогенетического развития надбарабанного синуса. Результаты исследования височной кости ювенильной особи *Mephitis macroura* экз. ЗММУ, № S-93385 свидетельствуют о возможном асинхронном развитии структур слухового отдела черепа у *Mydaus*. У экз. ЗММУ, № S-93385 этот костный комплекс сильно пневматизирован как у половозрелых *Mustela nivalis* и представителей базальных семейств Musteloidea: *Ailurus fulgens* (экз. ЗММУ, № S-191851), *Procyon lotor* (экз. ЗММУ, № S-95930). Височный синус проходит по теменному краю чешуйчатой кости у половозрелых Mephitini и *Promephitis*. Барабанная полость почти сформирована. Ее стенки слабо пневматизированы; ее объем близок к таковому у половозрелых представителей вида ($V_{TC} - 60.4 \text{ мм}^3$; $n = 1$). Однако надбарабанный синус имеет малые размеры. Его объем составляет 55.67 мм^3 . Шероховатая внутренняя поверхность синуса и преобладание губчатой костной ткани в височной кости у ювенильной особи *M. mephitis* указывает на то, что развитию надбарабанного синуса предшествует интенсивное расширение височной кости (а именно, чешуйчатой и каменистой). Резорбция диплоэ чешуйчатой кости происходит в постеролатеродорсальном направлении. Она начинается с поверхности надбарабанного углубления и движется назад. Костная резорбция в переднем и заднем направлении у экз. ЗММУ, № S-93385 не завершена. Надбарабанный синус контактирует с дорсальной стенкой височного венозного синуса в самой высокой точке полости.

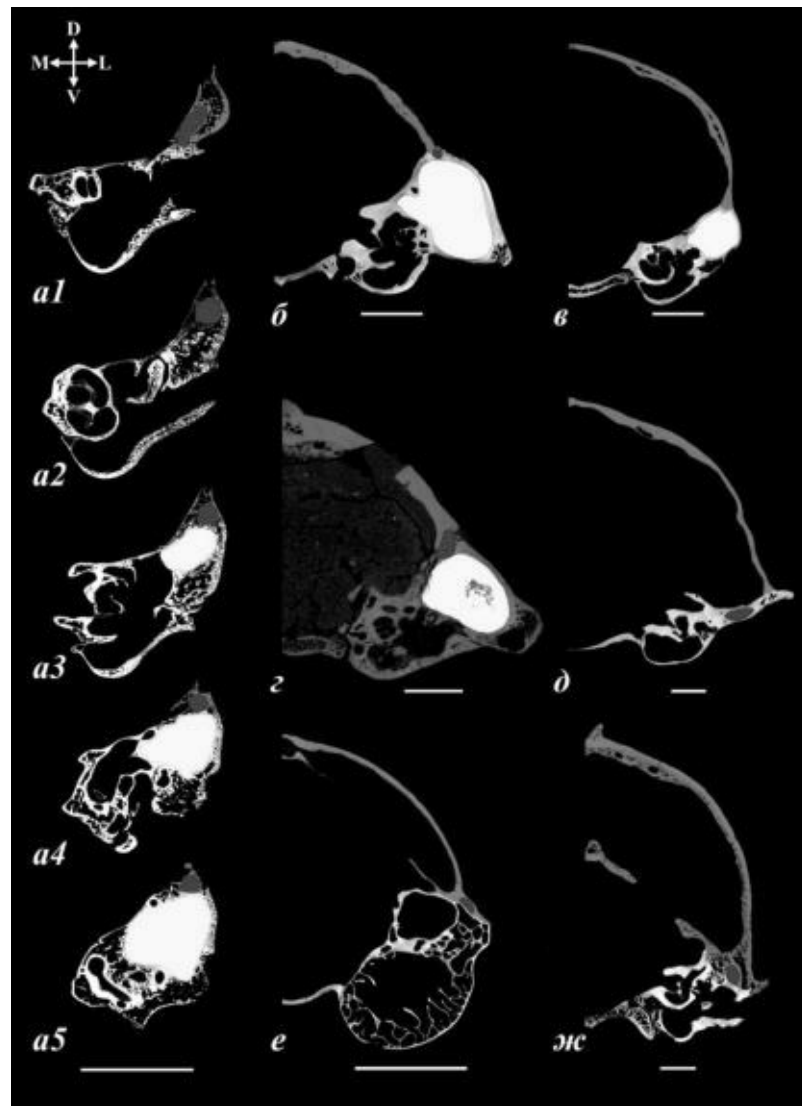


Рис. 4.2.8. Фронтальное сечение слуховой области черепа у современных Musteloidea: *a1–a5* – ювенильный *Mephitis macroura* Lichtenstein, 1832, экз. ЗММУ, № 93385, сечения от уровня наибольшей высоты барабанной полости (*a1*) к уровню наибольшей высоты надбарабанного синуса (*a5*); *б* – *M. mephitis* (Schreber, 1776), экз. ЗММУ, № S-53460 (adultus); *в* – *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820), экз. ЗИН, № 32794 (subadultus); *г* – *P. maeotica* Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1519 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; средний туроллий; MN12); *з* – *Ailurus fulgens* (Cuvier, 1825), экз. ЗММУ, № S-191851; *и* – *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) (экз. ЗММУ, № S-3985); *к* – *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758), экз. ЗММУ, № S-12961. Обозначения: D – дорсальное направление; L – латеральное направление; M – медиальное направление; V – вентральное направление; желтым цветом показаны полость надбарабанного синуса; синим цветом показан канал эмиссарной вены; коричневым цветом показана теменная кость; масштабный отрезок равен 5 мм.

Дорсальное расширение теменного края чешуйчатой кости со вздутием у *M. mephitis* и других Mephitini является преадаптацией для развития крупного надбарабанного синуса. Высокая височная кость также характерна для *Palaeomephitis steinheimensis* (Wolsan, 1999; рис. 1, б). Это является прогрессивным признаком для Mephitini, *Palaeomephitis* и *Promephitis*. Вероятно, редукция височного венозного синуса у *Mydaus* является следствием слабого дорсального расширения теменного края височной кости. Предположительно, склеротизация канала сосцевидной эмиссарной вены происходит как реакция на интенсивное расширение надбарабанного синуса. На облитерацию височного синуса также указывает тонкая неглубокая ямка слепо заканчивающегося канала засочленовного отверстия у экз. ЗИН, №№ 32794, 10050. Височная кость *Mydaus javanensis* могла содержать височный венозный синус на ранних стадиях онтогенеза. Тем не менее, редукция височного венозного синуса с высокой вероятностью не является таксономическим признаком. Это эпигенетическое следствие гетеробатмического совмещения слабого дорсального расширения чешуйчатой кости и сильного расширения надбарабанного синуса. Низкая височная кость у *Mydaus* является архаичным признаком.

Надбарабанное углубление занимает небольшую часть площади кровли барабанной камеры. Надбарабанные синусы у *Mephitis* и *Spilogale* имеют высокие внутренние полуперегородки и дополнительные глубокие каменистые синусы арок полукружных каналов; полость надбарабанного синуса *Conepatus* имеет простой рельеф (рис. 4.2.9). *Palaeomephitis steinheimensis* не имел каменистых синусов (рис. 4.2.9; Wolsan, 1999, рис. 1, е, ф). Наличие каменистого синуса является синапоморфией *Mephitis* и *Spilogale*.

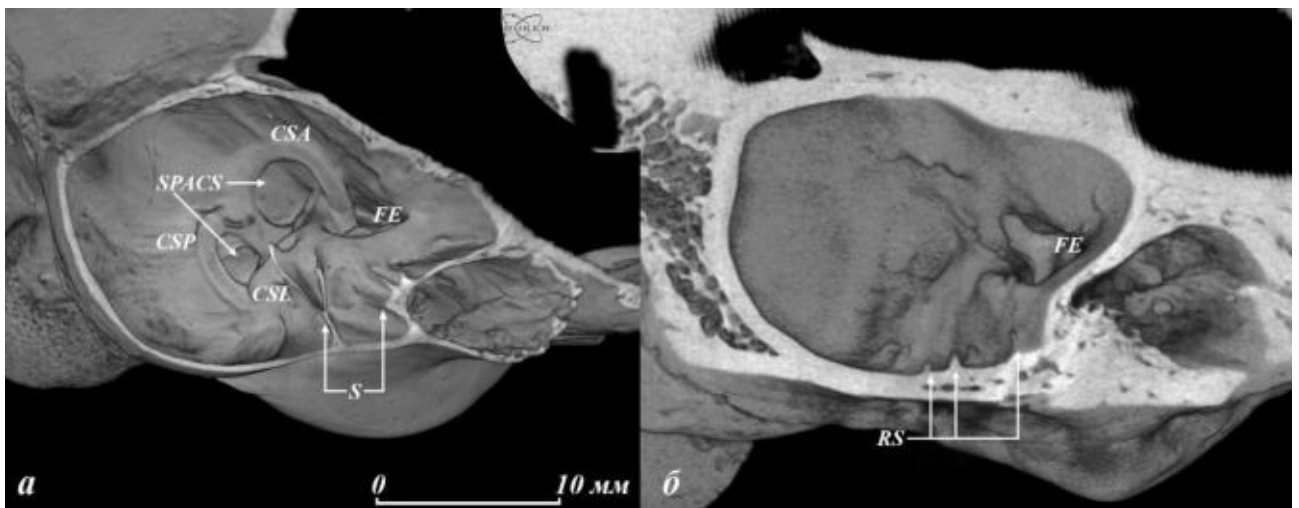


Рис. 4.2.9. Внутренний рельеф надбарабанного синуса Mephitidae: а – *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758), экз. ЗММУ, № S-105438; б – *Conepatus leuconotus* Lichtenstein, 1832, экз. ЗИН, № 224. Обозначения: CSA – передний полукружный канал; CSL – латеральный полукружный канал; CSP – задний полукружный канал; FE – надбарабанное отверстие; RS

– остаточные шипики резорбировавшей костной ткани; *SPACS* – каменистый синус арки полукружного канала.

Для современных Mephitini также отмечается наличие рудиментарной полости надпроходного синуса. Она очень мала ($V_{ss} = 0.15\text{--}0.83$; $n = 7$) и занимает не более 1% от общего объема полости среднего уха ($n = 7$). Надпроходной синус в кровле среднего уха *Promephitis* и *Mydaus* слабо различим. *Palaeomephitis* имеет относительно крупный надпроходной синус по сравнению с другими Mephitidae (рис. 4.2.10, 4.2.11). Синус расположен на вентральной поверхности чешуйчатой кости в области трубки наружного слухового прохода, подобно *Aillurus fulgens* и *Procyon lotor*. Совместно с умеренным расширением надбарабанного синуса, такое состояние признака маркирует состояние развития слуховой области черепа у *Palaeomephitis* как архаичное внутри Mephitidae.

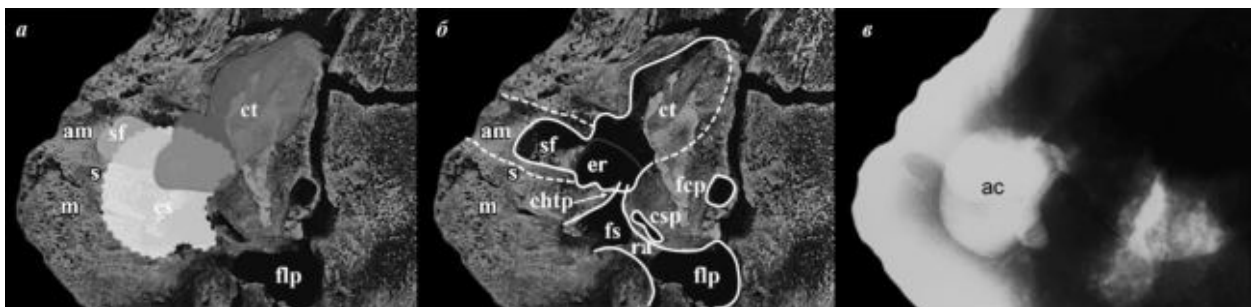


Рис. 4.2.10. Реконструкция строения полости среднего уха у *Palaeomephitis steinheimensis* Jäger, 1839 экз. SMNS, № 4743a (средний миоцен; поздний астараций, MN7+8; Штайнхайм-ам-Альбух, Германия; по Wolsan, 1999, рис. 1, e, f); *a* – реконструкция силуэта полостей среднего уха; *б* – прорисовка контура структуры внешнего строения слухового отдела основания черепа; *в* – рентгенограмма слухового отдела. Обозначения: am – кровля костной трубки наружного слухового прохода; chtp – заднее отверстие барабанной струны; csp – задний полукружный канал; ct – барабанная полость; er – надбарабанное углубление; es – надбарабанный синус; fcp – наружное сонное отверстие; flp – заднее рваное отверстие; fs – шилососцевидное отверстие; m – сосцевидный отросток; га – канал ушной ветви блуждающего нерва; s – чешуйчатая кость; sf – надпроходной ямка; сплошными белыми линиями показан видимый контур структуры среднего уха; пунктирными белыми линиями показан предполагаемый контур структуры среднего уха; сплошной синей линией показан вентральный край надбарабанного углубления.

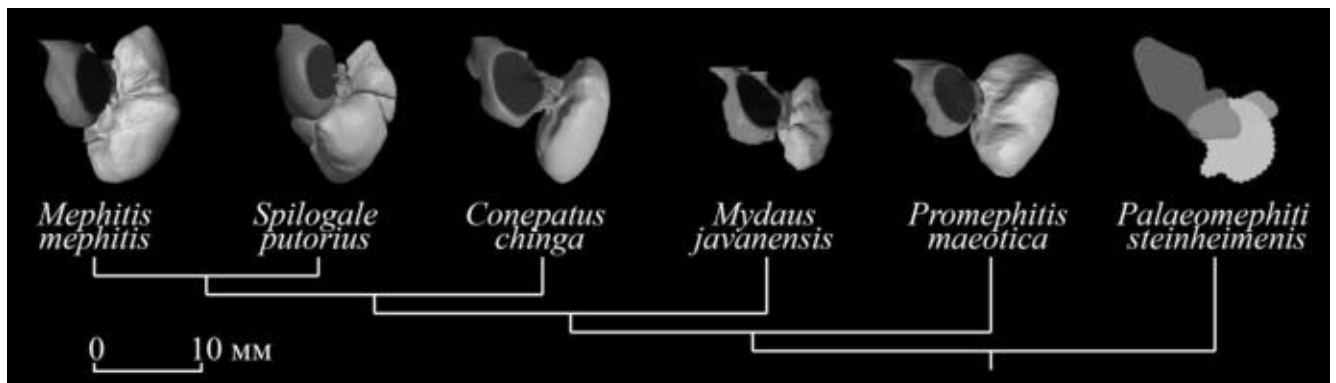


Рис. 4.2.11. Сравнение строения полостей среднего уха у Mephitidae, вид снизу: *Mephitis mephitis* – экз. ЗММУ, № S-53460; *Spilogale putorius* – экз. ЗММУ, № S-656666; *Conepatus chinga* – экз. ЗММУ, № S-159363; *Mydaus javanensis* – экз. ЗИН, № 10050; *Promephitis maeotica* – экз. ПИН, № 350/1519 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; средний туролий; MN12; *Palaeomephitis steinheimensis* – экз. SMNS, № 4743a (по Wolsan, 1999, рис. 1, e, f; Германия, Штайнхайм-ам-Альбух; средний миоцен; поздний астараций, MN7+8).

Для Mephitidae характерно отсутствие канала тройничного нерва. Видимо, это связано с тем, что у представителей семейства не окостеневает тенториум (апоморфия семейства; Bryant et al., 1993). Тройничный нерв спускается от варолиева моста (pons Varolii) по каменистой кости вперед сразу же в церебральное углубление основной клиновидной кости. Водопровод улитки у Mephitidae открывается на заднюю поверхность каменистой кости в области заднего рваного отверстия длинным (*Mephitis*, *Mydaus*, *P. maeotica*, *Spilogale*) или коротким (*Conepatus*) каналом. Для Mephitini отмечается отсутствие парафлоккулярного углубления в отличие от *Promephitis* (Geraads, Spassov, 2016). Внутренняя слуховая артерия входит в канал лицевого нерва через круглое отверстие (Mephitini и *Promephitis*) или щель (*Mydaus*).

Ушная ветвь блуждающего нерва у *Promephitis maeotica* имеет самостоятельный короткий костный канал, соединяющийся с каналом лицевого нерва по минимальной дистанции (рис. 4.2.12, в) подобно таковой у *Martinogale* (Wang et al., 2005, рис. 1, B). Наибольшая длина канала среди Mephitidae отмечается для современных *Conepatus*, *Mephitis* и *Spilogale*. Ушная ветвь блуждающего нерва у *Mydaus javanensis* не имеет самостоятельный костный канал в черепе. Она проходит внутри костной арки, образованной задним отростком барабанной кости и передней частью яремного отростка (рис. 4.2.12, а). Специальный канал ушной ветви блуждающего нерва также отсутствует у *Ailurus fulgens*. Этот признак рассматривается как архаичный для Musteloidea

(Wolsan, 1993). Он часто наблюдается совместно с тесным контактом заднего рваного и шилососцевидного отверстий (Wolsan, 1993). Близкое размещение этих отверстий, а также поверхностное расположение канала ушной ветви блуждающего нерва у *Promephitis* указывает на более архаичное состояние этой зоны в отличие от современных *Mephitini* и *Buisnictis* из позднего плиоцена Северной Америки (Stevens et al., 2003, рис. 9.8, В; Wang et al., 2013, рис. 3, В). У изученных *Mustelidae* и *Procyonidae* канал ушной ветви блуждающего нерва длинный; он погружен глубоко в височную кость; шилососцевидное отверстие находится на большой дистанции с задним рваным отверстием. У *Palaeomephitis steinheimensis*, как одного из самых ранних известных *Mephitidae*, канал этой ветви X нерва отсутствует. Ушная ветвь блуждающего нерва находилась в глубокой борозде под задним краем барабанной кости между шилососцевидным отверстием и задним рваным отверстием (рис. 4.2.12, а). В разных линиях *Musteloidea* расхождение шилососцевидного отверстия и заднего рваного происходило на ранних этапах филогенеза (Wolsan, 1993, с. 352). Вероятно, у *Mephitidae* такое преобразование произошло самостоятельно. Это обстоятельство подчеркивает древнее происхождение группы.

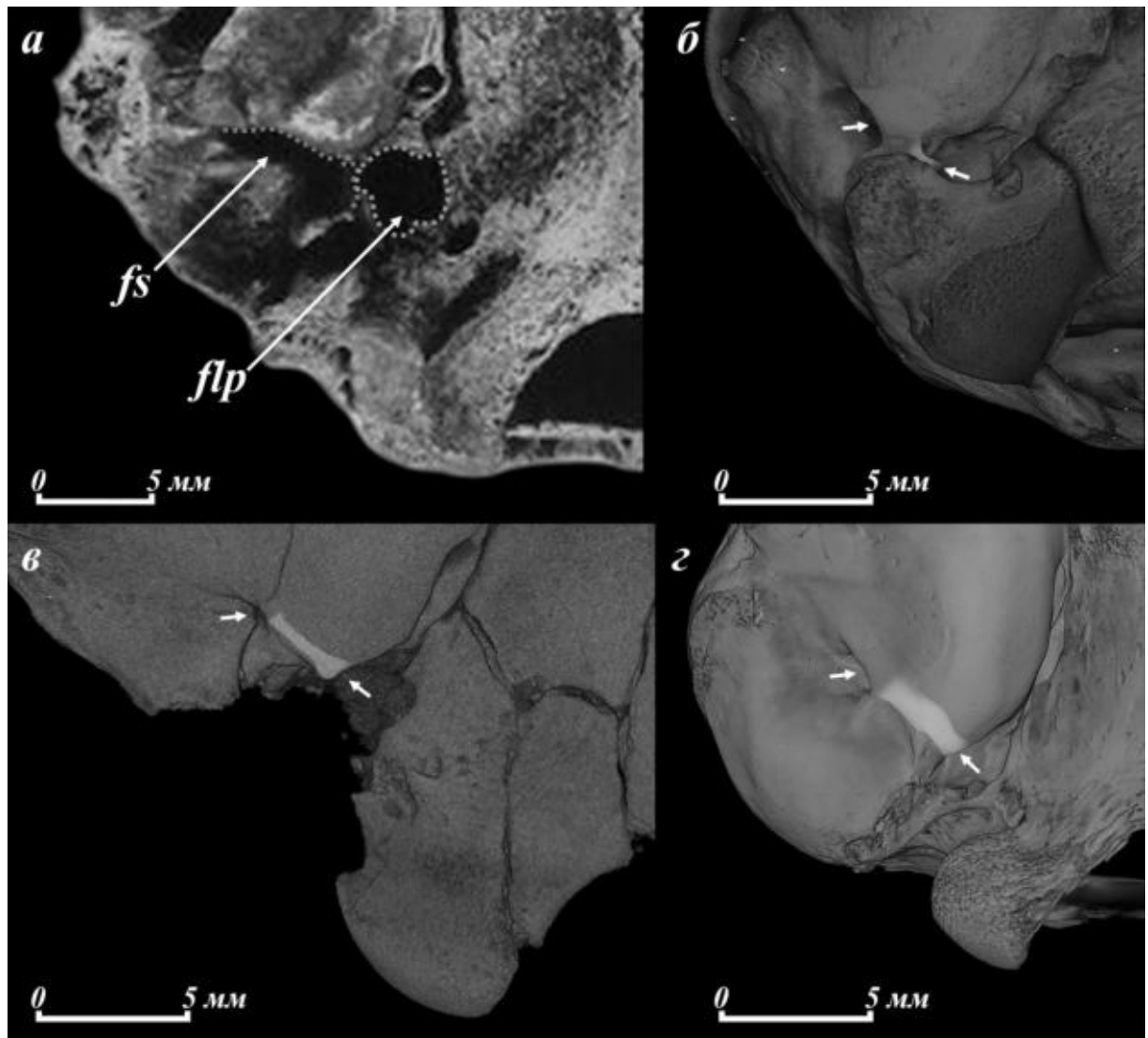


Рис. 4.2.12. Строение канала ушной ветви блуждающего нерва (ramus auricularis nervi vagi) у Mephitidae, вид снизу на правую сторону основания черепа: *a* – голотип *Palaeomephitis steinheimensis* Jäger, 1839, экз. SMNS, № 4743a (по Wolsan, 1999, рис. 1, с; Германия, Штайнхайм-ам-Альбух; средний миоцен; поздний астараций, MN7+8); *б* – *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820), экз. ЗИН № 10050; *в* – *Promephitis maeotica* Алексеев, 1915, экз. ПИН, № 350/1519 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; средний туролий; MN12); *г* – *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758), экз. ЗММУ, № S-105438. Обозначения: красным цветом – канал лицевого нерва; желтым цветом – канал ушной ветви блуждающего нерва; стрелками показано направление движения канала от его наружного отверстия; *fs* – шилососцевидное отверстие; *flp* – заднее рваное отверстие; красным цветом показан канал лицевого нерва; зеленым цветом показан канал ушной ветви блуждающего нерва; красной пунктирной линией обозначен вход в канал лицевого нерва; зеленой пунктирной линией обозначено заднее рваное отверстие; стрелками показано направление движения каналов в височной кости.

Mydaus и *Conepatus* имеют канал, ведущий от заднего рваного отверстия к парафлоккулярной ямке через каменистую кость вверх для вывода содержимого канала в эктотенториальную полость. У *Promephitis maeotica* в этой области обнаруживается крупная наружная полость водопровода улитки, вероятно для размещения крупного эндолимфотического мешочка. У *P. qinensis* эта полость отсутствует, но сам канал водопровода очень широкий. У экз. ЗИН, № 32794 этот канал узкий; его вентральное отверстие находится позади церебрального отверстия эндолимфотического протока. У взрослого *M. javanensis* экз. ЗИН, № 10050 этот канал склеротизован, а его вентральный конец находится в одном синусе с отверстием эндолимфатического протока.

Височная кость *Mydaus javanensis* характеризуется набором следующих ахаичных признаков по сравнению с *Mephitis* и поздних *Promephitis*: низким теменным краем, вентрально вздутым слуховым барабаном; слабо развитым сосцевидным отростком; короткой и широкой костной трубкой наружного слухового прохода, сросшейся с надпроходным гребнем; небольшим надбарабанным синусом, превышающим объем основной камеры в 1.25–1.66 раз ($V_{ES} = 94.85\text{--}120.33 \text{ мм}^3$; $V_{ES}/V_T = 0.56\text{--}0.62$; $n = 2$); отсутствием полуперегородок и впячивания медиальной стенки во внутреннем рельефе надбарабанного синуса; сильным изгибом костного канала эндолимфатического протока; отсутствием полости эндолимфатического мешочка в каменистой кости. Внутренняя слуховая артерия у *Mydaus* входит в каменистую кость через щелевидный синус передней стенки канала лицевого нерва. Парафлоккулярное углубление отсутствует. Череп экз. ЗИН, № 10050 большого размера со сросшимися наружными швами демонстрирует строение слуховой области черепа на более ранних стадиях онтогенеза, а также незавершенную смену M1.

Височная кость *Promephitis maeotica* характеризуется следующими признаками: уплощенными слуховыми барабанами; сильно развитыми сосцевидными отростками; длинной и узкой костной трубкой наружного слухового прохода, сращена с надпроходным гребнем; низким расположением засочленовного отверстия спереди от наружного слухового прохода; большим надбарабанным синусом относительно мелкой барабанной камеры ($V_{ES} = 192.6 \text{ мм}^3$; $V_{ES}/V_{TC} = 4.56$; $V_{ES}/V_T = 0.82$; $n = 1$); отсутствием полуперегородок и впячивания медиальной стенки во внутреннем рельефе надбарабанного синуса; погруженным в череп каналом ушной ветви блуждающего нерва; широким каналом височного венозного синуса; коротким костным каналом эндолимфатического протока. Внутренняя слуховая артерия у *P. maeotica* открывается наружу небольшой щелью в передней стенке канала лицевого нерва. Парафлоккулярное углубление глубокое. Канал ушной ветви блуждающего нерва погружен в чешуйчатую кость. Он открывается у входа в шилососцевидное отверстие.

В строении височной кости у евразийских *Mydaus javanensis* и *Promephitis maeotica* наблюдаются некоторые признаки сходства: прирастание трубки наружного слухового прохода к надпроходному гребню; щелевидное отверстие внутренней слуховой артерии и простой рельеф внутренней поверхности надбарабанного синуса; небольшой размер надбарабанного синуса. Если канал височного венозного синуса присутствовал на ранних стадиях онтогенеза, то его облитерация может рассматриваться как прогрессивный признак. Прирастание трубки наружного слухового прохода к надпроходному гребню и близость костного канала слуховой ветви к наружной поверхности черепа также наблюдаются у *Ailurus fulgens* (Ailuridae). Эти признаки являются архаичными. Переднее расположение засочленовного отверстия *P. maeotica* может также рассматриваться в качестве симплезиоморфии с *A. fulgens*. Щелевидное отверстие внутренней слуховой артерии и полная редукция надпроходного синуса может носить статус апоморфий евразийской клады.

Прогрессивными признаками, поддерживающих самостоятельность *Mephitini*, являются глубокое погружение канала ушной ветви блуждающего нерва вглубь чешуйчатой кости, почти полная резорбция нефункциональных объемов костной ткани задней части каменистой кости, сильное медиальное расширение надбарабанного синуса. Образование каменистых синусов арок полукружных каналов, наличие полуперегородок в полости надбарабанного синуса является синапоморфией *Mephitis* и *Spilogale*. *Conepatus*, как самый базальный представитель современных американских Mephitini (Wang et al., 2005; Law et al., 2018), демонстрирует некоторые архаичные черты строения височной кости: относительно слабое расширение надбарабанного синуса и отсутствие полуперегородок и впячиваний медиальной стенки в его внутреннем рельефе.

4.2.1.3. Геометрические параметры полости среднего уха

Общие объемы полости среднего уха у изученных Musteloidea изменяются от миниатюрных до больших ($V_T - 0.04\text{--}3.6 \text{ см}^3$; $n = 22$; прил. 18). Наименьшими общими объемами обладают *Mustela nivalis* ($V_T - 0.06\text{--}0.16 \text{ см}^3$) и *Mydaus javanensis* ($V_T - 0.17\text{--}0.19 \text{ см}^3$). Наибольшие общие объемы полости среднего уха и основной камеры наблюдаются у роющих Mustelidae: *Meles meles* ($V_T - 1378.93 \text{ см}^3$; $V_{TC} - 1350.27 \text{ см}^3$) и *Taxidea taxus* ($V_T - 3832.45 \text{ см}^3$; $V_{TC} - 3653.35 \text{ см}^3$). Расширение надпроходного синуса у большинства Musteloidea не превышает 3% от общего объема полости среднего уха. Его высокие абсолютная и относительная величины обнаружены у *Ailurus fulgens* ($V_{SS} - 19.3\text{--}27.8 \text{ мм}^3$; $100\% \cdot V_{SS}/V_T - 4\text{--}7\%$; $n = 2$), *Melogale* sp. ($V_{SS} - 80.85 \text{ мм}^3$; $100\% \cdot V_{SS}/V_T - 28\%$; $n = 1$) и *Taxidea taxus* ($V_{SS} - 179.1 \text{ мм}^3$; $100\% \cdot V_{SS}/V_T - 5\%$; $n =$

1). Надбарабанный синус у нескунсовых Musteloidea меньше 1% от общего объема полости среднего уха или отсутствует. При его наличии, абсолютные размеры этого синуса у Ailuridae, Mustelidae и Procyonidae не превышают 17 мм^3 ($n = 12$). Полость среднего уха *Mustela nivalis* отличается от других Musteloidea наличием сильно пневматизированной толстой костной стенки. Мелкие пузырьчатые внутрисстенные полости формируют более половины общего объема камеры среднего уха на ее периферии.

Основная камера барабанной полости Mephitidae миниатюрная ($V_{TC} = 42.6\text{--}95.27 \text{ мм}^3$; $n = 10$). Она сопоставима с размерами таковой у самого мелкого представителя надсемейства – *Mustela nivalis* ($V_{TC} = 63.38\text{--}165.45 \text{ мм}^3$; $n = 2$). Ее наибольший объем среди Mephitidae наблюдается у *Spilogale putorius* ($V_{TC} = 91.8\text{--}95.27 \text{ мм}^3$; $n = 10$). Основная камера среднего уха у *Promephitis maeotica*, одного из крупнейших Mephitidae, обладает самыми мелкими размерами среди изученных Musteloidea ($V_{TC} = 42.6 \text{ мм}^3$; $n = 1$). Разрушенная основная камера у “*P. lartetii*” из верхнего миоцена Тувы, при меньших линейных размерах, с высокой вероятностью обладает меньшими объемами.

Объем надбарабанного синуса у Mephitidae превышает объем основной камеры среднего уха более, чем в два раза и сильно изменчив внутри семейства ($V_{ES}/V_T = 1.25\text{--}4.27$; $n = 10$). Объемы дополнительных камер в среднего уха у других Musteloidea не производят такого абсолютного ($V_{ES} = 0.09\text{--}0.46 \text{ см}^3$; $n = 10$) и относительного прироста общего объема. Относительный прирост объема среди других Musteloidea составляет не более 10%.

Самые высокие показатели абсолютного и относительного объемов надбарабанного синуса среди скунсов наблюдаются у *Spilogale putorius* ($V_{ES} = 281.86\text{--}309.4 \text{ см}^3$; $V_{ES}/V_T = 0.75\text{--}76$; $n = 2$) и *Mephitis mephitis* ($V_{ES} = 326.4\text{--}456.77 \text{ см}^3$; $V_{ES}/V_T = 82\text{--}85\%$; $n = 2$). *Promephitis maeotica*, крупный представитель рода, также обладает относительно большим надбарабанным расширением ($V_{ES}/V_T = 82\%$; $n = 1$), однако, абсолютный размер его синуса небольшой ($V_{ES} = 192.6 \text{ см}^3$; $n = 1$). *Mydaus javanensis* имеет наиболее низкие значения абсолютного и относительного объемов этого синуса: $V_{ES} = 94.85\text{--}120.33 \text{ см}^3$; $V_{ES}/V_T = 56\text{--}62\%$ ($n = 2$). Скунсы рода *Conepatus*, наиболее базальные Mephitini, демонстрируют промежуточную конфигурацию расширения надбарабанного синуса между *Mydaus* и более кроновыми Mephitinae (*Mephitis*, *Spilogale*): $V_{ES} = 235.21\text{--}120.33 \text{ см}^3$; $V_{ES}/V_T = 71\text{--}78\%$; $n = 3$.

Степень расширения надбарабанного синуса у Mephitidae оказывает большое влияние на величину общего объема полости их среднего уха. Так, *Promephitis maeotica* с самой миниатюрной основной камерой среди Musteloidea и относительно большим надбарабанным синусом имеет больший общий объем полостей ($V_T = 235.21 \text{ мм}^3$; $n = 1$), чем *Mydaus javanensis* с

более крупной основной камерой и небольшим надбарабанным синусом ($V_T = 170.58\text{--}192.92 \text{ мм}^3$; $n = 1$). Благодаря расширению надбарабанного синуса, общий объем слухового барабана большинства Mephitidae ($V_T = 170.58\text{--}536.24 \text{ мм}^3$; $L1 = 54.5\text{--}74.92 \text{ мм}$; $n = 10$) сопоставим по размеру или больше, чем у некоторых Musteloidea более крупного размера: *A. fulgens* ($V_T = 392.72\text{--}513.77 \text{ мм}^3$; $L1 = 104.5\text{--}110 \text{ мм}$; $n = 2$); *Martes* ($V_T = 286.06\text{--}412.77 \text{ мм}^3$; $L1 = 80\text{--}81.3 \text{ мм}$; $n = 2$), *Lutra lutra* ($V_T = 379 \text{ мм}^3$; $L1 > 80 \text{ мм}$; $n = 1$) и *Melogale* sp. ($V_T = 286.87 \text{ мм}^3$; $L1 = 77 \text{ мм}$; $n = 1$; рис. 4.2.13).

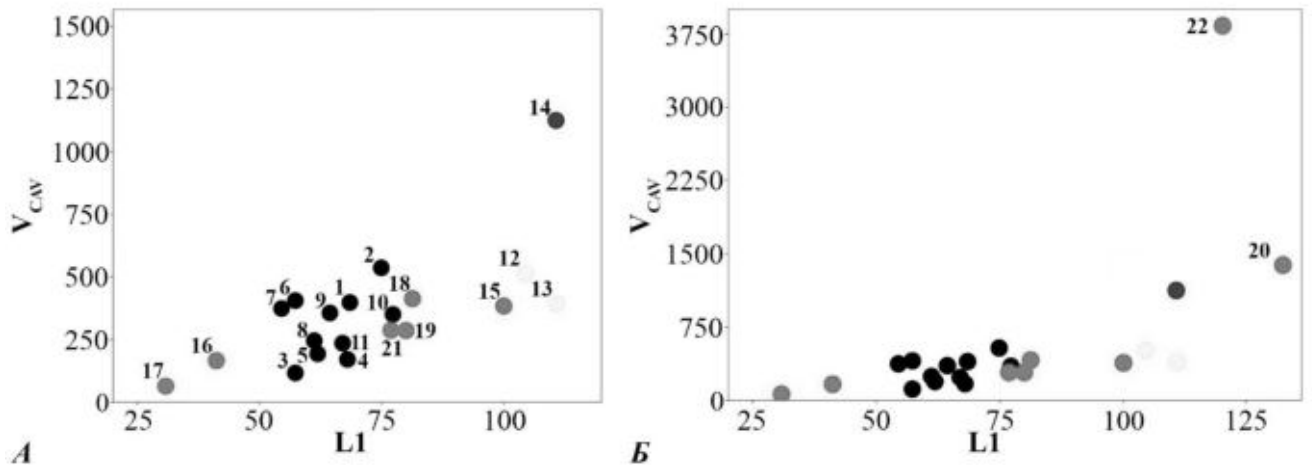


Рис. 4.2.13. Сравнение общего объема полости среднего уха (V_{CAV}) у представителей Musteloidea: А – сравнение без с *Meles meles* (Linnaeus, 1758) (20; экз. ЗММУ, № S-6328) и *Taxidea taxus* Schreber, 1777 (22; экз. ЗММУ, № S-95805); Б – сравнение с *Meles meles* и *Taxidea taxus*. Обозначения: 1, 2 – *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776); 1 – экз. ЗММУ, № S-53460; 2 – экз. ЗММУ, № S-105140; 3 – *Mephitis macroura* Lichtenstein, 1832 экз. ЗММУ, № S-93385, ювенильная особь; 4, 5 – *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820); 4 – экз. ЗИН, № 32794; 5 – экз. ЗИН, № 100500; 6, 7 – *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758); 6 – экз. ЗММУ, № S-105438; 7 – экз. ЗММУ, № S-656666; 8, 9 – *Conepatus chinga* (Molina, 1782); 8 – экз. ЗММУ, № S-159363; 9 – экз. ЗММУ, № S-161368; 10 – *Conepatus leuconotus* Lichtenstein, 1832 (экз. ЗИН, № 224); 11 – *Promephitis maeotica* Alexejew, 1915 (экз. ПИН, № 350/1519; верхний миоцен; средний туролоий, MN12; Новоелизаветовка, Украина); 12, 13 – *Ailurus fulgens* Cuvier, 1825; 12 – экз. ЗММУ, № S-61304; 13 – экз. ЗММУ, № S-191851; 14 – *Procyon lotor* Linnaeus, 1758 (экз. ЗММУ, № S-95928); 15 – *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, № S-12961); 16, 17 – *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766); 16 – экз. ЗММУ, № S-3985; 17 – экз. ЗММУ, № S-6821; 18 – *Martes martes* (Linnaeus, 1758) (экз. ЗММУ, № S-45147); 19 – *Martes foina* Erxleben, 1777 (личная коллекция); 21 – *Melogale* sp. (экз. ЗММУ, № S-77184); желтым цветом показаны представители Ailuridae; черным цветом показаны представители Mephitidae; красным

цветом показаны представители *Mustelidae*; синим цветом показаны представители *Procyonidae*.

4.2.2. Реконструкция особенностей слуха *Promephitis*

Надбарабанный синус *Mephitidae* представляет частный случай акустического резонатора Гельмгольца с широким отверстием округлой формы с длинным горлышком. Увеличение его объема позволяет увеличить общую механическую податливость (величина, обратно пропорциональная механической жесткости) системы и увеличить эффективность проведения низкочастотных колебаний. Механическая жесткость общего объема внутриполостного газа полости среднего уха у современных *Mephitini* и *Promephitis* предположительно сопоставима с таковой у некоторых *Musteloidea* большего размера: *Ailurus fulgens*, *Lutra lutra*, *Martes*, *Melogale* sp. Она ниже, чем механическая жесткость объема полости *M. nivalis*.

Миниатюрный объем внутриполостного газа основной камеры среднего уха у современных *Mephitidae* и *Promephitis* имеет наибольшую жесткость по сравнению с изученными *Musteloidea*, за исключением *Mustela nivalis*. Мелкий размер черепа оказывает существенный вклад в восприятие высокочастотных звуков у этого вида (Powell, Zielinski, 1989). Сопоставимость объема внутриполостного газа основной камеры среднего уха *Mephitidae* с такой у *Mustela nivalis* указывает на сходство в эффективности проведения высокочастотных звуков. Тем не менее, миниатюрная барабанная камера у современных *Conepatus* и *Spilogale* содержит относительно крупные слуховые косточки ($V_{\text{НВ}} - 0.62-4.27 \text{ мм}^3$, $n = 7$; $V_{\text{НВ}}/V_{\text{ТС}} - 0.65-5.88 \text{ см}^3$; $n = 7$). Это указывает на их меньшую жесткость и более высокую инерцию по сравнению со слуховыми косточками *Mustela*. Сокращение объема барабанной камеры путем вмещения относительно больших слуховых косточек также эффективно снижает инерцию объема газа внутри основной полости среднего уха.

Натянутая часть барабанной перепонки *Mephitidae* имеет небольшую площадь. Ее размеры у небольших представителей *Mephitini* ($S_{\text{ТМ}} - 15.7-21.07 \text{ мм}^2$, $n = 6$; все изученные экземпляры, за исключением крупного *Conepatus leuconotus*) сопоставимы с такими у *M. nivalis* ($S_{\text{ТМ}} - 10.8-17.53 \text{ мм}^2$, $n = 2$). Ее площадь находится в подобном соотношении с площадью овального окна ($S_{\text{ОВ}}/S_{\text{ТМ}} - 0.04-0.06$; $n = 10$) как у других представителей надсемейства ($S_{\text{ОВ}}/S_{\text{ТМ}} - 0.03-0.06$; $n = 10$) и большинства *Mammalia* с известными параметрами (Rosowski, 1994, рис. 6.15). Однако ее размеры очень крупные при сопоставлении с латеральной стенкой барабанной камеры. Увеличение площади барабанной перепонки ограничено площадью сечения барабанной камеры,

содержащей барабанное кольцо. Широкая барабанная перепонка у *Mephritidae* размещена глубоко в барабанной камере. Нижний край барабанного кольца проходит в самой вентральной точке барабанной камеры или слегка заходит на ее медиальную стенку. При такой конфигурации среднего уха, увеличение размеров барабанных косточек и, следовательно, улучшение их проводимости низкочастотных колебаний невозможно. Строение барабанной камеры оптимизировано для эффективной передачи высокочастотных колебаний путем максимального доступного увеличения размеров мембран и слуховых косточек при максимальном сокращении объема внутреннего газа (рис. 4.2.14). Барабанная камера у *Promephitis* наиболее специализирована в передаче высокочастотных колебаний среди известных *Musteloidea* за исключением *Mustela nivalis*. Вероятно, на ранних этапах эволюционной истории группы расширение надбарабанного синуса было необходимо для компромиссного сохранения механической податливости общего объема при сокращении объема барабанной полости, площади ее барабанной перепонки, а также ее специализации на проведении высокочастотных звуков. Таким образом, строение основной полости среднего уха исследованных *Mephritidae* может рассматриваться как сильно специализированное.

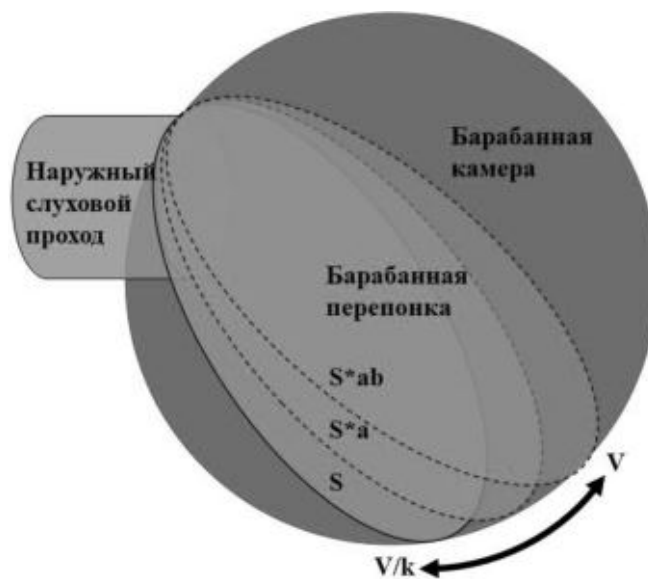


Рис. 4.2.14. Модель основной камеры среднего уха у *Mephritidae* с регулируемой площадью барабанной перепонки. Обозначения: a , b – множители увеличения площади барабанной перепонки; S – площадь барабанной перепонки; V – объем основной камеры среднего уха; k – показатель уменьшения объема полости.

Ископаемые скупсы *Promephitis* обладали самыми миниатюрными барабанными камерами из изученных *Musteloidea*. Слуховые косточки не обнаружены при изучении

внутреннего строения среднего уха *Promephitis*. Их размеры могли быть сопоставимых с такими у *Spilogale* или меньше. На это указывают миниатюрные объемы барабанной камеры и более низкая площадь овального окна ($S = 0.75\text{--}0.78 \text{ мм}^2$; $n = 2$) по сравнению с современными Mephitidae ($S = 0.8\text{--}1.2 \text{ мм}^2$; $n = 6$). Тем не менее, площадь овального окна у *M. nivalis* значительно ниже. Она составляет $0.45\text{--}0.6 \text{ мм}^2$ ($n = 2$).

Вероятно, высокочастотная проводимость среднего уха у *Promephitis* была несколько слабее, чем у современных ласок (рис. 4.2.15.). Однако она превосходит таковую у большинства изученных Musteloidea. Аудиограмма *Mustela nivalis* была выбрана в качестве основы для реконструкции остроты слуха у *Promephitis*. На основании предположения о миниатюрных размерах слуховых костей у *Promephitis* для их небольшой полости среднего уха реконструируется сильный вклад увеличения объема внутриполостного газа в эффективности передачи низкочастотных колебаний по сравнению с таковой у *Conepatus chinga* экз. ЗММУ, № S-159363, *Mustela nivalis*, *Mydaus javanensis* и ювенильного *Mephitis macroura* (экз. ЗММУ, № S-93385; табл. 4.2.2.; прил. 19). Большой объем внутриполостного газа среднего уха и более высокий коэффициент его вклада в увеличение низкочастотной проводимости среднего уха у *Promephitis* указывает на более острый слух на низких частотах по сравнению с *Mustela nivalis*.

В зависимости от геометрических особенностей структуры синуса резонансное поглощение звука проявляется в частотных полосах различной ширины с различной интенсивностью. Резонансная частота надбарабанного синуса среднего уха у Mephitidae обладает низкой внутривидовой изменчивостью – возникает на близких частотах в диапазоне 3.9–11 КГц (табл. 4.2.3). Для наиболее кроновых представителей (*Mephitis mephitis* и *Spilogale putorius*) реконструируется смещение резонансной частоты в область низких–средних частот, а также сильное увеличение интенсивности (по сравнению с другими Mephitidae) и узкую полосу резонанса (рис. 4.2.16). Слабее это выражено для *Conepatus*. Характер резонансного поглощения звука у *Promephitis* имеет большее сходство с таким у *Mydaus*. Для *Promephitis* и *Mydaus* реконструируется наиболее широкая полоса резонансного поглощения звука с меньшей интенсивностью, чем у Mephitini. Тем не менее, резонансная частота надбарабанного синуса у *Mydaus javanensis* (9.8–11 КГц) сильно отличается от диапазона таковых у Mephitini (3.9–6.5 КГц) и *Promephitis* (6.5 КГц). Резонансная частота надбарабанного синуса может иметь высокое значение в определение адаптивной зоны вида.

Таблица 4.2.2. Сравнение объема слуховых косточек (V_{OC}), общего объема полости среднего уха (V_{CAV}) и вклада объема среднего уха в увеличение эффективности проводимости низкочастотных колебаний (G_{LF}) у *Promephitis maeotica* и некоторых представителей Musteloidea.

Сравниваемые экземпляры			<i>Promephitis maeotica</i>		
			ПИН 354/1519		
			G _{LF}	V _{OC}	V _{CAV}
<i>Mephitis mephitis</i>		S-53460	—	—	>
		S-105140	—	—	>
<i>Mephitis macroura</i> (juv.)		S-93385	<	>	<
<i>Mydaus javanensis</i>	Adult.	ЗИН 10050	<	>	<
	Subad.	ЗИН 32794	<	>	<
<i>Spilogale putorius</i>		S-105438	>	≈	>
		S-656666	?	>	>
<i>Conepatus chinga</i>		S-159363	<	>	≈
		S-161368	?	>	>
<i>Conepatus leuconotus</i>		ЗИН 224	?	>	>
<i>Ailurus fulgens</i>		S-191851	?	>	>
		S-61304	>	≈	>
<i>Procyon lotor</i>		S-95930 S-95928	?	>	>
<i>Lutra lutra</i>		S-12961	?	>	>
<i>Mutela nivalis</i>		S-3985	<	>	<
		S-6821	<	≈	<
<i>Martes martes</i>		S-45147	?	>	>
<i>Martes foina</i>		Coll. AIF	?	>	>
<i>Meles meles</i>		S-6328	?	>	>
<i>Taxidea taxus</i>		S-95805	?	>	>

Примечание. ? – сравнение затруднено отсутствием точных значений механической жесткости; светло-серым цветом отмечены ячейки со значением “>” (больше).

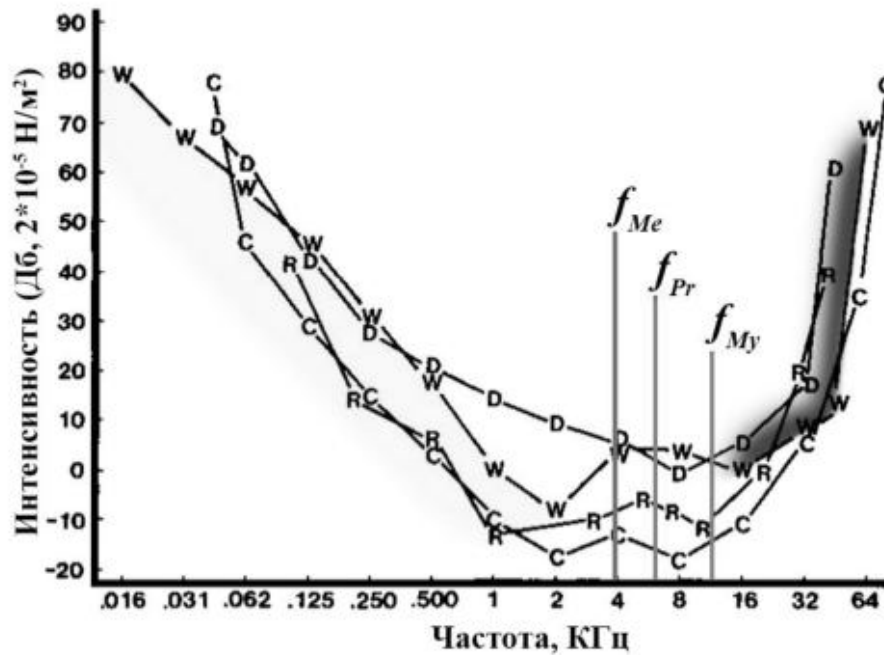


Рис. 4.2.15. Реконструкция остроты слуха у *Promephitis*. Обозначения: C – *Felis silvestris catus* (Linnaeus, 1758); D – *Canis lupus familiaris* (Linnaeus, 1758); f_{Me} – резонансная частота *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776) (экз. ЗИН, № S-105140); f_{My} – резонансная частота *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820) (экз. ЗИН, № S-10050); f_{Pr} – резонансная частота *Promephitis maeotica* (Alexejew, 1915) (экз. ПИН, № 350/1519); R – *Procyon lotor* Linnaeus, 1758; W – *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766); желтым цветом обозначена область предположительной остроты слуха *Promephitis* на низких частотах; синим цветом обозначена область предположительной остроты слуха *Promephitis* на высоких частотах; красным цветом обозначены частоты резонанса у Mephitidae.

Таблица 4.2.3. Реконструкция частоты резонанса Гельмгольца надбарабанного синуса среднего уха у современных и ископаемых представителей Mephitidae: ^a – колл. ЗММУ.

Таксон, экземпляр		V, мм ³	l, мм	l, мм	S, мм ²	f_n , Гц
<i>Mephitis mephitis</i>	S-53460 ^a	326.40	1.37	1.94	5.50	5206.03
	S-105140 ^a	456.77	1.59	2.11	4.60	3855.24
<i>Spilogale putorius</i>	S-105438 ^a	309.40	1.02	1.55	4.72	5544.57
	S-656666 ^a	281.86	1.20	1.75	5.00	5629.40
<i>Conepatus chinga</i>	S-159363 ^a	173.28	1.73	2.30	5.41	6517.16
	S-161368 ^a	276.77	2.77	3.34	5.42	4277.33
<i>Conepatus leuconotus</i>	ЗИН 224	253.18	2.10	2.72	6.42	5397.45
<i>Promephitis maeotica</i>	ПИН 355/1519	192.60	1.05	1.54	3.95	6449.80
<i>Mydaus javanensis</i>	ЗИН 10050	94.85	1.87	2.53	7.38	9790.81
	ЗИН 32794	120.33	1.67	2.51	11.78	11033.93

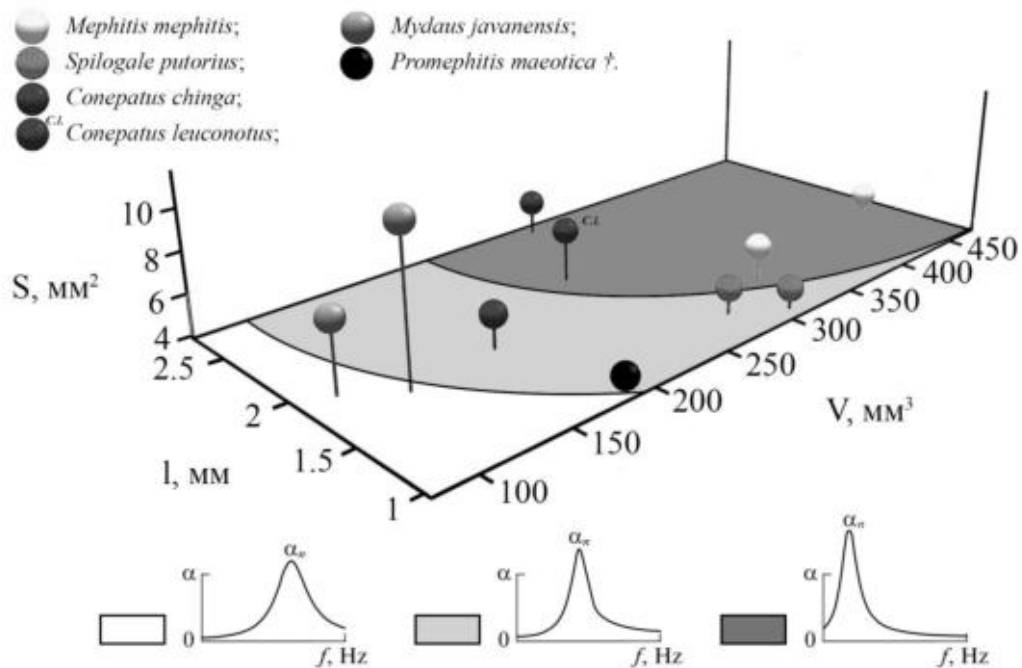


Рис. 4.2.16. Конфигурации геометрических параметров модели резонатора надбарабанного синуса среднего уха у *Mephitidae* (по центру) и предполагаемые характеры кривых зависимости коэффициента поглощения от частоты (внизу).

Для аудиограммы домашней собаки *Canis lupus familiaris* не зарегистрировано возникновение выраженных резонансных явлений. На аудиограмме *Procyon lotor* наблюдается низкоинтенсивное поглощение звука в широком диапазоне 1–11 КГц. Часть кривой в области наилучшей чувствительности почти пологая; вторичные пики слабо выражены. Дополнительная камера в среднем ухе домашней кошки обеспечивает резонансное поглощение звука в очень узком диапазоне 2–8 КГц с резонансной частотой около 4 КГц. Однако резонансное поглощение звука у *Felis sylvestris catus* не такое интенсивное как у *Mustela* (рис. 4.2.15).

Демпфирование средних частот у *Mustela* является одним из наиболее сильно выраженных среди изученных представителей Carnivora: оно осуществляется в широком частотном диапазоне 14 КГц; амплитуда падения чувствительности слуха составляет 10–15 Дб (Heffner, Heffner, 1985; Kelly et al., 1986; Powell, Zielinski, 1989). Многочисленные резонаторные камеры среднего уха у *Mustela* имеют очень мелкие размеры по сравнению с такими у других Musteloidea. Поглощение звука отдельного изолированного резонатора по всей видимости обладает широкой полосой и низким коэффициентом абсорбции. Высокая комплексная

амплитуда и широкая полоса звуковой абсорбции, вероятно, достигаются посредством взаимодействия полостей резонаторов, контактирующих через отверстия или тонкие костные перегородки (Griffin et al., 2001). При этом происходит формирование широкой полосы поглощения звука с множественными пиками и складывание амплитуд резонанса у камер со сходными геометрическими параметрами. Однако нерегулярность геометрии этих резонаторов приводит к сильному разбросу их частот, ширины комплексной полосы поглощения и амплитуд демпфирования между представителями видов рода *Mustela* (Heffner, Heffner, 1985; Kelly et al., 1986; Powell, Zielinski, 1989). Вероятно, слабое резонансное поглощение звука в полости среднего уха у *F. sylvestris catus* связано со структурой горлышка резонатора. Стоит предположить, что складывание амплитуд резонанса у множественных малых, сходных по объему полостей эффективнее увеличивает амплитуду поглощения, чем использование резонатора с большой полостью и широким щелевидным горлышком. Тем не менее, примечательно формирование резонанса полости среднего уха сходного характера с помощью различающихся механизмов у двух гиперхищников небольшого размера из разных подотрядов Carnivora. Возникновение резонансного звукового поглощения на частотах в диапазоне 2–16 КГц может иметь адаптивное значение для некоторых Carnivora.

Таким образом, полость среднего уха у современных Merphitinae приспособлена к эффективному проведению части спектра высокочастотных звуковых колебаний без потери проводимости некоторых более низкочастотных колебаний; частота резонанса возникает на низких–средних и средних частотах. Аудиометрические исследования современных представителей семейства в дальнейшем помогут детализировать полученные выводы.

Глава 5. Морфология и адаптации скелета конечностей представителей Mephitidae

5.1. Сравнение строения костей предплечья

Посткраниальные элементы представителей рода мало известны. Здесь они рассматриваются на примере ряда костей конечностей *P. maeotica* (верхний миоцен Украины) и *Promephitis qinensis* (верхний миоцен Тувы).

В целом длинные кости конечностей у *Promephitis* массивнее, чем у *Mephitis mephitis*; они имеют более выраженный рельеф; таранная кость и пяточная кость существенно крупнее и массивнее, чем у современного сунса. Также у *Promephitis* сильнее, чем у современных сунсов, развит рельеф дистального эпифиза лучевой кости (os radius; рис. 5.1).

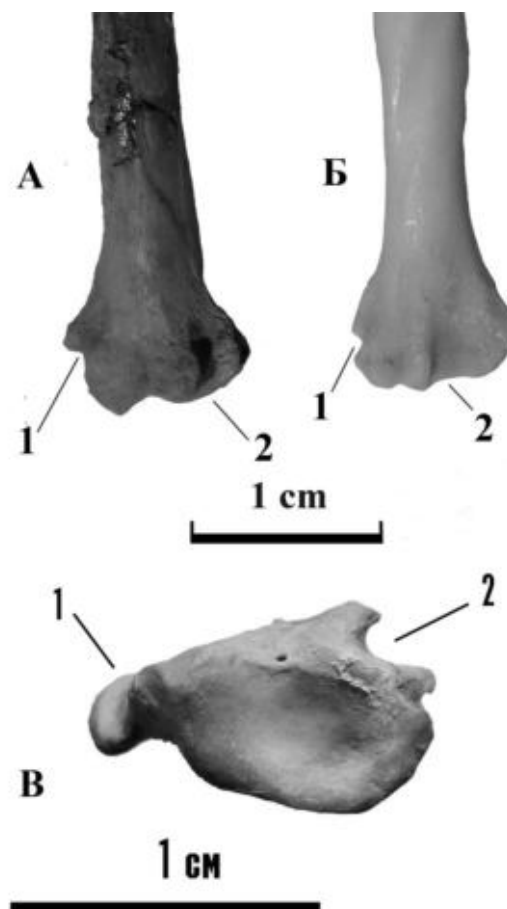


Рис. 5.1. Дистальные части и дистальные эпифизы левой лучевой кости (os radius): А, Б – вид спереди; А – *Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004 (верхний миоцен, Тува); Б – *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776) (экз. ЗММУ, № S-69439), современность; В – *Promephitis qinensis*, дистальный эпифиз лучевой кости, вид с дистальной стороны (верхний миоцен, Тува). Обозначения: 1 – желобок для дистального сухожилия m. extensor digiti I–II; 2 – желобок для дистального сухожилия m. flexor carpi ulnaris.

Развитый рельеф дистального эпифиза лучевой кости характерен для роющих форм и нехарактерен для животных с древесной (арбореальной) специализацией (*Coendou*, *Dasyurus maculatus*, представители *Martes*, *Bradypus*, представителей Primates и др.).

Кроме этого, для роющих животных характерно мощное развитие мышц передних конечностей. Особый контраст в развитии мускулатуры предплечья заметен между древесными/наземными хищниками и роющими представителями Carnivora. У древесных форм (*Martes*, *Bradypus*, *Dasyurus*) мускулатура чаще всего имеет пропорциональное развитие; у роющих форм имеет место гипертрофия мышц конечностей (Гамбарян, 1960). Такое различие хорошо выражено при сравнении мускулатуры передней конечности современных лесной куницы (*Martes martes*) и полосатого скунса (*Mephitis mephitis*; рис. 5.2).

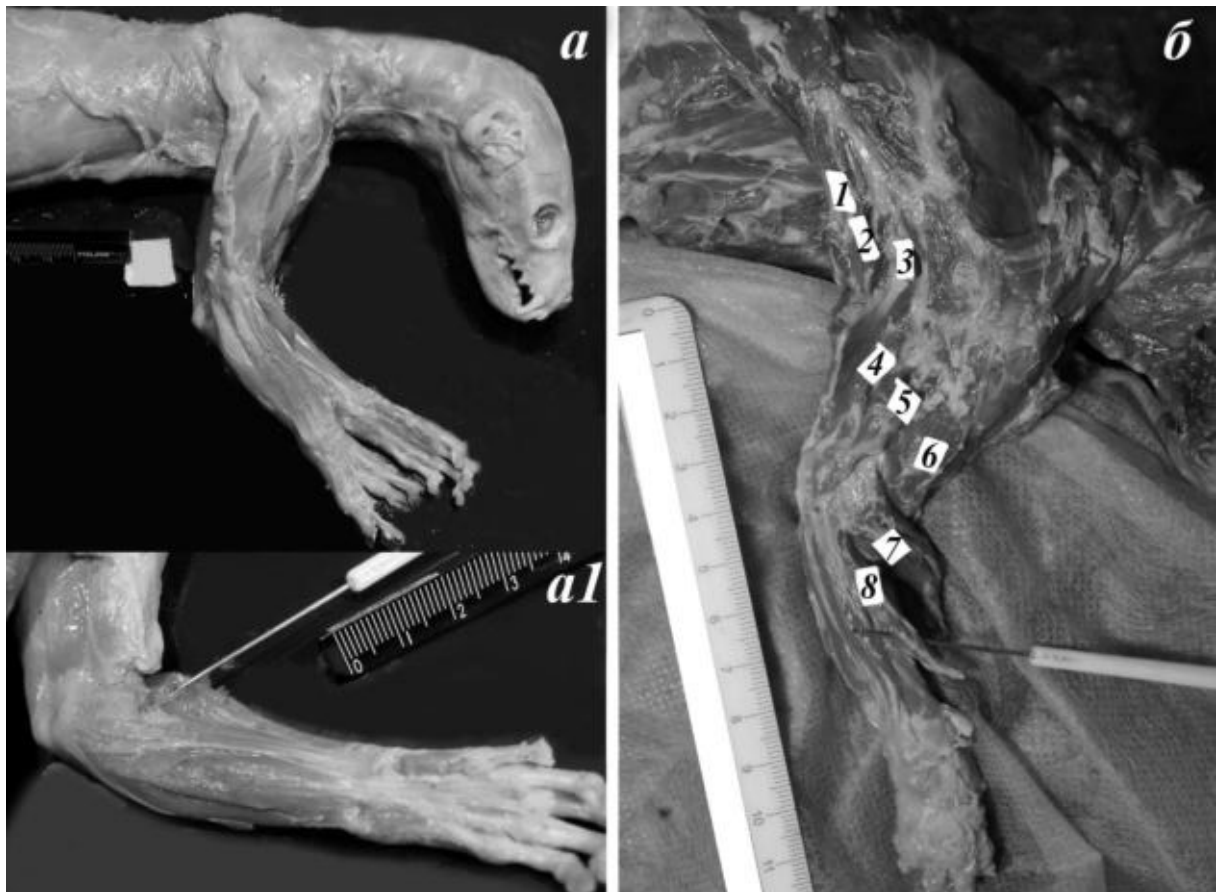


Рис. 5.2. Сравнение мускулатуры передней конечности представителей Musteloidea с древесной (лазающей) и роющей адаптациями: *a–б* – куница лесная *Martes martes* (Linnaeus, 1758), Mustelidae; *a* – грацильное сложение мускулатуры передней конечности; *a1* – общий вид мускулатуры предплечья; *б* – мускулатура передней конечности полосатого скунса *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776), массивное сложение мускулатуры плечевого пояса и, в особенности, предплечья. Обозначения: 1 – *m. teres major*; 2 – *m. triceps brachii angulare*; 3

– *m. teres minor*; 4 – *triceps pars caudalis*; 5 – *m. triceps pars lateralis*; 6 – *m. brachialis*; 7 – *m. extensor carpi radialis*; 8 – *m. extensor digitorum communis*.

У *Mephitis* локтевая кость короче, чем у *Promephitis*. Олекранон (локтевой отросток) локтевой кости современного полосатого скунса длиннее, но он намного более узкий по антеропостериорной оси (рис. 5.3). У *Mephitis* ulna в проксимальной части (и под олекраноном) имеет изогнутую вентральную поверхность, у *Promephitis* она прямая. У *Promephitis* дистальная часть ulna имеет ярко выраженную дистальную головку (caput ulnare) шиловидного отростка (proc. styloideus) и очень хорошо выраженный, с очень выпуклой шарообразной головкой сустава (facies articularis carpea; рис. 5.3, Б). В отличие от *Promephitis*, у *Mephitis* caput ulnare крошечный, а proc. styloideus очень короткий, головка сустава на стилоидном отростке плоская и почти не выражена (рис. 5.3, Г). Строение костей предплечья *Promephitis* свидетельствуют о более сильном развитии комплекса сгибателей и разгибателей пальцев и лучезапястного сустава по сравнению с современным скунсом. Например, обращает на себя внимание мощное развитие у *P. maeotica* надмыщелкового латерального гребня плечевой кости (crista supracondylaris lateralis) по сравнению с современным полосатым скунсом (*Mephitis mephitis*) и восточномексиканским скунсом (*Conepatus leoconotus*). Основное преимущество заключается в развитии латерального надмыщелкового гребня и положении его проксимального края. У современных представителей скунсов (и большинства роющих грызунов: *Spermophilus*, *Marmota*) положение проксимального края этого гребня занимает не более дистальной трети длины плечевой кости. У *Promephitis maeotica* (экз. ПИН, № 355/19) надмыщелковый латеральный гребень плечевой кости достигает середины ее длины (рис. 5.4).

К латеральному гребню крепятся *m. pronator teres*, *m. flexor carpi radialis*, *mm. flexor digitorum*. Большие размеры гребня указывают на значительный размер брюшек мышц, которые крепились здесь. Увеличенный латеральный гребень создает очень существенный выигрыш в длине рычага для мышц предплечья (*m. extensor carpi radialis*) и *m. anconeus* (дополнительного экстензора локтевого сустава) по сравнению с современными скунсами и многими роющими грызунами. Увеличенный медиальный гребень плечевой кости указывает на расширенные места проксимальных сухожилий мышц *m. extensor carpi radialis*, *m. anconeus*, *m. supinator*, *m. ulnaris lateralis*, *mm. extensor digitorum*, *m. carpi radialis*. Следует пояснить, что у известных групп наземных млекопитающих крепление проксимальных апоневрозов *m. extensor carpi radialis* и *m. anconeus* топографически привязано к переднему и заднему краям *crista supracondylaris lateralis*, соответственно. Мышцы, прикрепляющиеся к обоим гребням дистального апоневроза плечевой

кости являются мышцами предплечья (флексоры, экстензоры пальцев и лучезапястного сустава, пронаторы и супинаторы; рис. 5.2, б, 5–6).



Рис. 5.3. Локтевые кости у *Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004 (верхний миоцен, Тува; А–В) и полосатого сунца (*Mephitis mephitis* (Schreber, 1776); экз. ЗММУ, № S-69439; Г), вид с медиальной стороны: А – фрагмент локтевой кости с мощным олекраноном, экз. ПИН, №№ 5126/811; Б, В – локтевые кости с хорошо видимыми полусферическими шиловидными отростками дистального эпифиза; Б – экз. ПИН, №№ 5126/248; В – экз. ПИН, №№ 5126/810; Г – локтевая кость *Mephitis mephitis*, экз. ЗММУ, № S-69439; пунктиром показан реконструируемый локтевой бугор (олекрanon).



Рис. 5.4. Левая плечевая кость *Promephitis maeotica* Alexejew, 1915 (верхний миоцен; Новоелизовка, Украина; экз. ПИН, № 355/19), вид с каудальной стороны: 1 – большой латеральный гребень плечевой кости (*m. extensor carpi radialis*, *m. anconeus*, *m. supinator*, *m. ulnaris lateralis*, *mm. extensor digitorum*, *m. carpi radialis*); 2 – увеличенный медиальный гребень плечевой кости: место крепления *m. pronator teres*, *m. flexor carpi radialis*, *mm. flexor digitorum*.

У *Promephitis qinensis* из Тувы олекрanon расширен антеропостериорно. Это позволяет крепить мощные дистальные апоневрозы мышц *m. anconeus* (на его медиальной поверхности) и *m. flexor carpi ulnaris* (на латеральной поверхности олекранона): развитие этой мышцы, читаемое в широком креплении ее дистального апоневроза, соотносится с развитием ее антогониста – *m. extensor carpi radialis*. Обе эти мощные мышцы (судя по расширенному развитию мест крепления их апоневрозов) обеспечивают силовую флексию-экстензию в лучезапястном суставе.

5.2. Мускулатура предплечья и их специализация

Для понимания особенностей анатомии лучевой кости *Mephitinae* и связи рельефа кости со строением их мышц предплечья было осуществлено препарирование мышц передней конечности *Mephitis mephitis*, а также мышц предплечья речной выдры *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). Функции мышц проверялись методом биомеханического моделирования (см. Главу 2).

В строении дистального отдела лучевой кости между *Promephitis qinensis* и *Mephitis mephitis* наблюдается существенное сходство. Однако рельеф гребней выражен сильнее у *Promephitis*: между ними расположены продольные желобки 1 и 2 (Рис. 5.1.). Эти желобки являются местом прохождения дистальных сухожилий мышц:

(1) *m. extensor digiti I–II* ((рис. 5.7). Это глубокая мышца и экстензоры этих двух пальцев у *Mephitis* объединены, разделяясь только в дистальной части, на два отдельных дистальных сухожилий.

(2) *m. flexor carpi ulnaris* (дистально заканчивается над латеральной поверхностью *os unciform* и далее крепится широким сухожилием на латеральной поверхности проксимального эпифиза *mtc V*. Проксимально мышца крепится к медиальной поверхности локтевой кости (рис. 5.6, 5.7).

Необходимо уточнить, что *m. flexor carpi ulnaris* фасциально соединяется даже в своей дистальной части с *m. adductor digiti V*. В дистальной части апоневроз *m. flexor carpi ulnaris* разделяется на две ветви: латеральная крепится к *mtc V*, а медиальная крепится к проксимальному эпифизу *mtc IV*. Сокращение *m. flexor carpi ulnaris* (рис. 5.7) приводит к аддукции автоподия (передней стопы). Это было установлено методом биомеханического моделирования на трупном материале. На эту функцию мышцы также косвенно указывало достаточно плотное соединение этой мышцы с *m. adductor digiti V*.

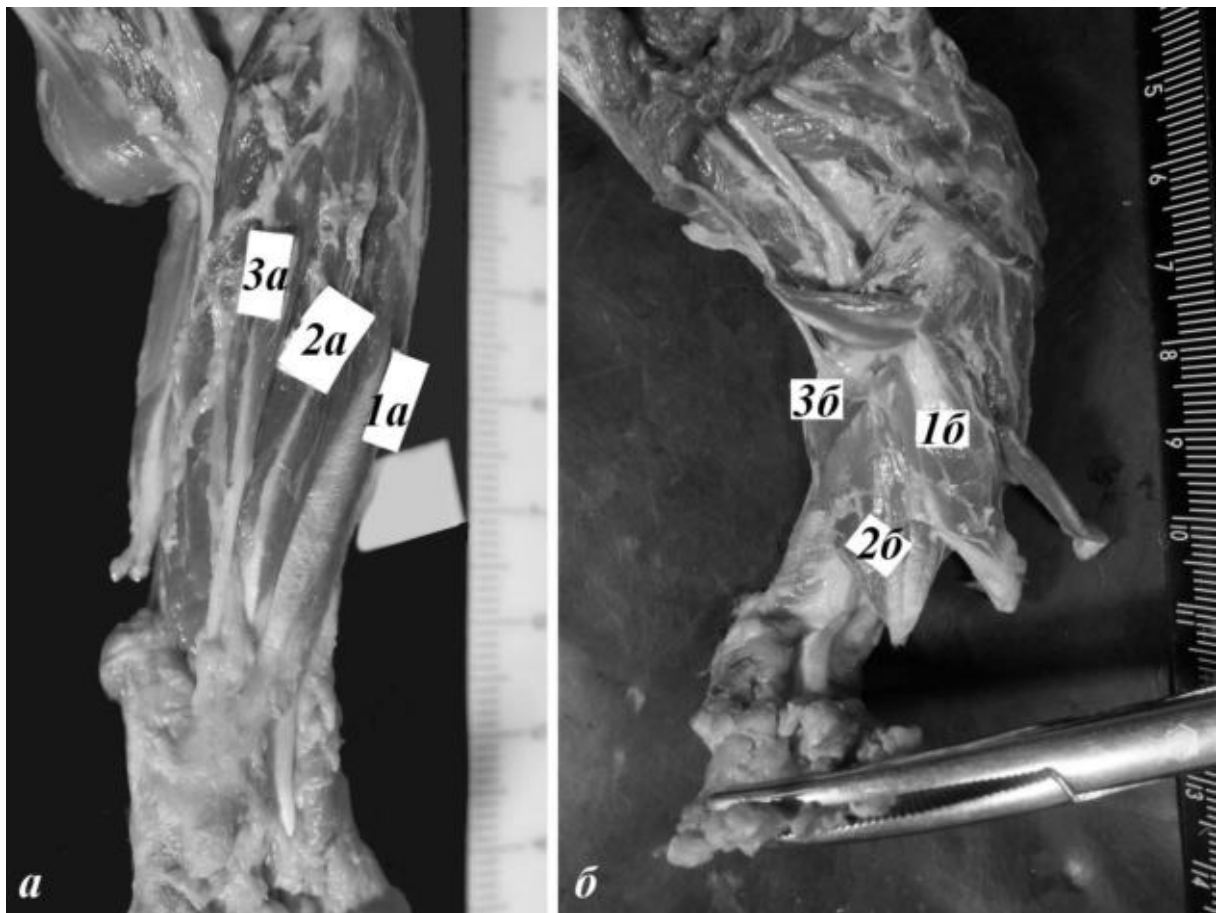


Рис. 5.5. Последовательные стадии препаровки мышцы медиальной поверхности предплечья полосатого скунса (*Mephitis mephitis* (Schreber, 1776)): *a* – первая стадия; *б* – вторая стадия. Обозначения: *1a* – *m. flexor digitorum I*; *2a* – *m. flexor digitorum superficialis*; *3a* – *m. flexor carpi radialis*; *1б* – *m. flexor digitorum superficialis*; *2б* – *m. flexor digitorum profundus*; *3б* – *m. pronator teres*.

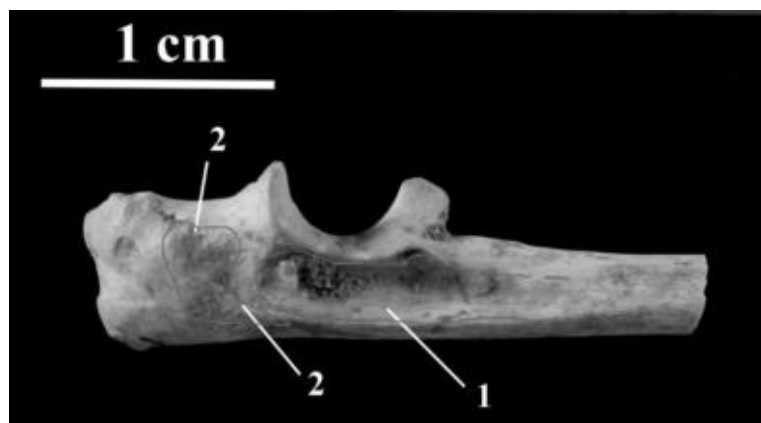


Рис. 5.6. Проксимальная часть левой локтевой кости *Promephitis maeotica* Alexejew, 1915 (экз. ПИН, № 355/119), вид с медиальной стороны. Цифрами обозначены места проксимальных креплений мышц: 1 – *m. flexor digitorum profundus*; 2 – *m. flexor carpi ulnaris*.

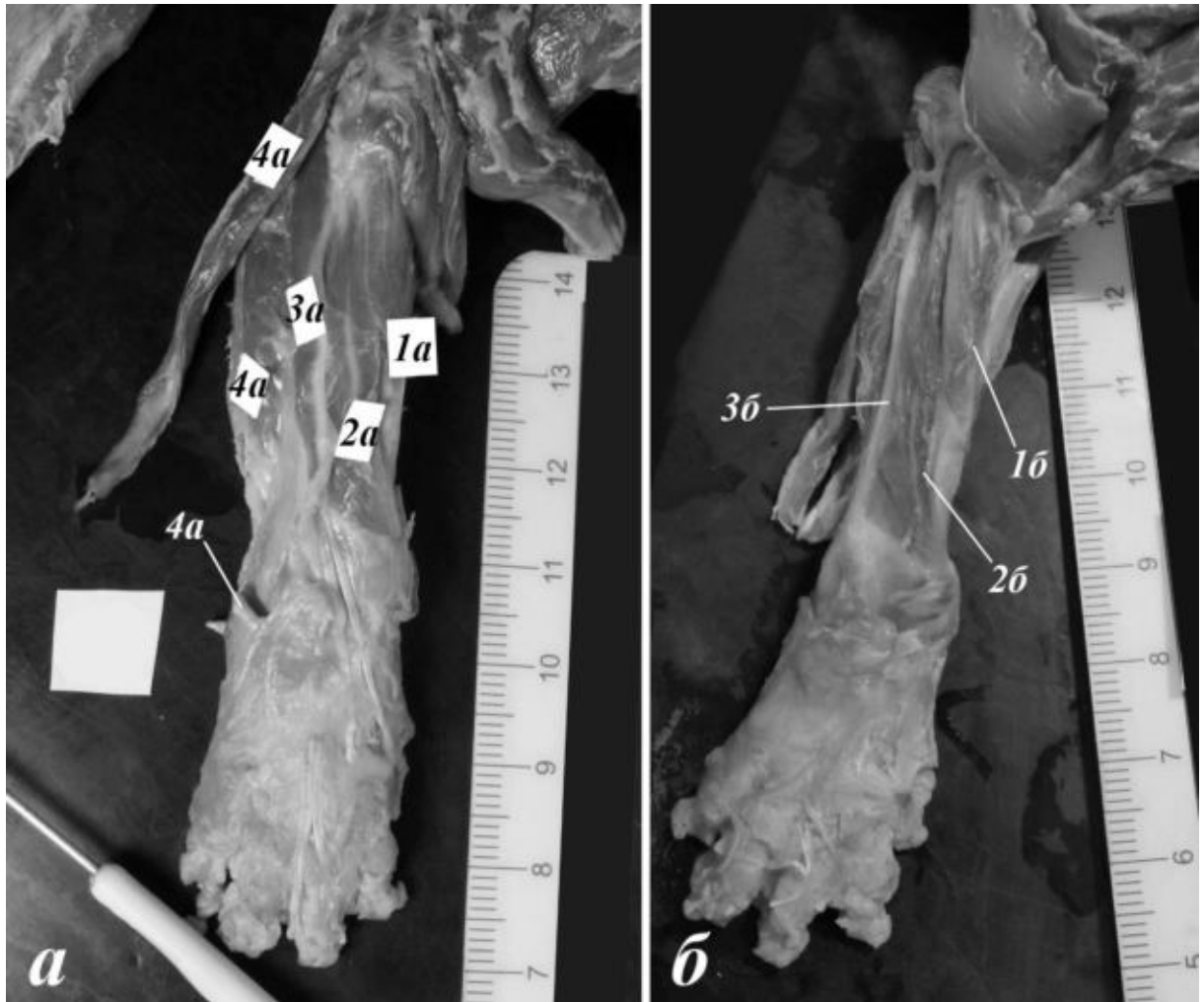


Рис. 5.7. Строение мышц предплечья полосатого скунса (*Mephitis mephitis* (Schreber, 1776)): *a* – поверхностный слой мышц; *б* – глубокий слой мышц. Обозначения: *1a* – *m. brachioradialis* (= *m. supinator longus*), с латеральной стороны плотно срастается с *m. abductor digiti I*; *2a* – *m. abductor digiti I*; *3a* – *m. extensor digiti I–II* (глубокие мышцы) – дистальное сухожилие этой глубокой мышцы проходит между двумя латеральными выростами дистального эпифиза лучевой кости (*os radius*); *4a* – *m. extensor carpi ulnaris*; *5a* – *m. flexor carpi ulnaris*; *1б* – *m. supinator*; *2б* – *m. abductor digiti I*; *3б* – *m. extensor digiti I–II*.

О большом объеме *m. flexor carpi ulnaris* у *Promephitis* говорит значительный размер области локтевого бугра (он больше, чем у *Mephitis*), где крепится проксимальный апоневроз мышцы.

Отмечается высокая специализация локтевого разгибателя запястья (*m. extensor carpi ulnaris*; рис. 5.8). Дистально брюшко мышцы заканчивается мощным широким дистальным сухожилием, которое дистально выходит на латеральную поверхность *mtc V*. В дистальной части конечное сухожилие (апоневроз) фасциально соединяется *m. adductor digiti V* и соединяется с гороховидной костью (*os pisiformis*). Дистальное сухожилие мышцы дистально разделяется на 2

ветви. Медиальная ветвь заканчивается на проксимальном эпифизе mtc IV. Биомеханическое моделирование движения мышцы при продольном натяжении показало, что ее сокращение приводит к абдукции лучезапястного сустава и всего автоподия (стопы) передней конечности.



Рис. 5.8. Мышцы предплечья полосатого сунса (*Mephitis mephitis* (Schreber, 1776)): 1 – *m. extensor carpi ulnaris*.

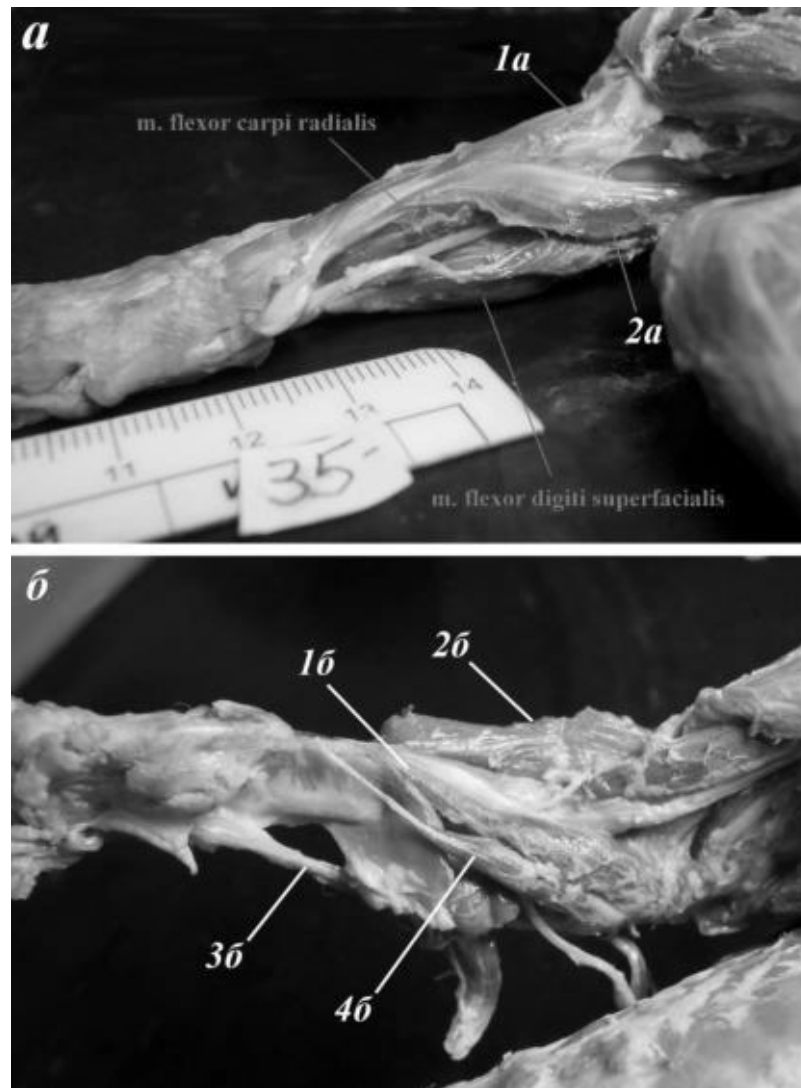


Рис. 5.9. Мышцы медиальной поверхности предплечья полосатого скунса (*Mephitis mephitis* (Schreber, 1776)): *a* – мышцы медиальной поверхности предплечья, поверхностный слой; *б* – мышцы медиокаудальной поверхности предплечья, глубокий слой. Обозначения: *1a* – m. brachioradialis (= m. supinator longus); *2a* – m. pronator teres; *1б* – m. pronator teres; *2б* – m. extensor carpi radialis; *3б* – m. flexor carpi ulnaris; *4б* – m. flexor digiti profundus; пронатор и супинатор расположены по разные стороны приостренного гребня диафиза лучевой кости.

У современного *Mephitis* сгибатели пальцев очень хорошо развиты. Брюшки мышц массивны, их дистальные сухожилия мощные (рис. 5.5, 5.9).

Функция продольных гребней дистального эпифиза лучевой кости заключается также в механическом разделении апоневрозом мышц-антагонистов: на медиальной поверхности предплечья m. brachioradialis (m. supinator longus) с медиальной стороны прилегает к месту крепления m. pronator teres. Однако дистальные сухожилия этих мышц антогонистов (пронатора

и супинатора) располагаются по разные стороны медиального гребня на дистальном эпифизе (рис. 5.6, 5.7).

5.3. Особенности суставного соединения локтевая кость–запястье

Обращает на себя внимание морфологические особенности дистального эпифиза локтевой кости у *Promephitis qinensis* (верхний миоцен Тувы). Строение карпальных костей *Mephitis* неизвестно, однако строение локтевой кости указывает на выраженную специализацию этого сустава (рис. 5.10).

Прежде всего, обращает на себя внимание крайне массивный, шарообразный и крупный, относительно диаметра диафиза кости, шиловидный отросток (proc. styloideus), и хорошо выраженные circumferentia articularis (для соединения с дистальной частью лучевой кости) и межкостный гребень (margo interosseous).

Шарообразная массивная форма шиловидного отростка указывает на два обстоятельства: высокие нагрузки в этой зоне кости и на высокую подвижность в этом суставе. На основании визуального определения формы сустава можно заключить, что подвижность по флексии–экстензии в лучезапястном суставе, по дорсовентральной оси у *Promephitis* было заметно выше, чем у современных полосатого скунса (*Mephitis*) или европейского барсука (*Meles meles*; рис. 5.10). Точное определение подвижности в лучезапястном суставе без целого тела животного всегда затруднено в связи со сложным устройством этого соединения, состоящего из массы суставных поверхностей (Yalden, 1970). По этой причине в этом разделе приведена визуальная оценка подвижности в лучезапястном суставе исходя из геометрии шиловидного отростка локтевой кости.



Рис. 5.10. Морфология дистального эпифиза локтевой кости (os ulna): *а* - современный полосатый скунс *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776), экз. ЗММУ, № S-69439; *б* - *Promephitis qinensis*, экз. № 5126/248 (Россия, Тува, Таралык-Чер; поздний миоцен); *в* - современный европейский барсук *Meles meles* (Linnaeus, 1758), экз. ЗММУ, № S-6328. Обозначения: 1 – шиловидный отросток (proc. styloideus); 2 – circumferentia articularis; 3 – межкостный гребень (margo interosseous); изображение дистального эпифиза локтевой кости европейского барсука приведено к размеру костей представителей Mephitidae для удобства сравнительного анализа; у представителя *Promephitis* обращает на себя внимание крайне массивный, шарообразный и крупный, относительно диаметра диафиза кости, шиловидный отросток (proc. styloideus), хорошо выраженная суставная окружность (circumferentia articularis) и сильно развитый межкостный гребень (margo interosseous).

При этом медиальное смещение отростка и его суставной поверхности указывает на большую подвижность кисти животного в медиальном направлении (флексия в соединении ulna–scapholunatum).

Глубокие желобки дистального эпифиза лучевой кости, рельеф ее диафиза, мощное развитие олекранона (локтевого бугра: место крепления *m. flexor carpi ulnaris*, *m. pronator teres* – проксимально крепится к каудальной поверхности олекранона; *m. triceps brachii*) локтевой кости указывают на специализацию мышц предплечья (Рис. 5.1). Кроме того, по рельефу дистальных отделов локтевой и лучевой костей установлена высокая степень специализации лучезапястного сустава и мышц предплечья.

Глубокие, хорошо оформленные латеральный и медиальный желобки на латеральной поверхности дистального эпифиза лучевой кости указывают на высокие нагрузки в зоне лучезапястного сустава, которые возникали при рытье. Очевидно, что предохраняющего действия лучезапястных ретинакулярных связок недостаточно, чтобы избежать травм, возникающих при рытье твердых грунтов. Адаптации к таким нагрузкам заключаются не только в укреплении ретинакулярных связок, но и в развитии рельефа дистального эпифиза лучевой кости. Глубокие желобки, разделенные костными выступами, обеспечивают надежную фиксацию положения дистальных апоневрозов экстензоров и флексоров лучевого сустава, предохраняют эти элементы от травм и растяжений. Рельеф дистального эпифиза лучевой кости сильно выражен у роющих животных (например, у *Rodentia* и *Carnivora* с роющей специализацией конечностей) в отличие от животных, ведущих древесный и полудревесный образ жизни (*Martes*, *Dasyurus*, *Sciurus*, древесные представители *Erethizontidae*, *Primates*). Вероятно, при древолазании нагрузки на лучезапястный сустав ниже ввиду отсутствия сопротивления плотного грунта. Фиксация дистальных апоневрозов мышц предплечья предположительно не является критически важным фактором для обеспечения эффективности такого передвижения. Возможность небольшой подвижности дистальных сухожилий указанных мышц может оказаться адаптивной для перемещения в кронах деревьев.

5.4. Особенности морфологии области голеностопа

Пяточная кость (*os calcaneus*) *Promephitis qinensis* из верхнего миоцена Тувы (экз. ПИН, № 5126/234) массивнее пяточной кости современного полосатого скунса, пяточный бугор (*tuber calcanei*) имеет очень короткий и массивный стебель (рис. 5.11). Это указывает на силовое направление специализации голеностопного сустава. Можно заключить, что флексоро-

экстензорные движения в этом суставе происходили под воздействием довольно больших нагрузок.



Рис. 5.11. Пяточная (os calcaneus) и таранная кости (os talus; левой конечности) представителей Mepitidae в анатомическом порядке (вид с медиальной стороны): *a* – полосатый сунс *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776), экз. ЗММУ, № S-69439; *б* – *Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004 (Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен), экз. ПИН, № 5126/234.

В строении сустава между головкой таранной (capitis tali) и ладьевидной костей (os naviculare) обращает на себя внимание контрастные различия в форме первой между *Promephitis qinensis* (верхний миоцен Тувы) и *Mephitis*. В антериорной (волярной) проекции головка таранной кости у *P. qinensis* имеет полусферическую форму, у *M. mephitis* поверхность головки, обращенная к ладьевидной кости, имеет уплощенную форму (рис. 5.12). Такое отличие указывает на то, что в этом суставном сочленении у *P. qinensis* существовала увеличенная подвижность в латеромедиальном направлении по сравнению с *M. mephitis*. Следует отметить, что у *Conepatus* форма суставной поверхности головки астрагала ближе к *P. qinensis*, чем к *M. mephitis*: подвижность в этом суставном сочленении у *Conepatus* была ближе к подвижности у *M. mephitis*.



Рис. 5.12. Левые таранные кости (os talus) представителей Meritidae (вид с волярной стороны): *a* – *Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004, экз. ПИН, № 5126/234 (Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен); *б* – восточномексиканский скунс *Conepatus leuconotus* (Lichtenstein, 1832), экз. ИПЭЭ, № 3032; *в* – полосатый скунс (*Mephitis mephitis* (Schreber, 1776)), экз. ЗММУ, № S-69439.

Блок таранной кости (trochlea tali) у *P. qinensis* имеет выраженный, достаточно глубокий желобок. У современного *M. mephitis* поверхность блока таранной кости гладкая – продольный антеропостериорный желобок отсутствует (рис. 5.13). Развитие желобка свидетельствует о преобладающих антеропостериорных движениях в голеностопном суставе. Более того, такая особенность анатомического строения указывает на преобладание в этом суставе движений характера флексии-экстензии. Движения ротационного характера в этом суставе у *P. qinensis* были ограничены. В противоположность *P. qinensis*, у современного полосатого скунса (*M. mephitis*), в связи с отсутствием желобка на блоке таранной кости, движения флексии-экстензии и ротации в голеностопном суставе были равновозможными. Развитие продольного желобка блока таранной кости у *P. qinensis* указывает на более высокую степень курсориальной адаптации по сравнению с *M. mephitis*.

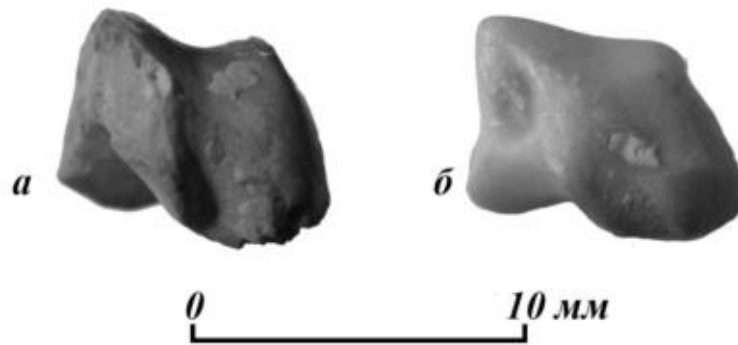


Рис. 5.13. Таранная кость (левой конечности) представителей Meritidae (вид с каудальной стороны): *a* – *Promephitis qinensis* Wang et Qiu, 2004 (Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен; желобок катушки таранной кости хорошо выражен); *б* – Полосатый сунс *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776), экз. ЗММУ, № S-69439 (желобок блока таранной кости не развит).

Таким образом, можно заключить, что особенность специализации дистального отдела задней конечности *Promephitis* заключается в двух направлениях развития, отличающих их современных представителей *Mephitis*:

- увеличенная подвижность в сочленении таранной и ладьевидной костей (за счет полусферической формы головки таранной кости (trochlea tali distalis);
- ограниченная флексорная (в латеральном и медиальном направлениях) подвижность конечности в голеностопном суставе (в сочленении большой берцовой и таранной костей).

Первая особенность специализации (в подвижности автоподия задней конечности) у *Promephitis* может придавать определенное преимущество при роющей деятельности животного: создавать определенную свободу в зачерпывании грунта задними стопами задних конечностей. Вторая особенность представляет животному преимущество в более концентрированном направленном движении автоподией в сагиттальной плоскости при экстензии в голеностопе – такие анатомические особенности позволяют увеличить эффективность броска грунта задними конечностями при рытье нор.

Глава 6. Филогения *Promephitis*

Филогения группы остается предметом дискуссий и до настоящего времени реконструируется с определенными трудностями. Редкие находки *Promephitis* представлены неравномерно на территории ареала. Их наибольшая концентрация отмечается для Балканского региона, Испании и Китая. Некоторые виды известны только по находкам изолированных зубов и фрагментам нижних челюстей (*P. alexejewi*, *P. pristinidens*). Такая фрагментарность ископаемых остатков существенно затрудняет интерпретацию морфологических признаков и реконструкцию эволюционных связей внутри группы.

В этом исследовании было выполнено подробное изучение изменчивости зубной системы у *P. lartetii* и *P. qinensis*. Эти данные составляют основу для более детального обсуждения развития зубной системы в филогенезе группы. Ниже рассматриваются морфологические признаки, которые имеют значение для реконструкции филогении и уточнения систематического положения отдельных таксонов. Особое внимание уделено признакам строения зубов, которые обычно рассматриваются как наиболее информативные для установления филогенетических связей у представителей Mephitidae

В рамках эволюционной истории рода *Promephitis* ранее были выделены несколько общих трендов: общее увеличение размеров черепа, вздутие наружного рельефа лобных костей, редукция заглазничных отростков, увеличение пространства надбарабанного синуса через увеличение сосцевидных отростков, уплощение черепа, удлинение костной трубки наружного слухового прохода, редукция P2 и p2, увеличение массивности задних премоляров, поперечное расширение P4, увеличение парастия и редукция антеролингвального цингулюма M1 (Wang, Qiu, 2004).

В эволюционной истории группы наблюдается уплощение слухового пузыря. Он наиболее выпуклый у *P. parvus* и *P. majori* (рис. 6.1). У *P. lartetii*, *P. maeotica* и *P. qinensis* он наиболее плоский. Совместно с ним наблюдается удлинение трубки наружного слухового прохода. Развитие надбарабанного синуса установлено только косвенно – по расширению сосцевидного отростка. Различие в объеме может достигаться разными путями. Это требует дальнейшего уточнения по мере накопления нового остеологического материала.

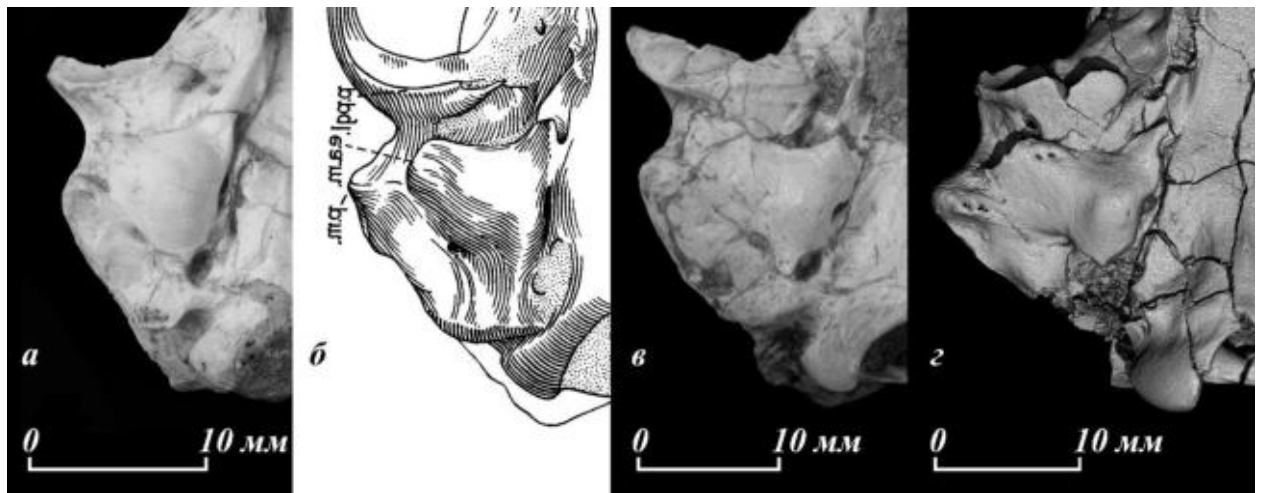


Рис. 6.1. Развитие внешнего строения слуховой области в филогенезе *Promephitis* Gaudry, 1861: *a* – *P. parvus* Wang et Qiu, 2004, экз. IVPP, № V13306 (поздний валлезий – средний туролоий, MN10–12; верхний миоцен, Цзиньчангоу, Китай); *б* – *P. majori* Pilgrim, 1933a, экз. AMNH, № 20585 (средний туролоий, MN12; верхний миоцен; Карьер 1, Самос, Греция; по Pilgrim, 1933a, рис. 4); *в* – *P. lartetii* Gaudry, 1861, экз. IVPP, № V13310 (верхний миоцен; Цяоцзя, Китай); *г* – *P. maeotica* Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1519 (средний туролоий, MN12; верхний миоцен; Новоелизаветовка, Украина).

По результатам анализа строения черепа *Promephitis* колл. ПИН, ЗИН и IVPP, выявлена высокая степень изменчивости ряда видовых диагностических признаков, используемых при построении филогенетических гипотез для рода: развитие парастилия M1, редукция антеролингвального цингулюма M1. Требуется пересмотр характера адаптивности этих признаков.

На основании выделенных ранее (Wang, Qiu, 2004) и установленных в этом исследовании трендов выделяются следующие крупные эволюционные этапы *Promephitis* внутри общего направления (см. табл. 6.1).

Внутри этапов наблюдаются различия в степени развития комплексных признаков. Наиболее изменчив характер развития признаков стилиярной полки. Среди известных форм эволюционных этапов II и III выделяется два крупных направления по организации комплекса интегрального режущего гребня P4–M1 (рис. 6.2; 6.3). Группа видов II–III-Б (*P. lartetii*, *P. majori*, *P. parvus*) отличается от группы видов II–III-А (*P. alexejewi*, *P. maeotica*, *P. qinensis*) небольшим передним смещением парастилия M1 относительно передней стенки бассейна тригона M1. Это проявляется в появлении легкого вздутия прецингулюма спереди паракона M1. Переднее

смещение парастилья М1 указывает на механическую специализацию переднего лингвального угла интегрального режущего гребня Р4–М1. Подобная структура могла повлиять на разделение адаптивной зоны у поздних *Promephitis* крупного размера из группы Б.

Таблица 6.1. Эволюционные этапы *Promephitis*.

Эволюционные этапы	Таксоны	Краниальные признаки	Зубные признаки
I	<i>P. pristinidens</i> Petter, 1963*	–	Мелкие размеры, узкий выступ протокона Р4, на выступе протокона Р4 развиты два низких бугорка, сильно развитый метастиль М1, очень слабо развитый парастиль М1, слабое развитие передней части неполного буккального цингулюма М1, мелкие цингулярные бугорки стилиарной полки М1, узкая стилиарная полка М1, метаконуль М1 с различимыми границами, узкий бассейн гипокона М1
II	<i>P. majori</i> Pilgrim, 1933a; <i>P. parvus</i> Wang et Qiu, 2004; <i>P. qinensis</i> Wang et Qiu, 2004	Крупные размеры, узкий или широкий череп, вздутые слуховые пузыри, короткая костная трубка наружного слухового прохода	Мелкие–средние размеры, умеренно широкий выступ протокона Р4, редуцированный протокон Р4, умеренно развитый гипокон Р4, умеренно или сильно развитый метастиль М1, слабо развитый парастиль М1, слабое развитие передней части неполного буккального цингулюма М1, цингулярные бугорки стилиарной полки М1 мелкие или с развитым мезостилем, умеренно широкая стилиарная полка М1, редуцированный метаконуль М1, узкий или умеренно широкий бассейн гипокона М1
III	<i>P. alexejewi</i> Schlosser, 1924*; <i>P. lartetii</i> Gaudry, 1861; <i>P. maeotica</i> Alexejew, 1915; <i>P. maxima</i> He et Huang, 1991	Крупные размеры, широкий череп, уплощенные слуховые пузыри, вытянутая костная трубка наружного слухового прохода	Крупные размеры, широкий выступ протокона Р4, редуцированный протокон Р4, сильно развитый гипокон Р4, редуцированный метастиль М1, сильно развитый парастиль М1, умеренно или сильно развитый мезостиль М1, низкий постмезостиль М1, узкая стилиарная полка М1, редуцированный метаконуль М1, широкий бассейн гипокона М1

Примечание: * – черепные остатки неизвестны, принадлежность таксона к эволюционному этапу выделена по зубным признакам

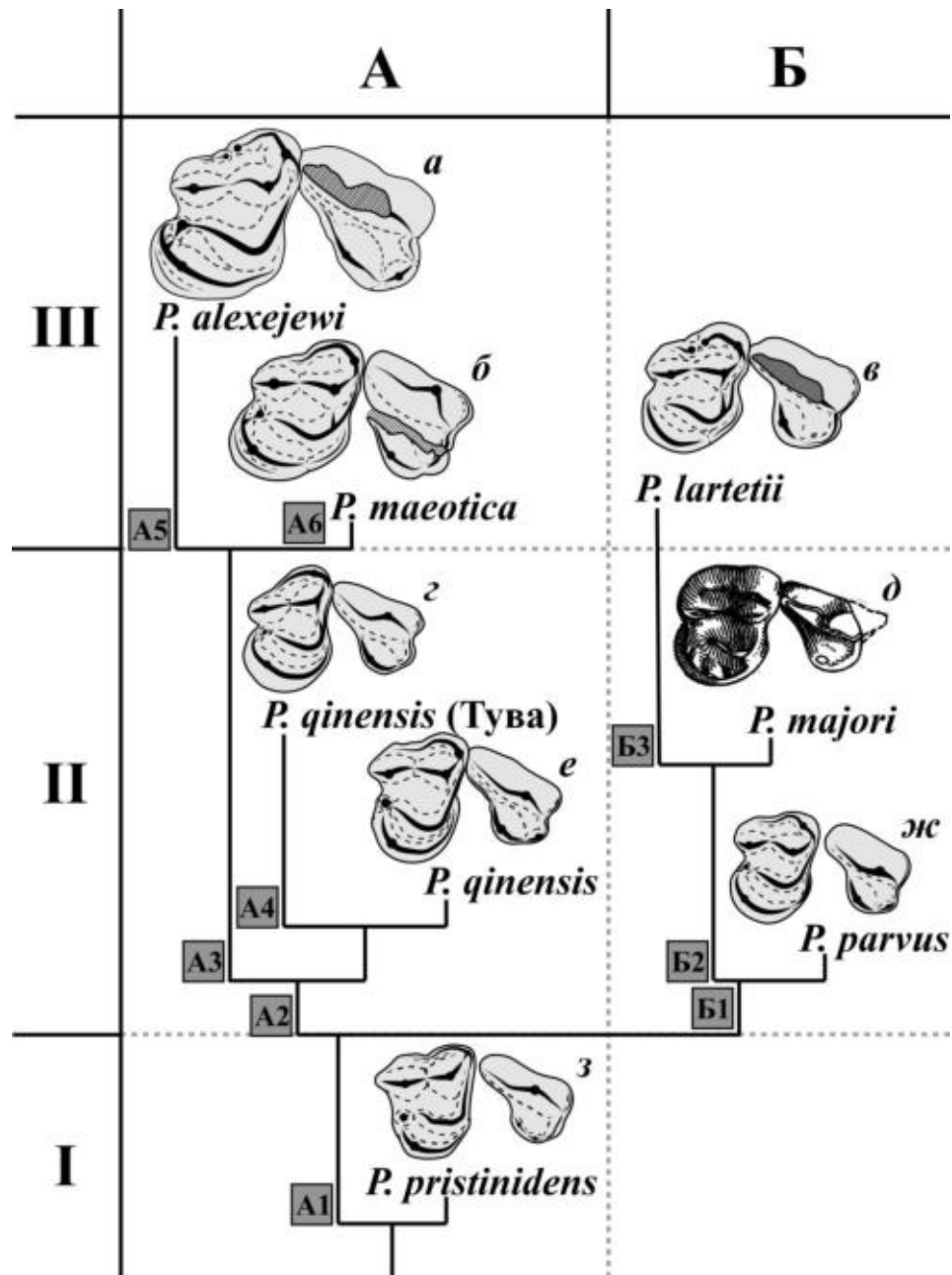


Рис. 6.2. Этапы развития строения P4–M1 в эволюционной истории *Promephitis*: I–III – эволюционные этапы; А, Б – филетические ветви. Обозначения: а – экз. IVPP, № RV45025 (Китай, Юйше; нижний плиоцен; MN 14); б – экз. ПИН, № 355/1519 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; MN 12); в – экз. IVPP, № V13310 (Китай, Шанцзявань; верхний миоцен; MN 11–12); з – экз. ПИН, № 5126/767 (Россия, Таралык-Чер; верхний миоцен; MN 12–13); д – экз. AMNH, № 20585 (верхний миоцен; MN 12; по Pilgrim, 1933a); е – экз. IVPP, № V13311 (Китай, Вандайфулян; верхний миоцен; MN 10); ж – экз. IVPP, № V13307 (Китай, Шаньчжуан; верхний миоцен; верхний MN9 – MN 10); з – экз. IPS, № 1995 (Испания, Виладекавальс; верхний миоцен; MN 10; по Petter, 1963); А1 – сильно развитые гипокон Р4, парастиль М1, гипокон М1, узкая задняя часть стилиарной полки М1, небольшая редукция метастилия М1; А2 – сохранение прямой передней стенки тригона М1;

А3 – крупные размеры черепа и зубов, широкая стилиарная полка М1, сильно развитые парастиль, мезостиль и постмезостиль М1, почти полная редукция метастиля М1, сильно расширенный назад гипокон М1, сильно развитый лингвальный цингулюм М1, широкий р4; А4 – полная редукция задней части неполного буккального цингулюма М1, расширенный назад гипокон М1; А5 – крупные размеры зубов, высокий постцингулюм метакона М1, почти прямое лезвие паракристида m1, сильно развитый энтоконид m1; А6 – округлая форма М1 (сильное буккальное расширение гипокона М1), сильно вздутая передняя часть неполного буккального цингулюма М1, сильно развитый буккальный цингулюм М1; Б1 – смещенный вперед парастиль М1, вздутый прецингулюм спереди паракона М1; Б2 – крупные размеры черепа и зубов, слитный сагиттальный гребень, широкий Р4, вздутый мезостиль М1, сильная редукция метастиля М1, сильно развитый энтоконид m1; Б3 – крупные размеры черепа и зубов, широкий Р4, широкая стилиарная полка М1, сильно развитый парастиль М1, вздутая передняя часть неполного буккального цингулюма М1, расширенный назад гипокон М1, широкий р4; тонкой сплошной линией обозначены границы зубов; толстой сплошной линией обозначены вершины гребней; точками обозначены вершины бугров; пунктирной линией обозначены основания бугров и гребней.

Таким образом, выдвигается альтернативная гипотеза о предтуролийской дивергенции *Promephitis* (предположительно, MN9–10). Она поддерживает возможность более близкого родства *P. qinensis* с *P. alexejewi* и *P. maeotica*, а также *P. parvus* с *P. lartetii* и *P. majori*. Вероятно, эта дивергенция характеризовалась интенсивным видообразованием, поскольку к MN11 на территории Азии (и на Кавказе) уже наблюдалось высокое видовое разнообразие *Promephitis*: мелких (*P. parvus* и *P. qinensis*) и крупных размеров (*P. lartetii* и *P. maeotica*). С высокой вероятностью, территория древнего Китая является центром происхождения большинства известных форм *Promephitis*. Появление находок *P. alexejewi* в MN9 Казахстана требует уточнения. Необходима ревизия сборов *Promephitis* из позднего миоцена этого региона.

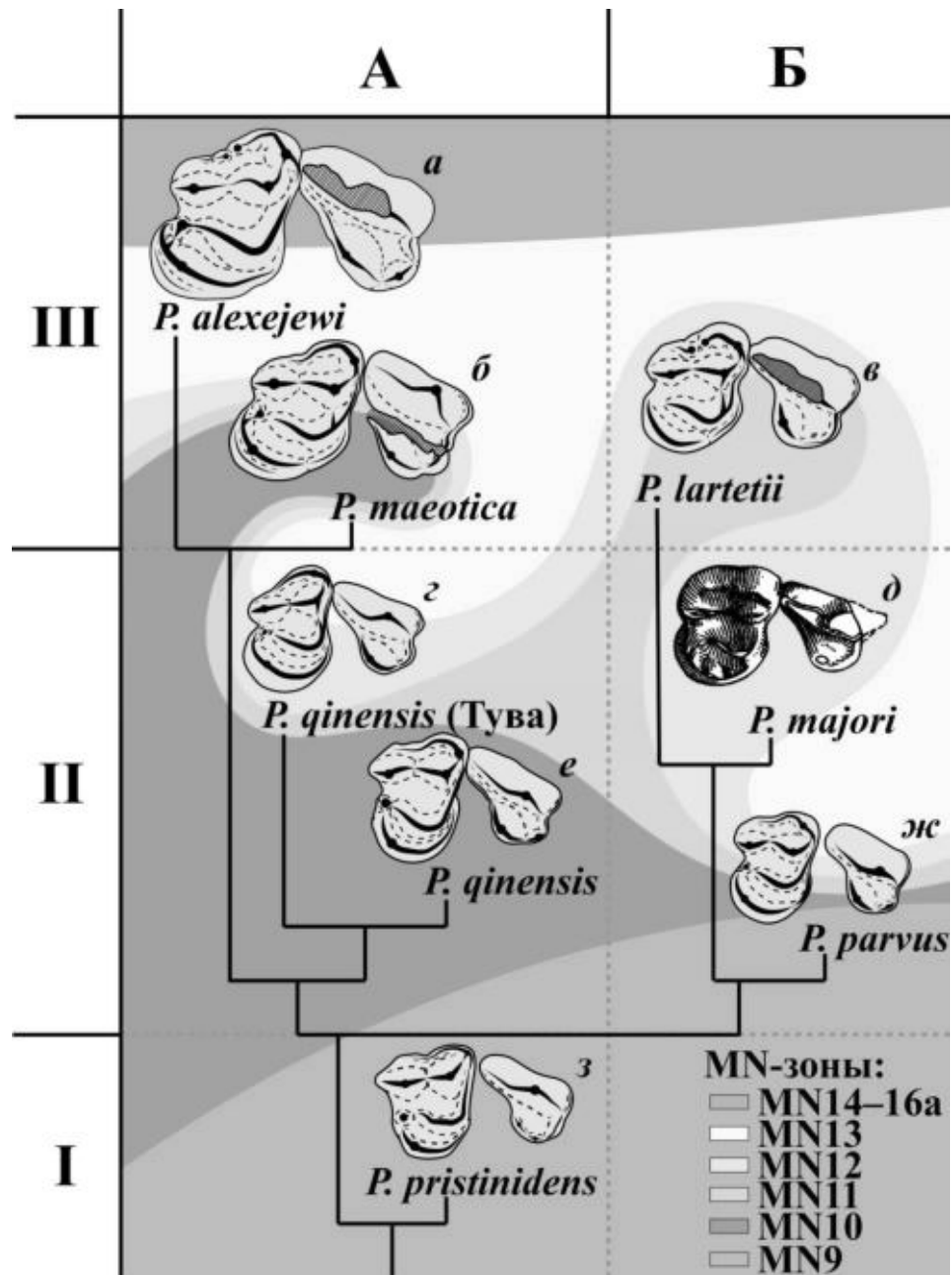


Рис. 6.3. Этапы развития строения M1 в эволюционной истории *Promephitis*: I–III – эволюционные этапы; А, Б – филетические ветви. Обозначения: а – экз. IVPP, № RV45025 (Китай, Юйше; нижний плиоцен; MN 14); б – экз. ПИН, № 355/1519 (Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен; MN 12); в – экз. IVPP, № V13310 (Китай, Шанцзявань; верхний миоцен; MN 11–12); г – экз. ПИН, № 5126/767 (Россия, Таралык-Чер; верхний миоцен; MN 12–13); д – экз. AMNH, № 20585 (верхний миоцен; MN 12; по Pilgrim, 1933a); е – экз. IVPP, № V13311 (Китай, Вандайфулян; верхний миоцен; MN 10); жс – экз. IVPP, № V13307 (Китай, Шаньчжуан; верхний миоцен; верхний MN9 – MN 10); з – экз. IPS, № 1995 (Испания, Виладекавальс; верхний миоцен; MN 10; по Petter, 1963); тонкой сплошной линией обозначены границы зубов; толстой сплошной линией обозначены вершины

гребней; точками обозначены вершины бугров; пунктирной линией обозначены основания бугров и гребней.

В эволюционной истории рода *Promephitis* отмечается тенденция к параллельному развитию плотоядных (анизоморфный плотоядный интегральный режущий гребень; сильно развитые парастиль M1 и передняя часть буккального неполного цингулюма; редукция задней части буккального цингулюма и метастилия M1) и всеядных зубных признаков (сильно развитый бассейн протокона P4; крупный, сильно расширенный назад талон M1; рис. 6.4).

Результаты изучения морфологии височной кости у Mephitidae подтверждают тенденцию к сокращению объемов барабанной полости и надпроходного синуса, а также увеличение объема надбарабанного синуса в филогенезе семейства. Вероятно, развитие надбарабанного синуса у Mephitidae происходило синхронно с редукцией каудальных внутренних барабанных костей. Его адаптивное значение заключалось в компромиссном сохранении общего объема среднего уха при сокращении объема барабанной полости (рис. 4.2.11). Небольшая каудальная внутренняя барабанная кость и небольшое расширение надбарабанного синуса, близкое по объему основной барабанной камере, наблюдаются у скунсов уже в позднем астарации (*Palaeomephitis steinheimensis*; средний миоцен; MN7–8). Редукция надпроходного синуса отмечается довольно поздно в эволюционной истории семейства. Она была характерна для общего предка Mephitini, *Mydaus* и *Promephitis*. Надпроходной синус у ранних Arctoidea, тип Ailuridae является слабоэффективным резонатором с непостоянными объемными характеристиками, поскольку его вентральная поверхность образована мягкой соединительнотканной мембраной. Надбарабанный синус ограничен твердыми костными стенками, имеет постоянный объем и, следовательно, постоянной резонансной частотой. Редукция надпроходного синуса может быть связана с уменьшением влияния его непостоянного резонанса на восприятие звука и функциональной олигомеризацией полостей как расширителей общего объема. Несмотря на низкое различие объемов синусов среднего уха у архаичных представителей семейства (например, *Palaeomephitis steinheimensis*) преимущество развития надбарабанного синуса заключалось в эффективном расширении частотного диапазона проводимости при его акустической изоляции на средних–высоких частотах.

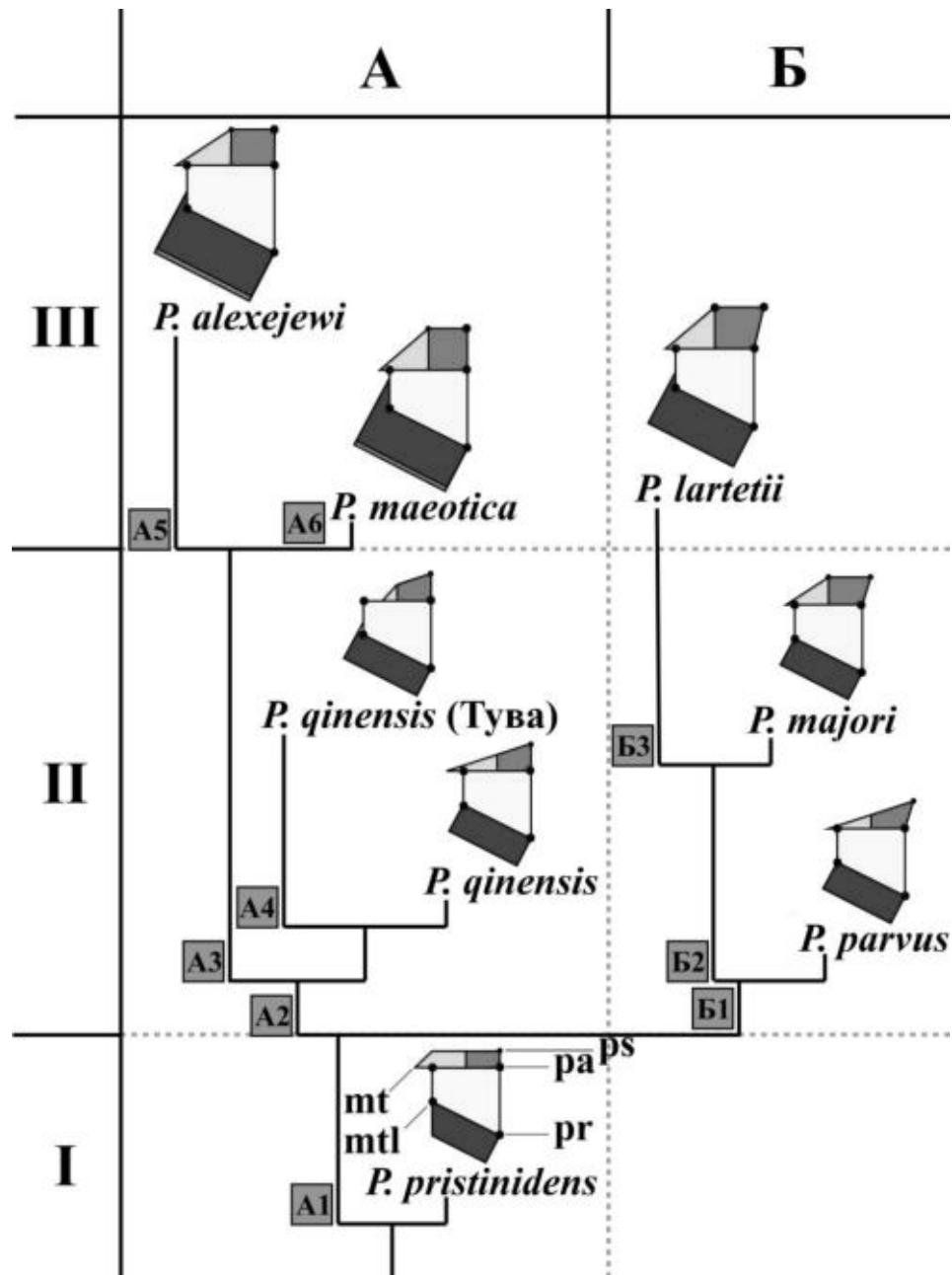


Рис. 6.4. Этапы развития строения M1 в эволюционной истории *Promephitis*: I–III – эволюционные этапы; А, Б – филетические ветви. Обозначения: mt – метакон; mtl – метаконуль; па – паракон; пр – протокон; ps – парастиль; А1 – сильно развитые парастиль, гипокон, узкая задняя часть стилирной полки, небольшая редукция метастилия; А2 – сохранение прямой передней стенки тригона; А3 – крупные размеры, широкая стилирная полка, сильно развитые парастиль, мезостиль и постмезостиль, почти полная редукция метастилия, сильно расширенный назад гипокон, сильно развитый лингвальный цингулюм; А4 – полная редукция задней части неполного буккального цингулюма, расширенный назад гипокон; А5 – крупные размеры зубов, высокий постцингулюм метакона; А6 – округлая форма (сильное буккальное расширение гипокона), сильно вздутая передняя часть неполного буккального цингулюма M1, сильно развитый

буккальный цингулюм M1; B1 – смещенный вперед парастиль, вздутый прецингулюм спереди паракона; B2 – крупные размеры, вздутый мезостиль, сильная редукция метастиля; B3 – крупные размеры широкая стилиарная полка, сильно развитый парастиль, вздутая передняя часть неполного буккального цингулюма, расширенный назад гипокон; тонкой сплошной линией обозначены границы зубов; красным цветом обозначена передняя часть стилиарной полки; зеленым цветом – задняя часть стилиарной полки; желтым цветом – тригон; синим – гипокон; фиолетовым – лингвальный цингулюм.

Полость среднего уха у *Promephitis* контрастно отличается от современных Mephitidae миниатюрной барабанной полостью. Такое состояние является сильно специализированным. От Mephitini его также отличает полная редукция надпроходного синуса. Предковые формы американских скунсов, вероятно, имели небольшой надпроходной синус, закрытый барабанной костью, а также барабанную полость сходного или большего размера. Происхождение Mephitini от *Promephitis* сомнительно.

Синусы среднего уха могли развиваться сходным образом в разных филах Mephitidae. Несмотря на сходство в размерах барабанной полости у изученных представителей семейства, височная кость *Mydaus* отличается архаичным строением: низкий теменной край височной кости (латеральная стенка мозгового отдела черепа более чем на половину состоит из теменной кости); малый размер полости надбарабанного синуса; поверхностное расположение ушной ветви блуждающего нерва в костной арке на вентральной поверхности височной кости. Вероятно, возникновение филогенетической линии *Mydaus* относится к более раннему этапу дивергенции, чем Mephitini и *Promephitis*. Эту гипотезу подтверждают молекулярные исследования, определяющие расхождение линий *Mydaus* и *Mephitis* в раннем миоцене (20 млн л.н.). Редукция надпроходного синуса, сокращение объема барабанной полости и расширение надбарабанного синуса у *Mydaus* могли иметь параллельный характер. Помимо реализации общих эволюционных тенденций, это может быть также обусловлено сходством адаптивной зоны у современных Mephitidae как мелких мезохищников с генерализованными трофическими адаптациями (см. раздел 7.1).

Строение височной кости *Mydaus* имеет симплезиоморфное сходство с *Palaeomephitis steinheimensis* из среднего миоцена Европы в поверхностном расположении ушной ветви блуждающего нерва на вентральной поверхности черепа. Однако *Pal. Steinheimensis*, вероятно, имел более близкое родство с кладой Mephitini–*Promephitis*. На это указывает очень высокий теменной край височной кости, достигающий уровня приблизительно 2/3 высоты черепа.

Изучение внутреннего строения черепа *Palaeomephitis* и новых находок черепного материала *Mephitidae* способны уточнить тенденции изменения признаков основания черепа в филогенезе группы.

Глава 7. Комплексы адаптаций и палеоэкология Mephitidae

7.1. Особенности экологии современных Mephitidae

Современные представители семейства населяют самые различные ландшафты равнин и среднегорий: открытые пространства и малооблесенные районы Нового Света (*Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*), бореальные и экваториальные леса (Forbes, 1879; Jentink, 1895; Dean, 1965; Doty, Dowler, 2006; Kasper et al., 2009). Американские скунсы являются одними из самых широко распространенных хищных животных в Новом Свете (Van Gelder, 1959; Wang, Carranza-Castaneda, 2008). *Mydaus* в Юго-Восточной Азии населяет леса среднегорий (> 2000 м над у.м.) и более низко расположенных территорий (≈ 250 м над у.м.; Forbes, 1879; Jentink, 1895). Для Mephitidae характерна активность в темное время суток. Однако в некоторых регионах (например, Техас, США) отмечается также спорадическая дневная активность (*Conepatus*; Cochran, 2012).

Современные Mephitidae ведут наземный образ жизни. Их конечности обладают средним уровнем специализации к рытью (по сравнению с высокспециализированными конечностями *Meles* и ряда роющих грызунов). Роющая деятельность современных Mephitidae связана с пищедобывающим поведением, а также с устройством подземных жилищ (Crabb, 1948; Nowak, 1991; Travaini et al., 1998; Lareviere, 1998; Smith, 2021). В некоторых регионах современные скунсы не роют подземных убежищ.

Представители Mephitidae роют норы в разнообразных типах грунтов: во влажных бурых лесных почвах и глинисто-суглинистом грунте (Dean, 1965; Doty, Dowler, 2006). Существует мнение, что для скунсов более характерно занятие покинутых нор, вырытых другими животными (*Didelphis*, *Procyon*, *Taxidea*, *Vulpes* и др.; Carroll, 2000). При этом необходимо отметить, что натурных исследований этого аспекта экологии Mephitidae не проводилось, и существующая дискуссия между специалистами строится на теоретических предположениях. Для *M. mephitis* из северных регионов США (штат Монтана) отмечено предпочтение наземных укрытий в весенний–осенний период; в зимний период спячку они проводят в норах. В весенний период норы для укрытий используют только самки – для ухода за потомством (Houseknecht, Tester, 1978).

В более южных широтах (Техас, США) предпочтение подземных жилищ в зимний период наблюдается у мелких *S. putorius*, тогда как более крупные *M. mephitis* не избирательны в выборе жилищ на протяжении всего года (Doty, Dowler, 2006). *Mephitis* и *Spilogale* не имеют постоянных жилых нор и ведут одиночный образ жизни (Doty, Dowler, 2006). При этом у них отмечена

особенность адаптивного группового поведения. Представители этих видов формируют непостоянные группы особей для проведения совместной зимней спячки в норах (Nowak, 1991; Theimer et al., 2017).

Скунсы – всеядные животные. Основу их рациона формируют беспозвоночные (Chelicerata, Crustacea, Gastropoda, Insecta, Myriapoda; Cantú-Salazar et al., 2005), их личинки и яйца. Подчиненное положение в рационе занимают мелкие грызуны (например, Caviidae, Cricetidae, Geomyidae, Muridae, Octodontidae, Sciuridae), насекомоядные (например, Soricidae), зайцеобразные (детеныши), птицы и их яйца, амфибии (например, Salamandroidea) и рептилии (например, Colubridae, Lacertilia), а также растительная пища (Greenwood et al., 1999; Cantú-Salazar et al. 2005; Montalvo et al., 2008; Dragoo, Sheffield, 2009).

Существует мнение, что рацион современного *Conepatus* в наибольшей степени состоит из беспозвоночных по сравнению с рационом представителей *Mephitis* и *Spilogale* (Nowak, 1991; Howard, Marsh, 1982). Среди опознаваемых пищевых фрагментов содержимого желудка 22 особей *Conepatus amazonicus* (Lichtenstein, 1838) из саванн Центральной Бразилии отмечено до 90% остатков беспозвоночных (Machado et al., 2024; Табл. 7.1). Остатки позвоночных составили около 4%. Однако в регионах с более сухим и холодным климатом количество позвоночных в рационе *Conepatus* может сильно увеличиваться даже в летний период. Так, остатки позвоночных составляют около 70% от общей биомассы экскрементов ($n = 89$) у *C. chinga* из остепненных районов андской части Прекордильер, с преобладанием остатков рептилий (почти 40% от общей биомассы); беспозвоночные составляют 26% (Travaini et al., 1998). У *C. chinga* из более влажных районов этого региона доля позвоночных в биомассе экскрементов ниже ($\approx 50\%$), сопоставима с биомассой остатков беспозвоночных (Travaini et al., 1998). Высокое содержание позвоночных в рационе *Conepatus* Прекордильер связывается с обилием Reptilia в местообитании. Земляные черви обычно не учитываются при изучении рациона Mephitini, либо указывается чрезвычайно низкая встречаемость их остатков среди потребляемой пищи (не более 10%; Hamilton, 1936). Тем не менее, для *Conepatus* отмечается наиболее высокая регулярность потребления Annelida. Они встречаются в 30% собранных экскрементов *C. chinga*, населяющих андскую часть Прекордильер (Travaini et al., 1998). Непереваренные части тела земляных червей составляют не более 5% от общей биомассы. Фитофагия у *Conepatus* минимальна. Доля растительных остатков в биомассе желудочно-кишечного тракта и собранных экскрементов не превышает 5% (Travaini et al., 1998; Machado et al., 2024).

Таблица 7.1. Зависимость строения основных элементов зубного ряда от типа диеты у современных представителей Mephitidae.

Таксон	<i>Conepatus</i> (*1, *2, a)	<i>Mephitis</i> (*1, *3, b)	<i>Spilogale</i> (*1, *3, c)
Растительная пища, % (*4)	– / 0–4 / 2	11–79 / 22–86	11–27 / 27–36
Беспозвоночные, %	– / 91–95 / 82	9–61 / 21–92	48–92 / 15–80
Мелкие позвоночные, %	– / 16–46 / 15 (*5)	14–84 / 5–54	46–90 / 42–94 (*6)
Функционально генерализованные типы Р4–М1	Генерализованный с адаптациями к обработке мягкой пищи	Генерализованный с адаптациями к обработке мягкой пищи	Генерализованный с плотоядными адаптациями

Примечание. *1 – проценты встречаемости остатков в экскрементах и содержимом желудков; *2 – встречаемость в весенний–летний период/ осенний–зимний период/ недифференцированные данные по всем сезонам; *3 – встречаемость в весенний–летний период/ осенний–зимний период; *4 – указаны проценты для сочных плодов; *5 – несмотря на низкую встречаемость, они могут составлять большую часть биомассы экскрементов; *6 – для *Spilogale pigmaea* из тропических сухих лесов западного побережья Мексики также отмечается 14–21% встречаемости остатков мелких млекопитающих в сухой сезон (Cantú-Salazar et al., 2005); a – (Travaini et al., 1998; Machado et al., 2024); b – (Hamilton, 1936; Selko, 1937; Cantú-Salazar et al., 2005); c – (Selko, 1937; Crabb, 1941).

Для современных американских Mephitidae отмечается высокая трофическая пластичность (Hamilton, 1936; Kelker, 1937; Selko, 1937; Harris et al., 2025). Предполагается, что для *Conepatus*, *Mephitis* и *Spilogale*, как пищевых оппортунистов, обилие предпочитаемых пищевых объектов не является лимитирующим фактором для распространения (Kelker, 1937; Wong et al., 2018). В регионах с выраженными климатическими сезонами их рацион определяется сезонной доступностью пищи (Hamilton, 1936; Cantú-Salazar et al., 2005; Dragoo, Sheffield, 2009).

Рацион *Mephitis* находится в сильной зависимости от сезонной доступности пищевых ресурсов. Состав потребляемой пищи может претерпевать сильные изменения на протяжении года. При сезонном снижении доступности наиболее предпочитаемых кормовых пищевых объектов (беспозвоночные и сочные плоды), доля позвоночных в сезонном рационе может значительно увеличиться (частота встречаемости в экскрементах в зимний период 31–54%) и даже составить основу сезонного питания (возрастает до 90% в мае; Hamilton, 1936; Табл. 7.1). В летний период сочные плоды растений (14–79% встречаемости в экскрементах; достигает 86% в сентябре) и насекомые (48–89%) становятся объектом регулярного потребления у *M. mephitis* в штате Нью-Йорк, США; доля позвоночных в рационе снижается к августу от 36% до 14% (Hamilton, 1936). С наступлением холодов в октябре происходит переход к зимнему дефициту ресурсов: возрастает доля позвоночных (5–33%), падали (остатков животных, превышающих размеры полосатых скунсов; до 18%) и трав (7–23%). Зимний рацион наименее специфичен. Его основу составляют млекопитающие (31–54%), падаль (18–41%), зерна злаков (10–47%), травы (35–47%); сочные плоды растений являются важной частью зимнего рациона (21–23%). Ранней весной рацион *M. mephitis* еще сохраняет зависимость от пищевых ограничений зимнего периода:

его основу составляют млекопитающие (69–77%; более 80% остатков млекопитающих составляют полевки *Microtus*); встречаемость падали в экскрементах снижается от 35% до 6%. Однако к маю постепенно увеличивается потребление насекомых (14–54%). Для *M. mephitis*, обитающих в луговых сообществах умеренного пояса Северной Америки, во время поиска и кормления беспозвоночными была отмечена высокая частота случаев расхищения наземных гнезд птиц в весенний–летний период гнездования. Встречаемость остатков взрослых птиц и птичьих яиц составила 38–58% от общего числа изученных экскрементов (Vickery et al., 1992; Larivière et al., 2006).

Spilogale характеризуется наиболее плотоядным рационом среди современных Mephitidae. Позвоночные, наряду с членистоногими, формируют основу питания пятнистого скунса. В летний период потребление в пищу членистоногих регулярно (около 90%; Табл. 7.1). Однако со снижением их доступности в осенний период в рационе пятнистого скунса начинают преобладать остатки позвоночных. Фрагменты мелких млекопитающих составляют от 60% до 90% биомассы экскрементов *S. interrupta* в штате Айова (Selko, 1937; Crabb, 1941). Птицы также являются нередким объектом питания (до 25% в осенний период). Растительная пища входит в группу вторичной сезонной пищи. Ее содержание колеблется от 2% до 40% в течение года (Selko, 1937; Crabb, 1941).

Выбор пищевых объектов у Mephitidae также определяется характером нагрузки на пищевые ресурсы в местообитании. В отсутствие крупных хищников и сильной трофической конкуренции, позвоночные являются регулярным объектом питания (до 90%) у островных скунсов *Spilogale gracilis amphiala* Dickey, 1929 (эндемиков о. Санта-Круз; Crooks, Van Vuren, 2005). Доля мелких позвоночных в рационе *S. gracilis amphiala* превышает такую у единственного конкурентного мезохищника (хищное животное, занимающее промежуточный уровень в трофической цепи) острова *Urocyon littoralis* (Baird, 1857) с более пластичным рационом (30% во влажный сезон, 50% в сухой сезон). Во влажный период насекомые являются вторичными пищевыми объектами (60%). Однако в сухой период частота их потребления увеличивается до 75%. Анализ экскрементов показал отсутствие растительной пищи в рационе островных скунсов на протяжении всего года в отличие от представителей рода из континентальной части ареала. Встречаемость растительных остатков с начала лета до конца зимы у *S. interrupta* из центральной части США (штат Айова) колеблется в диапазоне 27–36% (Crabb, 1941). Вероятно, растения являются наименее приоритетным пищевыми объектами при высокой доступности калорийной животной пищи.

Доля млекопитающих преобладает в составе потребляемых в пищу позвоночных животных (Hamilton, 1936; Selko, 1937; Crabb, 1941). За исключением годов со вспышками численности флоридского кролика (*Sylvilagus floridanus* Allen, 1890) в учетных регионах, значительную часть рациона *Mephitis* и *Spilogale* составляли грызуны. Несмотря на слабую плотоядную специализацию зубной системы (см. раздел 4.1.), современные *Mephitis* и *Spilogale* проявляют себя как эффективные миофаги – охотники на мелких грызунов и других мелких млекопитающих. В одном фрагменте экскрементов могут встречаться остатки до трех особей грызунов (Selko, 1937). Однако было отмечено наблюдение более успешной охоты – поимка более пяти мелких грызунов за час одной особью *M. mephitis* (Larivière, 1998). При поедании позвоночных животных для скунсов отмечается потребление скелетных элементов, в том числе черепа (Montalvo et al., 2008). Однако для представителей хищных млекопитающих мелкого размерного класса (Viverridae, Canidae, Mustelidae) потребление голов жертв нетипично (Andrews, Evans, 1983). Для скунсов, как и для других хищников, характерно факультативное падалеядение. При этом для современных Mephitinae характерны особые формы пищевого поведения при поедании падали – подрывание субстрата под трупным материалом (Smith, 2021).

Среди современных Mephitini для *Spilogale* установлено наибольшее содержание мелких млекопитающих в рационе. У остальных представителей сильнее выражена всеядная специализация. Плотоядная специализация *Spilogale* отражается в развитии секториальной (режущей) адаптации зубов. Такая функциональная специализация связана с формированием длинного узкого P4. Длина его превышает длину M1. Паракристид m1 слабо отклонен от парасагиттальной оси. В целом признаки плотоядной специализации в строении зубов современных Mephitini развиты относительно слабо. Секториальная специализация у них ограничена следующими признаками: изоморфный сложный режущий гребень P4–M1; короткие метастиль P4, метастиль M1 и паракристид m1; редуцированный низкоронковый m2. Наименьшее развитие режущих элементов зубной системы наблюдается у *Conepatus*: P4 короче M1; короткий паракристид m1 сильно отклонен лингвально от парасагиттальной оси. В строении его зубов также наблюдается сильное развитие признаков насекомоядной специализации: расширенные талон M1, увеличенный талонид m1.

Существует мнение, что степень развития отдельных зубных признаков для пищевых оппортунистов не существенна (Porowics, 1998). Однако высокую значимость имеет сохранение морфологических преадаптаций к обработке большого разнообразия доступной пищи. Развитие функционально генерализованной зубной системы адаптивно для животных, питающихся мозаично распространенными пищевыми ресурсами с нерегулярными скоплениями, испытывающих сезонные колебания численности и доступности для хищника (Porowics, 1998).

Тем не менее, сильное развитие отдельных зубных признаков способно обеспечить существенные изменения в рационе у пищевых оппортунистов в условиях экологического стресса, при нехватке привычных, основных пищевых объектов.

Примером реализации адаптивной функции служит эффективное распределение пищевых ресурсов между синтопическими *Mephitis mephitis* (разнообразный рацион с обилием растительной пищи, членистоногих и редким потреблением позвоночных) и *Spilogale interrupta* Rafinesque, 1820 (более активное потребление в пищу мелких позвоночных; менее частое питание членистоногими и растительной пищей) в осенний–зимний период (Selko, 1937). Зубная система изученного *Mephitis mephitis* функционально генерализованная (короткий и массивный P4, массивный M1 с развитым гипоконом); в рационе преобладает растительная пища, членистоногие; потребление позвоночных редкое. *Spilogale putorius* имеет более развитые секториальные признаки в строении P4-M1 и m1: P4 длиннее M1, узкий; M1 имеет сильно развитый метастиль, короткую постпротокристу; m1 более узкий, с относительно прямым паракристидом. Для *Spilogale* установлено большее количество позвоночных в рационе (частота потребления составляет до 90%; Selko, 1937; Crabb, 1941; Crooks, Van Vuren, 1995). Функциональные адаптации зубной системы обеспечивают возможность эффективного распределения пищевых ресурсов между синтопическими *Mephitis* и *Spilogale* при снижении доступности приоритетных пищевых объектов (Selko, 1937).

Зубные признаки *Mydaus* имеют менее выраженную плотоядную специализацию, чем таковые у современных Mephitini (см. раздел 4.1.). Рацион у *Mydaus* исследован слабо. Предполагается, что он состоит преимущественно из почвенных беспозвоночных с мягкими покровами: предпочитаемыми пищевыми объектами являются крупные земляные черви (*Oligochaeta*) и личинки насекомых (вермифагия; Davis, 1961; Samejima et al., 2016). В отличие от современных американских скунсов, распространение *Mydaus* в большей степени определено обилием приоритетных пищевых объектов.

Низкая степень пластичности рациона вонючих барсуков подчеркивает направление их пищевой специализации. Тем не менее, предполагается, что слабые режущие и сильные давящие адаптации P4–M1 и m1 у *Mydaus* (см. раздел 4.1.) слабо влияют на пищевое поведение и обеспечивает слабую механическую обработку тканей потребляемых беспозвоночных с мягкими покровами (Porowics, 1998). Неповрежденные фрагменты тел червей, извлеченные из желудка особи *Mydaus javanensis*, пойманной на лесной вырубке в заповеднике Сапагайя, Малайзия, имели длину от 45 до 90 мм (Davis, 1961). Низкая функциональная значимость сложности строения заклыковых зубов характерна для специализированных вермифагов (Charles et al.,

2013). Среди признаков зубной специализации в вермифагии у *Mydaus* выделяются малые размеры P4–M1 и упрощение строения m1. Это соответствует первому этапу специализации в вермифагии (Charles et al., 2013).

Несмотря на упрощение строения заклыковых зубов в ходе специализации в вермифагии, исходные состояния некоторых признаков, вероятно, сохранили свою специализацию. Например, заклыковые зубы мелкозубого мунго *Eupleres goudotii* Doyère, 1835 (Carnivora, Eupleridae), как и весь его челюстной аппарат, в состоянии глубокой червеядной специализации (мелкие размеры зубов, редукция P1/p1, крупные межзубные диастемы между передними премолярами P2–P3/p2–p4) сохраняют структуру интегрального режущего гребня P4–M2 (подобную большинству Eulipotyphla; Porowics, 1998). Вероятно, строение интегрального гребня P4–M1 у ближайших предковых неспециализированных червеядных форм *Mydaus* уже имело состояние, слабо адаптированное к плотоядности и насекомоядности, в отличие от современных Mephitidae и *Promephitis*.

Процесс реализации пищедобывающего поведения скунсов можно охарактеризовать как продолжительный период слабо разделенных во времени пищедобывательных циклов, состоящих из эпизодов активного поискового поведения, охотничьего поведения с активной роющей деятельностью, а также поедания пищи (Kasper et al., 2009). Длительность пищедобывательного поведения может составлять почти весь период суточной активности. Однако пищедобывательный период с циклами успешных эпизодов мышкования может закончиться нехарактерно ранним снижением активности (Lareviere, 1998). Очевидно, что снижение активности связано с уровнем насыщения животного высококалорийной мясной пищей. Далее к эпизоду пищевого поведения скунсов будет применен термин “фуражирование”.

Специализация слуха хищника в существенной степени определяет поиск и локализацию приоритетных для него пищевых объектов по производимым ими звукам (Siemers, Güttinger, 2006; Goerlitz, Siemers, 2007). Наряду с комплексом адаптаций обонятельного анализатора, эффективное восприятие вокализации пищевых объектов и производимых ими субстратных шумов потенциально оказывает сильное влияние на охотничье поведение скунсов как мелких хищных животных с низкой остротой зрения (Johnson-Ulrich et al., 2017).

Звуки средних–высоких частот преимущественно имеют биофоническую природу (Eldridge, Kiefer, 2018). Специализация слуха животных к чувствительности в таком частотном диапазоне является адаптацией к эффективной внутривидовой вокальной коммуникации с использованием частот, недоступных для восприятия хищниками (Ehret, 1983; Gall et al., 2012; Wannaprasert, Jeffery, 2015). Она характерна для грызунов и насекомоядных. Представители

Soricidae (Eulipotyphla) используют в вокальной сигнализации звуки с пиками наибольшей волновой амплитуды в диапазоне 8.5–27.4 КГц (Константинов и др., 1987). Для представителей Rodentia характерны разнообразные звуковые сигналы в широком диапазоне до 60 КГц. Предположительно, для социальных и эусоциальных грызунов, ведущих норный и специализированный подземный образ жизни, более характерно использование вокальной коммуникации, чем низкочастотной сейсмической (Narins et al., 1992). Вокальные сигналы у мелких млекопитающих указывают на локальные сгущения их численности, соответствующие большим социальным группам или небольшим ассоциациям, например, самок с потомством. Амплитудные максимумы вокальных сигналов ювенильных особей *Mus musculus* Linnaeus, 1758 наблюдаются в диапазоне 40–50 КГц (Ehret, 1983). Специализация чувствительности слуха к высоким частотам у представителей Carnivora является адаптацией к восприятию вокальных сигналов добычи и характеризует животных как миофагов (Powell, Zielinski, 1989; Ewer, 1998; Hemilä et al., 1995). Крупные хищные животные слабо восприимчивы к звукам в диапазоне высокочастотных колебаний (Ewer, 1998; Frommolt, 1999).

Конвергентное развитие сходных профилей остроты слуха на высоких частотах у миофагов и их добычи отражается в сходной степени развитии функционально значимых признаков строения среднего уха. Малые размеры барабанной полости у *Mustela* ($V_{TC} < 0.06\text{--}0.16\text{ см}^3$; $n = 2$) и представителей современных Mephitidae ($V_{TC} = 0.07\text{--}0.1\text{ см}^3$; $n = 9$) близки к размерам у некоторых мелких Rodentia: *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839) ($V_{TC} = 0.04\text{ см}^3$; Zvillenber et al., 1981), *Mus musculus* Linnaeus, 1758 ($V_{TC} = 0.05\text{ см}^3$; Rosowski, 1994), *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) ($V_{TC} = 0.08\text{ см}^3$; Rosowski, 1994).

Чувствительность к сейсмическим сигналам у позвоночных связана с эффективностью инерционной костной передачи. Ее развитие характерно только для сильно специализированных роющих мелких насекомоядных или растительноядных животных, проводящих большую часть времени в норах (Rado et al., 1998; Mason, 1998, 2006; Mason, Narins, 2001). Развитие инерционной передачи сейсмических колебаний структурами среднего уха накладывает сильные ограничения на восприятие звука из свободного звукового поля воздушной среды (например, непропорционально сильное увеличение молоточка у Chrysochloridae; Mason, Narins, 2001). Специализация на таком типе восприятия колебаний неэффективна для энергетического бюджета хищных животных мелкого–среднего размерного класса с высокой двигательной активностью, поскольку целевые сейсмические биофонические стимулы (возмущение грунта при передвижении пищевого объекта или звуки сейсмической коммуникации потенциальной добычи) зачастую указывают на деятельность пищевых объектов с сильно разреженной плотностью на поисковой территории. Строение среднего уха у Mephitidae, как и других

представителей Musteloidea, показывает слабую специализацию в инерционном проведении сейсмических сигналов. Слуховые косточки у современных представителей обладают очень низкой массой и слабыми различиями в пропорциях между отдельными звеньями цепи. При передаче колебаний вибрирующей каменистой костью вся цепь приходит в почти синхронное движение с ней.

Специализация к обнаружению передвижения добычи на поверхности субстрата у Mephitidae достигается путем расширения нижней границы частотной чувствительности слуха к звукам свободного поля воздушной среды (Goerlitz et al., 2008). Развитие этой функции определяется такими факторами среды как механические (акустические) свойства грунтов и насыщенность их дневной поверхности сухими остатками органики. Насекомые-герпетобионты (обитатели поверхности почвы и толщи подстилки) при перемещении по влажному субстрату производят шум в приблизительном диапазоне частот наибольшей громкости (20–30 Дб) от 0 КГц до 15 КГц. При возмущении сухого почвенного субстрата конечностями насекомых производятся более громкие шумы, чем при возмущении влажного (частота наибольшей амплитуды колебаний 40–60 Дб; Goerlitz et al., 2008). Однако наиболее существенное влияние на амплитуду производимых колебаний имеет объем и площадь отдельных частиц субстрата, способных к изолированному колебанию при возмущении. Например, наиболее громкие звуки были отмечены при возмущении сухих листьев из лесной подстилки (до 70 Дб; Goerlitz et al., 2008). Перемещения насекомых по такому субстрату создают звуки в приблизительном диапазоне частот наибольшей громкости (10–65 Дб) от 0 КГц до 20 КГц. Возмущения почвенного субстрата оказываются слышными на более дальних дистанциях в биотопах засушливых открытых ландшафтов с почвенным покрытием из травянистого войлока и широколиственных листопадных лесах с мощным слоем лесной подстилки при прочих равных условиях. Также на громкость произведенного звука влияет масса объекта, совершающего движение по субстрату (Siemers, Güttinger, 2006; Goerlitz, Siemers, 2007). Перемещение рептилий, птиц и мелких млекопитающих может быть обнаружено на более дальних дистанциях, чем перемещение герпетобионтных беспозвоночных.

Следующая из морфофункциональной реконструкции (см. раздел 4.2.2) специализация чувствительности слуха в диапазоне низких–средних частот у современных Mephitidae достигается разными путями. Геометрические параметры резонатора надбарабанного синуса среднего уха у разных представителей семейства специфически влияют на потерю чувствительности на низких–средних частотах при возникновении резонанса Гельмгольца. У сунсов *Mydaus* с миниатюрным надбарабанным синусом и широким отверстием резонатора частота резонанса Гельмгольца сдвинута в сторону высоких частот (11–14 КГц) по сравнению с

другими Mephitidae (<8 КГц; Табл. 4.2.1; рисунок 7.1.). Низкочастотный пик остроты слуха у *M. javanensis* также смещен в сторону высоких частот. С высокой вероятностью, он совпадает с частотой колебаний шума влажного субстрата, производимого насекомыми-герпетобионтами при перемещении.

Более низкая частота резонанса Гельмгольца у Mephitini (приблизительно, 4.4–7.5 КГц) позволяет сместить нижний пик остроты слуха в сторону низких частот. Нижний частотный предел затухания резонанса совпадает с диапазоном наибольшей интенсивности колебаний шума сухого субстрата. При совпадении низкочастотной части диапазона остроты слуха с частотным диапазоном колебаний, производимых перемещением герпетобионтных насекомых по субстрату, современные Mephitini способны к обнаружению источников звука над уровнем грунта на дальних дистанциях, более 1 м (Goerlitz et al., 2008). Звуки возмущения субстрата на дальних дистанциях у *Mydaus* воспринимаются менее эффективно по причине менее острого слуха в диапазоне низкочастотных колебаний по сравнению с таким у современных Mephitini. Тем не менее, такие ограничения слуха пропадают на очень коротких дистанциях от источника при фуражировании даже на влажном почвенном субстрате (Goerlitz et al., 2008). Помимо увеличения остроты слуха в низком частотном диапазоне, на эффективное восприятие звуков возмущения субстрата у современных Mephitini указывает обособление спектра нижних частот профиля остроты слуха от более высоких путем эффективной фильтрации звуковых колебаний на средних частотах (значения частот резонанса Гельмгольца, полученные в ходе теоретических вычислений; см. раздел 4.2.2). Эффективность фильтрации определяется сильным демпфированием звука в узком частотном диапазоне с резкими падениями чувствительности в результате интенсивной абсорбции энергии звуковых колебаний камерой резонатора надбарабанного синуса.

Для надбарабанного синуса среднего уха у *Mydaus* предполагается менее эффективная фильтрация звука: низкая степень абсорбции колебательной энергии в более широком диапазоне частот. При сопоставлении акустических параметров резонанса Гельмгольца надбарабанного синуса среднего уха у *M. javanensis* со спектрограммой биофоний акустической среды в центральной части о. Калимантан (рис. 7.1; Krause, 2008), у взрослой особи (экз. ЗИН, № 10050) обнаруживается демпфирование частот, близких к диапазону интенсивного биофонического шума (непрерывного потока слабо различимых сигналов), производимого насекомыми на средних частотах в приблизительном диапазоне 7–10 КГц. Вероятно, возникающие резонансные явления в среднем ухе у *M. javanensis* могли поглощать высокочастотную составляющую этого шума (см. раздел 4.2.2). Резонанс надбарабанного синуса у субadultной особи этого вида (11 КГц; экз. ЗИН, № 32794) обеспечивает менее эффективное поглощение таких фоновых звуков.

Из рис. 7.1 следует, что акустическая фильтрация надбарабанного синуса обеспечивает *Mydaus* эффективность восприятия более слабых дискретных акустических сигналов в спектре частот целевых биофоний (за пределами биофонического шума в приблизительном частотном диапазоне 6–10 КГц).

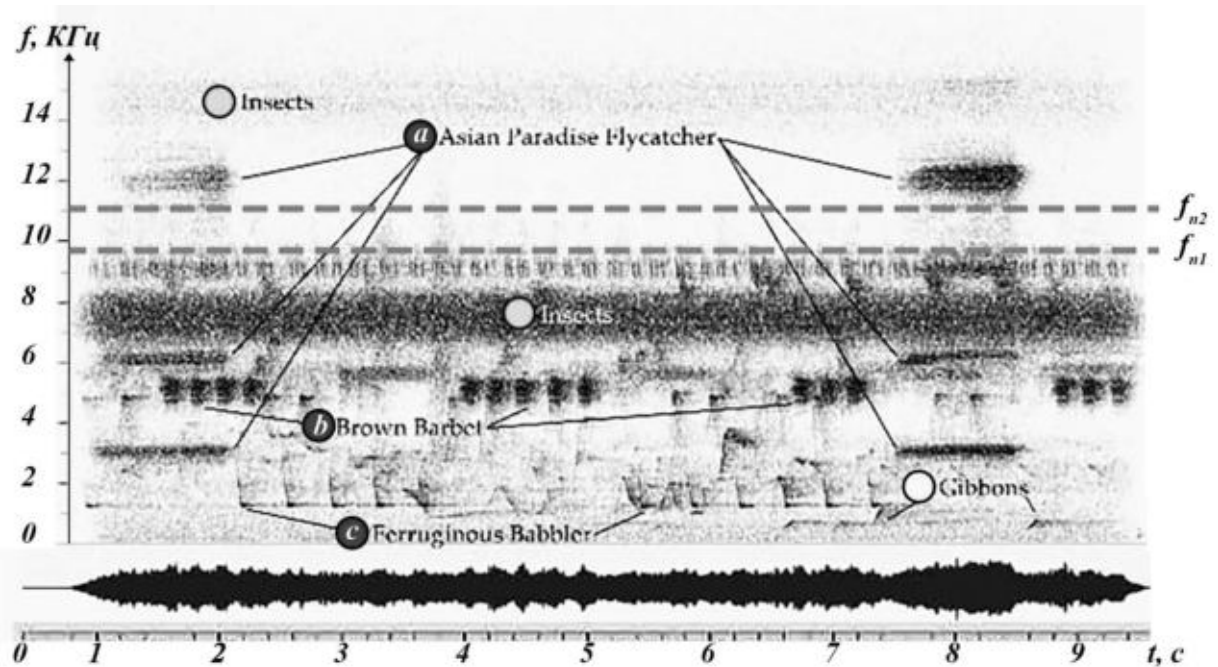


Рис. 7.1. Демпфирование нецелевых биофоний камерой резонатора надбарабанного синуса у зондского вонючего барсука *Mydaus javanensis* (Desmarest, 1820) в акустической среде центральной части острова Калимантан (по Krause, 2008 с изменениями). Обозначения: ПЦС – потенциально целевые сигналы, эффективность восприятия которых обусловлена явлением резонанса Гельмгольца; а – *Terpsiphone affinis* (Blyth, 1846; Aves: Passeriformes); b – *Caloramphus fuliginosus* (Temminck, 1830; Aves: Piciformes); c – *Pellorneum bicolor* (Lesson, 1839; Aves: Passeriformes); f – частота звука; f_{n1} – частота резонанса надбарабанного синуса у экз. колл. ЗИН, № 32794; f_{n2} – частота резонанса надбарабанного синуса у экз. колл. ЗИН, № 10050; красная пунктирная линия – частота резонанса надбарабанного синуса у отдельных представителей *M. javanensis*; желтым цветом – *Hylobates* (Mammalia: Primates); зеленым цветом – насекомые; синим цветом – птицы; механическая добротность резонанса надбарабанного синуса у *Mydaus* на рисунке не обозначена.

Помимо мелких норных млекопитающих, некоторые насекомые (группа сезонно доминирующий пищевых ресурсов в рационе Mephitini; см. табл. 7.1) используют в коммуникации низкочастотные звуки (например, Homoptera, Coleoptera – наиболее

предпочитаемые пищевые объекты из доступного разнообразия беспозвоночных у *Merphitini*; Heady, Nault, 1936; Kakadiya, Patel, 2024). Например, мелкие представители *Homoptera* способны производить колебания частотой до 5 КГц и амплитудой до 30 Дб, используя стебли растений как среду распространения звука. Наиболее высокочастотные колебания в коммуникационном сигнале интенсивно затухают на близком расстоянии, в нескольких сантиметрах от источника (Michelsen et al., 1982). Низкочастотная составляющая звукового сигнала способна сохранять минимальные потери амплитуды после прохождения более длинного расстояния стеблем растения. Тем не менее, предполагается, что часть энергии колебаний твердого субстрата (сейсмических колебаний) может также передаваться твердым субстратом в воздушную среду и приниматься барабанной перепонкой (Mason, 2016b). Такие акустические сигналы могут быть обнаружены представителями *Merphitidae* на близких дистанциях при фуражировании.

Улучшение восприимчивости к низкочастотным колебаниям у мелких млекопитающих является необходимым условием (преадаптацией) к обитанию и охоте в норах (Mason, Narins, 2001). Низкочастотные звуки способны к распространению на более дальние дистанции в твердом субстрате, внутри нор и составляют основу акустической среды под землей (Heth et al., 1986). Острый слух в низкочастотном диапазоне у подземных животных участвует во внутривидовой коммуникации, предупреждении приближения хищника, обнаружении движения и коммуникации у добычи (Eloff, 1958; Olszewski, Skoczen, 1965; Quilliam, 1966a; Mellanby, 1971).

Увеличение объема полости среднего уха рассматривается как один из факторов, обеспечивающих расширение нижнего предела частотного диапазона остроты слуха у норных животных (Mason, 2001). Для изученных *Musteloidea* (*Meles meles*, *Taxidea taxus*; см. раздел 4.2.2) и многих других млекопитающих, ведущих преимущественно подземный образ жизни (представители *Eulipotyphla*, *Notoryctemorphia* и *Rodentia*), характерны расширение объемов полости среднего уха анатомического типа (формирование единой полости с отсутствием полного разделения объемов внутренних отделов) или функционального типа (соединение объемов левой и правой полостей среднего уха через хрящевую или костную перегородку; Mason, 2016a).

Многие специализированные роющие грызуны используют в коммуникации топтание конечностями или удары другими частями тела (например, головой у *Nannospalax ehrenbergi* (Nehring, 1898)) о субстрат норы. По результатам изучения сейсмической коммуникации у *Georychus capensis* Pallas, 1778 (*Rodentia*, *Bathyergidae*) установлено, что при сигнальном топтании колебательная волна, распространенная в воздушной среде, затухает на расстоянии 1 м от источника звука, в отличие от сейсмических колебаний, распространяющихся на расстояние

до 4 м (Narins et al., 1992). Они характеризуются колебаниями в диапазоне до 300 Гц с наибольшей интенсивностью на уровне до 100 Гц. Помимо невокальных внутривидовых коммуникативных сигналов, к низкочастотным звукам в подземной среде относятся звуки перемещения животных внутри тоннелей, твердого субстрата или на поверхности, колебания тока воздуха внутри тоннеля, а также разнообразные посторонние шумы (Mason, Narins, 2001).

Расширение надбарабанного синуса среднего уха у современных Mephitidae являлось адаптацией к восприятию акустических стимулов, распространенных в воздушной среде подземных ходов. Акустическая афферентация при обитании в норах у Mephitidae вероятно проявляется более эффективно, чем у современных *Mustela*. Для *Mustela* характерна норная охота, а также занятие покинутых нор и естественных пустот для лежек. В отличие от американских скунсов они не выкапывают норы самостоятельно и только незначительно расширяют ходы нор грызунов (Jędrzejewski et al., 1992). Приспособление *Mydaus* к восприятию низких частот под землей выражено слабее, чем у американских современных представителей семейства (см. раздел 4.2.2). Представители рода активно используют норы для дневной лежки. Однако занимаемые ими убежища неглубокие – не глубже 60 см (Nowak, 1991), по сравнению с убежищами, используемыми американскими Mephitini (более 1 м; например, сложные норные системы *Ictidomys* (Rodentia, Sciuridae), которые занимают *Spilogale*; Crabb, 1948). Вероятно, отсутствие выраженной акустической специализации у вонючих барсуков к норному образу жизни связано со средовыми факторами, ограничивающими организацию глубоких и сложных норных систем в тропических лесах: высокий уровень стояния грунтовых вод, близкое к поверхности расположение скальных выходов и др. (Vleck, 1981; Zhou et al., 2022).

Очевидно, что наибольшее разнообразие животных с роющей специализацией наблюдается в биотопах открытых ландшафтов с более рыхлыми и воздухопроницаемыми почвами. Низкочастотные колебания также способны распространяться на дальние дистанции в воздушной среде в условиях засушливого климата в отличие от высокочастотных колебаний с более интенсивным затуханием в сухом воздухе. Расширение нижнего предела диапазона воспринимаемых частот у Mephitidae также возможно рассматривать как приспособление к восприятию звуковых колебаний в воздушной среде открытых засушливых ландшафтов (см. раздел 4.2.2). В меньшей степени это характерно для *Mydaus*. Морфофункциональные адаптации полости среднего уха, аналогичные таким у Mephitidae, наблюдаются у разнообразных грызунов, обитающих в засушливом климате (Dipodidae, Heteromyidae, Muridae; Mason, 2016).

Особенности развития восприимчивости слуха к низкочастотным и высокочастотным колебаниям у современных Mephitini совместно с адаптациями к роющему поведению

оказываются адаптивными при организации сложного охотничьего поведения. Например, радирующего мышкования, отмеченного для полосатого скунса *M. mephitis* в ночное время (the radiating mousing technique; Larivière, 1998). В ходе одного акта одиночная особь находила нору грызунов, разрывала ее, затем выслеживала покинувших нору животных по ольфакторным следам (на это указывали звуки принюхивания) и завершала поисковую фазу поимкой; после поимки особь полосатого скунса возвращалась к норе и повторяла фазы выслеживания и поимки до полного разорения (наблюдение за 20:31–21:15, 28.07.1993, Саскачеван, Канада; Larivière, 1998). В ходе часового наблюдения было зафиксировано три акта радирующего мышкования одной особью *M. mephitis* у трех отдельных нор. При разорении отдельной норы шанс успешного завершения фазы выслеживания составлял до 100% (три особи). Время одного акта занимало от трех до восьми минут. Ведущая сенсорная роль в таком поведении приписывается обонянию (Larivière, 1998). В отличие от регистрации обонятельного поведения, регистрация признаков акустической ориентации в поведении животных в полевых условиях затруднительна. Тем не менее, указанные выше особенности слуха у современных Mephitidae, как мелких млекопитающих со слабым зрением, позволяют предположить существенный вклад особенностей слуха в эффективную ориентацию в пространстве и обнаружение передвижения добычи по производимым шумам в темное время суток.

Вероятно, развитие роющего поведения в охоте скунсов на мелких млекопитающих связано с особенностью строения их задней конечности. Низкий наклон бедра относительно горизонтальной оси (уровня вертлужной впадины – acetabulum) ограничивает эффективность передвижения внутри нор и, в частности, добывания мелких млекопитающих внутри подземных ходов (Jenkins, 1971; Van de Graaff, 1982). Вероятно, что в связи с этим скунсы при охоте на мелких млекопитающих, скрывающихся в норах, разрывают их убежища (Larivière, 1998). При этом, при рытье нор у *M. mephitis* основная нагрузка приходится на передние лапы.

Современные скунсы являются стопоходящими животными, использующими формы квадропедального передвижения с наибольшей устойчивостью по сравнению с другими Carnivora (Hildebrand, 1976). Характерное для рода сильное латеральное отведение бедра (25–40° к парасагиттальной плоскости у *M. mephitis*) при передвижении исключает возможность быстрого и длительного бега (Jenkins, 1971; Graaff et al., 1982). В их локомоции преобладают следующие аллюры:

- латерально чередующийся медленный симметричный шаг с опорой на одну конечность,
- медленный галоп с короткой безопорной фазой (либо без нее),

– медленная трусца (Graaff et al., 1982).

Для Mephitidae, как хищных животных с широкой базой пищевых объектов, не выявлены интенсивные формы конкуренции за пищевые ресурсы внутри сообщества хищных млекопитающих и, в частности, внутри семейства (Schiaffini, Prevosti, 2013; Hernández-Sánchez, Santos-Moreno, 2022). Например, южную часть Мексики (штат Оахака) совместно населяют представители всех современных американских родов: *C. mesoleucus*, *M. macroura*, *S. putorius* (Cervantes et al., 2002). Перекрытие ареалов у гиперкарниворных Musteloidea (например, у двух видов *Mustela*; Powell, Zielinski, 1983) сопровождается подавлением численности одного вида другим (Rosenzweig, 1966). У синтопических родов Mephitidae, в отличие от Mustelidae, наблюдается эффективное разделение ниши: разделяются база предпочитаемых пищевых объектов, населяемые экотопы; происходит небольшое разделение по времени суточной и сезонной активности. В большей степени это отмечается при совместном населении территории мелкими (*Spilogale*) и крупными скунсами (*Mephitis*, *Conepatus*) (Hernández-Sánchez, Santos-Moreno, 2022). Однако в синтопической паре крупных скунсов – *Mephitis* и *Conepatus*, – различия в занимаемых нишах менее выраженные (Cochran, 2012; Farías-González, Hernández-Mendoza, 2021). В сообществах скунсов представители этих родов занимают доминантную позицию (Farías-González, Hernández-Mendoza, 2021). Неперекрываемость пиков суточной активности у Mephitini двух размерных классов интерпретируется как стратегия избегания прямых контактов с крупными видами у малых видов (Hernández-Sánchez, Santos-Moreno, 2022). Скунсы рода *Spilogale* показывают высокую степень толерантности к присутствию пищевых конкурентов на местообитании. Возможность добывания и употребления разнообразных пищевых объектов позволяет им регулировать свою суточную активность в зависимости от населяемой территории (Hernández-Sánchez, Santos-Moreno, 2022). Доступность пищи напрямую определяет энергетический бюджет животного и эффективность его фуражирования. Доступность альтернативных пищевых объектов является лимитирующим фактором, определяющим обилие вида в конкретной зоне ареала (Hernández-Sánchez, Santos-Moreno, 2022).

Структура сообщества хищных млекопитающих также регулируется вертикальными связями: большое влияние на структуру оказывают отношения хищник–жертва внутри сообщества (Rosenzweig, 1966; Palomares et al., 1996; Oliveira, Pereira, 2014; Perera-Romero et al., 2021). Mephitidae, будучи мелкими всеядными хищными млекопитающими, составляют группу наибольшей уязвимости как жертвы таких отношений среди Musteloidea (Oliveira, Pereira, 2014; Hunter, Caro, 2008). На территории Нового Света скунсы являются объектами охоты для Felidae (*Panthera*; *Leopardus*; Iriarte et al., 1991; Oliveira, Pereira, 2014), мелких и крупных Canidae (*Canis*,

Lycalopex, *Vulpes*, *Urocyon*; Johnson, Franklin, 1994; Dragoo, 2009), Mustelidae (*Galictis*, *Taxidea*; Zapata et al. 2005; Dragoo, 2009).

Американские скунсы являются факультативными объектами охоты дневных хищных птиц (*Aquila*, *Haliaeetus*; Accipitridae; Dragoo, 2009) и сов (*Bubo*; Strigidae; Dragoo, 2009; Anza, Zilio, 2015; рис. 7.2.). Для американских Mephitidae (*Conepatus*, *Spilogale*) в осенний–зимний период отмечается возрастание смертности в лесах с открытым пологом (Lesmeister et al., 2010; Tosa et al., 2022). В ходе телеметрических наблюдений суточной активности *S. putorius* в штате Арканзас (США) установлена высокая смертность (60%, $n = 33$) от нападения хищных птиц (предположительно, нападение хищника–эврифага *Bubo virginianus* (Gmelin, 1788); Lesmeister et al., 2010). Крупные хищные птицы могут являться частой причиной смерти среди скунсов на территории открытых ландшафтов. Адаптивность увеличения чувствительности слуха к низкочастотным звуковым колебаниям оказывается критически важным при обитании в такой местности. Она заключается в снижении рисков гибели при нападении хищных птиц. Взмах крыла пикирующей совы производит колебания частотой 1–3 КГц (Webster, 1962). Подобная адаптация слуха наблюдается у грызунов, населяющих территории с выраженным аридным климатом (Randall, 1994). Экспериментально доказан существенный вклад увеличенного объема полости среднего уха у кенгуровых прыгунов *Dipodomys* (Rodentia, Heteromyidae) в эффективное избегание атак ушастых сов *Otus asio* (Linnaeus, 1758) (Webster, 1962; Webster, Webster, 1971).



Рис. 7.2. *Bubo virginianus* (Gmelin, 1788) с добычей *Conepatus chinga* (Molina, 1782) (по Anza, Zilio, 2015, рис. 1).

Для избегания прямых контактов с более крупными наземными хищниками Mephitidae используют апосематическую окраску, пахучий секрет (Eisner, Grant, 1981), а также ряд специфических элементов избегающего (побег, затаивание, уход в норы) и агонистического поведения. К элементам агонистического поведения относятся поднятие хвоста, топтание, шипение, царапание, ориентирование к раздражителю задней частью тела, моторная имитация разбрызгивания секрета пахучих желез и разбрызгивание секрета (Medill et al., 2011). Моторные элементы поведения и разбрызгивание секрета последовательно появляются уже на раннем этапе онтогенеза – в начале второго месяца жизни формируется полный набор элементов, – к моменту открытия внешнего отверстия слухового прохода и еще до окончания прорезывания зубов (Medill et al., 2011). При столкновении с хищником молодые особи старше 32 дней разбрызгивают пахучий секрет. У взрослых особей, в отличие от молодых, этому акту предшествуют специальные моторные элементы агонистического поведения. Высокое разнообразие механизмов защиты (включая избегание) у Mephitidae компенсирует влияние характерной для Musteloidea высокой смертности среди ювенильных особей (Sibly et al., 1997). Эффективность комплекса сложного поведенческого, визуального и ольфакторного апосематизма Mephitidae поддерживается их родовой и видовой синтопией (Caro, 2009; Hunter, 2009). Это является частным примером Мюллеровой мимикрии – приобретением сходных апосематических комплексов у представителей синтопических таксонов в ходе мутуалистической коэволюции.

К элементам “стратегии избегания” относится регуляция суточной активности с наивысшими пиками в ночное время при облачной погоде и фазах лунного цикла с низким уровнем освещения – наиболее темные ночи (Hernández-Sánchez, Santos-Moreno, 2022). Несмотря на возможную активность в светлое время суток, в зимний период в северных широтах представители семейства ведут исключительно ночной образ жизни в связи с повышенным риском столкновения с более крупными хищниками (Виннипег, Канада; Aleksiuk, Stewart, 1977).

Особенности пищевого, избегающего и защитного поведения способствуют распространению скунсов на территориях с развитыми сообществами хищных животных. Современные Mephitini демонстрируют высокую толерантность к обилию сверххищников в местообитании вопреки гипотезе экологического высвобождения субдоминантных мезохищников (MRH, The Mesopredator Release Hypothesis; возрастание численности мезохищников при сокращении численности доминантных хищников). Экспериментально доказано отсутствие влияния увеличения численности койотов *Canis latrans* Say, 1823, более крупных хищных животных, на распространение *Mephitis mephitis* путем акустической и ольфакторной стимуляции (Prange, Gehrt, 2007). Возможно, сами стимулы изолированно не вызывают бегство, но побуждают скунсов к настороженности (Webster, Webster, 1971) или более

специфическим актам избегающего поведения и физиологические реакции (например, перестройка циркадного ритма; Sanglas, Palomares, 2022). Отсутствие реакции численности отмечено для более крупного всеядного представителя Musteloidea *Procyon lotor* при почти полном пересечении участков обитания с такими у койотов (Prange, Gehrt, 2006). Отсутствие сверххищников в местообитании оказывает несущественное влияние на численность *Spilogale gracilis amphiala*, эндемиков острова Санта-Крус (Crooks, Van Vuren, 2005).

Современные американские представители Mephitidae занимают особую адаптивную зону в сообществе хищных млекопитающих. Они являются одними из самых мелких Carnivora Нового света; характеризуются всеядной специализацией, эврифагией, а также развитыми поведенческими адаптациями избегания и защиты. Пищевой оппортунизм у мезохищников является адаптацией к обитанию внутри сообществ с высокой нагрузкой на базу пищевых ресурсов. Сильные колебания численности пищевых объектов и их доступности не оказывают критического влияния на успешность популяции таких животных в связи с отмеченными адаптационными комплексами (Crooks, Van Vuren, 2005; Sanglas, Palomares, 2022). Пищевые генералисты имеют конкурентное превосходство в освоении нарушенных природных сообществ по сравнению со специалистами (Hockman, Chapman 1983).

В отличие от представителей Mephitini, адаптивная зона азиатского *Mydaus* характеризует его как мелкого сумеречного хищника с выраженной пищевой специализацией. Его ограниченное распространение и численность связывают с изменением численности почвенных беспозвоночных (Samejima et al., 2016; Wong et al., 2018). Прослеживаются новые конвергентные сходства в функциональной специализации зубов с роющими всеядными Mustelidae. Наличие неспециализированного почти выпрямленного интегрального гребня P4–M1 подтверждает гипотезу о высокой конкуренции *Mydaus* с более крупными мезохищниками, представляющими экологическую группу барсуков (*Arctonyx*, *Meles*, *Melogale*) в континентальной части его предполагаемого древнего ареала (Petter, 1971). Такая конкуренция могла включать ограничение доступа к пищевым ресурсам со стороны доминантных мезохищников и территориальные конфликты. Она привела к вытеснению *Mydaus* на острова Зондского архипелага и формированию их островной изоляции (вероятно, в плейстоцене).

7.2. Комплексы адаптаций и палеоэкология *Promephitis*

Представители рода *Promephitis* в позднем миоцене населяли облесенные и открытые засушливые пространства Евразии. На это указывают адаптации слухового аппарата.

Расширение объема полости среднего уха является адаптацией к восприятию низкочастотных звуков, определяющих характер акустической среды аридных природных сообществ (см. раздел 7.1). При этом слух у *Promephitis* был менее эффективен к восприятию низкочастотных звуков в воздушной среде в открытых засушливых ландшафтах по сравнению с современными *Mephitis* и *Spilogale*, но лучше, чем у *Conepatus* и *Mydaus*. (см. раздел 4.2.2, 7.1.).

Promephitis вел наземный образ жизни подобно современным Mephitidae. Особенности строения его конечностей указывают на умеренный уровень фоссориальной специализации. Представители *Promephitis* (*P. quinensis*) имели существенное сходство в фоссориальном поведении с современными Mephitidae (см. раздел 7.1.). Однако конечности *Promephitis* имеют более высокий уровень роющих адаптаций, чем таковые у *Mephitis* и *Conepatus* (см. раздел 6.3.). В комплексе с адаптациями слуха и зубочелюстного аппарата они указывают на его обитание в норах, а также на поиск животной пищи в почвенном субстрате, в чем они имеют существенное сходство с современным Mephitidae. При рытье грунта *Promephitis* осуществляли интенсивные зачерпывающие движения передними конечностями и выталкивающие – задними, подобно барсукам *Meles meles*. Гипотеза о фоссориальной предрасположенности также подкрепляется умеренным расширением нижнего предела частотной чувствительности, обусловленного увеличением объема надбарабанного синуса. Акустическая афферентация у *Promephitis* в норах обладала большей эффективностью, чем у современных *Mydaus* и представителей рода *Mustela*, но меньшей по сравнению со специализированными роющими Musteloidea (*Meles meles* и *Taxidea taxus*; см. раздел 4.2.2, 7.1.).

Строение зубов *Promephitis* характеризуется общим направлением всеядной специализации. Среди представителей рода эта специализация выражена в различной степени. На общее направление всеядной специализации у *Promephitis* указывают развитие интегрального режущего гребня P4–M1 (см. раздел 4.1.), бассейна талонида m1, а также особенности строения M1: широкая стилиарная полка; гребневидные протокон и гипокон; длинная протокриста. Всеядная специализация зубов самых ранних достоверно известных *Promephitis* (*P. parvus*, *P. pristinidens*) была слабо выражена. Они сохраняли признаки секториальной морологии: узкий P4 со слабо развитым лингвальным выступом; длинная постпротокриста M1; вытянутый метастиль M1. Для *P. parvus* также было характерно наличие узких p3–p4 ($Wp3/Lp3 = 0.55$, $n = 1$; $Wp4/Lp4 = 0.58$, $n = 1$); слабо развитого энтокониды m1. Строение зубов поздних представителей рода (*P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. maxima*) выделяется высокой специализацией к механической обработке беспозвоночных с мягкими и жесткими покровами по сравнению с современными Mephitidae: расширение выступа гипокониды P4 с умеренно высоким гипоконидом; сильное развитие парастилия M1; широкая стилиарная полка M1 со вздутой передней частью неполного буккального

цингулюма; широкий бассейн талона M1; массивные р3–р4; развитый энтоконид m1 (см. раздел 6.1.). Массивные парастиль и передняя часть стилирной полки также указывают на специализацию в обработке грубой пищи в зоне контакта метастиля Р4 и передней стенки M1.

Сильное развитие цингулюмов у *Promephitis* является плезиоморфным признаком. Однако их сохранение может быть связано с большим объемом потребления беспозвоночных с твердыми покровами (в отличие от современных представителей семейства). При этом функциональное развитие специализация передней части анизоморфного интегрального режущего гребня Р4–M1 (контакт метастиля Р4 и парастиля M1; рис. 6.1.1.; см. раздел 6.1.) связано с более высоким уровнем секториальной специализации этой части зубного ряда по сравнению с изоморфным строением этого гребня у Mephitinae. В отличие от *Promephitis*, щечные зубы современных американских скунсов специализированы на механической обработке беспозвоночных с мягкими покровами (как у Chiroptera и специализированных насекомоядных Eulipotyphla; Gunnell et al., 2011; Rofes, Cuenca-Bescos, 2011). Интегральный режущий гребень Р4–M1 у *Mydaus* имеет неспециализированное строение. В отличие от *Promephitis* и Mephitini: он состоит из гребней, соединяющихся почти под развернутым углом (углы близки к 180°).

Согласно выполнений реконструкции (табл. 7.1, 7.2; см. раздел 6, 7.1), *Promephitis* обладали более высокой специализацией к миофагии, чем большинство современных Mephitini, сходным с таковым для *Spilogale*. Эта гипотеза основывается на большей адаптации слухового аппарата представителей рода к эффективному восприятию звуковых колебаний, соответствующих диапазону частот вокализации у мелких млекопитающих (см. раздел 6.2.2, раздел 7.1). Высокий уровень развития роющих адаптаций передней конечности очевидно способствовал более эффективному разрыванию убежищ мелких млекопитающих (объектов питания) в почвенном субстрате по сравнению с современными представителями семейства.

Геометрические особенности резонатора надбарабанного синуса позволяли незначительно ослабить проведение звука на средних частотах (f_1 – 7.8 КГц; $n = 1$) в широком диапазоне с плавным затуханием, подобно современным *Conepatus* (см. раздел 6.2.2). При затухании резонанса и восстановлении чувствительности возникал нижний пик чувствительности слуха (рис. 4.2.15), вероятно, совпадающий с частотами невокальной коммуникации у насекомых, а также звуком передвижения пищевых объектов по почвенному субстрату. Тем не менее, представители *Promephitis* обладали более низкой остротой слуха в диапазоне низких частот, чем *Spilogale* и *Mephitis*.

По результатам проведенной экологической реконструкции (см. раздел 6, 7.1) для рациона ранних *Promephitis* (*P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*) предполагается сходство в пищевом

поведении с современными *Spilogale*: преобладание мелких позвоночных в рационе и сезонное доминирование беспозвоночных; низкий уровень потребления растительной пищи на протяжении всего года (табл. 7.2, 7.3). Тем не менее, возможно незначительное отличие в более частом питании мелкими позвоночными. Для рациона поздних *Promephitis* (*P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. majori*, *P. maxima*,) реконструируется более регулярное питание беспозвоночными и более высокий уровень потребления растительной пищи. Наряду с беспозвоночными, растительная пища становилась вторичным пищевым объектом в некоторые сезоны. Из реконструкции рациона *Promephitis* следует, что поздние представители рода вероятно обладали менее специализированным пищевым поведением по сравнению с ранними представителями. Это обеспечивало их рацион высоким уровнем пластичности. Они могли более эффективно использовать сезонное увеличение доступности беспозвоночных и растительной пищи для дополнения рациона и общем уменьшении энергетических затрат при фуражировании.

Таблица 7.2. Трофические адаптации некоторых Musteloidea:

Таксоны	Mephitidae			Mustelidae	
	Ранние <i>Promephitis</i>	Поздние <i>Promephitis</i>	<i>Spilogale</i>	<i>Meles meles</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Mustela nivalis</i> (Linnaeus, 1766)
Зубной аппарат					
Размеры P4	Немного длиннее M1; узкий	Равен M1, по длине; широкий	Немного длиннее M1; широкий	Короче M1; широкий	Длиннее M1; узкий
Лингвальное смещение протокона P4	Слабое	Умеренно сильное	Протокон отсутствует	Сильное	Сильное
Развитие гипокона P4	Слабое	Умеренно сильное	Сильное	Сильное	Отсутствует
Развитие бассейнов окклюзии M1	Широкий тригон, узкий талон	Широкие тригон и талон	Умеренно широкий тригон, узкий талон	Широкие тригон и талон	Узкие тригон и талон
Развитие метастиля M1	Сильное	Слабое	Сильное	Слабое	Слабое
Интегральный режущий гребень P4–M1	Сильно изогнутый анизоморфный; умеренно развит передний угол ^a	Сильно изогнутый анизоморфный; сильно развит передний угол ^c	Сильно изогнутый изоморфный; узлы сходно развиты	Почти прямой	Почти прямой
m1	Длинный паракристин, умеренно широкий талонид	Длинный паракристин, широкий талонид	Длинный паракристин, умеренно широкий талонид	Короткий паракристин, широкий талонид	Длинный паракристин, узкий талонид
Особенности слуха в разном частотном диапазоне					

Низкие частоты	Низкая острота слуха	Умеренно острый слух	Умеренно острый слух	Наиболее острый слух	Низкая острота слуха
Средние частоты	Наиболее острый слух	Наиболее острый слух	Наиболее острый слух	Наиболее острый слух	Наиболее острый слух
Высокие частоты	Наиболее острый слух	Наиболее острый слух	Наиболее острый слух	–	Умеренно острый слух
Резонансные явления	–	Поглощение низкочастотных звуков в широком диапазоне; резонансная частота ≈ 6.5 КГц	Поглощение низкочастотных звуков в узком диапазоне; резонансная частота ≈ 5.5 КГц	–	Умеренное поглощение звука в диапазоне 2–16 КГц
Характер потребления пищевых объектов					
Растительная пища ^б	Регулярный низкий уровень ^в	Регулярный низкий–средний уровень ^в	Регулярный низкий уровень ^г	Нерегулярный низкий–высокий уровень ^д	Регулярный низкий уровень ^е
Беспозвоночные	Нерегулярный низкий–высокий уровень ^в	Умеренно регулярный низкий–высокий уровень ^в	Нерегулярный низкий–высокий уровень ^г	Нерегулярный низкий–высокий уровень ^д	Регулярный низкий уровень ^е
Мелкие позвоночные	Умеренно регулярный низкий–высокий уровень, миофагия ^в	Умеренно регулярный средний–высокий уровень, миофагия ^в	Умеренно регулярный средний–высокий уровень, миофагия ^г	Нерегулярный низкий–высокий уровень ^д	Умеренно регулярный средний–высокий уровень, миофагия ^е

Примечание. ^а – передний угол интегрального режущего гребня P4–M1 является лингвальным углом соприкасающихся метастиля P4 и парастилия M1; ^б – категории определены на основании данных о встречаемости остатков сочных плодов в содержимом желудочно-кишечного тракта и экскрементах у современных *Musteloidea*; ^в – реконструированная частота потребления, по аналогии с современным *Spilogale*; ^г – Hamilton, 1936; Selko, 1937; Cantú-Salazar et al., 2005; ^д – Roper, Mickevicius, 1995; Cleary et al., 2009; ^е – Erlinge, 1975; McDonald et al., 2000; Vass et al., 2025.

Омниворная специализация, эффективное восприятие низкочастотных и высокочастотных звуковых колебаний и развитое роющее поведение у *Promephitis* являлись ключевыми факторами, определившими экологическую успешность группы и расширение ее ареала. Комплекс отмеченных адаптаций обеспечил трансконтинентальное распространение рода в позднем миоцене (табл. 7.4.). В начале позднего миоцена в Европе началось интенсивное сокращение таксономического разнообразия *Mephitidae*. Этот кризис продлился до конца валлезия (MN10, около 9.0–8.5 млн. л.н.). Вероятно, аридизация климата в валлезии повлияла на распределение пищевых ресурсов, используемых хищниками мелкого и небольшого размера. Такие экологические нарушения могли обострить конкуренцию внутри сообщества и ограничить адаптивную зону гиперхищников и мезохищников небольшого размера.

Таблица 7.3. Зависимость строения основных элементов зубного ряда от типа диеты у современных и ископаемых представителей Mephitidae.

Таксон	<i>Promephitis</i> ^a		<i>Conepatus</i> ^б	<i>Mephitis</i> ^б	<i>Spilogale</i> ^г
	Ранние	Поздние			
	<i>P. parvus</i> , <i>P. pristinidens</i> , <i>P. qinensis</i>	<i>P. alexejewi</i> , <i>P. lartetii</i> , <i>P. maeotica</i> , <i>P. majori</i> , <i>P. maxima</i>			
Растительная пища ^д	Регулярный низкий уровень	Регулярный низкий–средний уровень	Регулярный низкий уровень	Нерегулярный низкий–высокий уровень	Регулярный низкий уровень
Беспозвоночные	Нерегулярный низкий–высокий уровень	Умеренно регулярный низкий–высокий уровень	Регулярный высокий уровень	Нерегулярный низкий–высокий уровень	Нерегулярный низкий–высокий уровень
Мелкие позвоночные	Умеренно регулярный средний–высокий уровень	Умеренно регулярный средний–высокий уровень	Умеренно регулярный низкий–средний уровень	Нерегулярный низкий–высокий уровень	Умеренно регулярный средний–высокий уровень
Функционо генерализованные типы Р4–М1	С плотоядными адаптациями	С адаптациями к обработке твердой пищи	С адаптациями к обработке мягкой пищи	С адаптациями к обработке мягкой пищи	С плотоядными адаптациями

Примечание. а – реконструированная частота потребления, по аналогии с современным *Spilogale*; б – (Travaini et al., 1998; Machado et al., 2024); в – (Hamilton, 1936; Selko, 1937; Cantú-Salazar et al., 2005); г – (Selko, 1937; Crabb, 1941); ^д – категории определены на основании данных о встречаемости остатков сочных плодов в содержимом желудочно-кишечного тракта и экскрементах у современных Mephitini.

Promephitis являлся одними из самых мелких хищных млекопитающих Евразии в это геологическое время (Deng, 2005; Koufos, 2011). Сообщества хищных млекопитающих континента в позднем миоцене были насыщены животными средних и крупных размеров. В некоторых частях ареала *Promephitis* также наблюдалось высокое таксономическое разнообразие мезохищников и гиперхищников мелкого–среднего размера (Koufos, 2011). Вероятно, для избегания интенсивной вертикальной и горизонтальной конкуренции внутри сообщества (Рис. 7.3) *Promephitis* вел преимущественно сумеречный и ночной образ жизни подобно современным Mephitidae. Сенсорные адаптации представителей рода определяли достаточный уровень адаптации к таким изменениям. Пищевой оппортунизм позволял избегать межвидовой и внутривидовой конкуренции за пищевые ресурсы с помощью выбора более доступных пищевых объектов, смены станции и времени суточной активности (Crooks, Van Vuren, 1995; Sanglas, Palomares, 2022). Животные с такими трофическими адаптациями быстрее осваивают новые

пищевые объекты (Sanglas, Palomares, 2022). Развитые роющие адаптации обеспечивали формирование подземных укрытий.

Таблица 7.4. Стратиграфическое распространение Mephitidae в Европе, Азии и Северной Америке. Обозначения: ^{*1} – также известны из Южной Америки; ^{*2} – известны только нижние щечные зубы; ^{*3} – *Palaeomephitis steinheimensis* Jager, 1839 является возможным синонимом *Trochotherium cyamoides* Fraas, 1870.

Пищевая специализация		Склерофагия	Омнифагия	Плотоядная специализация
Северная Америка				
Четвертичный период		–	<i>Conepatus</i> ^{*1} <i>Mephitis</i> <i>Osmotherium</i> ^{*2} <i>Spilogale</i>	<i>Brachyprotoma</i> ^б
Плиоцен		–	<i>Conepatus</i> ^{*1} <i>Mephitis</i> <i>Spilogale</i>	<i>Brachyopsigale</i> <i>Buisnictis</i>
Поздний миоцен		–	–	<i>Martinogale</i> <i>Pliogale furlongii</i> ^{*2}
Средний миоцен		–	–	<i>Martinogale</i>
Азия				
Четвертичный период		–	<i>Mydaus</i>	–
Плиоцен		–	<i>Promephitis</i>	–
Поздний миоцен	MN 10–13	<i>Neoyunnanotherium</i>	<i>Promephitis</i>	–
Европа				
Плиоцен		–	<i>Promephitis</i>	–
Поздний миоцен	MN 11–13	–	<i>Nannomephitis</i> ^{*2} <i>Promephitis</i>	–
	MN 10	–	<i>Promephitis</i>	<i>Proputorius</i> ^{*2}
	MN 9	–	<i>Mesomephitis</i> ^{*2} <i>Palaeomeles</i> <i>Promephitis</i>	<i>Proputorius</i> ^{*2}
Средний миоцен		<i>Palaeomephitis</i> ^{*3} <i>Trochotherium</i>	<i>Grivamephitis</i> ^{*2} <i>Mesomephitis</i> ^{*2} <i>Palaeomeles</i> <i>Plesiomeles</i> ^{*2}	<i>Proputorius</i>
Ранний миоцен		<i>Miomephitis</i>	–	cf. <i>Proputorius</i> ^{*2}

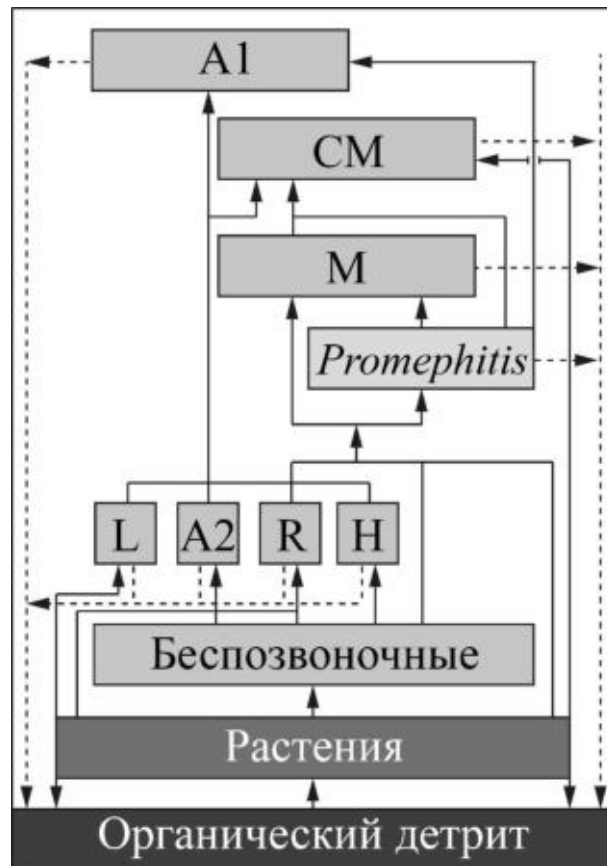


Рис. 7.3. Трофические связи *Promephitis* Gaudry, 1861 в сообществах позднего неогена. Обозначения: A1 – крупные хищные птицы; A2 – мелкие птицы; CM – крупные плотоядные Carnivora; H – рептилии и амфибии; L – Lagomorpha; M – крупные Musteloidea; R – мелкие млекопитающие; сплошными стрелками показаны трофические связи в цепи выедания; пунктирными стрелками показаны трофические связи в детритной цепи.

Перечисленные механизмы избегания контактов с другими хищниками и снижения конкуренции за пищевые ресурсы также обеспечивали снижение конкуренции между симпатрическими видами *Promephitis*. Для фаунистического состава позднемиоценовых местонахождений нехарактерно обнаружение двух представителей рода крупного размерного класса с развитыми признаками всеядной специализации. Различия в размерах и следующих из этого особенностях акустической специализации, а также функциональных адаптациях зубов способствовали эффективному разделению адаптивной зоны у *Promephitis*, обеспечивали рост видового разнообразия рода.

Скунсы *Promephitis* в позднем миоцене Евразии могли становиться добычей хищных млекопитающих: Ailuridae (*Simocyon*), Mustelidae (*Eomellivora*, *Plesiogulo*), Felidae (*Amphimachairouids*, *Felis*, *Metailurus*, *Paramachaerodus*), Hyaenidae (*Adcrocuta*, *Belbus*,

Chasmaporthetes, *Dinocrocuta*, *Hyaenictis*, *Hyaenictitherium*, *Ictitherium*, *Lycyaena*, *Plioviverrops*, *Protictitherium*; Koufos, 2011). На открытых пространствах *Promephitis* также могли становиться объектами добычи крупных ночных хищных птиц, подобно современным *Mephitidae* (Dragoo, 2009; Anza, Zilio, 2015). Несмотря на скудную представленность остатков сов в палеонтологической летописи неогена Евразии, в позднем миоцене Европы отмечается присутствие крупных *Strigidae*: *Bubo? floriana* Kretzoi, 1957 и *B. perpastus* (Kretzoi, 1957; Meijer et al., 2017). Увеличение остроты слуха к низкочастотным колебаниям минимизировало риски гибели при нападении хищных птиц (см. раздел 6.2.2, 7.1; Webster, Webster, 1971).

Пластичность рациона, предрасположенность к ночной активности, а также способность к использованию и организации подземных укрытий способствуют эффективному снижению частоты контактов *Promephitis* с естественными конкурентами, в т.ч. с синтопическими представителями рода и крупными хищниками. Апосематизмы, или предостерегающие фенотипии, являются важным элементом защитных экологических адаптаций у современных *Mephitidae*. Их наличие обеспечивает эффективность совместного населения одной территории представителями разных видов и родов. Апосематизмы только предполагаются для ископаемых сунсов и не могут быть реконструированы.

На основании реконструкции филогенетических связей и палеоэкологии *Promephitis* (см. Главу 5) можно предположить, что валлезийские *Promephitis* Западной Европы могли являться представителями реликтовых ранневалезийских автохтонных фаун. Они могли исчезнуть совместно с другими *Mephitidae* региона в конце валлезия после валлезийского фаунистического кризиса (табл. 7.4.). Вероятно, территория древнего Китая выполняла роль рефугиума для *Promephitis* в валлезии. Восточная Азия стала центром происхождения большинства известных форм в позднем миоцене. Туролийские *Promephitis* на территории Европы вероятно являются аллохтонными представителями восточных мигрантов.

Исчезновение *Promephitis* могло быть связано с прохорезом *Canidae* в Евразию в позднем миоцене. Увеличение численности крупных доминантных гиперхищников и мезохищников могла оказать существенное давление на распространение и численность сунсов.

Заключение

1. По результатам изучения материалов по *Promephitis* из коллекций ПИН РАН, ЗИН РАН были описаны новые находки *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004 из верхнего миоцена (MN12–13) местонахождения Таралык-Чер (Тува, Россия) и *P. alexejewi* Schlosser, 1924 из нижнего плиоцена (MN15–16a) местонахождения Лучешты (Молдова). Для обоих видов расширена верхняя граница диапазона стратиграфического распространения: с MN10 до MN12–13 у *P. qinensis*; с MN14 до MN15–16a у *P. alexejewi*. Границы известного ареала у *P. qinensis* расширены в северном направлении на 1000 км.

2. Расширено описание черепа, нижних челюстей *P. maeotica* из верхнего миоцена местонахождения Новоелизаветовка (Украина). Уточнены следующие признаки строения моляров у изученных *Promephitis*: развитие дополнительных гребней паракона, протокона, гипокона M1; развитие передней части неполного буккального цингулюма и ее цингулярных бугорков, а также метастилия M1; строение лингвального бассейна и системы цингулюмов M1. Для пропорций m1 у *Promephitis* установлена широкая изменчивость. В качестве признака с наибольшей значимостью для таксономической диагностики в строении m1 была отмечена степень лингвального отклонения паракристида от парасгиттальной оси. По результатам ревизии таксономических признаков *Promephitis* подтверждена валидность восьми видов: *P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. majori*, *P. maxima*, *P. parvus*, *P. pristinidens*, *P. qinensis*.

3. Размеры полости среднего уха *Promephitis* больше, чем у *Mydaus*, но меньше, чем у современных Mephitini. Надбарабанный синус среднего уха у *Promephitis* умеренно расширен. Он превосходит объем барабанной камеры в 4.5 раза. В рельефе надбарабанного синуса отсутствуют септы и впячивания стенки каменистой кости, характерные для некоторых Mephitini. Миниатюрная основная камера среднего уха и почти полная редукция надпроходного синуса у *Promephitis* указывает на высоко специализированное состояние среднего уха по сравнению с известными Mephitidae. Поверхностное расположение канала ушной ветви блуждающего нерва в теле височной кости у *Promephitis* указывает на более архаичное состояние слухового отдела, чем у современных американских представителей семейства, подобно *Mydaus javanensis* и *Palaeomephitis steinheimensis*. Слуховой отдел черепа *Mydaus javanensis* характеризуется наиболее архаичным строением по сравнению с изученными Mephitini и *Promephitis*. Он обладает небольшой полостью надбарабанного синуса, низким теменным краем височной кости, проведением ушной ветви блуждающего нерва через мелкую костную арку на вентральной поверхности черепа. Это указывает на ранее отделение его ветви от основного филогенетического ствола Mephitidae.

4. Установлено, что полость среднего уха у *Promephitis* в сравнении с таковой у современных Mephitini характеризуется более низкой проводимостью низкочастотных звуковых колебаний, подобно современному *Mydaus javanensis*. Проведенные вычисления показали, что увеличение объема полости путем расширения надбарабанного синуса оказывает существенное влияние на эффективное восприятие низкочастотных звуков. Проводимость высокочастотных колебаний получила уникальное увеличение эффективности среди Mephitidae за счет уменьшения размера барабанной полости, редукции размеров слуховых косточек и уменьшения площади барабанной перепонки. Резонансная частота надбарабанного синуса у *Promephitis* слабо отличается от таковых у изученных Mephitini и *Mydaus*. Ее реконструированная величина составляет 6.45 КГц. Надбарабанный синус у *Promephitis* демонстрирует низкую степень специализации, подобно такому у *Mydaus* – резонансное поглощение звука обладает меньшей интенсивностью и возникает в более широком диапазоне, чем у *Coneratus*, *Mephitis*, *Spilogale*. Из этого следует небольшое снижение чувствительности слуха в неспецифическом широком диапазоне частот в области частоты резонанса. Специализированное состояние морфологии резонатора у современных Mephitini предполагает адаптивное снижение чувствительности слуха к нецелевым биофониям в узком диапазоне на средних частотах.

5. Массивные трубчатые кости, развитие рельефа дистального эпифиза лучевой кости, крупный шарообразный шиловидный отросток и выраженный межкостный гребень локтевой кости указывают на роющие адаптации передней конечности. Задняя конечность также могла принимать участие в роющей деятельности. На это указывают короткий и массивный стебель пяточной кости, а также сильно развитый антеропостериорный желобок таранной кости.

6. Комплексное изучение краниальных и, прежде всего, зубных характеристик позволило выявить ряд новых устойчивых эволюционных тенденций и уточнить направления морфологической дифференциации группы. В эволюции *Promephitis* прослеживается последовательное изменение строения черепа и зубной системы. Оно включает увеличение их размеров, удлинение костной трубки наружного слухового прохода, расширение выступа протокона P4, заднее расширение гипокона P4, расширение стилиарной полки M1, развитие парастилия M1, развитие гипокона M1, развитие энтокониды m1. В ходе исследования были установлены новые эволюционные тренды: уплощение барабанных костей, развитие переднего и заднего сегментов передней части неполного буккального цингулюма M1 (сопровождается развитием мезостилия и постмезостилия), редукция метастилия M1, вздутие прецингулюма M1.

Особое значение для филогенетических реконструкций имеют зубные признаки. Однако высокая внутривидовая изменчивость некоторых из них (в частности, развитие парастилия,

метастиля и антеролингвального цингулюма) требует осторожной интерпретации и дальнейшего уточнения на расширенном материале.

Отмеченные тренды легли в основу трех эволюционных этапов (I, II, III), отражающих общее направление филогенеза рода: от более примитивных форм с выраженными секториальными признаками к более специализированным, характеризующимся усложнением окклюзионных структур и усилением функциональной дифференциации зубного ряда – развитием поверхностей давящей окклюзии на молярах. В пределах выделяемых этапов отмечается дивергенция комплекса признаков, связанного с организацией интегрального режущего гребня P4–M1.

Предложена филогенетическая гипотеза, предполагающая дивергенцию *Promephitis* этапов II–III на ветви II–III–А (*P. alexejewi*, *P. maeotica*, *P. qinensis*) и II–III–Б (*P. lartetii*, *P. majori*, *P. parvus*) по наличию вздутия прецингулюма M1. Признак стабильно наблюдается у изученных представителей клады II–III–Б. С высокой вероятностью он связан со сложно диагностируемым визуально передним смещением парастыля M1. Передняя стенка тригона у *P. alexejewi*, *P. maeotica*, *P. qinensis* прямая. Она не имеет подобного вздутия. Однако внутри рода наблюдается параллельное развитие признаков на разных эволюционных этапах.

Таким образом, эволюционная история *Promephitis* характеризуется сочетанием направленных морфологических преобразований и набором параллельных преобразований. Тем не менее, реконструкция эволюционных связей внутри рода остаётся затруднённой вследствие фрагментарности ископаемого материала и высокой изменчивости морфологических признаков.

7. Самые ранние находки *Promephitis* происходят из верхнего миоцена (нижний валлезий, MN9) Западной Европы (*P. pristinidens*; Испания) и Восточной Азии (*P. parvus*, *P. lartetii*, Китай). Наиболее поздние находки в Европе происходят из нижнего плиоцена ее восточной части (*P. alexejewi*; Молдавия, Лучешты; верхний русциний – нижний виллафранк; MN15–16a) и балканского полуострова (*Promephitis* sp.; Марамена, Греция; ранний русциний, MN14). Наиболее поздние находки в Азии с достоверно известным стратиграфическим положением известны из нижнего плиоцена (MN14) Китая (*P. alexejewi*; местонахождение Юйшэ). Для территории Китая отмечается наибольшее видовое разнообразие *Promephitis* (шесть видов: *P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. maxima*, *P. parvus*, *P. qinensis*). Из восьми видов рода три обладали широким ареалом на территории Евразии (*P. alexejewi*, *P. lartetii*, *P. maeotica*); два вида являются эндемиками Западной Европы (*P. pristinidens*, *P. majori*); три вида эндемичны для территории Восточной Азии (*P. maxima*, *P. parvus*, *P. qinensis*). Наиболее узкий стратиграфический интервал распространения характерен для *P. pristinidens* (MN9–10) и *P.*

maxima (MN15?). *P. lartetii* и *P. parvus* являются видами с наиболее широким стратиграфическим интервалом (MN9–13).

8. Скунсы *Promephitis* в позднем неогене населяли преимущественно открытые и мало облесенные аридные ландшафты Евразии. Они вели сумеречный образ жизни, активно использовали норы как укрытия и осуществляли поиск пищи в почвенном субстрате. Адаптации зубной системы указывают на смешанную специализацию в обработке пищи с сильной омниворной специализацией лингвального бассейна M1 и умеренно сильной плотоядной специализацией анизоморфного интегрального режущего гребня P4–M1. Трофическим аналогом ранних представителей рода в современных экосистемах являются пятнистые сунсы *Spilogale*. Для ранних *Promephitis* реконструируется преобладание мелких позвоночных в рационе, а также умеренно регулярное потребление в пищу беспозвоночных, включая членистоногих с твердыми покровами, и плодов растений. Для поздних форм характерна более смешанная диета: менее частое потребление позвоночных в пищу и большая регулярность потребления растительной пищи и беспозвоночных. Реконструкция особенностей слуха у *P. maeotica* указывает на специализацию к наземному и норному мышкованию.

Комплекс адаптаций слуха, зубочелюстного аппарата и передних конечностей обеспечивал большую пластичность адаптивной зоны *Promephitis* как мелких мезохищников. Это обеспечивало возможность реакции поведения на экологический стресс путем изменения рациона, суточной активности и интенсивности использования подземных укрытий, подобно современным *Mephitini*. Экологическая пластичность являлась фактором успеха представителей рода при трансконтинентальном расширении и освоении древнего ареала в позднем валлезии. Однако климатические изменения, усиление горизонтальной и вертикальной конкуренции внутри сообщества хищных млекопитающих (в том числе с *Canidae*), вероятно, привели к его вымиранию в плиоцене.

Список условных обозначений

ЗИН – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия;

ЗММУ – Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия;

ИП АН ГССР – Институт Палеонтологии Академии Наук Грузинской Советской Социалистической Республики;

ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия;

У.м. – уровень моря;

AMNH – Американский музей естественной истории, Нью-Йорк, США;

С/с – клыки;

ES – надбарабанный синус среднего уха;

НВ – слуховые косточки;

HD – местонахождение Хаджидимово (Hadjidimovo);

hpP4 – гипокон Р4;

I/i – резцы;

ІГН – Институт геологических наук Национальной академии наук Украины, Киев, Украина;

IPS – Каталонский палеонтологический институт им. Микеля Крузафонта (ранее Сабадельский институт палеонтологии), Сабадель, Испания;

IVPP – Институт палеонтологии позвоночных Китайской академии наук, Пекин, Китай;

Ldiast – длина диастемы I1–C1;

LI1–M1m – медианная длина верхнего зубного ряда;

L/M – соотношение длины к ширине; L – длина; W – ширина;

LP4ling – лингвальная длина Р4;

LM1ling – лингвальная длина M1;

M/m – моляры;

MN – неогеновые биозоны млекопитающих;

mtsP4 – метастиль P4

MNCN – Национальный музей естественных наук, Мадрид, Испания;

MNHV – Национальный музей естественных наук, Париж, Франция;

MNU – Mammal Neogene Unit;

NMNHA – Палеонтологический музей имени Ковачева (филиал Национального музея естественной истории, София), Асеновград, Болгария;

NNPM-P – Палеонтологический музей, Национальный научно-природоведческий музей Национальной академии наук Украины, Киев, Украина;

P/p – премоляры;

paP4 – паракон P4

PMU – Палеонтологическая коллекция Музея эволюции Университета Уппсалы, Уппсала, Швеция;

SS – надпроходной синус среднего уха;

TC – барабанная/ основная камера среднего уха;

TM – барабанная перепонка;

UADP – Департамент палеоантропологии, Анкарский университет, Анкара, Турция;

V_{ES} – объем полости надбарабанного синуса;

V_{SS} – объем полости надпроходного синуса;

V_T – общий объем газа полости среднего уха;

V_{TC} – объем основной камеры среднего уха;

W_{cal} – ширина лицевого отдела;

WhpP4 – ширина выступа гипокона P4;

Wii – ширина ряда верхних резцов;

Wpal – ширина неба между передними краями M1;

Wpa-pasM1 – ширина комплекса паракон–парастиль M1

WpaP4 – ширина паракона P4;

ХМ – Музей Сюджоу, Сюджоу, Китай.

Список литературы

1. *Алексеев А.* Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса: Типография Техник, 1915. С. 1–453.
2. Аубекеров Б.Ж., Аубекерова П.А., Бирюков М.Д., и др. Стратиграфическое положение и фауна позвоночных серо-зеленых глин левобережья Павлодарского Прииртышья // Решения и труды межведомственного совещания по доработке и уточнению унифицированной и корреляционной стратиграфических схем Западно-Сибирской низменности. (21–27 марта 1967 г., Тюмень). Тюмень, ч. ПП. 1970. С. 76–81.
3. *Вангенгейм Э.А., Тесаков А.С.* Местонахождения млекопитающих мэотиса Восточного Паратетиса: их место в магнитохронологической и европейской континентальной шкалах // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2008. Т. 16. № 4. С. 95–109.
4. *Вислобокова И.А.* Первая находка *Chleuastocherus* (Suidae, Artiodactyla) на территории России / И. А. Вислобокова // Палеонтологический журнал. 2009. № 6. С. 78–89.
5. *Вислобокова И.А., Лавров А.В.* Древнейшие кабарги рода *Moschus* на территории России и их значение для уточнения эволюции и родственных отношений семейства *Moschidae* // Палеонтологический журнал. 2009. № 3. С. 87–99.
6. *Гимранов Д.О., Лавров А.В.* Новые находки *Promerphitis* (Mephitidae, Carnivora) из верхнего миоцена Сибири (Таралык-Чер, Тыва) // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтологического об-ва. (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). Спб.: ВСЕГЕИ, 2018. С. 187–188.
7. *Дмитриева Е.Л., Сердюк Н.В.* *Hippotraginae* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) из позднего миоцена Тувы // Палеонтологический журнал. 2011. № 6. С. 66–74.
8. *Искакова К.И.* Ископаемые земноводные Прииртышья // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1969. №1. С. 48–52.
9. *Крокос В.І.* Хижаки з меотичних відкладів с. Гребінники МАРСР // Геол. журн. 1939. Т. 6. № 1–2. С. 129–183.
10. *Константинов А.И., Мовчан В.Н., Шибков А.А.* Функциональные свойства слуховой системы и акустическая сигнализация насекомоядных // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1987. Т. 23. С. 321–328.
11. *Короткевич Е.Л.* Крупный представитель кошачьих из плиоцена юга Украины // Вестник зоологии. 1969. №4. С. 43–48.
12. *Кузьмина, О.Б., Хазина, И.В., Смирнов, П.В., Константинов, А.О., Агатова, А.Р.* Палинологический профиль и обстановки осадконакопления Ишимской свиты (верхний

- миоцен) в Тобол-Ишимском междуречье, Западная Сибирь // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2019. Т. 27. № 6. С. 103–123.
13. *Лавров А.В., Гимранов Д.О.* Первая находка представителя гигантских куньих рода *Eomellivora* (Carnivora, Mustelidae) на территории России (Тува, верхний миоцен) // Доклады Академии наук. 2018. Т. 480. № 1. С. 125–127.
 14. *Г.К.* 1967. Гиппарионовая фауна Аркнети и Базалети. Мецниереба, Тбилиси, 1967. С. 1–168.
 15. *Нурумов Т.Н., Савинов П.Ф.* Экспедиционные работы отдела палеобиологии и музея природы Института зоологии АН КазССР за 1961–1962 гг // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука. 1963. Том. 4. С. 260–261.
 16. *Савинов П.Ф.* Общие результаты палеобиологических исследований Павлодарского Прииртышья // Териология. Новосибирск, 1972. Т. 10. С. 20–38.
 17. *Семенов Ю.О.* Про зникнення місцезнаходження пізньоміоценових хребетних “Гребеники” // GEO&BIO. 2018. V. 16, P. 15–19 doi.org/10.15407/gb.2018.16.01.
 18. *Тесаков А.С., Титов В.В., Сотникова М.В.* Позднемиоценовые (туролийские) фауны млекопитающих юга европейской России. Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. 2013. Т. 6. С. 164–176.
 19. *Глеубердина П.А., Волкова В.С., Гутиева Н., Каипова Г.О., Луцаева Т.Т., Лычев Г.Ф., Пята О.М., Тюткова Л.А., Чхиквадзе В.М.* Фауна позвоночных Калкамана (Павлодарское Прииртышье) // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Т. 12. Фаунистические и флористические комплексы мезозоя и кайнозоя Казахстана. Алматы: Изд-во Академии наук Республики Казахстан, 1993. С. 132–157.
 20. *Шевченко А.И.* Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. М.: Наука. 1965. С. 7–59.
 21. *Шпанский А.В., Иванцов С.В.* Гиппарионовая фауна Павлодарского Прииртышья. 1. Обзор видового состава местонахождений // Эволюция жизни на Земле. 2005. С. 317–320.
 22. *Aleksiuk M., Stewart A.P.* Food intake, weight changes and activity of confined striped skunks (*Mephitis mephitis*) in winter // American Midland Naturalist. 1977. V. 98. P. 331–342.
 23. *Andrews P., Evans E.M.N.* Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores // Paleobiology. 1983. V. 9. No. 3. P. 289–pere307.
 24. *Anza J., Zilio F.* Molina’s Hog-nosed Skunk as prey of the Great Horned Owl: predation or opportunist scavenging? // Revista Brasileira de Ornitologia, 2015. V. 23. No. 4. P. 377–379.
 25. *Beaumont G. de.* Note sur deux intéressants Mustelidae (Carnivora) du Miocène supérieur de La Grive Saint-Alban, Isère // Archives des sciences. 1973. V. 26. No. 1. P. 93–97.

26. *Bernor R. L., Solounias N., Swisher C.C. III, Van Couvering J.A.* The correlation of three classical “Pikermian” mammal faunas Maragheh, Samos, and Pikermi with the European MNunit system. In: R. L. Bernor, V. Fahlbusch, and H.-W. Mittmann (eds.), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York, 1996. P. 137–154.
27. *Bonis L. de.* Carnivora (Mammalia) from the late Miocene of Akkaşdağı, Turkey // *Geodiversitas*. 2005. V. 27. P. 567–589.
28. *Brown B.* The Conard Fissure: A Pleistocene Bone Deposit in Northern Arkansas: with Descriptions of Two New Genera and Twenty New Species of Mammals // EW Wheeler, printer. 1908. V. 9. P. 155–209.
29. *Bryant H.N., Russell A.P., Fitch W.D.* Phylogenetic relationships within the extant Mustelidae (Carnivora): appraisal of the cladistic status of the Simpsonian subfamilies // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1993. V. 108. No. 4. P. 301–334.
30. *Carroll K.N.* Macro and microhabitat characteristics of the western spotted skunk, *Spilogale gracilis*, in the Sierra Nevada of northern California. M.S. thesis, California State University Sacramento, Sacramento. 2000.
31. *Cantú-Salazar L., Hidalgo-Mihart M.G., López-González C.A., González-Romero A.* Diet and food resource use by the pygmy skunk (*Spilogale pygmaea*) in the tropical dry forest of Chamela, Mexico // *Journal of Zoology*. 2005. V. 267. No. 3. P. 283–289.
32. *Carranza-Castañeda O.* Faunas de vertebrados fosiles del Terciario Tardío del Centro de México // *Sociedad Mexicana de Paleontología, III Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes*. 1991. V. 3. P. 20–25.
33. *Catalano S.A., Ercoli M.D., Prevosti F.J.* The more, the better: the use of multiple landmark configurations to solve the phylogenetic relationships in musteloids // *Systematic Biology*. 2015. V. 64. No. 2. P. 294–306.
34. *Cervantes F.A., Loredó J., Vargas J.* Abundance of sympatric skunks (Mustelidae: carnivora) in Oaxaca, Mexico // *Journal of Tropical Ecology*. 2002. V. 18. No. 3. P. 463–469.
35. *Charles C., Solé F., Rodrigues H.G., Viriot L.* Under pressure? Dental adaptations to termitophagy and vermivory among mammals // *Evolution*. 2013. V. 67. No. 6. P. 1792–1804.
36. *Cleary G.P., Corner L.A., O’Keeffe J., Marples N.M.* The diet of the badger *Meles meles* in the Republic of Ireland // *Mammalian Biology*. 2009. V. 74. No. 6. P. 438–447.
37. *Cochran T.J.* Circadian and seasonal activity patterns of sympatric hog-nosed (*Conepatus leuconotus*) and striped (*Mephitis mephitis*) skunks. Master’s thesis, Angelo State University, San Angelo, Texas, USA. 2012. 25 pp.

38. *Cope E.D.* Vertebrate remains from Port Kennedy bone deposit // *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1899. V. 11. No. 2. P. 269–286.
39. *Crabb W.D.* Food habits of the prairie spotted skunk in southeastern Iowa // *Journal of Mammalogy*. 1941. V. 22. No. 4. P. 349–364.
40. *Crabb W.D.* The ecology and management of the prairie spotted skunk in Iowa // *Ecological Monographs*. – 1948. – T. 18. – No. 2. – C. 201–232.
41. *Crooks K.R., Van Vuren D.* Resource utilization by two insular endemic mammalian carnivores, the island fox and island spotted skunk // *Oecologia*. 1995. V. 104. No. 3. P. 301–307.
42. *Crusafont P.M., Golpe P.J.* Hallazgo de *Palaeomellus Pachecoi* Vill. et Crus., 1943, en Castell de Barbera (Vallés-Penedés) // *Acta Geol Hisp.* 1982. V. 17. No. 1–2. P. 27–37.
43. *Dallos P.* The Auditory Periphery. New York: Academic Press. 1973. 548 pp.
44. *Dalquest W.W.* On the Upper Pliocene skunk, *Spilogale rexroadi* Hibbard // *Transactions of the Kansas Academy of Science*. 1972. V. 74. No. 2. P. 233–236.
45. *Davis D.D.* Mammals of the lowland rain-forest of North Borneo // *Bull. Singapore Nat. Mus.* 1961. V. 31. P. 43–70.
46. *Dean F.C.* Winter and spring habits and density of Maine skunks // *Journal of Mammalogy*. 1965. V. 46. No. 4. P. 673–675.
47. *Dehm R.* Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse NF, 1950. V. 58. P. 1–141.
48. *De Oliveira T.G., Pereira J.A.* Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivorous communities in South America // *Journal of Mammalian Evolution*. 2014. V. 21. No. 4. P. 427–436.
49. *Deng T.* Character, age and ecology of the Hezheng Biota from northwestern China // *Acta Geologica Sinica-English Edition*. 2005. V. 79. No. 6. P. 739–750.
50. *Deng, T.* Late Cenozoic environmental changes in the Linxia Basin (Gansu, China) as indicated by cenograms of fossil mammals // *Vert Palasiat*. 2009. V. 47. No. 4. P. 282–298.
51. *Deng T., Qiu Z.X., Wang B.Y. et al.* Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia basin, northwestern China. Fossil mammals of Asia // Ed. Wang X. M., Flynn L. J., Fortelius M. *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. Columbia University Press, 2013. P. 243–273.
52. *Deshmukh U.B., Valenciano A.* *Neoyunnanotherium* nom. nov., a replacement name for the genus *Yunnanotherium* Qi, 2014 (Carnivora, Mephitidae) non Han, 1986 (Tragulidae) // *Zootaxa*. 2022. V. 5222. No. 3. P. 298–300.

53. Doty J.B., Dowler R.C. Denning ecology in sympatric populations of skunks (*Spilogale gracilis* and *Mephitis mephitis*) in west-central Texas // *Journal of Mammalogy*. 2006. V. 87. No. 1. P. 131–138.
54. Dragoo J.W. Family Mephitidae (skunks). In: Wilson D.E. & Mittermeier R.A., Eds. *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 1. Carnivores. Barcelona: Lynx Edicions, 2009. P. 532–562.
55. Dragoo J.W., Honeycutt R.L. Systematics of mustelid-like carnivores // *Journal of Mammalogy*. 1997. V. 78. № 2. P. 426–443.
56. Dragoo J.W., Honeycutt R.L., Schmidly D.J. Taxonomic status of white-backed hog-nosed skunks, genus *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae) // *Journal of Mammalogy*. 2003. V. 84. No. 1. P. 159–176.
57. Dragoo J.W., Sheffield S.R. *Conepatus leuconotus* (Carnivora: Mephitidae) // *Mammalian Species*. 2009. V. 827. P. 1–8.
58. Eisner T., Grant R.P. Toxicity, odor aversion, and “olfactory aposematism”. *Science* 213. 1981 P. 476.
59. Eizirik E, Murphy W.J., Koepfli K.P., Johnson W.E., Dragoo J.W., Wayne R.K., O’Brien, S.J. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2010. V. 56. No. 1. P. 49–63.
60. Eldridge A., Kiefer C. Toward a synthetic acoustic ecology: Sonically situated, evolutionary agent based models of the acoustic niche hypothesis // In: *Artificial Life Conference Proceedings*. (July 23–27, 2018, Tokyo, Japan). One Rogers Street, Cambridge, MA 02142-1209, USA: MIT Press, 2018. P. 296–303.
61. Engesser B. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland) // *Tätigkeitsbericht der Naturforschenden Gesellschaft Baselland*. 1972. V. 28. P. 35–373.
62. Erlinge S. Feeding habits of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance // *Oikos*. 1975. V. 26. No. 3. P. 378–384.
63. Ewer R F. The carnivores. Cornell University Press, 1998. 544 pp.
64. Fahlbusch V., Qiu Z.-d., Storch G. Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Nei Monggol, China. 1 Report on Field Work in 1980 and Preliminary Results // *Scientia Sinica (Series B)*. 1983. V. 26. P. 205–224.
65. Farías-González V., Hernández-Mendoza K.H. Coexistence of three mephitids in Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México // *Therya*. 2021. V. 12. No. 3. P. 527–536.
66. Farina A., Mullet T.C., Bazarbayeva T.A., Tazhibayeva T., Bulatova D., Li P. Perspectives on the ecological role of geophysical sounds // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021. V. 9. No. 748398. 11 pp.

67. *Filhol H.* Étude sur les mammifères de Sansan // Bibliothèque des Hautes Études section des sciences naturelles. 1890. V. 37. No. 1. P. 1–319.
68. *Flower W.H.* On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the order Carnivora, and on the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms // Proceedings of the zoological Society of London. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd. 1869. V. 37. No. 1. P. 4–37.
69. *Flower W.H.* On the Arrangement of the Orders and Families of Existing Mammalia. Proceedings of the Zoological Society of London. 1883. V. 1. P. 178–186.
70. *Flynn J.J., Finarelli J.A., Zehr S., Hsu J., Nedbal M.A.* Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships // Systematic Biology. 2005. V. 54. No. 2. P. 317–337.
71. *Flynn J.J., Nedbal M.A., Dragoo J.W. et al.* Whence the red panda? // Molecular phylogenetics and evolution. 2000. V. 17. № 2. P. 190–199.
72. *Frommolt K.H.* Acoustic structure of chorus howling in wolves and consequences for sound propagation // J. Acoust. Soc. Am. 1999. V. 105. P. 1203–1203.
73. *Forbes H.O.* Letter from, on the distribution of the badger-headed *Mydaus*. Proceedings of the scientific meeting of the Zoological Society of London, for the year 1879. Part IV. 1879. P. 664–665.
74. *Fortelius M., Werdelin L., Andrews P., Bernor R.L., Gentry A., Humphrey L., Mittmann H.-W., Virantana S.* Provinciality, diversity, turnover and paleoecology in land mammal faunas of the later Miocene of Western Eurasia. In: R.L. Bernor V. Fahlbusch H.-W. Mittmann (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. Columbia University Press, New York. 1996. P. 414–448.
75. *Fraas O.* Die fauna von Steinheim // Mit Rucksicht auf die miocanen Saugethier-und Vogelreste des Steinheimer Beckens. Wurt. Naturwiss. Jh. 1870. V. 26. No. 2/3. P. 145–306.
76. *Freudenthal M., Kordos L.* *Cricetus polgardiensis* sp. nov. and *Cricetus kormosi* Schaub, 1930 from the Late Miocene Polgardi localities (Hungary) // Scripta Geologica. 1989. V. 89. P. 71–100.
77. *Gall M.D., Brierley L.E., Lucas J.R.* The sender–receiver matching hypothesis: support from the peripheral coding of acoustic features in songbirds // Journal of Experimental Biology. 2012. V. 215. No. 21. P. 3742–3751.
78. *Gaudry, A.* Résultats de la fouilles entreprises en Grèce sous les auspices de l'Académie des Sciences // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. 1861. V. 52. P. 722–724.

79. *Gaudry A.* Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855-56 et en 1860, sous les auspices de l'Académie des Sciences. Libraire de la Société Géologique de France, Paris, 1862. P. 1–474.
80. *Geraads D., Spassov N.* Musteloid carnivores from the upper Miocene of South-Western Bulgaria, and the phylogeny of the Mephitidae // *Geodiversitas*. 2016. V. 38. № 4. P. 543–558.
81. *Gill T.* Arrangement of the Families of Mammals. With Analytical Табл.s. Prepared for the Smithsonian Institution. Washington: Smithsonian Institution, 1872. 98 pp
82. *Ginsburg L.* La faune des Carnivores de Sansan (Gers) // *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. C*. 1961. Sciences de la Terre 9. P. 1–190.
83. *Ginsburg L.* Order Carnivora // Ed. Rössner G.E., Heissig K. The Miocene Land Mammals of Europe. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 1999. P. 109–148.
84. *Goerlitz H.R., Siemers B.M.* Sensory ecology of prey rustling sounds: acoustical features and their classification by wild grey mouse lemurs // *Functional Ecology*. 2007. V. 21. No. 1. P. 143–153.
85. *Goerlitz H.R., Greif S., Siemers B.M.* Cues for acoustic detection of prey: insect rustling sounds and the influence of walking substrate // *Journal of Experimental biology*. 2008. V. 211. No. 17. P. 2799–2806.
86. *Graaff K.M. van de, Harper J., Goslow Jr G.E.* Analysis of posture and gait selection during locomotion in the striped skunk (*Mephitis mephitis*) // *Journal of Mammalogy*. 1982. V. 63. No. 4. P. 582–590.
87. *Gray J.E.* Catalogue of carnivorous, pachydermatous, and edentate Mammalia in the British Museum. British Museum (Natural History), 1869. 398 pp.
88. *Greenwood R.J. Sargeant A.B., Piehl J.L., Buhl D.A., Hanson B.A.* Foods and foraging of prairie striped skunks during the avian nesting season // *Wildlife Society Bulletin*. 1999. V. 27. No. 3. P. 823–832.
89. *Gregory W.K., Hellman M.* On the evolution and major classification of the civets (Viverridae) and allied fossil and recent Carnivora: a phylogenetic study of the skull and dentition // *Proc Am Philos Soc*. 1939. V. 81. P. 309–392.
90. *Gregory W.K.* Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1912. V. 22. No. 1. P. 267–294.
91. *Griffin S., Lane S.A., Huybrechts S.* Coupled Helmholtz resonators for acoustic attenuation // *J. Vib. Acoust.* 2001. V. 123. No. 1. P. 11–17.
92. *Gunnell G.F., Eiting T.P., Geraads D.* New late Pliocene bats (Chiroptera) from Ahl al Oughlam, Morocco // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 2011. V. 260. No. 1. P. 55–71.

93. *Hamilton W.J.* Seasonal food of skunks in New York // *Journal of Mammalogy*. 1936. V. 17. No. 3. P. 240–246.
94. *Harris S.N., Flaherty E.A., Doonan T.J., Hewett Ragheb E.L., Jachowski D.S.* Diet of the Florida spotted skunk (*Spilogale putorius ambarvalis*) in a dry prairie ecosystem // *Mammalian Biology*. 2025. V.105. P. 329–339.
95. *Hall E.R.* Supernumerary and missing teeth in wild mammals of the orders Insectivora and Carnivora, with some notes on disease // *Journal of Dental Research*. 1940. V. 19. №. 2. P. 103–143.
96. *He J., Huang W.-b.* A new species of *Promephitis* from the Pliocene of Tongshan County, Jiangsu Province // *Vertebrata Pal-Asiatica*. 1991. V. 29. P. 303–313.
97. *Heady S.E., Nault L.R.* Acoustic signals of *Graminella nigrifrons* (Homoptera: Cicadellidae) // *The Great Lakes Entomologist*. 1991. V. 24. No. 1. P. 9–16.
98. *Heffner R.S., Heffner H.E.* Hearing in mammals: the least weasel // *Journal of Mammalogy*. 1985. V. 66. No. 4. P. 745–755.
99. *Helbing H.* Die Carnivoren des Steinheimer Backens. A. Mustelidae // *Palaeontographica, Suppl.* Bd. 1936. V. III. P. 28–29.
100. *Hemilä S., Nummela S., Reuter T.* What middle ear parameters tell about impedance matching and high frequency hearing // *Hearing research*. 1995. V. 85. No. 1–2. P. 31–44.
101. *Henson O.W. Jr.* Comparative anatomy of the middle ear. In: *Keidel W.D., Neff W.D.* (eds) *The Handbook of Sensory Physiology: The Auditory System*, New York: Springer-Verlag. 1974. V. I. P. 39–110.
102. *Heizmann E.P.J.* Die carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie ergänzungen und nachtrage zu den Mustelidae // *Palaeontographica*. 1973. Teil V. P. 77–82.
103. *Hernández-Sánchez A., Santos-Moreno A.* Drivers of activity patterns of two sympatric skunks (Carnivora: Mephitidae) // *Journal of Mammalogy*. 2022. V. 103. No. 5. P. 1030–1044.
104. *Heth G., Frankenberg E., Nevo E.* Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*) // *Experientia*. 1986. V. 42. No. 11. P. 1287–1289.
105. *Hibbard C.W.* New mammals from the Rexroad fauna, upper Pliocene of Kansas // *The American Midland Naturalist*. 1941. V. 26. No. 2. P. 337–368.
106. *Hibbard C.W.* Mammals of the Rexroad Formation from Fox Canyon, Meade County, Kansas // *University of Michigan Contributions from the Museum of Paleontology*. 1950. V. 8. P. 113–192.

107. *Hibbard C.W.* A contribution to the Rexroad fauna // Transactions of the Kansas Academy of Science. 1952. V. 55. P. 196–208.
108. *Hibbard C.W.* Second contribution to the Rexroad fauna // Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-). 1954. V. 57. No. 2. P. 221–237.
109. *Hildebrand M.* Analysis of tetrapod gaits: general considerations, and symmetrical gaits. In: Neural control of locomotion. Herman R.M. et al., eds. Adv. Behav. Biol., Plenum Press, New York, 1976. V. 18. P. 203–236.
110. *Hockman J.G., Chapman J.A.* Comparative feeding habits of red foxes (*Vulpes vulpes*) and gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in Maryland // American Midland Naturalist. 1983. V. 110. No. 2. P. 276–285.
111. *Houseknecht C.R., Tester J.R.* Denning habits of striped skunks (*Mephitis mephitis*) // American Midland Naturalist. 1978. P. 424–430.
112. *Howard W.H., Marsh R.E.* Spotted and hog-nosed skunks. In: Wild mammals of North America: Chapman J.A., Feldhammer, G. A. (Eds). Baltimore, MD: The John Hopkins University Press, 1982. P. 664–673.
113. *Hunt Jr.R.M.* The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. Journal of Morphology. 1974. V. 143. No. 1. P. 21–75.
114. *Hunter J.S.* Familiarity breeds contempt: effects of striped skunk color, shape, and abundance on wild carnivore behavior // Behavioral Ecology. 2009. V. 20. No. 6. P. 1315–1322.
115. *Hwang Y.T., Larivière S.* *Mydaus javanensis*. Mammalian Species. 2003. V. 723. P. 1–3. <https://doi.org/10.1644/0.723.1>
116. *ICZN.* International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, UK, 1999. 306 pp.
117. *International Civil Aviation Organization.* Manual of the ICAO Standard Atmosphere, extended to 32 kilometres, 2nd ed. National Advisory Committee for Aeronautics, 1964. 132 pp.
118. *Iriarte J.A., Johnson W.E., Franklin W.L.* Feeding ecology of the Patagonia puma in southernmost Chile // Rev Chil Hist Nat. 1991. V. 64. P. 145–156.
119. *Ivanoff D.V.* Partitions in the carnivoran auditory bulla: their formation and significance for systematics // Mammal Review. 2001. V. 31. No. 1. P. 1–16.
120. *Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., McNeish, E.* Hunting success of the weasel *Mustela nivalis* and escape tactics of forest rodents in Białowieża National Park // Acta Theriologica. 1992. V. 37. No. 3. P. 319–328.
121. *Jager G.F.* Über die fossilen Saugethiere, welche in Wurtemberg in verschiedenen Formationen aufgefunden worden sind, nebst geognostischen Bemerkungen über diese Formationen // Carl Erhard, Stuttgart. Abtheilung 2. 1839. P. 71–212.

122. *Jentink F.A.* On two mammals from the Calamian Islands // Notes from the Leyden Museum. 1895. V. 17. No. 1/3. P. 41–48.
123. *Jin Z.W., Honkura Y., Yamamoto M., Hayashi S., Murakami G., Abe H., Rodríguez-Vázquez J.F.* Sphenomandibular ligament and degenerating Meckel's cartilage revisited: Sequential variations with temporal bone deformity for ligament attachment in near-term human fetuses // *Journal of Anatomy*. 2024. V. 244. No. 3. P. 514–526.
124. *Johnson W.E., Franklin W.L.* Role of body size in the diets of sympatric gray and culpeo foxes // *Journal of Mammalogy*. 1994. V. 75. No. 1. P. 163–174.
125. *Johnson-Ulrich Z., Hoffmaster E., Robeson A., Vonk J.* Visual acuity in the striped skunk (*Mephitis mephitis*) // *Journal of Comparative Psychology*. 2017. V. 131. No. 4. P. 384.
126. *Jones F.E.* The air density equation and the transfer of the mass unit // *Journal of research of the National Bureau of Standards*. 1978. V. 83. No. 5. P. 419.
127. *Kay R.F., Hiiemae K.M.* Jaw Movement Tooth Use in Recent and Fossil Primates // *American Journal of Physical Anthropology*. 1974. V. 40. No. 2. P. 227–256.
128. *Kakadiya J.M., Patel H.C.* Behavioral Significance of Vibrations in Coleopteran and Hemipteran Insects: Applications and Implications // *Environment and Ecology*. 2024. V. 42. No. 3B. P. 1397–1406.
129. *Kargopoulos N., Valenciano A., Abella J., Kampouridis P., Lechner T., Böhme M.* The exceptionally high diversity of small carnivores from the Late Miocene hominid locality of Hammerschmiede (Bavaria, Germany) // *PloS one*. 2022. V. 17. No. 7. e0268968.
130. *Kasper C.B., Fontoura-Rodrigues, M.D., Cavalcanti, G.N., Freitas, T.D., Rodrigues, F. H.G., Oliveira, T.D., Eizirik, E.* et al. Recent advances in the knowledge of Molina's hog-nosed skunk *Conepatus chinga* and striped hog-nosed skunk *C. semistriatus* in South America // *Small Carnivore Conservation*. 2009. V. 41. P. 25–28.
131. *Kelker G.H.* Insect food of skunks // *Journal of Mammalogy*. 1937. V. 18. No. 2. P. 164–170.
132. *Kelly J.B., Kavanagh G.L., Dalton J.C.* Hearing in the ferret (*Mustela putorius*): thresholds for pure tone detection // *Hearing research*. 1986. V. 24. No. 3. P. 269–275.
133. *Knudsen K.L.* Temperature regulation in skunks (*Mephitis mephitis* and *Spilogale putorius*): Re-examination of metabolism and body size in mustelids. Master of Arts thesis, The University of Montana, 1979. 47 pp.
134. *Komkin A.I., Mironov M.A., Bykov A.I.* Sound absorption by a Helmholtz resonator // *Acoustical Physics*. 2017. V. 63. No. 4. P. 385–392.

135. *Korotkevich E.L., Topachevskii V.A.* Related elements among the Neogene mammalian fauna of Eastern Europe, Asia and North America // in V. L. Kontrimavichus (ed.), Beringia in the Cenozoic Era. A. A. Balkema, Rotterdam. 1986. pp. 289–295.
136. *Koufos G.D.* Carnivora // Ed. Koufos G.D. The late Miocene vertebrate locality of Perivolaki, Thessaly, Greece. Palaeontographica Abt A, 2006. V. 276. P. 39–74.
137. *Koufos G.D.* Carnivores from the early/middle Miocene locality of Antonios (Chalkidiki, Macedonia, Greece) // Geobios. 2008. V. 41. P. 365–380.
138. *Koufos G.D.* The Miocene carnivore assemblage of Greece // Estudios Geológicos. julio-diciembre 2011. V. 67. № 2. P. 291–320.
139. *Krause B.L.* Anatomy of the soundscape: evolving perspectives // Journal of the Audio Engineering Society. 2008. V. 56. No. ½. P. 73–80.
140. *Kretzoi M.* Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi // Annales Instituti Geologici Publici Hungarici. 1952. V. 40. P. 1–42.
141. *Kretzoi M.* Bird remains from the Hipparion-fauna of Csákvár // Aquila. 1957. V. 63. P. 239–248.
142. *Krombach G., Schmitz-Rode T., Prescher A., DiMartino E., Weidner J., Günther R.* The petromastoid canal on computed tomography. European radiology. 2002. V. 12. No. 11. P. 2770–2775.
143. *Kurten B., Anderson E.* Pleistocene mammals of North America. Columbia University Press, New York, 1980. 442 pp.
144. *Lange-Badre B.* Les Creodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur // Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 1979. Sér. C. V. 42. P. 1–249.
145. *Larivière S.* The radiating mousing technique of the striped skunk // Blue Jay. 1998. V. 56. No. 4. P. 218–220.
146. *Larivière S., Walton L.R., Messier F.* Summer movements and impact of individual striped skunks, *Mephitis mephitis*, on duck nests in Saskatchewan // The Canadian Field-Naturalist. 2006. V. 120. No. 3. P. 342–346.
147. *Law C.J., Slater G.J., Mehta R.S.* Lineage diversity and size disparity in Musteloidea: testing patterns of adaptive radiation using molecular and fossil-based methods // Systematic Biology. 2018. V. 67. № 1. P. 127–144.
148. *Lazaridis G.* Study of the Late Miocene vertebrate locality of Kryopigi and other localities of Kassandra Peninsula, Chalkidiki (Greece). Systematics, Taphonomy, Paleoecology, Biochronology [PhD dissertation]. School of Geology, Aristotle University. 351 pp.

149. *Legoux J.P., Wisner A.* Rôle fonctionnel des bulles tympaniques géantes de certains rongeurs (Meriones) // *Acustica*. 1955. V. 5. P. 208–216.
150. *Lesmeister D.B., Millspaugh J.J., Gompper M.E., Mong T.W.* Eastern spotted skunk (*Spilogale putorius*) survival and cause-specific mortality in the Ouachita Mountains, Arkansas // *The American midland naturalist*. 2010. V. 164. No. 1. P. 52–60.
151. *Levine H., Schwinger J.* On the radiation of sound from an unflanged circular pipe // *Physical review*. 1948. V. 73. No. 4. P. 383.
152. *Machado G.A., Azevedo F.C., Freitas-Junior M.C., Lima C.F., Cavalcanti G.N., Cunha A.A., Facure K.G., Lemos F.G.* Size does not matter: natural history and sexual dimorphism of the striped hog-nosed skunk (*Conepatus amazonicus*) in Central Brazil // *Mammal Research*. 2024. V. 69. No. 2. P. 257–270.
153. *Major C.J.F.* Le gisement ossifère de Mitylini et catalogue d'ossements fossiles recueillis à Mitylini, île de Samos, et déposés au Collège Galliard, à Lausanne. Lausanne, G. Bridel, 1894. 51 pp. Small 4to.
154. *Major F.* New Carnivora from the middle Miocene of La Grive Saint-Alban, Isère, France // *Geological Magazine*. 1903. V. 10. P. 534–538.
155. *Marmi J.J., Lopez-Giraldez F., Domingo-Roura X.* Phylogeny, evolutionary history and taxonomy of the Mustelidae based on sequences of the cytochrome b gene and a complex repetitive flanking region // *Zoologica Scripta*. 2004. V. 33. P. 481–499.
156. *Mayda S., Sevim Erol A., Yavuz A.Y.* Carnivora from Çankırı Çorakyerler hominoid locality // K. Sayit (Ed.) içinde. In 68th geological congress of Turkey. 2015. P. 488–489.
157. *Mason M.J.* Functional anatomy of the middle ear of insectivores // *J. Acoust. Soc. Am.* 1998. V. 103, P. 691–692.
158. *Mason M.J., Narins P.M.* Seismic signal use by fossorial mammals. *American Zoologist*. 2001. V. 41. No. 5. P. 1171–1184.
159. *Mason M.J.* Evolution of the middle ear apparatus in talpid moles // *Journal of Morphology*. 2006. V. 267. No. 6. P. 678–695.
160. *Mason M.J.* Internally coupled ears in living mammals // *Biological cybernetics*. 2016. V. 110. No. 4, P. 345–358.
161. *Mason M.J.* Structure and function of the mammalian middle ear. I: Large middle ears in small desert mammals // *Journal of Anatomy*. 2016. V. 228. No. 2. P. 284–299.
162. *McDonald R.A., Webbon C., Harris S.* The diet of stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) in Great Britain // *Journal of Zoology*. 2000. V. 252. No. 3. P. 363–371.
163. *Medill S.A., Renard A., Larivière S.* Ontogeny of antipredator behaviour in striped skunks (*Mephitis mephitis*) // *Ethology Ecology & Evolution*. 2011. V. 23. No. 1. P. 41–48.

164. *Mein P.* Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges // Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon. 1958. V. 5. P. 3–122.
165. *Meijer H.J., Pavia M., Madurell-Malapeira J., Alba D.M.* A revision of fossil eagle owls (Aves: Strigiformes: Bubo) from Europe and the description of a new species, *Bubo ibericus*, from Cal Guardiola (NE Iberian Peninsula) // Historical Biology. 2017. V. 29. No. 6. P. 822–832.
166. *Michelsen A., Fink F., Gogala M., Traue D.* Plants as transmission channels for insect vibrational songs // Behavioral ecology and sociobiology. 1982. V. 11. No. 4. P. 269–281.
167. *Montoya P., Morales J., Abella J.* Musteloidea (Carnivora, Mammalia) from the Late Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain) // Estudios Geológicos. 2011. V. 67. P. 193–206.
168. *Morales J., Nieto M., Kholer M. et al.* Large mammals from the Vallesian of Spain // Ed. Agustí J., Rook L., Andrews P. The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe. Cambridge University Press, Cambridge, 1999. P. 113–126.
169. *Morlo M.* Die Raubtiere (Mammalia, Carnivora) aus dem Turolium von Dorn-Dürkheim 1 (Rheinhessen). Teil 1: Mustelida, Hyaenidae, Percrocutidae, Felidae. // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 1997. V. 197. P. 11–47.
170. *Mozaffari M., Jiang D., Tucker A.S.* Developmental aspects of the tympanic membrane: Shedding light on function and disease // Genesis. 2020. V. 58. No. 3–4. e23348.
171. *Muizon C. de, Lange-Badré B.* Carnivorous dental adaptations in tribosphenic mammals and phylogenetic reconstruction // Lethaia. 1997. V. 30. No. 4. P. 353–366.
172. *Nadachowski A., Mirosław-Grabowska J., David A., Tomek T., Garapich A., Pascaru V., Obada T., Szyndlar Z.* Faunal assemblages and biostratigraphy of several Pliocene sites from Moldova. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 2006. V. 256. P. 249–259.
173. *Nagel D., Koufos G.D.* The late Miocene mammal faunas of the Mytilinii Basin, Samos Island, Greece: new collection. 15. Carnivore guild structure // The Late Miocene Mammal Faunas of Samos. 2009. P. 391–396.
174. *Narins P.M., Reichman O.J., Jarvis J.U.M., Lewis E.R.* Seismic signal transmission between burrows of the Cape mole-rat, *Georychus capensis* // J. Comp. Physiol. 1992. V. 170. P. 13–21.
175. *Norell M.A.* Tree-based Approaches to Understanding History; Comments on Ranks, Rules and the Quality of the Fossil Record. American Journal of Science. 1993. V. 293. I. A. P. 407–417. <https://doi.org/10.2475/ajs.293.A.407>
176. *Nowak R.M.* Walker's Mammals of the World, 5th ed. Volume II. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1991. 1629 pp.

177. *Onchi Y.* Mechanism of the middle ear // The journal of the acoustical society of America. 1961. V. 33. No. 6. P. 794–805.
178. *Palomares F., Ferreras P., Fedriani J.M., Delibes M.* Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain // Journal of Applied Ecology. 1996. P. 5–13.
179. *Payne J., Francis C.M.* A field guide to the mammals of Borneo. Sabah Society with World Wildlife Fund Malaysia, Petaling Jaya, Selangor, Malaysia. 1985. 332 pp.
180. *Perera-Romero L., Garcia-Anleu R., McNab R.B., Thornton D.H.* When waterholes get busy, rare interactions thrive: Photographic evidence of a jaguar (*Panthera onca*) killing an ocelot (*Leopardus pardalis*) // Biotropica. 2021. V. 53. No. 2. P. 367–371.
181. *Petter G.* Contribution a l'Étude des mustélidés des bassins Néogènes du Vallès-Pénéès et de Calatayud-Teruel (Espagne orientale) // Société géologique de France. 1963. V. 97. P. 6–44.
182. *Petter G.* Mustelides nouveaux du Vallesien de Catalogne. Annales de Paléontologie. 1967. V. 53. No. 2. P. 93–113.
183. *Petter G.* Origine, phylogénie et systématique des blaireaux // Mammalia. 1971. V. 35. P. 567–597.
184. *Petter G.* Étude d'un nouvel ensemble de petits carnivores du Miocène d'Espagne // Géologie méditerranéenne. 1976. V. 3. No. 2. P. 135–154.
185. *Pilgrim G.E.* A fossil skunk from Samos // American Museum Novitates. 1933a. V. 663. P. 1–15.
186. *Pilgrim, G.E.* The genera *Trochictis*, *Enhydriactis*, and *Trocharion*, with remarks on the taxonomy of the Mustelidae // Proceedings of the Zoological Society of London. 1933b. P. 845–867.
187. *Pinto-Llona, A.C.* Macrowear and occlusal microwear on teeth of cave bears *Ursus spelaeus* and brown bears *Ursus arctos*: Inferences concerning diet Palaeogeography, Palaeoclimatology // Palaeoecology. 2013. V. 370. P. 41–50.
188. *Pocock R.I.* The auditory bulla and other cranial characters of the Mustelidae // Proc. Zool. Soc. London. 1921a. P. 473–486.
189. *Pocock R.I.* On the External Characters and Classification of the Mustelidae // Proceedings of the Zoological Society of London. – Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 1921b. V. 91. No. 4. P. 803–837.
190. *Polly P.D.* Tiptoeing through the trophics: geographic variation in carnivoran locomotor ecomorphology in relation to environment. In: Goswami A, Friscia A, eds. Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form and Function. Cambridge Studies in Morphology

- and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio. Cambridge University Press. 2010. P. 374–401.
191. *Popowics T.E.* Ontogeny of postcanine tooth form in the ferret, *Mustela putorius* (Carnivora: Mammalia), and the evolution of dental diversity within the Mustelidae. *Journal of Morphology*. 1998. V. 237. No. 1. P. 69–90.
 192. *Powell R.A., Zielinski W.J.* Mink response to ultrasound in the range emitted by prey // *Journal of Mammalogy*. 1989. V. 70. No. 3. P. 637–638.
 193. *Prange S., Gehrt S.D.* Response of skunks to a simulated increase in coyote activity // *Journal of Mammalogy*. 2007. V. 88. No. 4. P. 1040–1049.
 194. *Qi G.* Description of carnivora fossils from Lufeng // *Acta Anthropologica Sinica*. 1983. V. 2. I. 01. P. 11–20.
 195. *Qi G.* Melinae fossils from the Lufengpithecus locality, Yunnan // *Acta Anthropologica Sinica*. 2014. V. 33. No. 03. P. 389.
 196. *Qiu Z.D.* Some mammalian fossils from the Pliocene of Inner Mongolia and Gansu (Kansu) // *Vertebrata Palasiatica*. 1979. V. 17. No. 3. P. 222–235.
 197. *Qiu Zh., Schmidt-Kittler N.* On the phylogeny and zoogeography of the leptarctines (Carnivora, Mammalia) // *Paläontologische Zeitschrift*. 1982. V. 56. P. 131–145.
 198. *Rado R., Terkel J., Wollberg Z.* Seismic communication signals in the blind mole-rat (*Spalax ehrenbergi*): electrophysiological and behavioral evidence for their processing by the auditory system // *Journal of Comparative Physiology A*. 1998. V. 183. No. 4. P. 503–511.
 199. *Radulescu C., Samson P.M., Petculescu A. et al.* Pliocene Large Mammals of Romania // *Coloquios de Paleontología*. 2003. V. 1. P. 549–558.
 200. *Randall J.A.* Convergences and divergences in communication and social-organization of desert rodents // *Australian Journal of Zoology*. 1994. V. 42. No. 4. P. 405–433.
 201. *Ravicz M.E., Rosowski J.J., Voigt H.F.* Sound power collection by the auditory periphery of the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. I. Middle ear input impedance // *J Acoust Soc Am*. 1992. V. 92. P. 137–177.
 202. *Reig O.A.* Sobre la presencia de mustelidos mefitinos en la formación de Chapadmalal // *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata*. 1952. V. 1. P. 45–51.
 203. *Robles J.M., Alba D.M., Moyà-Solà S., CasanovaS-Vilar I., Galindo J., Rotgers C., Almécija S., Carmona R.* New craniodental remains of *Trocharion albanense* Major, 1903 (Carnivora, Mustelidae), from the Vallès-Penedès Basin (Middle to Late Miocene, Barcelona, Spain) // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 30. No. 2. 2010. P. 547–562.

204. *Rofes J., Cuenca-Bescos G.* Evolutionary history and biogeography of the genus *Crocidura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crocidura kornfeldi* // *Mammalian Biology*. 2011. V. 76. No. 1. P. 64–78.
205. *Roper T.J., Mickevicius E.* Badger *Meles meles* diet: a review of literature from the former Soviet Union // *Mammal Review*. 1995. V. 25. No. 3. P. 117–129.
206. *Rosenzweig M.L.* Community structure in sympatric Carnivora // *Journal of mammalogy*. 1966. V. 47. No. 4. P. 602–612.
207. *Rosowski J.J.* Outer and middle ears. In: *Comparative Hearing: Mammals*. Springer Handbook of Auditory Research, vol 4. Eds.: Fay R.R., Popper A.N. Springer, New York, NY. Springer, New York, 1994. P. 172–247.
208. *Samejima H., Meijaard E., Duckworth J.W., Yasuma S., Hearn A.J., Ross J., Mohamed A., Alfred R., Bernard H., Boonratana R., Pilgrim J.D., Eaton J., Belant J.L., Kramer-Schadt S., Semiadi G., Wilting, A.* Predicted distribution of the Sunda stink-badger *Mydaus javanensis* (Mammalia: Carnivora: Mephitidae) on Borneo // *Raffles Bulletin of Zoology*. 2016. No. 33. P. 61–70.
209. *Sanchíz B.* Encyclopedia of Paleoherpetology. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München, 1998. 276 pp.
210. *Sánchez-Hernández D., Fernández-Reyes A., Mayda S., Valenciano A.* New fossils of *Trochotherium cyamoides* (Carnivora, Musteloidea) from La Grive Saint-Alban (Middle Miocene, France) // 5th Palaeontological Virtual Congress. Book of abstracts. 2025. P. 364.
211. *Sanglas A., Palomares F.* Response of a mesocarnivore community to a new food resource: recognition, exploitation, and interspecific competition // *European Journal of Wildlife Research*. 2022. V. 68. No. 4. 12 pp.
212. *Sato J.J., Wolsan M., Minami S. et al.* Deciphering and dating the red panda's ancestry and early adaptive radiation of Musteloidea // *Mol Biol Evol*. 2009. V. 53. P. 907–922.
213. *Sato J.J., Wolsan M., Prevosti F.J., D'Elia G., Begg C., Begg K., Hosoda T., Campbell K.L., Suzuki H.* Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea) // *Molecular Phylogenetics and evolution*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. V. 63. No. 3. P. 745–757.
214. *Schiaffini M. I., Prevosti F. J.* Trophic segregation of small carnivorans (Carnivora: Mustelidae and Mephitidae) from the southern cone of South America // *Journal of Mammalian Evolution*. 2014. V. 21. No. 4. P. 407–416.
215. *Schlosser M.* Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den süddeutschen Bohnerzen // *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen*. 1902. V. 5. P. 117–258.

216. *Schlosser M.* Tertiary vertebrates from Mongolia // *Palaeontologia Sinica*. 1924. Series C. V. 1. P. 1–132.
217. *Schmidt-Kittler N.* Zur Stammesgeschichte der marderver-wandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora) // *Eclogae Geol Helv*. 1981. V. 74. P. 753–801.
218. *Schmidt-Kittler N.* Carnivora, mammalia. In: Schmidt-Kittler N (ed) The vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian/Ruscinian boundary (Neogene) // *Münchner Geowis Abh Abt A*. 1995. V. 28. P. 75–86.
219. *Şenyürek M.S.* A study of a skull of *Promephitis* from the Pontian of Küçükyozgat // *Bulleten Türk Tarih Kurumu*. 1954. V. 18. № 71. P. 279–315.
220. *Sibly R.M., Collett D., Promislow D.E.L., Peacock D.J., Harvey P.H.* Mortality rates of mammals // *Journal of Zoology*. 1997. V. 243. No. 1. P. 1–12.
221. *Siemers B.M., Güttinger R.* Prey conspicuousness can explain apparent prey selectivity // *Current biology*. 2006. V. 16. No. 5. R157-R159.
222. *Simionescu I.* Vertebratele Pliocene dela Măluştteni (Covurlui) // *Publicatiunile Fondului Vasile Adamachi Academia Română*. 1930. V. 9. P. 83–151.
223. *Simpson G.G.* The principles of classification and a classification of mammals // *American Museum of Natural History*. 1945. V. 85. 350 pp.
224. *Smith A.* Patterns of striped skunk scavenging on human remains // *Journal of Forensic Sciences*. 2021. V. 66. No. 4. P. 1420–1426.
225. *Smith T., Smith R.* The Creodonts (Mammalia, Ferae) from the Paleocene–Eocene Transition in Belgium (Tienen Formation, MP7) // *Belgian Journal of Zoology*. 2001. V. 131. № 2. P. 117–135.
226. *Springer M.S., Burk-Herrick A., Meredith R., Eizirik E., Teeling E., O'Brien S.J., Murphy W.J.* The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. *Systematic Biology*. 2007. V. 56. P. 673–684.
227. *Solounias N.* The Turolian fauna from the island of Samos, Greece. *Contrib Vertebr Evol*. 1981. V. 6. P. 1–232.
228. *Stevens M.S., Stevens J.B.* Carnivora (Mammalia, Felidae, Canidae, and Mustelidae) from the earliest Hemphillian Screw Bean Local Fauna, Big Bend National Park, Brewster County, Texas. In: L. J. Flynn (ed.) *Vertebrate Fossils and Their Context: Contributions in Honor of Richard H. Tedford*, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2003. P. 177–211.
229. *Sutherland W.* LII. The viscosity of gases and molecular force // *Philosophical Magazine* Series 5. 1893. V. 36. No. 223. P. 507–531.
230. *Teilhard de Chardin P., Leroy P.* Les Mustélidés de Chine. *Institut de Géobiologie, Pekin*, 1945. P. 1–56.

231. *Tesakov A.S., Titov V.V., Simakova A.N., Frolov P.D., Syromyatnikova E.V., Kurshakov S.V., Volkova N.V., Trikhunkov Y.I., Sotnikova M.V., Kruskop S.V., Zelenkov N.V., Tesakova E.M., Palatov D.M.* Late Miocene (Early Turolian) vertebrate faunas and associated biotic record of the Northern Caucasus: Geology, palaeoenvironment, biochronology // *Fossil Imprint*. 2017. V. 73. № 3–4. P. 383–444.
232. *Theimer T.C., Williams C.T., Johnson S.R., Gilbert A.T., Bergman D.L., Buck C.L.* Den use and heterothermy during winter in free-living, suburban striped skunks // *Journal of Mammalogy*. 2017. V. 98. No. 3. P. 867–873.
233. *Tosa M.I., Lesmeister D.B., Levi T.* Barred owl predation of western spotted skunks // *Northwestern Naturalist*. 2022. V. 103. No. 3. P. 250–256.
234. *Travaini A., Delibes M., Ceballos O.* Summer foods of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in Patagonia // *Journal of Zoology*. 1998. V. 246. No. 4. P. 443–486.
235. *Valenciano A.* Mofetas, martas, tejones y rateles gigantes de El Cerro de los Batallones. In: *La colina de los Tigres Dientes de Sable: los yacimientos miocenos del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Comunidad de Madrid)*. Comunidad de Madrid, 2017. P. 325–336.
236. *Van Gelder R.G.* A taxonomic revision of the spotted skunks (genus *Spilogale*) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1959. V. 117. V. 229–392.
237. *Van Kampen P.N.* Die Tympanalgegend des Säugetierschädels // *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*. 1905. V. 34. P. 321–722
238. *Van Valen L.* Deltatheridia, a New Order of Mammals. *Bulletin of the AMNH*. 1966. V. 132. P. 1–126.
239. *Van der Klaauw C.J.* The auditory bulla in some fossil mammals: with a general introduction to this region of the skull // *Bulletin of the AMNH*. 1931. V. 62. 352 pp.
240. *Vangengeim E.A., Pevzner M.A., Tesakov A.S.* Chronological Relationship of Pliocene Deposits in Fluvial Plains between the Prut and Southern Bug Rivers // *Stratigraphy and geological correlation*. 1995. V. 3. № 1. P. 54–64.
241. *Vass G., Fekete I., Bende A.* Nutritional biology of the weasel (*Mustela nivalis* L., 1766) in the light of the literature // *North-Western Journal of Zoology*. 2025. V. 21. No. 2. P. 204–215.
242. *Vickery P.D., Hunter Jr M.L., Wells J.V.* Evidence of incidental nest predation and its effects on nests of threatened grassland birds // *Oikos*. 1992. V. 63. P. 281–288.
243. *Villalta C.J.F., Crusafont P.M.* Los Vertebrados del Mioceno continental de la cuenca del Vallès Penedès. (Prov. de Barcelona): I) Insectívoros. II) Carnívoros // *Bol Inst Geol Min Esp*. 1943. V. 56. P. 147–314.

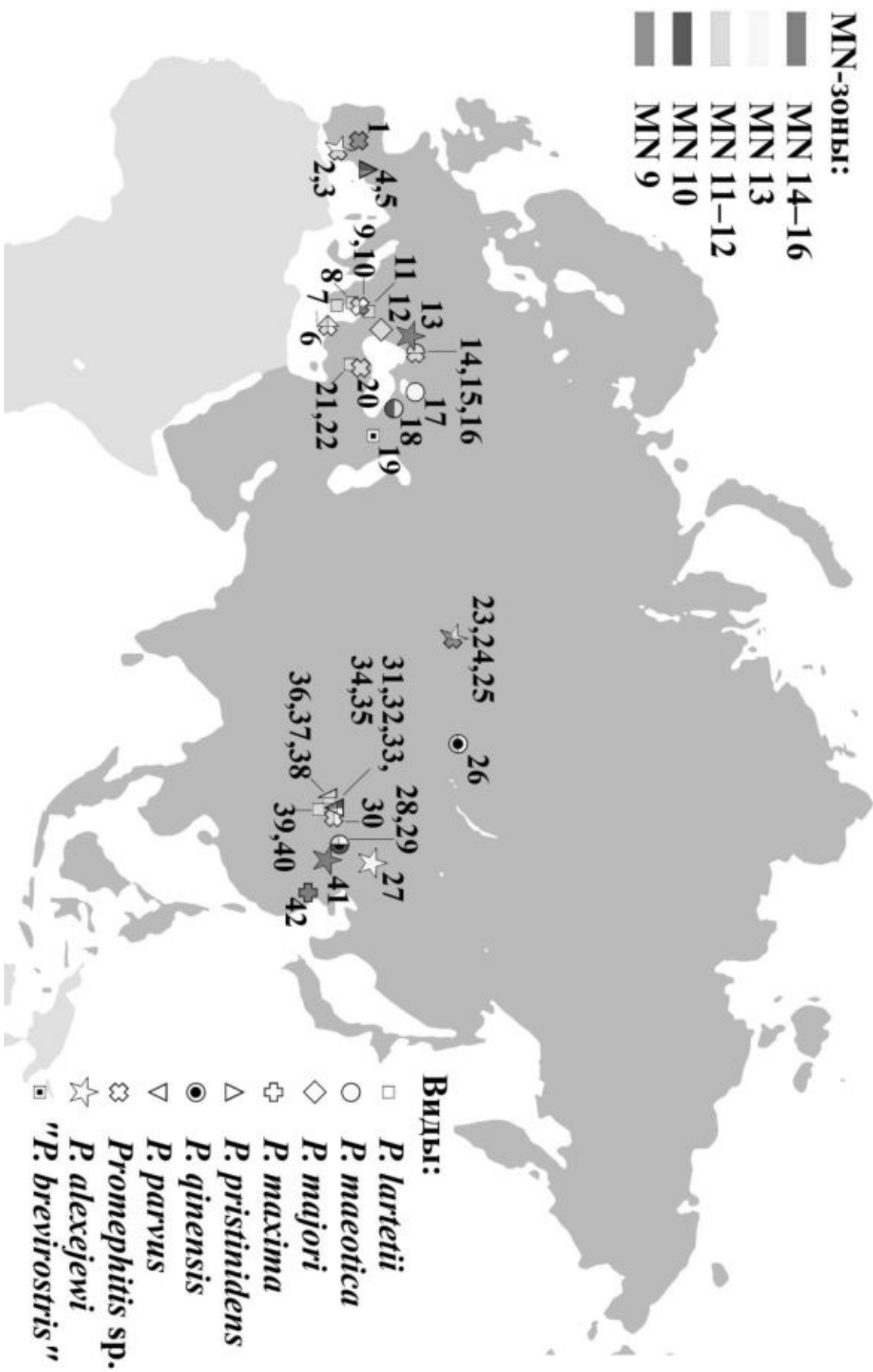
244. Villalta C.J.F, Crusafont P.M. Nuevos Canivoros del Vindoboniense de la Cuenca del Vallès Penedès // Not Com Inst Geol Min Esp. 1944. V. 13. P. 3–36.
245. Viret J. Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive Saint-Alban (Isère). 1. Chiroptères, Carnivores, Édentés, Pholidotes. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon 4, 1951. P. 1–197.
246. Viret J., Crusafont P.M. Plesiomeles cajali n. gen. n. sp., un Meline du Vallesien d'Espagne // Eclogae geologicae Helvetiae. 1955. V. 48. No. 2. P. 447–452.
247. Vleck D. Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, Thomomys bottae // Oecologia. 1981. V. 49. No. 3. P. 391–396.
248. Wang X., Carranza-Castañeda O. Earliest hognosed skunk, Conepatus (Mephitidae, Carnivora), from early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks // Zoological Journal of the Linnean Society. 2008. V. 154. P. 386–407.
249. Wang X., Carranza-Castaneda O., Aranda-Gómez J.J. A transitional skunk, Buisnictis metabatos sp. nov. (Mephitidae, Carnivora), from Baja California Sur and the role of southern refugia in skunk evolution // Journal of Systematic Palaeontology. 2013. V. 12. No. 3. P. 291–302.
250. Wang X., Qiu Z. Late Miocene Promephitis (Carnivora, Mephitidae) from China // Journal of Vertebrate Paleontology. 2004. V. 24. № 3. P. 721–731.
251. Wang X., Whistler D. P., Takeuchi G.T. A new basal skunk Martinogale (Carnivora, Mephitinae) from late Miocene Dove Spring Formation, California, and origin of new world mephitines // Journal of Vertebrate Paleontology. 2005. V. 25. No. 4. P. 936–949.
252. Wannaprasert T., Jeffery N. Variations of mammalian cochlear shape in relation to hearing frequency and skull size // Tropical Natural History. 2015. V. 15. No. 1. P. 41–54.
253. Webster D.B. A function of the enlarged middle-ear cavities of the kangaroo rat, Dipodomys // Physiological Zoology. 1962. V. 35. No. 3. P. 248–255.
254. Webster D.B. Ears of Dipodomys // Natl. Hist. 1965. V. 74. P. 26–33.
255. Webster D.B., Webster M. Adaptive value of hearing and vision in kangaroo rat predator avoidance // Brain, Behavior and Evolution. 1971. V. 4. No. 4. P. 310–322.
256. Webster D.B., Webster M. Auditory systems of Heteromyidae: Functional morphology and evolution of the middle ear // J Morphol. 1975. V. 146. P. 343–376.
257. Wegner R.N. Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien) // Palaeontographica. 1913. V. 60. P. 175–27.
258. Werdelin L. Carnivores, exclusive of Hyaenidae, from the later Miocene of Europe and western Asia. In: The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. Eds: Bernor R.L., Fahlbusch V., Mittmann H.-W. Columbia University Press, New York, 1996. P. 271–289.

259. *Werdelin L.* The Carnivora of Rudabánya (MN9, Late Miocene, Hungary) // *Palaeontographia Italica*. 2004. V. 90. P. 163–180.
260. *Wever EG, Lawrence M.* Physiological Acoustics. Princeton, NJ: Princeton University Press. 1954. 454 pp.
261. *Wiener FM, Ross DA Wollack C.H.* Auditory thresholds in the raccoon (*Procyon lotor*) // *Journal of Auditory Research*. 1965. V. 5. No. 2. P. 139–144.
262. *Wolsan M.* Phylogeny and classification of early European Mustelida (Mammalia: Carnivora) // *Acta Theriologica*. 1993. V. 38. P. 345–345.
263. *Wolsan M.* Oldest mephitine cranium and its implications for the origin of skunks // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1999. V. 44. No. 2. P. 223–230.
264. *Wong G.S.* Speed of sound in standard air // *The Journal of the Acoustical Society of America*. 1986. V. 79. No. 5. P. 1359–1366.
265. *Wong S.T, Belant J.L., Sollmann R., Mohamed A., Niedballa J., Mathai J., Meijaard E., Street G.M., Kissing J., Mannan S., Wilting A.* Habitat associations of the Sunda stink-badger *Mydaus javanensis* in three forest reserves in Sabah, Malaysian Borneo // *Mammalian Biology*. 2018. V. 88. No. 1. P. 75–80.
266. *Wozencraft W.C.* The Phylogeny of the Recent Carnivora. In: Gittleman, J.L. (eds) *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Springer, Boston, MA, 1989. P. 495–535.
267. *Winton W.E. de.* Zoology of Egypt: Mammalia. H. Rees, 1902. V. 2. 374 pp.
268. *Yalden D.W.* The functional morphology of the carpal bones in carnivores // *Cells Tissues Organs*. V. 77. No. 4. P. 481–500.
269. *Yonezawa T., Nikaido M., Kohno N. et al.* Molecular phylogenetic study on the origin and evolution of Mustelidae // 2007. V. 396. № 1. P. 1–12.
270. *Zapata S.C., Travaini A., Delibes M., Martinez-Peck R.* Annual food habits of the lesser grison (*Galictis cuja*) at the southern limit of its range // *Mammalia*. 2005. V. 69. No. 1. P. 85–88.
271. *Zazhigin V.S., Lopatin A.V., Pokatilov A.G.* The history of the Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) in the Miocene of Asia: 5. *Lophocricetus* (*Lophocricetinae*). *Paleontological Journal*. 2002. V. 36. № 2. P. 180–194.
272. *Zdansky O.* Promephitidae aus dem Ponticum von China // *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*. 1939. V. 26. P. 323–330.
273. *Zhou J., Ji C., Dong K., Chu B., Wang L., Hua L.* Dynamic changes in the home range of the subterranean rodent *Myospalax baileyi* // *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022. V. 10. 13 pp.

274. *Zwillenberg D., Konkle D.F., Saunders J.C.* Measures of middle ear admittance during experimentally induced changes in middle ear volume in the hamster // *Otolaryngol Head Neck Surg.* 1981. V. 89. P. 856–860.

Приложение

Приложение 1. Карта находок *Promerhitis*.

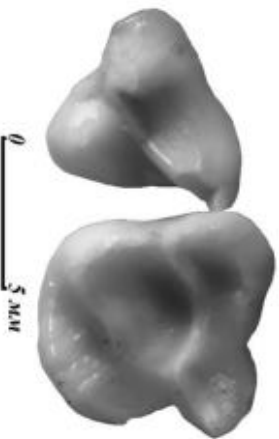


Обозначения: 1 – Батальонес III (Испания; поздний валлезий MN10; Valenciano, 2017); 2 – Вента-Дель-Моро (*P. alexejewi*; Испания; поздний туроллий, MN13; Montoya et al., 2011); 3 – Кревильенте 2 (*Promephitis* sp.; Испания; ранний туроллий, MN11; Montoya, 1994); 4 – Виладекавальс, (Испания; поздний валлезий, MN10; Petter, 1963); 5 – Кан-Льобатерес (Испания; ранний валлезий, MN9; Morales et al., 1999); 6 – Самос (Греция; средний туроллий, MN11–13; Pilgrim, 1933; Koufos, 2022); 7 – Пикерми (Греция; средний туроллий, MN12; Gaudry, 1861); 8 – Периволаки (Греция; средний туроллий, MN12; Koufos, 2006); 9 – Кривописи (“*P. lartetii*”; Греция; средний–поздний туроллий, MN12–13; Lazaridis, 2015); 10 – Марамена (*Promephitis* sp.; Греция; русциний, MN13–14; Schmidt-Kittler, 1995); 11 – Хаджидимово (Болгария; ранний туроллий, MN11; Geraads, Spassov, 2016); 12 – Калиманци (Болгария; ранний туроллий, MN11; Geraads, Spassov, 2016); 13 – Лучешты (Молдавия; поздний русциний – ранний виллафранк, MN15–16a); 14 – Гребеники (*P. maeotica*; Украина; средний туроллий, MN10–11b; Крокос, 1933); 15 – Новоелизаветовка (*P. maeotica*; Украина; средний туроллий, MN12; Алексеев, 1915); 16 – Кучурган (*Promephitis* sp.; Украина; нижний русциний, MN14; Korotkevich, Torachevskii, 1986); 17 – Морская-2 (Россия; верхний туроллий, MN13; Tesakov et al., 2013); 18 – Гавердовский (Россия; верхний валлезий – нижний туроллий, MN10–11; Tesakov et al., 2017); 19 – Базалети (Грузия; верхний туроллий; MN13; Меладзе, 1967); 20 – Чоракьерлер (Турция; нижний–средний туроллий; MN11–12; Mayda et al., 2015); 21 – Аккашдаги (Турция; нижний–средний туроллий; MN11–12; Bonis, 2005); 22 – Кючукьозгат (Турция; средний туроллий; MN 12; Şenyürek, 1954); 23 – Павлодар (Казахстан, Павлодарская область; средний–верхний туроллий; MN12; Нурумов, Савинов, 1963); 24 – Калкаман (Казахстан, Павлодарская область; нижний валлезий; MN9?; Савинов, 1972); 25 – Карашигар (Казахстан, Павлодарская область; нижний валлезий; MN9?; Аубекеров и др., 1970); 26 – Таралык-Чер (Россия, Тува; средний–верхний туроллий; MN12–13; Гимранов, Лавров, 2018); 27 – Эртемте (Китай, Внутренняя Монголия; верхний туроллий; MN 13); 28 – Янмугоу (Китай, Шэньси; средний-верхний туроллий; MN12–13; Zdansky, 1939); 29 – Вандайфулян (Китай, Шэньси; верхний валлезий; MN10; Wang, Qiu, 2004); 30 – Шилидун (Китай, Ганьсу; средний-верхний туроллий; MN12–13; Deng et al., 2013); 31 – Сигоу (Китай, Ганьсу; средний туроллий?; MN12?; Deng et al., 2013); 32 – Хоушан (Китай, Ганьсу; верх нижнего валлезия – верхний валлезий; MN9–10; Wang, Qiu, 2004); 33 – Шаньчжуан (Китай, Ганьсу; верх нижнего валлезия – верхний валлезий; MN9–10; Wang, Qiu, 2004); 34 – Цзиньчангоу (Китай, Ганьсу; верхний валлезий – средний туроллий; MN10–12; Wang, Qiu, 2004); 35 – Дашенгоу (Китай, Ганьсу; верх нижнего валлезия – верхний валлезий; MN9–10; Wang, Qiu, 2004); 36 – Соншугоу (Китай, Ганьсу; средний–верхний туроллий; MN12–13; Wang, Qiu, 2004); 37 – Цяоцзя (Китай, Ганьсу; нижний–средний туроллий; MN11–12; Wang, Qiu, 2004); 38 – Янцзяшань (Китай, Ганьсу; нижний–средний туроллий; MN11–12; Wang, Qiu, 2004; Deng et al., 2013); 39 – Янвапуцзи (Китай, Ганьсу; нижний–

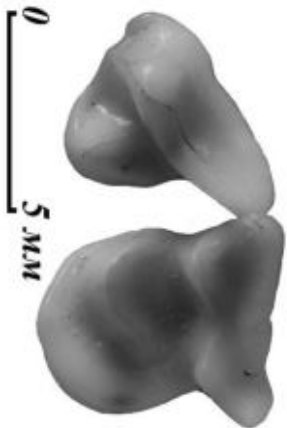
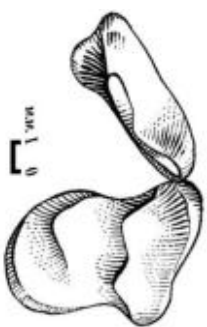
средний туролий; MN11–12; Deng et al., 2013); 40 – Шанцзявань (Китай, Ганьсу; нижний–средний туролий; MN11–12; Wang, Qiu, 2004); 41 – Юйшэ (Китай, Шаньси; нижний русциний; MN14; Teilhard de Chardin, 1945); 42 – Дашенгоу (Китай, Цзянсу; верхний русциний; MN15?; He, Huang, 1991).

Приложение 2. Трофическая специализация М1 у Merhiidae.

Пищевая специализация	Склерофатия	Омнифатия	Плотоядная специализация	М1 не известны
Четвертичный период	–	<i>Coneratus</i> Gray, 1837 (ранний бланко – сент-огастин; ранний плиоцен – голоцен).  (правый ряд Р4–М1 <i>C. samitiguelensis</i> Wang et Castaniza-Castaneda, 2008; по Wang, Castaniza-Castaneda, 2008, рис. 8; реверсирован). Зубы почти квадратной формы (длина приблизительно равна ширине); тригон удлинен в продольной оси; стилрная полка слабо расширена вокруг паракона; постпротокриста длинная, соединена с мелким метаконулем; метаконуль находится спереди от линии вершины метакона; у поздних видов (например, <i>C. chinga</i> (Molina, 1782), <i>C. leucototus</i> Lichtenstein, 1832) задний край постпротокристы/ метаконуль соединен с вершиной типокона невысоким гребнем; типокон расширен назад (сильнее у поздних представителей); типокон сильно развит, расширен назад за уровень заднего края метастили (Gray, 1837; Wang, Castaniza-Castaneda, 2008 с дополнениями).	<i>Brachurotoma</i> Brown, 1908 (ирвингтон; средний–поздний плейстоцен).  (правый ряд Р4–М1 <i>B. rivisina</i> Brown, 1908, по Brown, 1908, Т. XVI). Зуб короткий в продольной оси; парастиль сильно развит; метастиль редуцирован; типокон слабо развит (Brown, 1908).	<i>Osmotherium speiaei</i> Coe, 1896 (ирвингтон; средний–поздний плейстоцен).

		<i>Merhiitis</i> E. Geoffroy et G. Cuvier, 1795 (поздний бланко – сент-огастин; ранний плейстоцен – голоцен).  (правый ряд Р4–М1 <i>M. merhiitis</i> (Schreber, 1776), экз. ЗММУ, № S-105140; реверсирован). Паракон и метакон равны по размеру; парастиль короткий; метастиль длиннее парастили; стилирная полка слабо расширена вокруг паракона; постпротокриста длинная, соединена с мелким метаконулем; метаконуль находится спереди от линии вершины метакона; метаконуль соединен с вершинной типокона невысоким гребнем; типокон развит умеренно сильно, достигает уровня заднего края метастили (Cope, 1896; Kuten, Anderson 1980 с дополнениями).		
--	--	---	--	--

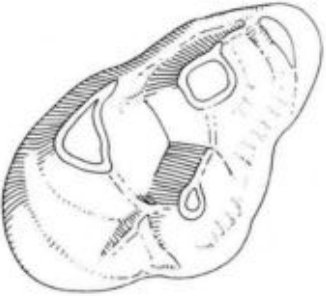
		<i>Mudaus</i> Cuvier, 1821 (голоцен).  0 5 мм (левый ряд Р4–М1 <i>M. javanicus</i> (Desmarest, 1820), экз. ЗИН, № 32794, окклюзионный вид). Бассейн тригона расширен продольно; метакон короче паракона; парастиль редуцирован; метастиль, образует небольшой буторок позади метакона; между метаконом и метастилем имеется неглубокая вырезка; протокон имеет двойную вершину; препротокроста низкая; паралоф невысокий; переднее расширение лингвального цингулома прерывается на уровне переднего буторка протокона; выступ типокона сильно расширен в постеролингвальном направлении; пребневидный типокон низкий; претипокроста соединена с задним буторком протокона.		
--	--	---	--	--

		<i>Srilogale</i> (ранний бланко–сент-огастин; поздний плиоцен – голоцен)  0 5 мм (левый ряд P4–M1 <i>S. rufotius</i> (Linnaeus, 1758); экз. ЗММУ, № S-65666). Метакон меньше, чем паракон; мелкий парастиль вытянут антеробуккально; метастиль приблизительно равен по длине парастиллю, расширен постеробуккально; стилирная полка слабо расширена вокруг паракона; постпротокроста длинная; метаконуль редуцирован, находится спереди от линии вершины метакона; типокон развит умеренно сильно, достигает уровня заднего края метастили (Hibbard, 1941; Dalquest, 1971 с дополнениями).	
Плиоцен	–	<i>Coneratus</i> Gray, 1837 (ранний бланко – сент-огастин; ранний плиоцен – голоцен). <i>Merhitis</i> E. Geoffroy et G. Cuvier, 1795 (поздний бланко – сент-огастин; ранний плиейстоцен – голоцен; Core, 1896; Kuten, Anderson 1980). <i>Protherphitis</i> (поздний миоцен – поздний плиоцен; MN 9–16a). <i>Srilogale</i> Gray, 1865 (ранний бланко–сент-огастин; поздний плиоцен – голоцен; Hibbard, 1941; Dalquest, 1971).	<i>Vuisnicis</i> Hibbard, 1950 (ранний–средний бланко; поздний плиоцен).  мм 1 0 (правый ряд P4–M1; <i>Vuis. chioensis</i> Stevens, Stevens, 2003; по Stevens, Stevens, 2003, рис. 9.8, F; инвертирован). Парастиль расширен антеробуккально; буккальный цингулум расширен в
		<i>Brachyorygale dubius</i> Hibbard, 1954 (Бланко; поздний плиоцен; Hibbard, 1954)	

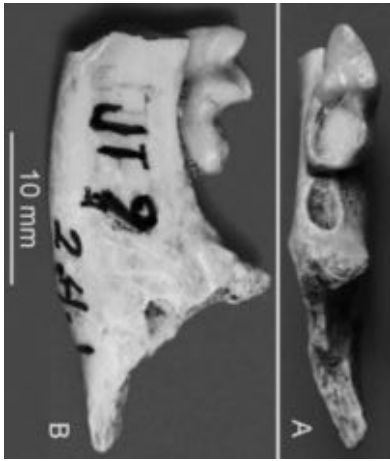
			области паракона; метастиль развит слабее, чем парастиль; метакон слегка меньше паракона; антеролингвальный цингулюм отсутствует; постпротокриста длинная; типокон не расширен назад, ниже протокона; для <i>B. meadensis</i> Hibbard, 1950 и <i>B. vittowisi</i> Skinner et al., 1972 характерно продольное сужение зуба (Hibbard, 1941, 1950, 1952, 1954; Stevens, Stevens, 2003; Wang et al., 2013).		
		<i>Martingale</i> Hall, 1930 (поздний кларендон – поздний темфиг; верхний миоцен – нижний плиоцен).			
		<i>Martingale</i> Hall, 1930 (поздний кларендон – поздний темфиг; поздний миоцен – ранний плиоцен).		<i>Natotheriitis</i> Kretzoi, 1952 (поздний миоцен; MN 13).	
Поздний миоцен	MN 10–13	<i>Neouhittotherium</i> Desnick et Valenciano, 2002 (поздний миоцен; MN 12–13).  (левый ряд P4–M1 <i>Ne. uhittoense</i> (Qiu, 2004; слева) и <i>Ne. lifengense</i> (Qiu, 2004; справа); по Qiu, 2014, рис. 3). Субквадратная форма; длина равна ширине, либо слегка короче; высокие паракон и метакон отделены продольной бороздой от низких протокона и метаконуля; парастиль находится спереди от паракона; метакон меньше парастили и паракона; паракон и метакон имеют сильно вздутое основание; между протоконом и метаконулем находится поперечная бороздка; под зубом три основных корня (под парастилем, метаконном и протоконом) и от трех до пяти добавочных под буккальным краем	<i>Protheriitis</i> Gaudy, 1861 (поздний миоцен – поздний плиоцен; MN 9–16a).  (правый ряд P4–M1: <i>P. "larteyi"</i> Gaudy, 1861, экз. ПИН, № 5126/767; инвертирован). Паракон и метакон приблизительно одного размера, поперечно сжаты; постпаракриста и премеатаркриста образуют единый режущий гребень. От ранних форм к более поздним: увеличение размера зуба; стиллярная полка расширяется букко-лингально; парастиль увеличивается в размерах; редуцируется передняя часть лингвального цингулюма; продольное расширение тригона; заднее расширение гипокона (Gaudy, 1861;	(левый M1 <i>Martingale fauli</i> Wang et al., 2005, рис. 4; по Wang et al., 2005, рис. 1, A).  Парастиль расширен буккально, увеличен в размерах; вершина парастили достигает высоты таковой у паракона; парастиль отделен от паракона небольшой вырезкой; буккальный цингулюм сужается в задней части зуба; паракон и метакон приблизительно одного размера.	

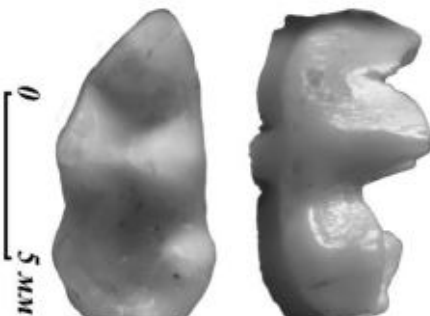
	зуба (Qi, 2014; Desmukh, Valenciano, 2022).	Schlosser, 1902, 1924; Алексеев, 1915; Pilgrim, 1933b; Zdansky, 1937; Teilhard de Chardin, 1945; Şenyürek, 1954; Petter, 1963; Meladze, 1967; Короткевич, 1969; Solounias, 1981; He, Huang, 1991; Wang, Qiu, 2004; Bonis, 2005; Koufos, 2006; Тесаков и др., 2013; Mayda et al., 2015; Geraads, Spassov, 2016; Тесаков et al., 2017; Koufos, 2022; Арасланов, Лавров, 2024; Агаслапов et al., 2024, 2025).	поперечно сжатый; постпаракриста и преметакриста образуют единый режущий гребень; параконкуль и метаконкуль отсутствуют; постпротокриста не достигает основания метакона; гипокон слабо развит (Wang et al., 2005).	
MN 9	–	<i>Palaeomys rachevsi</i> Villalta et Stusafont, 1943 (поздний миоцен; MN 9).	–	<i>Mesomorphitis medius</i> (Petter, 1963) (MN 7–9).
		(левые M1; по Stusafont, Golre, 1982, Т. 2). Овально-трапециевидная форма зуба; все буторки низкие; паракон и метакон поперечно сжаты; метакон уже и короче паракона; постпаракриста и преметакриста образуют единый режущий гребень; комплекс паракона и метакона почти параллелен таковому у многожественного протокона; гипокон расположен лингвальнее заднего буторка протокона; на буккальной стенке имеется небольшой мезостиль; дистолингвальный цингулом хорошо развит; поверхность зуба покрыта мелкими бороздками (Villalta, Stusafont, 1944; Stusafont, Golre, 1982; Kargopoulos et al., 2022).		<i>Protopitius Filhol</i> , 1890 (ранний–поздний миоцен; MN 4–9; <i>Pro. sansaniensis</i> ; Petter, 1967; Werdelin, 2004; Kargopoulos et al., 2022).

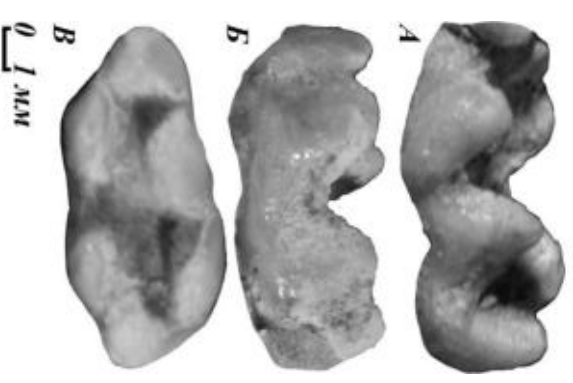
Средний миоцен		<i>Trochotherium suetoides</i> Ftaas, 1870 (средний миоцен; MN 7/8).  (левый М1; по Qiu, 2014, рис. 3) Субквадратная форма; длина слегка короче ширины; паракон сильно увеличен; метакон редуцирован; парастиль мелкий, находится спереди от паракона, имеет вздутое основание; между протоконом и метаконулем находится неглубокая бороздка; под зубом около 16 корней (Ftaas, 1870; Wegner, 1913; Nelbing, 1936; Vîet, 1951; Engsser, 1972; Heizmann, 1973; Sánchez-Netández et al., 2025).		
		<i>Protheriitis Gaudy</i>, 1861 (поздний миоцен – поздний плиоцен; MN 9–16a; Савинов, 1963; Morales et al., 1999; Deng et al., 2013).  <i>Palaeomeles rachei</i> Villalta et Stusaft, 1943 (средний миоцен; MN 7/8). (правый m1; по Kargoroulos et al., 2022, рис. 16, В; рисунок отражен по вертикальной оси). Овально-трапециевидная форма зуба; все буторки низкие; паракон и метакон сильно сжаты поперечно; метакон уже и короче паракона; постпаракриста и преметакриста образуют единый режущий трещень; комплекс паракона и метакона почти параллелен таковому у многожественного протокона; типокон расположен лингвальнее заднего буторка протокона; на буккальной стенке имеется небольшой мезостиль; дистолингвальный цингулом хорошо развит; поверхность зуба покрыта мелкими бороздками (Villalta, Stusaft, 1944; Stusaft, Golre, 1982; Kargoroulos et al., 2022).		
		<i>Protritonius</i> Filhol, 1890 (ранний–поздний миоцен; MN 4–9; <i>Protr. sansaniensis</i> Filhol, 1890, <i>Protr. pusillus</i> (Vîet, 1951)).  (левые М1 и альвеола Р4 <i>P. pusillus</i>; по Mein, 1958, рис. 56). Сильно развитые парастиль и метастиль; метакон меньше паракона; постпротокрита короткая (Mein, 1958, рис. 56); типокон слабо развит (Filhol, 1890; Vîet, 1951; Mein, 1958; Kargoroulos et al., 2022 с дополнениями).		<i>Givateriitis</i> de Beaumont, 1973 (средний миоцен; MN 7/8; de Beaumont, 1973). <i>Mesotheriitis medius</i> (Retter, 1963) (средний–поздний миоцен; MN 7–9; Retter, 1963, 1967, 1976). <i>Palaeotheriitis steinhemensis</i> Jager, 1839 (средний миоцен; MN 7/8; Jager, 1839; Ftaas, 1870; Nelbing, 1936; Wolsan, 1999).

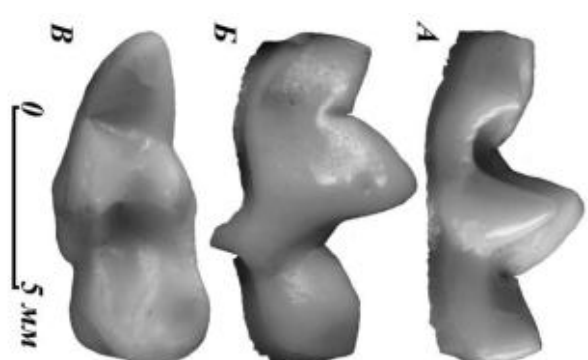
				<i>Plesiomelès</i> Viret et Cusafront, 1955 (средний миоцен; MN 7–8; Viret, Cusafront, 1955).
Ранний миоцен	<i>Miomorphitis vulgata</i> Dehm, 1951 (ранний миоцен; MN3).	—	—	cf. <i>Protopithecus</i> Filhol, 1890 (ранний– поздний миоцен; MN 4–9; Prop. cf. <i>Prop.</i> <i>samsanensis</i> ; Koufos, 2008).
				
	(правый ml; по Schmidt-Kittler, 1981, рис. 24, С; реверсирован). Метакон слегка меньше паракона; постпаракриста и преметакриста образуют единный режущий гребень; стилирная полка узкая; парастиль сильно развит; метастиль редуцирован; гипокон слабо развит; от постпротокрысты к гипокону тянется невысокий дополнительный гребень (Dehm, 1951).			

Приложение 3. Трофическая специализация m1 у Merhiidae.

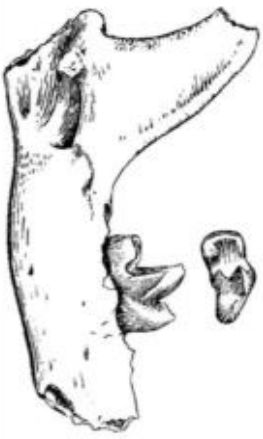
Пищевая специализация	Склерофатия	Смешанная специализация	Плотоядная специализация	m1 не известны
Четвертичный период	–	<i>Soteratus</i> Gray, 1837 (ранний банко – сент-отастин; ранний плиоцен – голоцен).  (фрагмент правой ветви нижней челюсти <i>C. samiguielesensis</i> Wang et Castaneda, 2008, по Wang, Castanza-Castaneda, 2008, рис. 8; А – окклюзиональный вид; В – лингвальный вид). Зуб широкий; паракристид <i>C. samiguielesensis</i> в меньшей степени отклонен от парасагитальной плоскости, чем у более поздних представителей рода; протоконид сильно расширен бугкально; талонид равен тригониду по длине, шире него; энтоконид ниже гипоконида; спереди от энтокониды находится добавочный бугорок, сзади небольшой энтоконулид (Gray, 1837, Wang, Castanza-Castaneda, 2008).	 (Правая ветвь нижней челюсти <i>Brachypristina</i> Brown, 1908, по Brown, 1908, Т. XVI; реверсирована; А – бугкальный вид; В – окклюзиональный вид). Редукция метаконида; протоконид сильно расширен бугкально; постпротокрисид плавно спускается к основанию гипоконида; гипоконид высокий; энтоконид меньше гипоконида (Brown, 1908).	

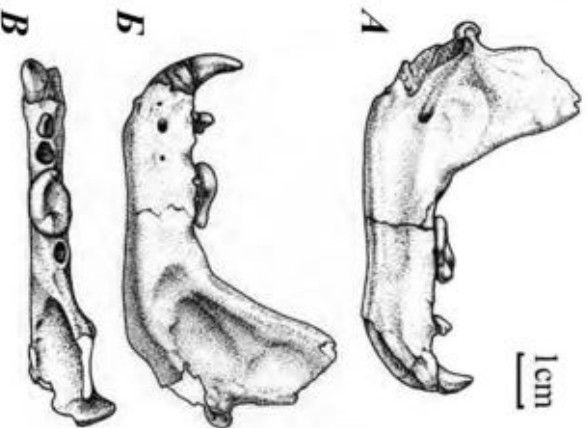
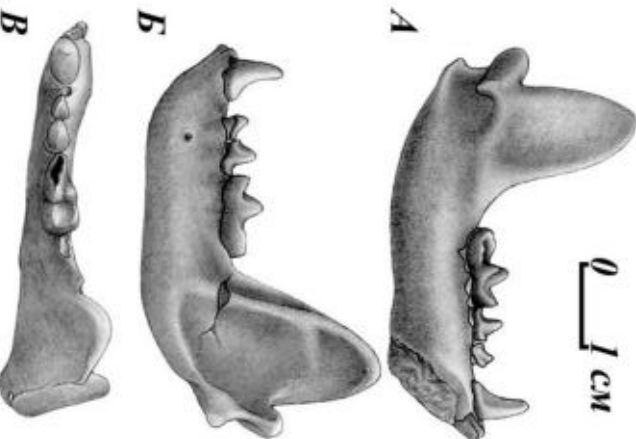
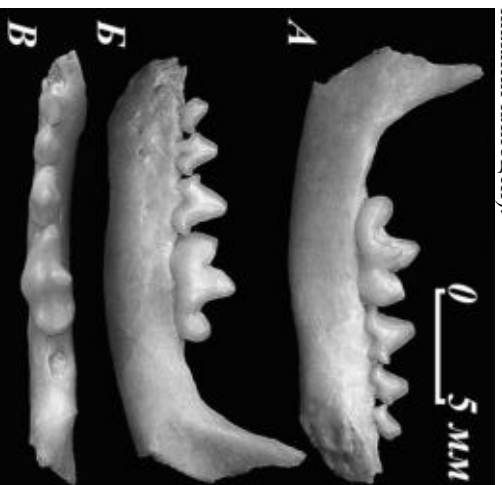
		<i>Merhitis</i> E. Geoffroy et G. Cuvier, 1795 (поздний бланко – сент-огастин; ранний плейстоцен – голоцен).  (левый тл <i>M. merhitis</i> (Schreber, 1776), эжз. ЗММУ, № S-105140; сверху – буккальный вид; снизу – окклюзионный вид). Зуб широкий; паракристид слабо отклонен линтвально от парасагитальной плоскости; протоконид слабо расширен буккально; метаконид сильно развит только у <i>M. merhitis</i>, у остальных мелких (<i>M. fossidens</i> Core, 1896, <i>M. macrota</i> ??, <i>M. orthostictus</i> Core, 1896); вырезка талонида широкая; гипоконид сильно расширен буккально; энтоконид крупный; сзади от энтокониды находится небольшой энтоконулид (Core, 1896; Куптен, Anderson 1980 с дополнениями).	
--	--	--	--

		<i>Mydaus F. civier, 1821 (голюпен).</i>  (левый м1 <i>M. javanensis</i> (Desmarest, 1820), экз. ЗИН, № 32794: <i>A</i> – лингвальный вид; <i>Б</i> – буккальный вид; <i>В</i> – окклюзионный вид). Зуб широкий; паракристид короткий, сильно отклонен лингвально от парасатитальной плоскости; лингвальная сторона бассейна тригониды спереди прикрыта коротким добавочным гребнем паракониды; метаконид обособлен от протокониды, имеет сильно развитые преметакристид и постметакристид; талонид приблизительно равен по длине тригониду; вырезка талониды широкая; буккальная стенка талониды высокая; типоконид сильно развит, слабо расширен буккально; сильно развитый гипоконгулид находится на одной продольной линии с параконидом и является самым задним буторком; на лингвальной стенке	
--	--	--	--

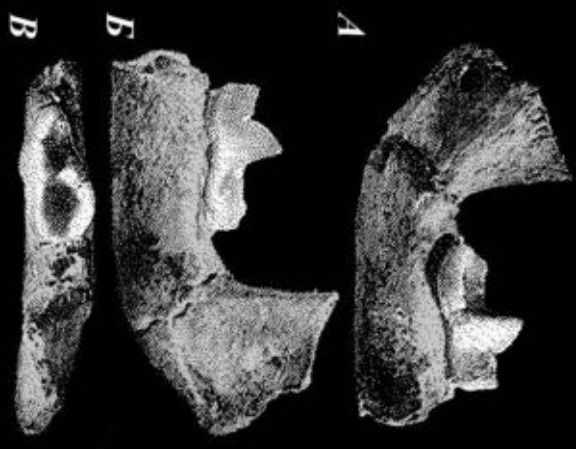
	расположен только сильно развитый одновёршинный энтоконид; энтоконид ниже гипоконида. <i>Spilogale</i> Gray, 1865 (ранний бланко-сентогастин; поздний плиоцен – голоцен).  (левый ml <i>S. rufotus</i> (Linnaeus, 1758); экз. ЗММУ, № S-65666; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>V</i> – окклюзионный вид). Зуб узкий; паракристид слабо отклонен лингвально от парасагитальной плоскости; имеется выступ протостилида; слабо расширен буккально; у основания клинообразный метаконид имеет передний и задний приостренные гребни; вырезка талонида очень широкая; гипоконид слабо расширен буккально; энтоконид крупный; сзади от энтоконид		
--	---	--	--

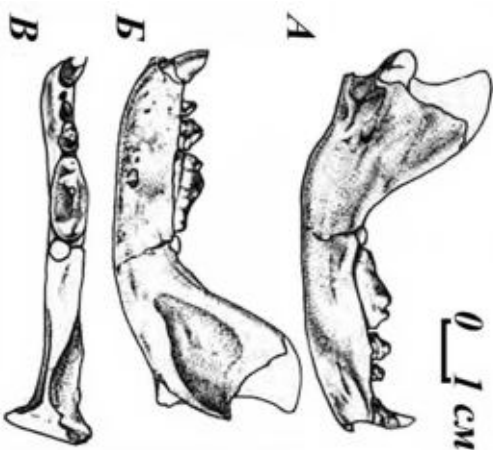
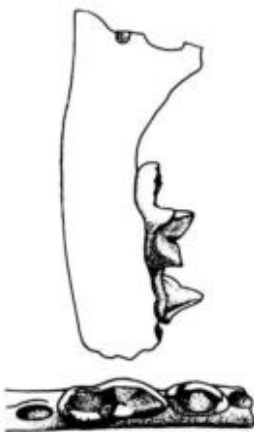
		находится небольшой энтоконулид (Hibbard, 1941; Dalquest, 1971). <i>Osmotherium spelandi</i> Sore, 1896 (ирвингтон; средний–поздний плейстоцен)  (Фрагмент правой ветви нижней челюсти <i>O. spelandi</i>; по Sore, 1896, Т. XVIII, 6; реверсирован). Зуб массивный; метаконид сильно развит; тагонид высокий (Sore, 1896).	
Плиоцен	–	<i>Cooperatus</i> Gray, 1837 (ранний бланко – сент-огастин; ранний плиоцен – голоцен). <i>Merliis</i> E. Geoffroy et G. Cuvier, 1795 (поздний бланко – сент-огастин; ранний плейстоцен – голоцен; Sore, 1896; Куптен, Anderson, 1980). <i>Protheriids</i> (<i>P. maxima</i>, <i>P. alexandrewi</i>; поздний миоцен – поздний плиоцен; MN 9–16a; He, Huang, 1991). <i>Spiogale</i> Gray, 1865 (ранний бланко–сент-огастин; поздний плиоцен – голоцен; Hibbard, 1941; Dalquest, 1971).	<i>Brachyurysigale dubius</i> Hibbard, 1954 (бланко; верхний плиоцен).  (Фрагмент левой ветви нижней челюсти <i>Brachy. dubius</i>; по Hibbard, 1954, рис. 2; сверху – окклюзионный вид; снизу – буккальный вид). Вершина параконида находится на уровне переднего края зуба; метаконид сильно развит, сдвинут назад сильнее, чем у <i>Vulpiscitis</i>; зуб имеет два дополнительных

			буккальных корня и один лингвальный (Hibbard, 1954). <i>Visiucis</i> Hibbard, 1950 (ранний–средний бланко; поздний плиоцен).  (фрагмент левой ветви нижней челюсти <i>Vis. brevittus</i> Hibbard, 1941; по Hibbard, 1954, рис. 2, А; сверху – окклюзионный вид; снизу – лингвальный вид). Зуб узкий; тригонид выгнутый; паракристид сильно повернут антеролингвально; протоконид сильно расширен буккально; постпаракристид и постметаристид почти вертикальные; протоконид отделен от гипокониды небольшой вырезкой; талонид высокий; вырезка талонида глубокая и широкая; гипоконид высокий, слабо расширен буккально; энтоконид высокий, равен по высоте гипокониду; для <i>V. medensis</i> Hibbard, 1950 и <i>V. vittowi</i> Skinner et al., 1972 характерна редукция метаконида; зуб имеет два дополнительных корня (Hibbard, 1941, 1950, 1952, 1954; Stevens, Stevens, 2003; Wang et al., 2013). <i>Martingale</i> Hall, 1930 (поздний кларендон – поздний гемфил; верхний миоцен – нижний плиоцен).	
--	--	--	--	--

Поздний миоцен	MN 10–13	<i>Neuquimitherium</i> Desmikh et Valenciano, 2022 (поздний миоцен; MN 12–13).	<i>Promerlitis</i> Gaudy, 1861 (поздний миоцен – поздний плиоцен; MN 9–16a).	<i>Martínogale</i> Hall, 1930 (поздний кларендон – поздний гемфил; верхний миоцен – нижний плиоцен).	
		 (левая ветвь нижней челюсти <i>N. lufengensis</i> Qiu, 2014, экз. IVPP V 1168-11; по Qiu, 2014, рис. 4, 1a–1c; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>C</i> – окклюзальный вид). Зуб широкий, овальной формы, $W/L > 0.5$; параконид с выраженной вершиной; протоконид высокий; вершина протокониды находится почти на срединной линии зуба; постпротокрестид длинный; метаконид редуцирован; тригонид протяжен почти до заднего края зуба; в задней части лингвального края зуба присутствует небольшая вогнутость; гипоконид и энтоконид редуцированы; присутствует мелкий гипоконулид; присутствует от четырех до восьми	 (правая ветвь нижней челюсти <i>P. hoodoni</i> Senyütek, 1954, экз. AK5-674; по Bonis, 2005, рис. 14; реверсирована; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>C</i> – окклюзальный вид). Зуб узкий; вершина паракониды находится на уровне переднего края зуба; вершина протокониды отклонена назад; постпротокрестид почти вертикальный; талонид почти равен по длине и ширине тригониду; гипоконид сильно развит; энтоконид сильно развит, ниже гипокониды; спереди от энтокониды один-два добавочных буторка; позади энтокониды находится мелкий энтоконулид; зуб имеет два	 (фрагмент левой ветви нижней челюсти <i>Martínogale failii</i> Wang et al., 2005; по Wang et al., 2005, рис. 4; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>C</i> – окклюзальный вид). Зуб узкий; паракристид ориентирован парасаттально; протоконид сильно расширен буккально; постпротокрестид плавно спускается к основанию гипокониды; талонид короче тригониды, узкий; гипоконид невысокий, слабо расширен буккально; буторки на лингвальной стенке талониды очень низкие; зуб имеет два дополнительных корня (Hall, 1930; Wang et al., 2005).	<i>Pliogale fulvongii</i> (Metzger, 1911) (ранний гемфил, поздний миоцен).

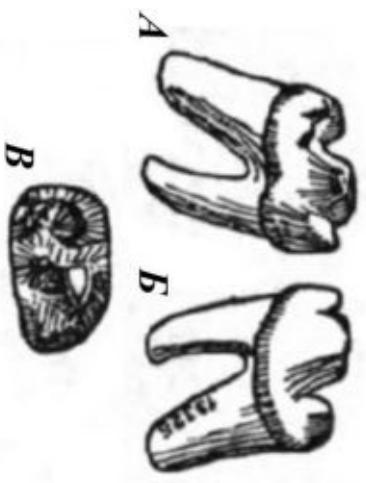
		добавочных корней (Qi, 2014; Desmukh, Valenciano, 2022).	дополнительных корня (Gaudy, 1861; Schlosset, 1902, 1924; Алексеев, 1915; Pilgrim, 1933b; Zdansky, 1937; Teilhard de Chardin, 1945; Şenyürek, 1954; Petter, 1963; Meladze, 1967; Короткевич, 1969; Solounias, 1981; Wang, Qiu, 2004; Bonis, 2005; Koufos, 2006; Тесакв и др., 2013; Mayda et al., 2015; Geraads, Spassov, 2016; Tesakov et al., 2017; Koufos, 2022). <i>Nannotherphitis krassidens</i> Kretzoi, 1952 (поздний миоцен; MN 13). Зуб меньше и короче, чем у <i>Protherphitis</i> (Kretzoi, 1952).	(фрагмент левой ветви нижней челюсти; по Hall, 1930, Т. 7, рис. в, с, к; <i>А</i> – лингвальный вид; <i>Б</i> – буккальный вид; <i>В</i> – окклюзиональный вид). Зуб узкий; протоконид сильно расширен буккально; постпротокрисид плавно спускается к основанию типоконида; талонид уже и короче тригонид; типоконид низкий, не расширен буккально; зуб имеет два дополнительных корня (Hall, 1930; Wang et al., 2005). <i>Protritorius</i> Filhol, 1890 (ранний–поздний миоцен; MN 4–9; <i>Прот. lufengensis</i> Qi, 1983, <i>Прот. minima</i> Zdansky, 1924, <i>Прот. yaogouensis</i> Qiu, 1979; Zdansky, 1924; Ginsburg, 1961; Qiu, 1979; Qi, 1983; Wangong, 1986; Wan et al., 2013).	
--	--	--	---	---	--

	MN 9	–	<i>Mesomerphius medius</i> (Retter, 1963) (MN 7–9).  (фрагмент правой ветви нижней челюсти; по Retter, 1963, Т. 3, 9а, 9б, 9с; рисунок прокрашен в оттенках серого; <i>А</i> – лингвальный вид; <i>Б</i> – букальный вид; <i>Б'</i> – окклюзионный вид). Зуб широкий; паракристид очень слабо отклонен лингвально от парасагиттальной плоскости; метаконид обособлен от протокониды; удлиненный талонид; увеличенный гипоконид, слабо расширен букально; мелкий гипоконулид; энтоконид слабо развит; задняя стенка талонида булгорчатая (Retter, 1963, 1967, 1976). <i>Palaeoteles racheoi</i> Villalta et Crusafont, 1943 (MN 7–9; Villalta, Crusafont, 1944; Crusafont, Golpe, 1982; Kargopoulos et al., 2022).	<i>Protorionius</i> Filhol, 1890 (ранний–поздний миоцен; <i>P. sansaniensis</i>; Filhol, 1890; Ginsburg, 1961; Retter, 1967).	
--	------	---	--	--	--

Средний миоцен	<i>Trochotherium suanooides</i> Fraas, 1870 (средний миоцен: MN 7–8). 	<i>Promerphitis</i> Gaudy, 1861 (MN 9–16a; Савинов, 1963; Morales et al., 1999; Deng et al., 2013). <i>Grymerphitis</i> de Beaumont, 1973 (средний миоцен: MN 7–8; <i>G. pusillus</i> (Majot, 1903), <i>G. meini</i> de Beaumont, 1973). 		
	(Правая ветвь нижней челюсти <i>T. suanooides</i>; по Qiu, 2014, рис. 4; реверсирован; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>C</i> – окклюзионный вид). Зуб широкий, овальной формы, W/L – 0.5; постпротокристид длинный; талонид отделен от тригониды неглубокой бороздой с буккальной стороны; низкий и узкий лингвальный гребень талониды; под зубом располагается два основных корня, а также три корня с буккальной стороны и три с лингвальной (Jaget, 1839; Fraas, 1870; Wegner, 1913; Hebling, 1936; Viret, 1951; Engset, 1972; Heizmann, 1973; Sanchez-Nemánez et al., 2025).	(фрагмент левой ветви нижней челюсти; по Де Вeaumont, 1973, рис. 1; слева – лингвальный вид; справа – окклюзиональный вид). Зуб узкий; вершина паракониды находится на уровне переднего края зуба; вершина протокониды отклонена назад; постпротокристид не протяжен назад; талонид почти равен по длине и ширине трикониду; гипоконид сильно развит, слабо расширен буккально; лингвальный гребень талониды ниже гипокониды, покрыт небольшими бугорками (de Beaumont, 1973). <i>Mesomerphitis medius</i> (Retter, 1963) (MN 7–9; Retter, 1963, 1967, 1976). <i>Palaeomeles racheoi</i> Villalta et Cusafont, 1943 (средний–поздний миоцен; MN 7–9).	<i>Protopithecus</i> Filhol, 1890 (ранний–поздний миоцен: MN 4–9; <i>Propr. sansaniensis</i> Filhol, 1890, <i>Propr. pusillus</i> (Viret, 1951)). 	<i>Palaeomerphitis steinheimensis</i> Jaget, 1839 (средний миоцен: MN 7–8; Jaget, 1839; Fraas, 187; Hebling, 1936; Wolsan, 1999).
	(правый ml; <i>Propr. sansaniensis</i>; по Kateropoulos et al., 2022, рис. 17; реверсирован; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>C</i> – окклюзионный вид). Зуб узкий; метаконид обособлен от протокониды; удлиненный талонид; ширина талониды изменчива (бывает узким у <i>Propr. pusillus</i>); увеличенный гипоконид, умеренно сильно расширен буккально; мелкий гипоконкулид;			

		 (правая ветвь нижней челюсти; по Katsourou et al., 2022, рис. 16, D1-D3; реверсирована; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>B'</i> – окклюзионный вид). Зуб узкий; низкие тригонид и талонид; метаконид слегка сдвинут назад от уровня протоконид; типифлексид слабо развит; талонид занимает 45–50% длины зуба; басейн талонида длинный и неглубокий; гипоконид невысокий, слабо расширен буккально; цингулид опоясывает зуб, сильно развит; складчатость лингвального цингулида образует бугристость (Villalta, Stusafton, 1944; Stusafton, Golre, 1982; Katsourou et al., 2022 с дополнениями).	Энтоконид сильно редуцирован или отсутствует; задняя стенка талонида бугорчатая (Filhol, 1890; Viet, 1951; Mein, 1958; Katsourou et al., 2022).	
--	--	---	--	--

		<i>Plesioneles caiali</i> Vîet et Cusafont, 1955 (средний миоцен; MN 7-8).  (фрагмент правой ветви нижней челюсти; по Vîet, Cusafont, 1955, рис. 1, 2; реверсирован; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>C</i> – окклюзионный вид). Зуб узкий; постпротокрестид длинный и пологий; метаконид слабо смещен назад, сближен с протоконидом; длина и ширина талониды почти равны таковым у тригониды; гипоконид сильно развит, его основание слабо расширено буккально; мелкий гипоконулид; лингвальный гребень талониды ниже буккального, он несет ряд из трех бугорков (самый высокий посередине); ззиди басейн закрыт невысоким гребнем (Vîet, Cusafont, 1955 с дополнениями).		
--	--	--	--	--

Ранний миоцен	<i>Miomeryx pügeti</i> Dehm, 1951 (ранний миоцен; MN3).  (левый m1; по Dehm, 1951, рис. 214; <i>A</i> – лингвальный вид; <i>B</i> – буккальный вид; <i>V</i> – окклюзиональный вид). Зуб широкий; короткий тагонид; метаконид сильно развит; конусообразный; гипоконид сильно развит; отсутствие дополнительных бугорков энтокониды (Dehm, 1951).	–	–	cf. <i>Protypotherium</i> Filhol, 1890 (ранний–поздний миоцен; MN 4–9; Koufos, 2008).
---------------	--	---	---	---

Приложение 4. Промеры черепа *Protheriids lartetii* Гандру, 1861.

Промеры, мм	Китай						Греция		Болгария						
	*1	*2	*3		*4	*5	*6	*7	*8	*9	*10				
IVPP V0411	IVPP V0417	IVPP V0424 Sim. Dex.		IVPP V0425 Sim. Dex.		HM V0428	HM V0429	IVPP V13310 Sim. Dex.		NHMP 47981	PER 1278	K-9504	HD-9506	HD-9508	
Кондилобазальная длина L1	62.3	61.7	64.5		60.8		64.1	61.9	60.2		59*А	—	—	59.4	58*А
Базальная длина LB	—	—	59.76		55		—	—	54.54		54.2	—	—	—	—
Занебная длина LPP	32.4	32.8	36.79		30.88		33.3	32.7	31		29	23	—	—	—
Засочленовая длина L2	—	—	22.28		24		—	—	22.2		—	—	—	—	—
Сосцевидная ширина W1	41.9	41.2	—		34.2		41	42.1	39.18		—	—	39.7 *А	38.2	39.5
Высота черепа H1	—	22.2	—		19.5		23	23.8	16.35		—	—	—	—	—
Ширина мозгового отдела WNC	—	—	—		33.49		—	—	30.45		—	—	—	—	—
Ширина заглазничного перехвата Wpo	16.8	16.1	15.6		14.22		15.3	15.4	13.4		—	—	16.7	16	15.4
Ширина между заглазничными отростками Wsupo	22.8	21.1	21.4		17.84		22.4	21.1	21.8		20.6	—	21.6	20	20.8
Межглазничная ширина Wo	21.3	19.7	21.3		18.04		20.8	20	21.6		—	18	19.9	18.2	19.5
Высота глазницы	—	—	13.5	12.94	8.5	9.8	—	—	11.1	—	—	—	—	—	—
Длина предглазничного отдела Lpro	—	—	20.66	20.43	19.28	18.94	—	—	20.93	20.47	20.3	21	—	—	—
Высота большого затылочного отверстия Nfm	—	—	—		7.12		—	—	5.862		—	—	—	—	—
Ширина большого затылочного отверстия Wfm	—	—	—		9.1		—	—	9.4		—	—	—	—	—

Wcond	–	–	–	15.6		–	–	16.16	–	–	–	–	–	–
L lacetum posticum Lpr	–	–	2.693	–	2	2.58	–	2.717	2.9	–	–	–	–	–
W lacetum posticum Wpr	–	–	1.85	–	1.27	2.1	–	1.846	1.9	–	–	–	–	–
Ширина между for. Нурогlossum Wthfh	–	–	–	9.92			–	12.85		–	–	–	–	–
Ширина между задними рваными отверстиями Wprpr	–	–	–	13.25			–	14.65		–	–	–	–	–
Высота подглазничного отверстия Hinf	–	–	2.825	2.78	2.8	2.4	–	2.36	2.56	–	–	–	–	–
Ширина подглазничного отверстия Winf	–	–	2.5	2.02	1.9	2.3	–	1.83	1.95	–	–	–	–	–
Длина подглазничного канала Lcinf	–	–	1.98	1.54	1.6	1.8	–	2.1	–	–	–	–	–	–
Ширина хоан Wcho	–	–	10.94	7.35			–	7.7		–	–	–	–	–
Длина неба Lpal	22.5	22.5	22	23.2			23.3	22.2	22.22	23	–	–	–	–
Ширина черепа на уровне клыков Wcap	17.5	16.9	16.98	17.6			17.2	16.2	17.1	21*А	–	–	–	–
Ширина черепа на уровне переднего края M1 WM1M1	23.1	24.1	23.85	23.94			25	23.6	22.46	21	20	–	–	–

Примечание. *1 – Паньин; *2 – Янцзяншань; *3 – Цяоцзя; *4 – Гаоцзяшань; *5 – Соншуту; *6 – Шанцзяван.

Приложение 5. Промеры верхнего зубного ряда *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 из верхнего миоцена Китая.

Промеры, мм	Цяоцзя				Шанцзявань	
	IVPP V0424		IVPP V0425		IVPP V13310	
	Sin	Dex	Sin	Dex	Sin	Dex
LI1–M1	25.2	24.91	25.13	25.18	24.9	24.99
LI1–M1m	22.4	–	23.88	–	23.74	–
Wii	8.57	–	8.3	–	8.27	–
LI1–I3	4.2	4.5	3.9	4.7	4	4.35
Ldiast	3.06	2.56	2.8	2.3	2.7	3
LC1–M1	19	19.3	19.36	19.4	19.1	19.4
LC1	3.966	4	4.34	4.4	–	3.3
WC1	3	3.3	2.83	3	–	4.52
LP2–M1	14.9	15.1	14.74	14.6	14.6	14.7
LP2–P3	3.132	3.03	2.73	3.3	3.31	3.56
LP2–P4	10.6	10.66	10.4	11.2	10.3	10.7
LP3	2.7	2.743	2.73	2.85	2.9	2.975
WP3	1.723	1.87	1.73	1.98	2	1.9
HP3	–	–	–	–	–	–
LP4–M1	11.42	11.77	11.5	11.5	11.4	11.6
LP4	6.4	6.85	6.4	6.3	6.46	6.43
LP4ling	3.3	3.6	4.1	4	3.65	3.68
WP4	5.02	4.83	5.2	5.52	5.15	5.06
WpaP4	2.59	2.44	2.84	2.6	2.66	2.82
WhpP4	2.43	2.39	2.36	2.92	2.49	2.24
LmtsP4	2.915	2.54	–	2	–	–
LM1	5.65	6.1	5.52	6.1	6.16	6
LM1ling	6.58	6.4	5.215	5.74	5.4	5.58
WM1max	8.1	8.67	7.9	8.1	8.17	8
WM1	5.7	5.96	5.6	6.65	6.08	6.4
Wpa-pasM1	3.47	4.24	3.3	3.4	3.3	3.44
LpaM1	3.27	3	3.32	3.46	3.13	2.94
LmtM1	2.04	2.725	2.36	2.34	2.6	2.54
WtnM1	3.92	4.23	4.7	4.9	4.23	4.25
AP4–M1 ¹	144	152	–	142	143	152

Примечание. ¹ – промер представлен в °.

Приложение 6. Промеры верхнего зубного ряда *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 из верхнего миоцена Балканского полуострова и Турции.

Промеры, мм	Турция	Греция			Болгария			
	Кючукьозгат	Пикерми	Самос	Периволаки	Калиманци	Хаджидимово		
	*1	*2	*3		*4			
	UADP Ky. P. 1	MNHN.F.PIK3 019	NHMW A47981	PER-1278	K-9504	HD-9506	HD-9507	HD-9508
Wii	–	–	–	7.8	–	–	–	–
LC1–M1	–	–	19	20	–	18.5	–	17.5
LC1	4	–	3.6	4.45	–	–	–	–
WC1	3.1	–	–	3.45	–	–	–	–
LP3	2.8	–	2.5*A	–	3.8	–	–	–
WP3	1.9	–	–	–	2.2	–	–	–
HP3	2.4	–	–	–	–	–	–	–
LP4	6.1	6*A	6.3	–	6.8	–	6	6.3
WP4	5.1	4.2*A	–	–	5.6	–	4.7	
LM1	5.7	–	6.8	–	6.4	–	5.9	6.8
LM1ling	–	–	–	–		–	–	–
WM1max	7.6	8.1	–	–	8	–	8.1	–
WM1	–	–	–	–	–	–	6.5	–

Примечание. *1 – (Şenyürek, 1954); *2 – Gaudry, 1861; *3 – (Koufos, 2006); *4 – (Geraads, Spassov, 2016); *A – по Geraads, Spassov, 2016.

Приложение 7. Промеры нижнего зубного ряда *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 из
верхнего миоцена Китая.

Промеры, мм	Цяоцзя		Шанцзявань	
	IVPP V0424		IVPP V0425	
	Sin	Dex	Sin	Dex
Lmd	41	39	—	37
Lmd2	40.1	38.75	—	
Hmd	7.8	7.63	6.77	6.9
Hmd2	8.2	8.35	7	7.11
Hmd/Lmd	0.190244	0.195641	—	0.186486
Hmd/Lm1	0.85	0.86	—	0.74
Hcor	19.05	20.17	—	18.73
Hcor/Lmd	0.46	0.52	—	0.51
Hart	8.1	7.03	—	7.4
Hart/Hcor	0.43	0.35	—	0.40
Acor ¹	80	70	—	80
Li1–m2	24.69	24.35	—	22.73
Lc1–m2	23.22	23.55	—	21.79
Lc1	3.9	4.22	4.15	4.23
Wc1	2.76	2.78	2.83	2.3
Hc1	5.87	5.95	5.9	5.32
Lp2–m2	18.55	19.24	—	17.74
Lp2–p4	6.78	7.18	—	6.2
Lm1–m2	11.52	11.8	—	11.6
Lp3	2.67	2.64	2.2	—
Wp3	1.77	1.79	1.58	—
Lp4	3.29	3.54	3.23	—
Wp4	2.88	2.86	2.6	—
Lm1	9.2	8.86	9.11	9.28
Wm1	4.1	3.94	3.64	3.5
Hm1	4.26	4.65	3.96	—
Ltrgm1	5.5	5	4.86	5.11
Wtrgm1	3.42	3.1	3.4	3.18
Ltdm1	3.7	3.86	4.25	4.17
Wtdm1	3.92	3.78	3.63	3.69
Lm2	2.62	2.92	—	2.26
Wm2	2.9	2.84	—	2.86

Примечание. ¹ – промер представлен в °.

Приложение 8. Промеры нижнего зубного ряда *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 из
верхнего миоцена Балканского полуострова и Турции.

Промеры, мм	Турция		Греция			Болгария
	Кючукьозгат	Аккашдаги	Пикерми	Самос	Периволаки	Хаджидимово
	*1	*2	*3	*4		*5
	UADP Ky. P. 1	AK5-674	MNHN.F.PIK3019	NHMW A47981	PER-1278	HD-9508
Lmd	—	42.195*A	—	—	42.2	—
Hmd	—	8.4	—	8.5	7.5	—
Hmd/Lmd	—	0.199076	—	—	0.177725	—
Hmd/Lm1	—	0.99	—	—	0.87	—
Lc1–m2	—	—	—	—	24.5	—
Lc1	4	4.2	—	—	—	—
Wc1	3	2.9	—	—	—	—
Hc1	6.7		—	—	—	—
Lp3	2.5	2.6	—	—	—	—
Wp3	1.8	2	—	—	—	—
Lp4	3.7	3.9	—	3.5	3.55	—
Wp4	2.8	2.9	—	2.5	3.4	—
Lm1	8.8	8.5	8.8*A	8.45	8.6	9.3*A
Wm1	4.3	3.9		3.8	4.4	
Hm1	3	—	—	—	—	—
Ltrgm1	—	4.9	—	—	—	—
Wtrgm1	—	3.2	—	—	—	—
Ltdm1	—	3.6	—	—	—	—
Wtdm1	—	3.9	—	—	—	—
Lm2	—	—	—	—	—	3.5
Wm2	—	—	—	—	—	3.4

Примечание. *1 – (Şenyürek, 1954); *2 – (Bonis, 2005); *3 – (Gaudry, 1861); *4 – (Koufos, 2006); *5 – (Geraads, Spassov, 2016); *A – по Geraads, Spassov, 2016.

Приложение 9. Промеры верхнего зубного ряда *Promerphitis maeotica* Alexejew, 1915.

Промеры, мм	Украина						
	Новоелизаветовка				Гребеники		
	ПИН 355/1519		NNPM-P 43.332		ПН 408/193 ¹	ПН 408/193 ¹	ПН 408/194 ¹
LC1–M1	21.10	–	20.10	–	23.40	–	–
LC1	–	–	–	–	5.00	5.50	5.20
WC1	–	–	–	–	4.00	4.00	4.30
HC1	–	–	–	–	–	4.00	10.80
LP2–M1	18.00	–	–	–	–	–	–
LP2–P3	3.26	–	–	–	–	–	–
LP2–P4	11.40	–	–	–	–	–	–
LP3	–	–	–	–	3.20	3.40	3.50
WP3	–	–	–	–	2.00	2.10	2.20
HP3	–	–	–	–	–	3.30	3.60
LP4–M1	12.94	–	–	–	–	–	–
LP4	6.86	7.10	6.30	6.20	7.80	8.00	7.20
LP4ling	4.31	–	–	–	–	–	–
LP4ling/LP4	0.63						
WP4	4.68*–5.91	5.30	4.30	4.30	6.00	5.10	6.00
WpaP4	3.53	–	–	–	–	–	–
WhpP4	1.15	–	–	–	–	–	–
WpaP4/WhpP4	0.25	–	–	–	–	–	–
WP4/LP4	0.68	0.66	0.68	0.69	0.77	0.64	0.83
HP4	4.78	–	–		5.20	5.40	5.10
LmtsP4	2.25	–	–	–	–	–	–
LM1	6.19	6.66	6.50	7.00	6.80	–	7.20
LM1ling	6.92	–	6.20	6.30	–	–	–
LM1/LM1ling	0.89	–	–	–	–	–	–
WM1max	8.96	9.60	–	–	–	–	–
WM1	7.00	7.36	8.00	7.67	8.50	–	9.50
LM1/WM1	0.88	0.9	0.81	0.91	0.8	–	0.76
LM1/WM1max	0.69	0.69	–	–	–	–	–
Wpa-pasM1	3.07	–	–	–	–	–	–
LpaM1	2.96	3.20	–	–	–	–	–
LmtM1	2.52	2.90	–	–	–	–	–
LmtM1/ LpaM1	0.85	0.91	–	–	–	–	–
WtnM1	5.21	5.10	–	–	–	–	–
AP4–M1 ²	138.00	–	–	151.00	–	–	–

Примечание. * – измерение проведено по реконструкции P4; ¹ – (Крокос, 1939); ² – промер представлен в °.

Приложение 10. Промеры нижней челюсти и зубного ряда *Proteritis taeniosa* Alexeev, 1915.

Промеры, мм	Украина					Гребенники							Китай
	Новоелизаветовка			Гребенники			ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	Янмугтоу
	ПИН 355/1521	ПИН 355/1522	ПИН 355/1523	ПИН 355/1524	ПН 408/189 ⁴	ПН 408/191 ⁴							
Lmd	–	38.40 ¹	38.40	–	45.60	44.30	–	50.20	–	–	–	–	?
Lmd2	33.6–39.5 ¹	–	36.80	–	42.60	43.00	–	48.80	48.50	–	–	–	–
Hmd	7.57	6.31	7.30	–	8.20	8.80	–	8.00	8.50	7.30	–	–	–
Hmd2	8.30	7.04	6.91	7.60	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hmd/Lmd	–	–	0.19	–	0.18	0.20	–	0.16	–	–	–	–	–
Hmd/Lml	0.72	0.72	0.75	–	–	0.81	–	0.74	0.77	0.73	–	–	–
Hcor	–	–	–	18.50	22.00	–	–	22.10	–	19.00	–	–	–
Hcor/Lmd	–	–	–	–	0.48	–	–	0.44	–	–	–	–	–
Hart	–	–	7.80	7.72	–	–	–	–	–	6.80	–	–	–
Hart/Hcor	–	–	–	0.42	–	–	–	–	–	0.36	–	–	–
Wart	–	–	10.60 ¹	10.70	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Acor ⁶	50.00	56.00	57.00	–	–	–	57.00	–	–	–	–	–	–
Lil–m2	26.20	24.13	21.30 ¹	–	27.20	28.50	–	30.50	30.40	–	–	–	–
Lcl–m2	26.00	25.20 ¹	22.75	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Lcl	4.60	–	4.00 ¹	–	–	5.30	–	–	4.30	3.70	–	–	–
Wcl	3.46	–	2.53	–	–	4.80	–	–	3.80	2.70	–	–	–
Hcl	7.60	–	–	–	–	–	–	–	–	7.00	–	–	–
Lp2–m2	20.50	19.60	18.60	–	22.40	21.50	20.70	22.80	24.00	–	–	–	–
Lp2–p4	7.40	7.40	6.27	–	8.20	7.50	8.10	9.20	9.10	7.00	–	–	–
Lml–m2	13.20	12.30	11.90	–	14.60	14.00	12.80	14.00	15.00	15.00	–	–	–
Lp3	2.72	3.40	–	–	–	0.60 ²	2.80	3.20	–	2.80	–	–	–
Wp3	2.15	2.40	–	–	–	2.30	2.00	2.10	–	1.60	–	–	–
Lp4	3.97	3.90	3.90	–	–	3.30	3.80	3.80	–	3.40	–	–	–
Wp4	3.20	3.22	3.04	–	–	2.40	2.80	2.90	–	2.40	–	–	–
Lml	10.50	8.80	9.75	–	–	10.80	9.80	10.80	11.00	10.00	–	–	–
Wml	4.67	4.00	4.20	–	–	5.00	4.20	5.00	5.00	4.00	–	–	–

Nm1	–	5.60	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ltgm1	6.36	5.42	5.45	–	–	–	–	–	–	–	–	6.00	–
Wtgm1	4.50	3.80	3.90	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Lidm1	4.14	3.38	4.30	–	–	–	–	–	–	–	–	6.00	–
Widm1	4.95	4.11	4.17	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Lm2	3.50	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3.10 ^{3, 4}	–
Wm2	3.50	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2.00 ^{3, 4}	–

Примечание. ¹ – реконструированная величина; ² – значение промера по Крокос, 1939; ³ – промер зуба выполнен по альвеолам; ⁴ – Крокос, 1939; ⁵ – Zdansky, 1937; ⁶ – промер представлен в °.

Приложение 11. Промеры верхнего зубного ряда *Promephitis alexejewi* Schlosser, 1924.

Промеры, мм	Китай				Молдавия	Испания
	Эртемте			Юйшэ	Лучешты	Вента-Дель-Моро
	ʔ ¹	ʔ ¹	PMU M-6308	IVPP RV45025 (бывший V25.638)	ЗИН 34846	VV-14292 ²
LP4-M1	—	—	—	14.25	—	—
LP4	8.00	—	—	7.5	—	а 6
LP4ling	—	—	—	6.2	—	—
WP4	5.00	—	—	6.23	—	—
WpaP4	—	—	—	3.48	—	—
WhpP4	—	—	—	2.75	—	—
WP4/LP4	0.63	—	—	0.83	—	—
HP4	—	—	—	5	—	—
LmtsP4	—	—	—	3.2	—	—
LM1	—	5.80	6.00	7.47	6.92	—
LM1ling	—	—	—	7	6.00	—
LM1/LM1ling	—	—	—	1.07	1.15	—
WM1max	—	—	—	10.37	9.70	—
WM1	—	7.60 ³	8.00 ³	8.2	7.67	—
LM1/WM1	—	0.76	0.75	0.91	0.9	—
LM1/WM1max	—	—	—	0.72	0.71	—
Wpa-pasM1	—	—	—	3.32	2.5	—
LpaM1	—	—	—	4	3.43	—
LmtM1	—	—	—	3.14	2.86	—
LmtM1/LpaM1	—	—	—	0.79	0.83	—
WtnM1	—	—	—	5.13	5.1	—
AP4-M1 ⁴	—	—	—	140	—	—

Примечание. а – приблизительное значение; ¹ – Schlosser, 1924; ² – Montoya et al., 2011; ³ – в тексте источника не указана тип промера (WM1 или WM1max); ⁴ – промер представлен в °.

Приложение 12. Промеры нижней челюсти и зубного ряда *Promephitis alexejewi*
Schlosser, 1924.

Промеры, мм	Китай		Испания		
	Юйшэ	Эртемте	Вента-Дель-Моро		
	IVPP RV45025 (prev. V25.638)	? ¹	VV-8477	VV-12895	VV-12896
Hmd	7.87	—	—	—	—
Hmd/Lm1	0.70	—	—	—	—
Lm1–m2	—	—	VV-8477	VV-12895	VV-12896
Lp3	—	—	—	3.00	3.10
Wp3	—	—	—	2.10	2.00
Lp4	3.90	3.80	—	—	a 3.3
Wp4	2.87	2.00	—	—	—
Lm1	11.30	10.60	10.40	10.50	—
Wm1	4.34	4.80	4.30	4.40	—
Wm1/Lm1	0.38	0.45	0.41	0.42	—
Hm1	5.53	—	—	—	—
Ltrgm1	6.18	5.80	—	—	—
Wtrgm1	4.00	—	—	—	—
Ltdm1	5.12	5.00	—	—	—
Wtdm1	4.28	—	—	—	—
Lm2	—	—	3.10	3.50	—
Wm2	—	—	3.70	3.80	—
Lm2/Wm2	—	—	0.84	0.92	—

Примечание. ¹ – Schlosser, 1924; a – приблизительное значение.

Приложение 13. Промеры черепа у *Promephitis parvus* Wang et Qiu, 2004.

Промеры, мм	Джинчангоу		Шанчжуан		Соншугуоу	
	IVPP V13306		IVPP V13307		IVPP V13308	
	Sin	Dex	Sin	Dex	Sin	Dex
Кондилобазальная длина L1	43.5		44.95		43.73	
Базальная длина LB	41		41.83		39	
Занебная длина LPP	22.72		24		22,61	
Засочленовная длина L2	–	16.82	16.63	–	16.5	–
Сосцевидная ширина W1	25.46		26		26.7	
Высота черепа H1	19		14.6		16.96	
Ширина мозгового отдела WNC	22.7		21.7		23.1	
Ширина заглазничного перехвата Wpo	12.53		12.3		13.6	
Ширина между заглазничными отростками Wsuo	15.9		>14,6		15.42	
Межглазничная ширина Wo	13.9		13.8		14.5	
Высота глазницы	8.77	8.3	–	7.1	–	8.47
Длина предглазничного отдела Lpro	14.78	14.13	–	13.95	14.16	14.53
Высота большого затылочного отверстия Hfm	–		4.57		5.82	
Ширина большого затылочного отверстия Wfm	–		8.96		8.15	
Wcond	–		–		13.32	
Ширина между for. Hypoglossum Wfhfh	8		–		–	
Ширина между задними рваными отверстиями Wlplp	9		–		–	
Высота подглазничного отверстия Hinf	1.87	1.95	–	2	1.97	–
Ширина подглазничного отверстия Winf	1.95	1.88	–	2.34	1.5	–
Длина подглазничного канала Lcinf	1.65	1.5	–	1.6	1.55	–
Ширина хоан Wcho	6.2		6.6		6.56	
Длина неба Lpal	15.05		16.8		14.92	
Ширина черепа на уровне клыков Wcan	10.78		11		11.8	
Ширина черепа на уровне переднего края M1 WM1M1	16.6		16.55		17.34	

Приложение 14. Промеры верхнего зубного ряда у *Promephitis parvus* Wang et Qiu, 2004.

Промеры, мм	Джинчангоу		Шанчжуан		Соншугоу	
	IVPP V13306		IVPP V13307		IVPP V13308	
	Sin	Dex	Sin	Dex	Sin	Dex
LI1-M1	18.86	19.4	18.5	18.5	18.5	–
LI1-M1m	17.77	–	17.96	–	17.5	–
Wii	6.25	–	5.2	–	>6,43	–
LI1-I3	3	3	2.94	2.9	–	–
Ldiast	–	1.06	1.73	1.6	1.08	1.16
LC1-M1	14.6	15.12	14.7	14.5	14.62	18.93
LC1	–	2.96	–	–	–	–
WC1	–	1.8	–	–	–	–
LP2-M1	12.02	11.66	12	12.2	11.94	12.1
LP2-P3	2.53	2.47	3.65	3.63	2.8	2.8
LP2-P4	–	–	8.48	8.46	8.5	8.6
LP2	–	–	0.75	0.82	0.64	0.63
WP2	–	–	0.6	0.57	0.35	0.9
LP3	2.24	2.27	2.27	2.16	2.14	2.3
WP3	1.55	1.48	1.2	1.15	1.5	1.52
HP3	2.94	2.8	2.1	2.22	–	–
LP4-M1	9.22	9.56	–	8.7	8.95	9.23
LP4	5.31	5.62	5.03	4.86	5.17	5.13
LP4ling	2.93	2.94	–	2.7	–	–
LP4ling/LP4	0.551789	0.523132	–	0.555556	–	–
WP4	3.75	3.85	3.34	3.38	3.5	3.53
WpaP4	2.11	2.2	–	1.68	2.12	2
WhpP4	1.64	1.65	–	1.7	1.38	1.53
WP4/LP4	0.706215	0.685053	0.664016	0.695473	0.676983	0.688109
HP4	4.33	4.29	–	3.8	–	–
LmtsP4	2.15	1.95	1.99	2.04	2.22	2
LM1	4.42	4.77	–	4.48	4.96	4.6
LM1ling	4.13	4.3	–	–	4	4.2
LM1/LM1ling	1.070218	1.109302	–	–	1.24	1.095238
WM1max	6.4	6.3	–	6.3	6.35	6.38
WM1	5.8	5.67	5.54	5.5	5.5	5.53
LM1/WM1	0.762069	0.84127	–	0.814545	0.901818	0.831826
LM1/WM1max	0.69	0.76	–	0.71	0.78	0.72
Wpa-pasM1	2.43	2.43	–	2.84	2.61	2.46
LpaM1	2.03	1.95	1.68	1.7	2.131	2.1
LmtM1	1.93	1.84	1.7	1.73	1.958	2.1
LmtM1/ LpaM1	0.950739	0.94359	1.011905	1.017647	0.918817	1
WtnM1	3.75	3.82	1.66	1.74	3.7	3.7
AP4-M1 ¹	150	143	142	–	150	141

Примечание. ¹ – промер представлен в °.

Приложение 15. Промеры нижней челюсти и зубного ряда *Promephitis parvus* Wang et Qiu, 2004.

Промеры, мм	Шанчжуан	Цяоцзя
	IVPP V13307	IVPP V13309
	Dex	Sin
Hmd	3.82	5.28
Hmd2	4.2	5.4
Hmd/Lm1	0.56	0.70
Acor ¹	85	—
Li1–m2	—	20.82
Lc1–m2	—	19.94
Lp2–m2	—	16.46
Lp2–p4	—	7
Lm1–m2	—	9.2
Lp3	—	2.26
Wp3	—	1.25
Lp4	—	3.28
Wp4	—	1.9
Lm1	a 6,8	7.59
Wm1	3	3
Hm1	4	—
Ltrgm1	—	4.1
Wtrgm1	2.44	3
Ltdm1	2.92	3.49
Wtdm1	2.76	2.98
Lm2	2.3	2.24
Wm2	2.33	1.86

Примечание. ¹ – промер представлен в °; а – реконструированное значение.

Приложение 16. Промеры нижней челюсти и нижнего зубного ряда у *Proterhitis qimensis* Wang et Qiu, 2004.

	ПИН, № 5126/304	ПИН, № 5126/464	ПИН, № 5126/767	ПИН, № 5126/793	ПИН, № 5126/794	ПИН, № 5126/795	ПИН, № 5126/796	ПИН, № 5126/797	ПИН, № 5126/798	IVPP V13311	
										Sim.	Dex.
Lmd	–	–	a 35	–	a 36,8	a 30,1	–	a 34	a 34	35,46	–
Lmd2	–	–	a 33	–	a 35	a 29,6	–	–	a 28,3	35,27	–
Hmd	6,25	5,58	6,10	5,56	a 6,5	5,05	6,23	5,74	5,70	6,07	6,4
Hcor	–	–	6,70	–	6,90	5,58	–	6,78	–	15,45	–
Acor ¹	–	–	67,00	–	–	70,00	–	66,00	60,00	50	–
Lil–m2	–	–	–	–	–	–	–	a 22	a 21,1	–	–
Lcl–m2	–	–	20,60	–	–	18,90	–	21,00	–	22,4	–
Hmd/ Lcl–m2	–	–	0,30	–	–	0,27	–	0,27	–	0,270982	–
Lcl	–	–	3,45	–	3,60	3,15	3,83	3,55	3,75	3,6	4,11
Wcl	–	–	2,50	–	2,60	2,20	2,95	2,75	2,68	2,3	2,51
Hcl	–	–	6,62	–	–	5,20	6,00	6,00	–	4,86	5,1
Lp2–m2	–	–	15,40	–	–	15,10	–	15,85	16,60	18,7	–
Lp2–p4	–	–	6,00	–	7,15	5,83	6,03	5,25	6,25	7,82	7,19
Lml–m2	10,80	–	10,00	–	–	9,55	–	10,20	10,40	11	–
Lp3	–	2,60	a 3,2	–	a 3,2	–	2,44	2,30	2,42	2,6	2,65
Wp3	–	1,80	2,00	–	2,00	–	1,68	1,66	1,70	2,1	2,17
Lp4	–	3,52	–	3,69	3,10	3,50	3,40	3,65	3,54	3,4	3,44
Wp4	–	2,45	2,10	2,50	2,10	2,20	2,40	2,52	2,37	2,5	2,36
Lml	8,12	7,90	8,10	7,82	–	7,40	8,33	8,34	8,20	8,1	–
Wml	3,04	3,17	3,62	3,44	–	3,10	3,46	3,40	3,30	3,7	–
Hml	4,40	3,50	4,10	3,85	–	3,71	4,50	4,43	4,95	4	–
Ltrgm1	4,80	4,50	4,30	4,45	–	4,33	4,63	4,48	4,80	4,63	4,99
Wtrgm1	2,80	3,11	3,10	3,15	–	3,03	3,17	3,31	3,27	3,63	4,34
Wldml	2,96	3,32	3,50	3,20	–	3,03	3,22	3,28	3,20	3,5	–
Lm2	2,87	–	2,60	–	2,60	2,30	–	2,77	2,60	2,9	–
Wm2	2,30	–	2,60	–	2,30	2,24	–	2,48	2,40	2,7	–

Примечание. $l_{\text{пр}}$ промер представлен в °, а – реконструированное значение.

Приложение 17. Пропорции некоторых зубов у современных Merbitidae.

Промеры												
<i>Mephitis</i>	<i>Mephitis mephitis</i>	ЗММУ S-135740	L P4	W P4	L M1	W M1	W M1max	L p4	W p4	L m1	W m1	
		ЗММУ S-182630	7.48	6.20	7.71	8.10	8.80	4.20	2.80	11.00	4.90	
		ЗММУ S-53460	7.70	5.80	7.50	8.00	8.36	4.50	2.70	9.80	4.60	
		ЗММУ S-95827	6.90	5.20	6.90	7.55	8.21	3.90	2.80	9.10	4.60	
		ЗММУ S-38105	7.16	5.11	6.76	8.00	8.34	4.50	2.86	9.70	4.30	
	ЗММУ S-90112	6.96	5.32	7.60	7.80	9.21	4.65	3.02	10.23	4.24		
	ЗММУ S-105140	7.14	4.51	6.60	6.90	8.31	4.70	2.73	9.70	4.00		
	<i>Mephitis</i> sp.	ЗММУ S-105140	7.29	5.40	7.40	7.82	8.40	3.67	2.80	10.00	4.77	
<i>Conepatus</i>	<i>C. chinga</i>	ЗММУ S-29153	7.17	5.21	6.63	7.30	7.65	3.60	2.34	9.60	4.24	
		ЗММУ S-159363	6.56	4.50	7.00	6.96	8.05	4.00	3.10	8.60	4.90	
		ЗММУ S-161368	6.43	4.57	6.76	7.20	8.70	3.86	2.65	7.80	4.56	
		<i>C. rex</i>	ЗММУ S-161367	6.34	4.69	6.72	6.80	8.46	—	—	—	—
			ЗММУ S-161367	8.67	6.50	9.73	—	11.37	4.95	3.65	11.00	6.55
	<i>C. leuconotus</i>		—	—	—	—	—	5.00	3.70	11.53	5.70	
			ЗИН 224	8.67	6.50	9.73	—	11.37	4.95	3.65	11.00	6.55
		<i>C. mesoleucus</i>	ЗИН 26753	5.91	4.32	6.92	—	9.27	4.22	3.00	—	—
		<i>Conepatus</i> sp	ЗИН 2136	—	—	—	—	—	—	—	7.90	4.20
			ЗИН 2436	—	—	—	—	—	—	—	8.30	4.22
<i>Spilogale</i>	<i>S. putorius</i>	ЗММУ S-105438	6.94	3.85	5.30	5.82	6.40	3.74	2.60	7.74	3.42	
<i>Mydaus</i>	<i>M. javanensis</i>	ЗММУ S-656666	6.00	4.00	5.80	6.00	6.40	3.40	2.50	7.20	3.50	
		ЗИН 10050	5.38	4.10	5.84	—	4.92	4.00	2.33	7.75	3.60	
		ЗИН 32794	5.90	3.78	5.21	—	3.80	—	—	—	—	

Приложение 18. Геометрические параметры полости среднего уха у Musteloidea.

Обозначения: * – колл. ЗММУ; S_{OW} – площадь овального окна; S_{TM} – барабанной перепонки, натянутая часть; V_{ES} – объем надбарабанного синуса; V_{HB} – объем слуховых косточек; S_{SS} – объем надпроходного синуса среднего уха; V_T – общий объем; V_{TC} – объем барабанной камеры.

Вид		S_{TM} , мм ²	S_{OW} , мм ²	$S_{OW}/$ S_{TM}	V_{TC} , мм ³	V_{SS} , мм ³	V_{ES} , мм ³	V_{HB} , мм ³	V_T , мм ³
<i>Conepatus chinga</i>	S-159363*	20.83	1.10	0.05	71.20	0.88	173.28	1.50	245.36
	S-161368*	21.07	0.77	0.04	78.67	0.63	276.77	2.62	356.07
<i>Conepatus leuconotus</i>	ЗИН 224	25.59	0.96	0.04	96.93	0.19	253.18	4.18	350.30
<i>Mephitis mephitis</i>	S-53460*	18.29	1.09	0.06	71.40	0.20	326.40	–	398.00
	S-105140*	15.74	0.78	0.05	79.32	0.15	456.77	–	536.24
	S-93385 *	–	–	–	60.40	0.37	55.67	1.70	116.44
<i>Mydaus javanensis</i>	ЗИН 10050	22.85	1.10	0.05	75.73	–	94.85	3.30	170.58
	ЗИН 32794	25.00	1.16	0.05	72.59	–	120.33	4.27	192.92
<i>Spilogale putorius</i>	S-105438*	17.81	0.76	0.04	95.27	0.75	309.40	0.62	405.42
	S-656666*	19.42	0.81	0.04	91.80	0.24	281.86	0.85	373.90
<i>Promephitis qinensis</i>	ПИН 5126/767	16.20	0.75	0.05	–	–	–	–	–
<i>Promephitis maeotica</i>	ПИН 355/1519	16.00	0.78	0.05	42.60	0.01	192.60	–	235.21
<i>Ailurus fulgens</i>	S-191851*	30.20	1.15	0.04	494.47	19.30	–	0.87	513.77
	S-61304*	38.82	1.15	0.03	364.92	27.80	–	0.67	392.72
<i>Procyon lotor</i>	s-95928*	–	–	–	1043.01	52.91	21.67	7.77	1125.36
<i>Lutra lutra</i>	S-12961*	–	–	–	380.25	2.91	0.58	1.25	383.74
<i>Mutela nivalis</i>	S-3985*	17.53	0.59	0.03	165.45	0.20	0.20	0.95	165.85
	S-6821	10.80	0.45	0.04	63.38	0.34	0.26	0.65	63.98
<i>Martes martes</i>	S-45147	–	–	–	404.53	7.48	0.76	0.78	412.77
<i>Martes foina</i>	Coll. AIF	–	–	–	274.17	9.76	2.13	0.87	286.06
<i>Meles meles</i>	S-6328	–	–	–	1350.27	12.10	16.56	7,84	1378.93
<i>Melogale sp.</i>	S-77184	–	–	–	206.02	80.85	–	–	286.87
<i>Taxidea taxus</i>	S-95805	–	–	–	3653.35	179.10	–	16,35	3832.45

Приложение 19. Попарное сравнения вкладов увеличения объема внутриполостного газа в эффективность передачи низкочастотных колебаний у представителей *Musteloidea*: сравниваемого ($GLE1$) к эталонному (GLE).

		GLF		GLF1	
		Mephitis macroura (juv.)			
Mephitis macroura (juv.)	Adult.	S-93385*	ЗИН 10050	?	?
	Subad.	ЗИН 32794	?	?	?
Mydaus javanensis					
Spilogale putorius					
Conepatus chinga					
Conepatus leuconotus					
Promephitis maeotica					
Ailurus fulgens					
Procyon lotor					
Lutra lutra					
Mutela nivalis					
Martes martes					
Martes foina					
Meles meles					
Taxidea taxus					

Примечание. > – значение G_{LF1} выше, чем таковое у G_{LF} ; < – значение G_{LF1} ниже, чем таковое у G_{LF} ; ? – сравнение затруднено отсутствием точных значений механической жесткости; светло-серым цветом отмечены ячейки равенства; белым цветом отмечены ячейки отношений; * – экзemplыры колл. ЗИМУ.