

Ю.А.СЕМЕНОВ

ИКТИТЕРИИ
И МОРФОЛОГИЧЕСКИ
СХОДНЫЕ
ГИЕНЫ
НЕОГЕНА
СССР



НАУКОВА ДУМКА

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И.И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Ю.А.СЕМЕНОВ

ИКТИТЕРИИ
И МОРФОЛОГИЧЕСКИ СХОДНЫЕ ГИЕНЫ
НЕОГЕНА СССР

Киев Наукова думка 1989

УДК 549 (47)

Иктитерии и морфологически сходные гиены неогена СССР / Семенов Ю.А. - Киев : Наук, думка, 1989. — 180 с. — ISBN 5-12-000824-0.

В монографии рассмотрена широко распространенная и многочисленная группа хищных млекопитающих неогенового периода. Приведены данные об их филогенетических связях, экологических особенностях, геологическом и географическом распространении. Описан ряд новых для науки родов и видов.

Для зоологов-систематиков, палеонтологов, геологов-страиграфов, палеогеографов.

Илл. 43. Табл. 12. Библиогр. : с. 169-173 (100 назв.).

Ответственный редактор *В.А. Топачевский*

Утверждено к печати ученым советом
Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН УССР

Редакция биологической литературы

Редактор *Т.Д. Станислевская*

С $\frac{1907000000-446}{M221 (04) - 89}$ БЗ-23-17-89

ISBN 5-12-000824-0

© Издательство "Наукова думка", 1989

Представители отряда Carnivora являются одной из наименее изученных групп крупных млекопитающих неогена, что отчасти объясняется более редкой встречаемостью и плохой по сравнению с копытными сохранностью костей этих животных. В настоящее время неогеновые хищники представляют интерес главным образом при решении ряда теоретических вопросов биологии — общих проблем теории эволюции, филогенетики, истории развития животного мира. Однако при условии достаточной изученности, прежде всего вопросов систематики и филогении, хищные млекопитающие не менее других наземных позвоночных могут использоваться для целей биостратиграфии и палеогеографии. Но, по-видимому, данная группа особенно перспективна для корреляции континентальных отложений отдаленных регионов. Это объясняется особенностями экологии хищников, которые по сравнению с другими млекопитающими меньше связаны с ландшафтными и климатическими зонами. На примере современных представителей отряда хорошо видно, что ареалы некоторых видов очень обширны и часто распространяются на различные зоогеографические области. Так, ареал пумы охватывает Неотропическую и Голарктическую области, ареал тигра и волка — Индо-Малайскую и Голарктическую, а реконструированные ареалы льва, леопарда, гепарда, обыкновенного шакала и полосатой гиены — Эфиопскую, Индо-Малайскую и Голарктическую области. В то же время ареалы современных представителей других отрядов млекопитающих, в том числе грызунов, парнокопытных, непарнокопытных, мозолоногих и хоботных, обычно уступают по размерам ареалам хищников и крайне редко выходят за пределы одной зоогеографической области. Следовательно, можно с уверенностью предположить, что и в неогене ареалы некоторых хищников могли значительно превосходить ареалы отдельных видов грызунов, копытных и хоботных, служащих руководящими формами для биостратиграфии континентальных отложений, а также охватывать территории, на которых синхронно существовали различные в палеозоогеографическом отношении фауны.

Среди хищных млекопитающих неогена особый интерес представляют иктитерии, изучению которых посвящена настоящая работа. Представители данной группы являлись наиболее широко распространенными

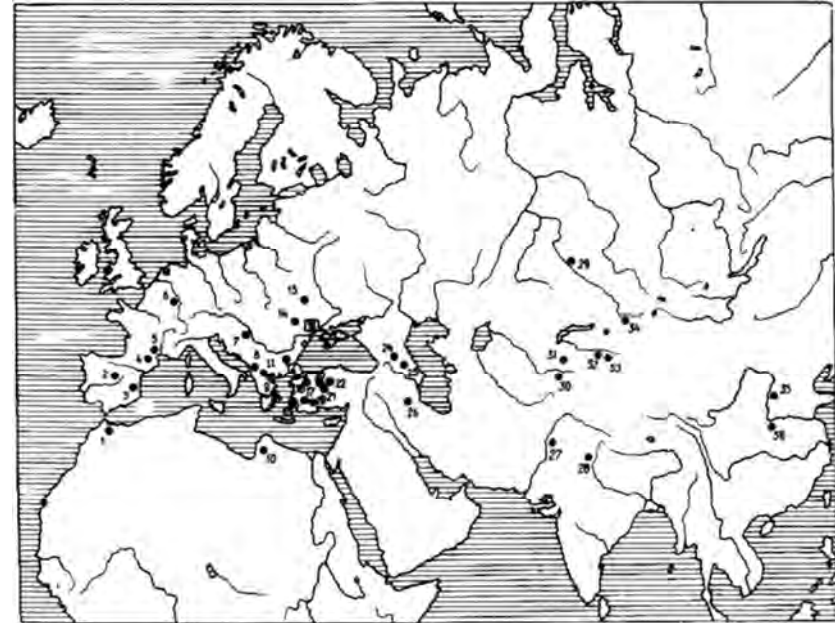


Рис. 1. Основные местонахождения остатков "иктитериев" на территории Евразии и Северной Африки:

1 - Бени-Мелал, 2 - Лос Вальес де Фуэнтидуена, 3 - Вента дель Моро, 4 - Ауде, 5 - Кюкюрон, 6 - Эпельсгейм, 7 - Полгарди, 8 - Велес, 9 - Пикерми, 10 - Сахаби, 11 - Салоники, 12 - Калиманци, 13 - Самос, 14 - Пэун, 15 - Грицев, 16 - Северное Причерноморье (см. рис. 2), 17 - Махмутгази, 18 - Софча, 19 - Сарилар, 20 - Яссиёрен, 21 - Акчакёй, Чобан-Пинар, 22 - Элмадаг, 23 - Севастополь, 24 - Базалети, 25 - Удабно, 26 - Марага, 27, 28 - Сивалики, 29 - Павлодар, 30 - Сор, 31 - Орток, 32 - Бота-Мойнак, 33 - Саты, 34 - Калмакпай, 35 - Баодэ (формация Паотэ, местонахождения 28, 30, 30₅, 30₄, 31, 43, 44, 49, 73, 108, 109, 110₃, 115, 116), 36 - Хэнань (местонахождение 12)

ми и многочисленными хищниками гиппарионовых фаун Евразии, что свидетельствует о перспективности их использования для биоистратиграфии и корреляции континентальных отложений неогенового периода. Остатки иктитериев найдены в большинстве местонахождений гиппарионовой фауны от Китая до Испании и Марокко (рис. 1). На территории СССР остатки этих хищников известны из ряда местонахождений Закавказья, Средней Азии и Казахстана, но наиболее многочисленны их находки в среднесарматских - мэотических отложениях европейской части страны и особенно — в Северном Причерноморье (рис. 2). Несмотря на столь широкое распространение, относительную многочисленность остатков и давность изучения иктитериев, до настоящего времени не выяснены многие важные вопросы морфологии, экологии, филогении и классификации группы. Так, например, не существует общепризнанного мнения о систематической принадлежности подсемейства *Ictitheriinae*, относимого на протяжении более ста лет то к виверрам,

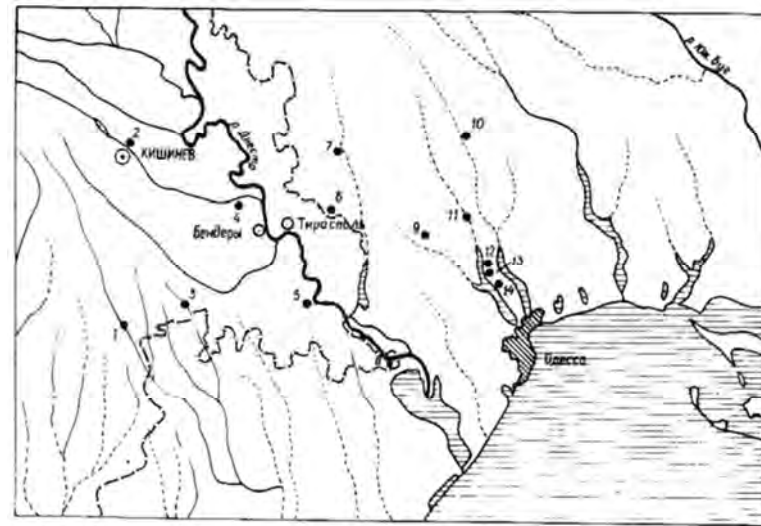


Рис. 2. Местонахождения остатков "иктитериев" на территории Северного Причерноморья:
1 - Чимишлия, 2 - Кишинёв, 3 - Тараклия, 4 - Калфа, 5 - Чобручи, 6 - Гребеники, 7 - Гроссулово, 8 - Тудорово, 9 - Новоукраинка, 10 - Новоелизаветовка, 11 - Белка, 12 - Новая Эметовка-1, 13 - Новая Эметовка-2, 14 - Черевичное

то к гиенам. Не установлены филогенетические связи, экологические особенности и распространение отдельных представителей этого таксона. Остаются невыясненными темпы и направления эволюции в данной группе хищных млекопитающих. Кроме того, изучение иктитериев значительно затруднено из-за отсутствия общепринятой методики описания и определения их остатков, следствием которого является несопоставимость литературных данных, а также необычайно сложная номенклатура большинства таксонов и отсутствие или непригодность их диагнозов. Все это, по нашему мнению, достаточно убедительно свидетельствует об актуальности предлагаемого исследования.

Работа выполнялась в Институте зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН УССР. Основой исследования послужили материалы по современным и древним хищникам, хранящиеся в Отделе палеозоологии позвоночных и Палеонтологическом музее института. Коллекция остатков иктитериев была собрана в результате многолетних раскопок ряда украинских местонахождений гиппарионовой фауны, проводимых экспедициями указанного отдела, в которых мы принимали непосредственное участие с 1966 по 1988 г. Часть материалов из местонахождений Гребеники и Новая Эметовка передана в коллекцию Института геологических наук АН УССР. В работе также использованы палеонтологические и остеологические коллекции Палеонтологического института АН СССР, Геологического института АН СССР, Всесоюзного научно-ис-

следователского геологического института, Зоологического института АН СССР, Института палеобиологии им. Л.Ш. Давиташвили АН ГССР, Института зоологии АН КазССР, Института зоологии и физиологии АН МССР, Московского геологоразведочного института им. С. Орджоникидзе, Государственного музея Грузии им. С.Н.Джанашиа, Киевского государственного университета им. Т.Г. Шевченко, Одесского государственного университета им. И.И.Мечникова, Тираспольского государственного педагогического института им. Т.Г. Шевченко, а также слепки из различных коллекций.

Автор выражает глубокую благодарность всем лицам и научным организациям, предоставившим палеонтологические и остеологические материалы, оказывавшим помощь в проведении экспедиционных исследований и в той или иной мере содействовавшим написанию данной работы.

ВГИБ	- Венгерский геологический институт, Будапешт, ВНР (Magyar allami Földtani Intezet, Budapest).
ВСЕГЕИ	- Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт, Ленинград.
ГИН	- Геологический институт АН СССР, Москва.
ГИГУ	- Геологический институт Гельсингфорского университета, Хельсинки, Финляндия (Paleontological Institute of Helsingfors University, Helsinki).
ГМГ	- Государственный музей Грузии им. С.Н.Джанашиа, Тбилиси.
ЗИН	- Зоологический институт АН СССР, Ленинград.
ИГН	- Институт геологических наук АН УССР, Киев.
ИЗАН	- Институт зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН УССР, Киев.
ИЗК	- Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата.
ИЗФМ	- Институт зоологии и физиологии АН МССР, Кишинев.
ИПБ	- Институт палеобиологии им. Л.Ш.Давиташвили АН ГССР, Тбилиси.
ИПИГМУ	- Институт палеонтологии и исторической геологии Мюнхенского университета, ФРГ (Institut für Paläontologie und Historische Geologie der Universität, München).
КГУ	- Киевский государственный университет им. Т.Г.Шевченко.
МГРИ	- Московский геологоразведочный институт им. С.Орджоникидзе, Музей им. А.П. и М.В. Павловых.
ОГУ	- Одесский государственный университет им. И.И.Мечникова.
ПИН	- Палеонтологический институт АН СССР, Москва.
ПИУУ	- Палеонтологический институт Уппсальского университета, Швеция (Paleontological Institute, University of Uppsala).
ТГПИ	- Тираспольский государственный педагогический институт им. Т.Г.Шевченко.

Приведенные ниже сведения о географическом расположении и геологическом возрасте местонахождений, а также о происхождении и местах хранения коллекций составлены по литературным данным [5-8, 11, 13-20, 21, 24, 34] и материалам автора. Геологический возраст местонахождений европейской части СССР уточнен и скоррелирован в соответствии с разработанной в отделе палеозоологии позвоночных Института зоологии АН УССР стратиграфической схемой (см. табл. 12). Знаком " * " отмечены местонахождения, остатки из которых по какой-либо причине нами не исследовались.

Украина и Молдавия. *Грицев*. Украинская ССР, Хмельницкая обл., Шепетовский р-н, карстовые отложения в известняковом карьере на правом берегу р. Хомора в 3 км к западу от пос. Грицев; средний сармат; сборы автора (1983-1988); ИЗАН; рис. 1, 5. *Калфа*. Молдавская ССР, Новоаненский р-н, обнажения в долине р. Бык северо-западнее с. Калфа; средний сармат; сборы А.Н. Лунгу (1960-1975); ТГПИ; рис. 2, 4. *Кишинёв*. Молдавская ССР, Кишиневский р-н, известняковые карьеры в Вистерниченах (Голбочика) и Петриканах, окрестности г. Кишинёв; сборы А.Д. Нордмана (около 1840), Городецкого (1903) и др.; ГИГУ, ИЗФМ, ОГУ; рис. 2, 2. *Севастополь*. Украинская ССР, Крымская обл., Средний сармат; сборы П.Д. Лескевича (1908-1909); ВСЕГЕИ; рис. 1, 23. *Гроссулово**. Украинская ССР, Одесская обл., Великомихайловский р-н, овраг на правом борту долины р. Кучурган у пос. Великая Михайловка (бывшее с. Гроссулово); поздний сармат; сборы И.Ф. Синцова (1899); ПИН; рис. 2, 7. *Новоукраинка*. Украинская ССР, Одесская обл., Раздельнянский р-н, овраг у с. Новоукраинка; поздний сармат; сборы Е.Л. Короткевич (1957-1959); ИЗАН; рис. 2, 9. *Чобручи*. Молдавская ССР, Суворовский р-н, овраг "Рыпа Албэ" к югу от с. Чобручи; поздний сармат и мэотис; сборы Ф. Фролова (1912) и Е.А. Гапонова (1919, 1923); ОГУ, МГРИ; рис. 2, 5. *Гребеники*. Украинская ССР, Одесская обл., Великомихайловский р-н, овраг "Фроловский" на окраине с. Гребеники; поздний сармат; сборы А.К. Алексеева (1915), В.И. Крокоса и И.Г. Пидопличко (1934-1935); ИЗАН, ОГУ; рис. 2, 6.

Новая Эметовка-1. Украинская ССР, Одесская обл., Беляевский р-н, овраг "Верчин яр" на левом берегу Хаджибейского лимана в с. Новая

Эметовка; поздний сармат; сборы О.Н. Вознесенского (1936-1937) и автора (1983); ИЗАН; рис. 2, 12. *Новая Эметовка-2*. Украинская ССР, Одесская обл., Беляевский р-н, овраг "Костев яр" на левом берегу Хаджибейского лимана на южной окраине с. Новая Эметовка; мэотис; сборы Н.О. Бурчака-Абрамовича (1935), О.Н. Вознесенского (1936-1937) и автора (1976-1977); ИЗАН; рис. 2, 13. *Новоелизаветовка*. Украинская ССР, Одесская обл., Ширяевский р-н, овраг на левом борту долины р. Большой Куяльник у с. Новоелизаветовка; мэотис; сборы А.К. Алексеева (1910-1912 и ? 1915-1916) и автора (1979, 1981); ИЗАН, ОГУ; рис. 2, 10. *Белка*. Украинская ССР, Одесская обл., Ивановский р-н, овраг на правом борту долины р. Малый Куяльник у с. Белка; мэотис; сборы Е.Л. Короткевич (1960-1968); ИЗАН; рис. 2, 11. *Тараклия*. Молдавская ССР, Каушанский р-н, овраги на левом берегу р. Чага у с. Тараклия; мэотис; сборы И.П. Хоменко (1907-1909), А.А. Борисьяка и Г.Х. Козлова (1912-1923); ОГУ, ПИН; рис. 2, 3. *Чимишлия*. * Молдавская ССР, Чимишлийский р-н, овраги на правом борту долины р. Когильник и ее правого притока Валя-Сатулуй у пос. Чимишлия; мэотис; место хранения материалов [88] и автор сборов не установлены; рис. 2, 1. *Тудорово*. Молдавская ССР, Суворовский р-н, овраги на правом берегу р. Днестр в 11 км к северо-западу от Днестровского лимана и в 3 км от с. Тудорово; мэотис; сборы В.И. Крокоса (1913); ОГУ; рис. 2, 8. *Черевичное*. Украинская ССР, Одесская обл., Беляевский р-н, овраг на левом берегу Хаджибейского лимана на южной окраине с. Черевичное; конец мэотиса; сборы автора (1967-1982); ИЗАН; рис. 2, 14.

Закавказье. *Удабно*. Грузинская ССР, Сагареджойский р-н, обнажения в окрестностях с. Удабно (хребет Удабно, водораздел рек Куры и Иори, гора Дабсидаг); поздний сармат или ?мэотис; сборы Е.Г. Габашвили (1953); ГМГ; рис. 1, 25. *Базалети*. Грузинская ССР, Душетский р-н, обнажения в окрестностях с. Карсимаант-Кари, правый берег безымянной речки в 3-4 км к юго-востоку от оз. Базалети; ранний плиоцен (Душетская свита); сборы Г.К. Меладзе (1955—1965); ИПБ; рис. 1, 24.

Казахстан и Средняя Азия. *Бота-Мойнак*. Казахская ССР, Алма-Атинская обл., Кегенский р-н, обнажение в 0,3 км восточнее перевала Бота-Мойнак и в 4 км к западу от пос. Курметы; средний сармат; сборы П.А. Тлеубердиной (1977); ИЗК; рис. 1, 32. *Саты*. * Казахская ССР, Алма-Атинская обл., Кегенский р-н, обнажения на северном склоне Кунгей Алатау в низовьях р. Саты — правого притока р. Чилик; поздний миоцен — ранний плиоцен; сборы В.С. Бажанова и М.Д. Бирюкова (1965); ИЗК; рис. 1, 33. *Павлодар*. Казахская ССР, Павлодарская обл., обрыв правого берега р. Иртыш на северной окраине г. Павлодар у "Гусиного перелёта"; ?ранний плиоцен; сборы Ю.А. Орлова, И.Л. Преображенского, М.Г. Прохорова, Е.И. Беляевой, Э.М. Дунэ, М.А. Волковой (1928-1930); ПИН; рис. 1, 29. *Калмакпай*. Казахская ССР, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, обнажения на правом берегу р. Кал-

макпай в 19 км к востоку от пос. Пржевальский; средний плиоцен; совместные сборы ПИН и ГИН, сборы П.А. Тлеубердиной (1981); ИЗК, ПИН; рис. 1, 34. *Орток*. Киргизская ССР, обнажения на южных склонах Киргизского хребта (горы Орток), 1 км к востоку от аула Талабулак; поздний миоцен — ранний плиоцен; сборы Б.А. Трофимова, И.А. Дуброво, В.И. Жегалло, Е.Л. Дмитриевой (1958-1968); ПИН; рис. 1, 31. *Сор*. Таджикская ССР, Пенджикентский р-н, левый берег ручья Сор (Гиссаро-Алай, северный борт Магианской впадины); ранний плиоцен; сборы Е.Л. Дмитриевой (1973); ПИН; рис. 1, 30.

Местонахождения за пределами СССР¹. *Пикерми*. Греция, окрестности г. Афины, обнажения у с. Пикерми; поздний миоцен; слепки с оригиналов А.Вагнера из коллекции ИПИГМУ; МГРИ; рис 1, 9. *Марага*. Иран, окрестности г. Марага, восточный берег оз. Резайе (Урмия), обнажения у селения Кютервьюль; ранний плиоцен (верхний костеносный горизонт); сборы В.В. Богачева (1916); ГМГ; рис. 1, 26.

Начало изучению иктитериев было положено в середине прошлого столетия работами немецкого палеонтолога А.Вагнера [95,96], описавшего под названием *Ictitherium* новый род хищника из гиппарионовой фауны Пикерми. По мере накопления новых материалов изучением этой группы неогеновых хищников занимались многие специалисты. Так, иктитериям Европы уделено значительное место в работах П.Бакалова и И.Николова [2], И.Вире [94], А.Годри [54], Ш.Депере [49], М.Креция [62, 63], М.Крусифонта Пайро и Г.Петтера [48], Б.Куртена [65, 66, 67], Н.Макаровича [70], Г.Пилгрима [77], М.Шлоссера [84] и других исследователей. Материалы по иктитериям Ирана вошли в работы Э.Киттля [61] и Р.Меккенема [71]; Малой Азии — Ф.Озансуа [73], И.Шмидта-Киттлера [85] и М.Шеньюреса [87]; Индии и Пакистана — Р.Лидеккера [69] и Г.Пилгрима [76,78]; Китая — О.Зданского [99,100] и М.Шлоссера [83]; африканские находки описывались Д.Эсу и Т.Котсакисом [50], Ф.Ховелом и Г.Петтер [60], а также другими авторами.

Существенный вклад в изучение иктитериев внесли отечественные палеонтологи. В середине XIX ст. А.Д. Нордман [72] описал *Thalassictis robusta* — новый род и вид хищника из среднесарматских отложений Кишинева. В начале текущего столетия И.Ф.Синцов [90] в монографии, посвященной позднесарматской гиппарионовой фауне Гроссулово, опубликовал материалы по *Ictitherium hipparionum*. Позднее М.В.Павлова [74] в сводке по ископаемым хищникам Херсонской губернии и Бессарабии описала *I. sarmaticum* — новый вид из среднесарматских отложений Кишинева, а затем в работе по третичным фаунам Новороссийской губернии — остатки *I. robustum* из местонахождений в Чобручах и Гребениках [75]. Материалы по иктитериям из Тараклии вошли в работы И.П.Хоменко [40] и А.Н.Рябинина [30]. В 1915 г. А.А.Борисяком был описан *I. tauricum* — новый вид из среднесарматских отложений Севастополя [4]. В том же году была опубликована монография А.К.Алексеева [1], в которой приведено описание остатков *I. hipparionum* из эоценовой гиппарионовой фауны Новоелizabethовки. Материалы из Новой Эметовки и Гребеников были описаны В.И.Крокосом [22], а также использованы Ю.А.Орловым [28]. Тем не менее, описания значительной части остатков иктитериев, найденных на территории Северного Причерноморья, до настоящего времени не были опубликованы.

¹ Приведены сведения о местонахождениях, материалы из которых представлены в отечественных коллекциях.

Изучению иктитериев азиатской части СССР посвящены работы Ю.А.Орлова [27, 28], в которых рассматриваются вопросы систематики, филогении и экологии группы. К сожалению, эти исследования, основанные на коллекции остатков *I. hipparionum* из Павлодара, не были продолжены. В послевоенные годы, несмотря на значительное пополнение коллекций, в изучении иктитериев СССР наблюдался продолжительный спад, и эти хищники фигурировали главным образом в публикациях справочного характера [3, 5, 11, 12, 14, 29]. В последнее время положение несколько улучшилось. Развитие палеонтологических исследований в республиках Закавказья создало условия для изучения иктитериев данного региона. Особый интерес представляют монография Г.К.Меладзе [24], в которой описан *I. ibericum* — новый вид из раннего плиоцена Грузии и предложено выделение рода *Wagneria* из пикермии Западной Европы, а также работа Е.Г.Габашвили [7], посвященная позднеогеновым хищникам Грузии и Северного Ирана. Положительные перемены произошли и в изучении иктитериев Северного Причерноморья. Так, в монографической сводке А.Н.Лунгу [23] по-новому рассматривается систематическое положение среднесарматских представителей подсемейства. Кроме того, нами опубликован ряд работ, посвященных систематике иктитериев [31, 32, 34, 35], а также описана часть новых находок [36, 37]. Богатые коллекции остатков иктитериев, собиравшиеся отечественными палеонтологами на протяжении длительного времени, позволили подойти к ревизии подсемейства *Ictitheriinae* и легли в основу предлагаемого исследования.

Более чем за 100 лет изучения иктитериев взгляды специалистов на их состав и систематическую принадлежность претерпели множество изменений. Как правило, они зависели от количества и качества материалов, которыми располагали отдельные исследователи, и постоянно изменялись по мере пополнения коллекций. Так, в распоряжении А.Вальнера [81, 95, 96] и А.Д.Нордмана [72] — первооткрывателей данной группы хищников — находились только единичные остатки нижних челюстей и изолированные зубы иктитериев, во многом сходные с таковыми представителей семейства *Mustelidae*. В результате основной составляющей первых родовых названий *Ictitherium* и *Thalassictis* стало греческое *ictis* — хорек, а последний из названных родов одно время рассматривался в качестве подрода рода *Mustela* [77]. Лишь позднее достаточно большая для середины XIX ст. коллекция материалов из Пикермии позволила А.Годри [54] установить принадлежность иктитериев к семейству виверровых. К сожалению, он недостаточно убедительно обосновал это заключение и, как отмечалось ранее [34], отнес к роду *Ictitherium* мелкую примитивную гиену, к тому же ошибочно идентифицированную с *Palhyaena hipparionum* (Gervais, 1846). Выводы А.Годри были подтверждены и закреплены Э.Труссаром [93], выделившим подсемейство *Ictitheriinae* в составе семейства виверровых (при этом род *Thalassictis Nordmann, 1858* он считал синонимом *Ictitheri-*

um, а род *Progenetta Deperet, 1892* относил к подсемейству *Viverrinae*). Последующие исследователи отмечали сборность рода *Ictitherium*, представители которого значительно различались по уровню специализации зубного аппарата, а также особенностями строения черепа и скелета конечностей. Однако, несмотря на неоднократные попытки выделения крупных иктитериев в род *Palhyaena*, никому не удалось обосновать разделение типового рода подсемейства. Несостоятельность таких попыток была доказана О.Зданским [99], установившим изменчивый характер большинства признаков, обычно применявшихся для разделения *Ictitherium* и *Palhyaena*. Его выводы, опиравшиеся на крупнейшую до настоящего времени коллекцию материалов по иктитериям Китая, надолго задержали последующие попытки обоснования ревизии подсемейства и значительно повлияли на дальнейшее изучение группы. Следуя принятому палеонтологами того времени мнению, О.Зданский считал, что представители рода *Ictitherium* являются переходным звеном между остальными виверрами и примитивными гиенами, но по строению плотоядных зубов и многим другим особенностям строения жевательного аппарата стоят ближе к гиенам. Однако результаты работы О.Зданского позволяли сделать вывод, что единственное отличие крупных иктитериев от гиен рода *Lusuaena* заключается в отсутствии M^2 у последних, тогда как им же была установлена прогрессивная редукция указанных зубов у иктитериев. В результате представителей подсемейства *Ictitheriinae* стало значительно легче отличать от виверр, чем от гиен. Это поколебало позиции сторонников системы А.Годри и в итоге привело к пересмотру систематической принадлежности исследуемого таксона.

Как отмечает Г.Пилгрим [77], еще во второй половине прошлого столетия многие палеонтологи начали склоняться к точке зрения Х.Винге, предложившего отнести иктитериев к семейству гиеновых на основании предположения о сходстве внутреннего строения слуховых пузырей этих хищников и настоящих гиен. Данную точку зрения разделял и сам Г.Пилгрим, который, однако, сознавал ее слабую обоснованность и указывал, что вскрытие слуховых пузырей у иктитериев никем не производилось и их действительное строение неизвестно. Вместе с тем он сделал все возможное для подтверждения системы Х.Винге косвенным путем, проведя тщательный анализ особенностей морфологии черепа, зубного аппарата и посткраниального скелета иктитериев, виверр и гиен. Исследования, проведенные на большом фактическом материале, позволили Г.Пилгриму [77, 78] не только собрать весьма убедительные доказательства в пользу указанной точки зрения, но также составить диагнозы большинства таксонов подсемейства, упорядочить его номенклатуру и создать свою систему классификации иктитериев. Согласно последней, подсемейство *Ictitheriinae* входило в состав семейства гиеновых и помимо рода *Ictitherium* включало также род *Thalassictis*, рассматриваемый Г.Пилгримом как синоним *Progenetta*. При этом типо-

вой род подразделялся на три группы видов, первую из которых составляли иктитерии, близкие к *I. robustum*, вторую — близкие к *I. hipparionum* и третью — *I. orbigny*. Кроме того, в диагнозе последнего вида был приведен ряд признаков, свидетельствующих о его принадлежности к отдельному роду, морфологически промежуточному между виверровыми и группой видов, близких к *I. robustum*. Несмотря на то, что Г.Пилгрим не решился на установление этого рода и не сформулировал должным образом свою систему, наиболее полно отраженную лишь в филогенетической схеме [78], его мнение во многом определило взгляды последующих исследователей на состав и систематическую принадлежность подсемейства иктитериев.

Значительную роль в обосновании системы Х.Винге сыграли также работы Ю.А.Орлова [27, 28]. Детальное сравнение морфологии зубного аппарата и скелета конечностей иктитериев и гиен позволило ему убедительно доказать принадлежность к гиеновым группы видов, близких к *I. hipparionum*. В отношении правильности отнесения к этому семейству остальных видов Ю.А.Орлов высказал некоторые сомнения, указав на возможность неоднократного отделения иктитериев от первичного ствола виверр и на необходимость ревизии материалов А.Годри. Впоследствии сомнения Ю.А.Орлова подтвердились. Существенные различия в строении слуховых пузырей у пикермийских иктитериев обнаружили Г.Бомон и П.Мейн [45], установив у *I. hipparionum* их большее сходство с гиенами, а у *I. robustum* и *I. orbigny* — с виверрами. Однако к этому времени систематика подсемейства была настолько запутана, что указанные исследователи не придали обнаруженным признакам должного значения и воздержались от таксономических заключений, противоречащих общепринятым взглядам.

Усложнение систематики иктитериев было связано с появлением работы М.Креоя [62]. Предложенная им система классификации предполагала разделение подсемейства на пять родов — *Ictitherium*, *Protictitherium*, *Sinictitherium*, *Hyaenictitherium* и *Palhyaena*, а также отнесение рода *Progenetta* к подсемейству настоящих гиен с заменой его названия на *Miohyaena*. Кроме того, М.Креой предложил выделить *I. orbigny* в новый род *Plioviverrops* и отнести его к семейству виверровых. В результате почти каждый второй известный в то время вид иктитериев получил собственное родовое название, что значительно усложнило и без того запутанную номенклатуру подсемейства. Более того, ревизия М.Креоя практически не была обоснована и долгое время не признавалась специалистами. Вместе с тем никто не смог предложить другую систему классификации, которая бы соответствовала уровню изученности группы. В частности, получившая широкое признание система Г.Симпсона [89] в отношении иктитериев существенно уступала даже классификации Г.Пилгрима, так как предусматривала сохранение в составе подсемейства одного лишь типового рода, относя *Palhyaena*, *Thalassictis* и *Progenetta* к синонимам *Ictitherium*. Это не могло удовлет-

ворить специалистов и по мере описания новых, не укладывавшихся в такую систему видов многие палеонтологи начали обращаться к имевшей свои положительные стороны классификации М.Креоя. Прежде всего ее автор установил род *Plioviverrops*, на что не решился в свое время Г.Пилгрим. Кроме того, он предусмотрел необходимость выделения рода *Protictitherium* и вывел из состава типового рода близкие к *I. hipparionum* виды, отнеся их к родам *Palhyaena* и *Hyaenictitherium*. Однако необоснованность ревизии М.Креоя поставила под сомнение наиболее важные его выводы. Так, никто из последующих исследователей не придавал должного значения заключению о сборности подсемейства *Ictitheriinae* и не поддержал предложение о выведении из состава этого таксона и отнесении к виверровым рода *Plioviverrops*. Более того, появление ряда новых родов, не имевших пригодных диагнозов, нанесло значительный ущерб дальнейшему изучению иктитериев. Таксономические границы подсемейства стали настолько неопределенными, что позволили включить в его состав даже некоторых представителей подсемейства *Hyaeninae*, не имеющих вторых коренных зубов в верхней челюсти. Это нашло отражение во взглядах М.Крусифонта Пайро и Г.Петтер [48], а также Ф.Ховела и Г.Петтер [60], относящих к иктитериям помимо родов *Ictitherium*, *Plioviverrops* и *Progenetta* такие роды настоящих гиен, как *Lycyaena*, *Euriboas*, *Hyaenictis* и даже отдельные виды рода *Hyaena*.

Тем не менее, большинство современных исследователей придерживается более умеренных взглядов на состав подсемейства *Ictitheriinae*. Насколько можно судить по литературным данным, предложенное М.Крусифонтом Пайро, Ф.Ховелом и Г.Петтер объединение иктитериев с примитивными *Hyaeninae* не встретило поддержки специалистов. Классификация М.Креоя наиболее полно принята лишь Н.Шмидтом-Киттлером [85], который рассматривает *Palhyaena* и *Hyaenictitherium* в качестве подродов *Ictitherium* и признает роды *Protictitherium* и *Plioviverrops*, но возвращает последний из них в семейство гиеновых. Кроме того, он соглашается с отнесением рода *Progenetta* (= *Miohyaena*) к подсемейству настоящих гиен, в чем его поддерживают Г.Ф.Барышников и др. [3], тогда как И.Вире [94], М.Крусифонт Пайро и Г.Петтер [48], Г.Бомон и П.Мейн [45], А.Н.Лунгу [23] и некоторые другие исследователи считают представителей данного таксона иктитериями. Г.Галиано и Д.Фрейлей [53], Ф.Ховел и Г.Петтер [60] рассматривают *Palhyaena* и *Hyaenictitherium* как отдельные роды, тогда как Г.Фиккарели и Д.Торре [51] объединяют указанные таксоны с *Ictitherium*, а Д.Эсу и Т.Котсакис [50] считают *Palhyaena* подродом типового рода и включают в него всех крупных иктитериев. Род *Plioviverrops* в настоящее время признан многими специалистами, в частности Г.К.Меладзе [24], предпринявшим запоздалую попытку выделения этого таксона под неоднократно преокупированным названием *Wagneria*, а также Г.Бомоном и П.Мейном [45], разделившими род *Plioviverrops* на три страти-

ГЛАВА 2. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ИКТИТЕРИЕВ, ВИВЕРР И ГИЕН. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ВЕС ОТДЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ И ОБОСНОВАНИЕ РЕВИЗИИ ИССЛЕДУЕМОЙ ГРУППЫ

графических подрода. В то же время П.Бакалов и И.Николов [2] относят плививерропсов к роду *Ictitherium* и семейству *Viverridae*, т.е. полностью придерживаются взглядов А.Годри [54] на состав и систематическую принадлежность этой группы хищников. Лишь в последнее время получил признание установленный А.Д.Нордманом [72] род *Thalassictis*, и на основании различий в морфологии плооядных зубов обосновано его отделение от виверр и рода *Ictitherium* [67, 68, 82, 91]. Тем не менее, ощутимого прогресса в систематике иктитериев не произошло, поскольку данный таксон сразу же превратился в сборную группу, объединившую существенно отличающиеся от *T.robusta* строением черепа и нижней челюсти виды, ранее относимые к *Ictitherium*, *Pallhyaena*, *Progenetta* и *Lycyaena*. Таким образом, несмотря на многочисленные попытки разделения иктитериев на ряд таксонов родовой группы, общепризнанным можно считать только *Ictitherium* — типовой род подсемейства.

Резюмируя изложенное выше, необходимо отметить, что многие важные вопросы систематики иктитериев до настоящего времени не выяснены и, прежде всего, отсутствует единое мнение о систематической принадлежности подсемейства. Однако совершенно очевидно, что без ответа на вопрос, к какому семейству — виверровых или гиеновых — следует относить иктитериев, невозможно ни создание пригодной системы их классификации, ни обоснование филогенетических и экологических построений. Кроме того, отсутствие общепринятой методики диагностики иктитериев препятствует достижению высокой точности определения их остатков, необходимой как для выяснения указанных вопросов, так и для использования представителей подсемейства в целях биостратиграфии и палеогеографии.

Существующее положение можно объяснить отсутствием у большинства исследователей материалов, достаточных для монографического изучения подсемейства или отдельных его таксонов. За всю историю изучения иктитериям была посвящена лишь одна монография М.Шеньюрека [87], имеющая чисто региональный характер и почти не затрагивающая основных проблем систематики и филогении группы. Такие вопросы обычно рассматривались либо в небольших по объему статьях, либо в крупных работах, посвященных хищникам или даже всем представителям гиппарионовых фаун отдельных регионов. Это значительно ограничивало возможности исследователей и отрицательно сказывалось на обоснованности их теоретических построений и методических разработок.

Палеонтологическими учреждениями нашей страны собрано большое количество остатков иктитериев. Особенно много находок было сделано на территории европейской части СССР, Закавказья, Казахстана и Средней Азии, что создало условия для монографического изучения группы и позволило нам ответить на некоторые из перечисленных выше вопросов.

Неудовлетворительное состояние систематики иктитериев сложилось в результате того, что классификация данной группы хищников долгое время основывалась на морфологии зубного аппарата, тогда как строению черепа не уделялось должного внимания. Такое положение отчасти объясняется лучшей сохранностью зубов и фрагментов челюстей по сравнению с костями черепа и соответственно их большей доступностью для изучения.

Важность морфологии зубного аппарата для классификации хищных млекопитающих не вызывает сомнений, но ее нельзя рассматривать в отрыве от морфологии черепа. Это особенно необходимо учитывать при изучении филогенетически близких групп хищников, в которых на любом таксономическом уровне возможны проявления параллелизма в признаках, связанных с функциональной деятельностью жевательного аппарата. Так, на примере надсемейства *Feloidea* легко убедиться в невозможности разделения семейств виверровых, гиеновых и кошачьих без использования морфологии черепа. Как показала практика изучения современных хищников, в подобном случае зубной аппарат может оказаться непригодным даже для видовой диагностики. Тем не менее, значительная часть публикаций по иктитериям вообще не содержит сведений о строении черепа или они сводятся лишь к описанию его общей морфологии и указанию некоторых случайных промеров. Более того, многие виды этих хищников были описаны по фрагментам челюстей или по изолированным зубам, далеко не всегда определенным даже до рода, а в тех случаях, когда исследовались отдельные морфологические структуры черепа, последним, как правило, не придалось должного таксономического значения. В то же время, методика изучения зубного аппарата была плохо разработана, отсутствовали общепринятые промеры зубов и единая терминология их описания. Это приводило к несопоставимости материалов различных авторов и отрицательно сказывалось на состоянии систематики подсемейства.

Интерес к морфологии черепа еще более снизился в связи с попытками применения математических методов в целях классификации иктитериев [63, 66, 87]. В отличие от черепов, зубы позволяли собрать серийный материал и, следовательно, больше подходили для статистической обработки. Однако такой односторонний подход к решению

таксономических задач не принес желаемых результатов. Отсутствие серийного материала по каждому из исследуемых видов, большое сходство зубов у различных групп иктитериев при наличии значительной индивидуальной изменчивости в их размерах и пропорциях, а также придание чрезмерно большого таксономического веса отдельным одонтологическим признакам слишком часто приводили к серьезным ошибкам в диагностике. Так, например, материалы по *Ictitherium robustum*, использованные Б.Куртеном [66] для аллометрического анализа, несмотря на высокую точность метода, уложились в статистические рамки одного вида, хотя в действительности принадлежали представителям трех разных родов иктитериев.

Несмотря на прогрессирующее развитие различных методов исследования зубного аппарата и все большее их использование в таксономии, классификация иктитериев, как и всего отряда *Carnivora*, в действительности базируется на морфологии черепа, главным образом его основания и слуховой области. Морфологическая основа классификации млекопитающих, разрабатываемая различными специалистами на протяжении многих десятилетий, приобрела законченный облик в фундаментальной работе М.Вебера [97, 98]. Там же была сформулирована построенная на этой основе и подкрепленная диагнозами высоких таксонов (от отряда до подсемейства включительно) стройная система классификации хищников, сохранившаяся практически без изменений до наших дней. Работа М.Вебера, обобщившая и упорядочившая достижения предшествовавших систематиков, оказала огромное влияние на формирование современных представлений о системе хищных млекопитающих и принципах их классификации. По существу, большая часть последующих исследований в данной области была продолжением его разработок. К числу таких работ принадлежат и монографические сводки Г.Пилгрима [77, 78], являющиеся крупным вкладом в систематику хищников и, в частности, в дальнейшее усовершенствование диагностики таксонов группы семейства.

Разработки названных исследователей послужили основой для проведенного автором анализа морфологических особенностей черепа, нижней челюсти и зубного аппарата, применяющихся для классификации представителей надсемейства *Feloidea*, в том числе иктитериев. На основании изучения современных и ископаемых краниологических материалов был уточнен таксономический вес и установлена пригодность для диагностики большинства использовавшихся ранее и ряда новых морфологических признаков. Кроме того, в ходе анализа были выяснены основные различия между виверровыми и гиеновыми. Это позволило пересмотреть диагнозы и составы указанных семейств, обосновать ревизию подсемейства *Ictitheriinae*, а также предложить методику описания и морфометрической обработки их краниальных остатков, соответствующую методике, используемой при изучении современных представителей отряда [9, 10, 25, 26, 80] с некоторыми изменениями при-

менительно к ископаемому материалу и специфике исследуемой группы. Ниже приведены основные результаты этого анализа, а также рассмотрены некоторые особенности строения конечностей иктитериев, представляющие интерес для классификации и палеоэкологии. Используемая в настоящей работе анатомическая номенклатура заимствована у М.Вебера [97, 98], Г.Пилгрима [77, 78], Г.А.Новикова [25], В.И.Громовой, И.А.Дуброво, Н.М.Яновской [12], Д.Розивира [80] и других исследователей. Строение черепа, нижней челюсти и зубов, а также схемы их промеров представлены на рис. 3-6.

Решающую роль в диагностике семейств *Viverridae* и *Hyaenidae* играет морфология *bulla ossae*. Отличиям в строении указанного отдела черепа всегда придавался настолько большой таксономический вес, что одного лишь предположения о сходстве внутреннего строения слуховых пузырей у иктитериев и настоящих гиен оказалось достаточно для переноса подсемейства *Ictitheriinae* из семейства виверровых в семейство гиеновых [77]. Данное предположение казалось бы подтверждали установленные М.Вебером основные диагностические признаки этих семейств. Так, в соответствии с мнением названного исследователя, принято считать, что в двухкамерных слуховых пузырях *Feloidea* (рис. 7) переднюю, или тимпанальную, камеру образует барабанная кость (*os tympanicum*), а заднюю, или энтотимпанальную камеру — энтотимпанальная кость (*os bullae*). Камеры разделяет слуховая перегородка (*septum bullae*), в образовании которой принимает участие обе кости (рис. 7, 3). У виверровых передняя камера значительно уступает по размерам задней, а в месте расположения *septum bullae* по поверхности слухового пузыря проходит хорошо заметная борозда (у представителей подсемейства *Paradoxurinae* ее заменяет узкая щель или энтотимпанальная камера вообще не окостеневает). У гиеновых *septum bullae* располагается в основании слухового пузыря и последний соответственно не имеет на своей поверхности каких-либо борозд или щелей. Иными словами, у этих хищников вся наружная часть *bulla* представляет собой очень большую тимпанальную камеру, которая полностью скрывает под собой редуцированную энтотимпанальную камеру. Поскольку слуховые пузыри иктитериев никем не вскрывались, а их внутреннее строение определялось только по форме наружной части, то отсутствие борозды на поверхности *bulla* было воспринято большинством систематиков как достаточное доказательство принадлежности этих хищников к семейству *Hyaenidae*. Вероятно, по этой же причине в состав данного таксона М.Вебером был включен и земляной волк (*Proteles cristatus*), систематическая принадлежность которого долгое время дискутировалась. Несмотря на то, что М.Вебер высказал серьезные сомнения в Правильности такого решения и, в частности, указал на наличие у *P.cristatus* более "герпестидных" слуховых пузырей, чем у настоящих гиен, он способствовал утверждению мнения о принадлежности этого вида к отдельному подсемейству семейства гиеновых. В данной работе

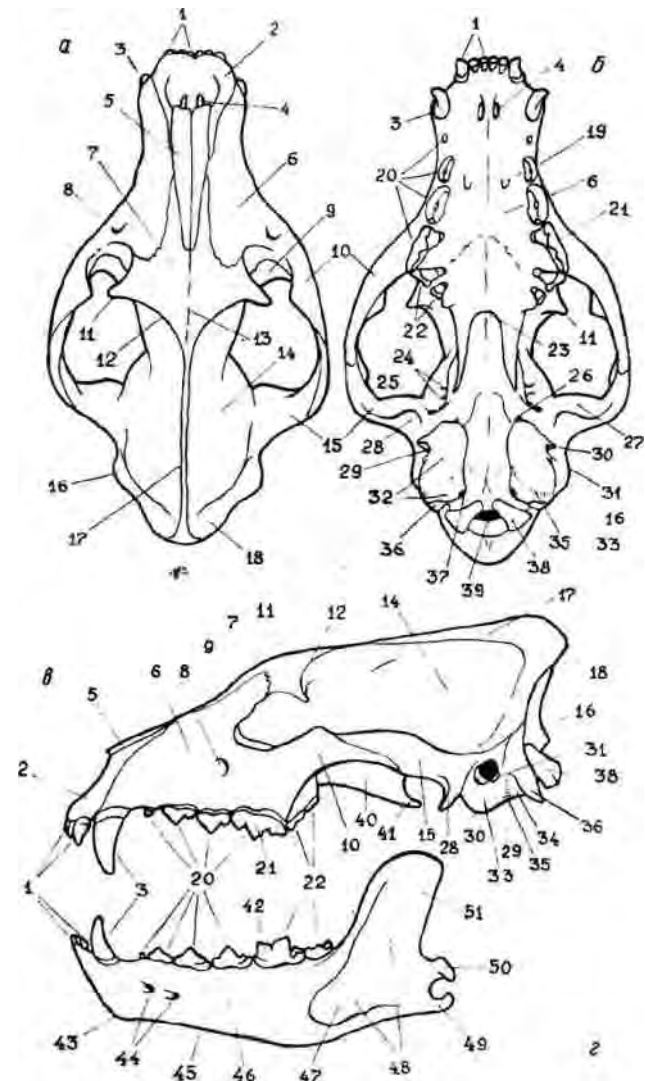


Рис. 3. Схема строения черепа (а-б) и нижней челюсти (с) иктитериев:

1 - резцы (incisivi), 2 - резцовая кость (os incisivum), 3 - клык (caninus), 4 - резцовое отверстие (foiamen incisivum), 5 - носовая кость (os nasale), 6 - верхнечелюстная кость (os maxillare), 7 - лобная кость (os frontale), 8 - подглазничное отверстие (foramen intraorbitale), 9 - глазница (orbita), 10 — скуловая кость (os zygomaticum-jugale), 11 - заглазничный отросток (processus postorbitalis), 12 - височная линия (linea temporalis), 13 - лобная борозда (sulcus frontalis), 14 - мозговая коробка, 15 - скуловой отросток височной кости (processus zygomaticus ossis temporalis), 16 - мастоидный отросток (processus mastoideus), 17 - стреловидный гребень (crista sagittalis), 18 - затылочный гребень (crista occipitalis), 19 -

земляной волк не рассматривается. По ряду особенностей морфологии он настолько далек от Нуаенинае, что его объединение с последними делает диагностику семейств Viverridae и Нуаенидае практически невозможной.

Необходимо отметить, что составленные М.Вебером диагнозы семейств далеко не во всем соответствуют действительности. В частности, вопреки мнению указанного исследователя, у некоторых виверр концы яремных отростков опускаются ниже уровня слуховых пузырей, борозда на поверхности последних иногда слабо выражена или отсутствует, а передняя слуховая камера может превосходить по размерам заднюю (перечисленные признаки уже давно используются в родовой диагностике современных представителей семейства). Кроме того, основное различие в морфологии слуховых пузырей у виверр и гиен можно выразить более точно: у первых наружная часть bulla ossae образована барабанной и энтотимпанальной костями, а у вторых — только барабанной костью. Аналогичный взгляд на строение этого отдела черепа позволил Г.Бомону и П.Мейну [45] установить у Ictitheriinae наличие слуховых пузырей как гиенового, так и виверрового типов, что, однако, было воспринято лишь как одно из доказательств филогенетической связи иктитериев с Viverridae и Нуаенинае.

Строение слуховых пузырей гиен требует более подробного рассмотрения. Прежде всего, их вскрытие показало, что энтотимпанальная камера не так мала, как считалось ранее (см. рис. 7, в). Она располагается внутри сильно вздутых яремных отростков и у современных видов почти не уступает в объеме передней камере (рис. 8, и-к). Более того, у гиеновых нет и, вероятно, никогда не было os bullae. Мнение М.Вебера о том, что у гиен, подобно виверрам и кошкам, задняя слуховая камера образована энтотимпанальной костью, основывалось на заключении об участии названной кости в образовании слуховой перегородки. Это позволяло считать, что при предполагавшейся у Нуаенидае

заднее небное отверстие (foramen palatinum posterius), 20 - предкоренные зубы (dentes praemolares), 21 - верхний плотоядный зуб (dens sectorius superior - P¹), 22 коренные зубы (dens molares), 23 - заднезубная вырезка (incisure palatina posterior), 24 - алисфеноидный канал (canalis alisphenoides), 25 - овальное отверстие (foramen ovale), 26 - сонный канал (canalis caroticum), 27 - сочленовная ямка (fossa glenoidea), 28 - засуставный отросток (processus postglenoideus), 29 - наружный слуховой проход (meatus acusticus externus), 30 - передняя губа (labium anterium), 31 - задняя губа (labium posterium), 32 - слуховой пузырь (bulla ossae), 33 - барабанная кость (os tympanicum), 34 - энтотимпанальная кость (os bullae), 35 - перетяжка в месте расположения septum bullae, 36 - яремный отросток (processus jugularis), 37 - яремное отверстие (foramen jugulare), 38 - затылочный мыщелок (condylus occipitalis), 39 - затылочное отверстие (foramen magnum), 40 крыловидная кость (os pterigoideum), 41 - крючок крыловидной кости (hamulus pterigoideus), 42 - нижний плотоядный зуб (dens sectorium inferius - M₁), 43 - подбородочный бугорок (tuberculum mentale), 44 - подбородочные отверстия (foramina mentalia), 45 - основание нижней челюсти (basis mandibulae), 46 - тело нижней челюсти (corpus mandibulae), 47 - массивная впадина (fossa masseterica), 48 - ветвь нижней челюсти (ramus mandibulae), 49 - угловой отросток (processus angularis), 50 - сочленовный отросток (processus condilaris), 51 - венечный отросток (processus coronoideus)

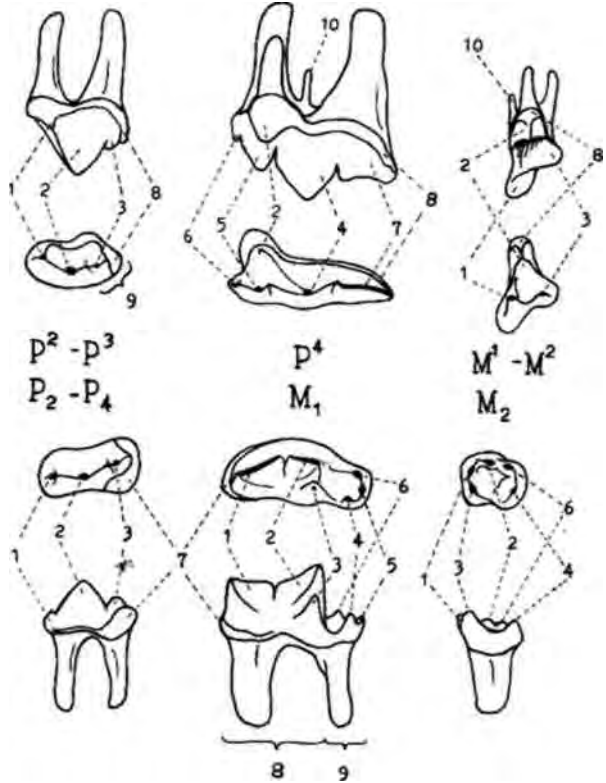


Рис. 4. Схема строения предкоренных и коренных зубов икти-
териев:

a - зубы верхней челюсти: 1 - паракон, 2 - протокой, 3 - мета-
кон, 4 - амфикон (паракон + метако), 5 - парастиль, 6 - экто-
парастиль, 7 - метастиль, 8 - воротничок, 9 - талон, 10 - корень
паракона; *б* - зубы нижней челюсти: 1 - параконид, 2 - прото-
конид, 3 - метакоконид, 4 - энтококонид, 5 - мезококонид (гипоко-
нулид), 6 - гипоконид, 7 - воротничок, 8 - тригонид, 9 - талонид

редукции энтотимпанальной камеры *os bullae* исчезла только с поверхнос-
ти слухового пузыря, но сохранилась внутри последнего в качестве зад-
ней стенки слуховой перегородки. Однако указанное заключение не
позволяет объяснить наличия *septum bullae* у представителей подсемей-
ства *Paradoxurinae*, т.е. в случаях, когда *os tympanicum* еще не срослась с
os bullae или последняя вообще отсутствует (рис. 8, *a-b*). Ему также
противоречит характер расположения этой перегородки, выпуклый
край которой у всех *Feloidea* входит в энтотимпанальную камеру и явля-
ется продолжением наружной поверхности барабанной кости. Отсюда
следует, что *septum bullae* представляет собой всего лишь заднюю стенку
тимпанальной камеры и образована только барабанной костью, что ис-

ключает наличие *os bullae* у гиен (см. рис. 8). И наконец, у последних
наблюдается не уменьшение, а прогрессивное увеличение энтотимпаналь-
ной камеры. Следовательно, эти хищники могли приобрести заднюю
слуховую камеру независимо от остальных *Feloidea*, т.е. не путем раз-
вития энтотимпанального окостенения, а в результате преобразования
прилежающих к *os tympanicum* отделов височной и затылочной костей.

В ходе исследования была установлена еще одна особенность строе-
ния слуховых пузырей, представляющая интерес при определении. Так,
у виверровых и кошачьих *septum bullae* обычно хорошо видна в от-
верстии наружного слухового прохода, тогда как у гиеновых она нахо-
дится в основании пузыря и независимо от длины слуховой трубки
снаружи не видна.

Вскрытие слуховых пузырей иктитериев подтвердило вывод
Г.Бомоиа и П.Мейна [45] о наличии у этих хищников слуховых пузь-
рей двух типов строения. Как отмечалось нами ранее [35], часть видов,
включающая типовой вид рода *Ictitherium*, т.е. собственно представите-
ли подсемейства *Ictitheriinae*, имеют такие же слуховые пузыри, как и
виверры (рис. 8, *e-z*). Установлены лишь незначительные отличия,
составившие основу диагноза подсемейства. Среди них — отсутствие
борозды-перетяжки на поверхности слухового пузыря, которую обыч-
но заменяет полая впадина. Кроме того, у иктитериев тимпанальная
камера вздута значительно сильнее, чем у большинства виверровых, и
либо превосходит по размерам заднюю камеру, либо приблизительно
равна ей. Слуховую перегородку у них можно отпрепарировать через
отверстие наружного слухового прохода. В то же время другая часть
видов, ранее считавшихся наиболее прогрессивными представителями
подсемейства иктитериев, по типу строения слуховых пузырей не от-
личается от гиен (рис. 8, *л-м*). Эти хищники, отнесенные в данной ра-
боте к трибе *hyaenotheriini*, далее будут именоваться гиенотериями.
Слуховую перегородку у них можно обнаружить только разрушив слу-
ховой пузырь или вскрыв заднюю стенку яремного отростка.

Еще одним важным таксономическим признаком, обычно приме-
няемым при разделении на семейства отрядов *Carnivora* и *Pinnipedia*,
является наличие или отсутствие алисфеноидного канала (рис. 9). По
мнению М.Вебера, у виверровых указанный канал чаще всего имеется,
а у гиеновых, как правило, отсутствует. Исключением из правила он
считал иктитериев, имеющих канал. Однако их присоединение к гиено-
вым сделало это семейство разнородным по данному признаку, а самих
иктитериев стало легче отличать от гиен, чем от виверр. Выходом из
создавшегося положения явилось заключение Г.Пилгрима [77] о нали-
чии алисфеноидного канала у всех *hyaenidae*. Он указывал, что у на-
стоящих гиен канал короткий и его заднее отверстие маленькое или от-
сутствует, а у иктитериев — длинный, с большим задним отверстием,
т.е. такой же, как у виверр. Вероятно, Г.Пилгрим ошибочно принимал
за *foramen pterigoideum posterius* часто встречающееся у гиен безымян-

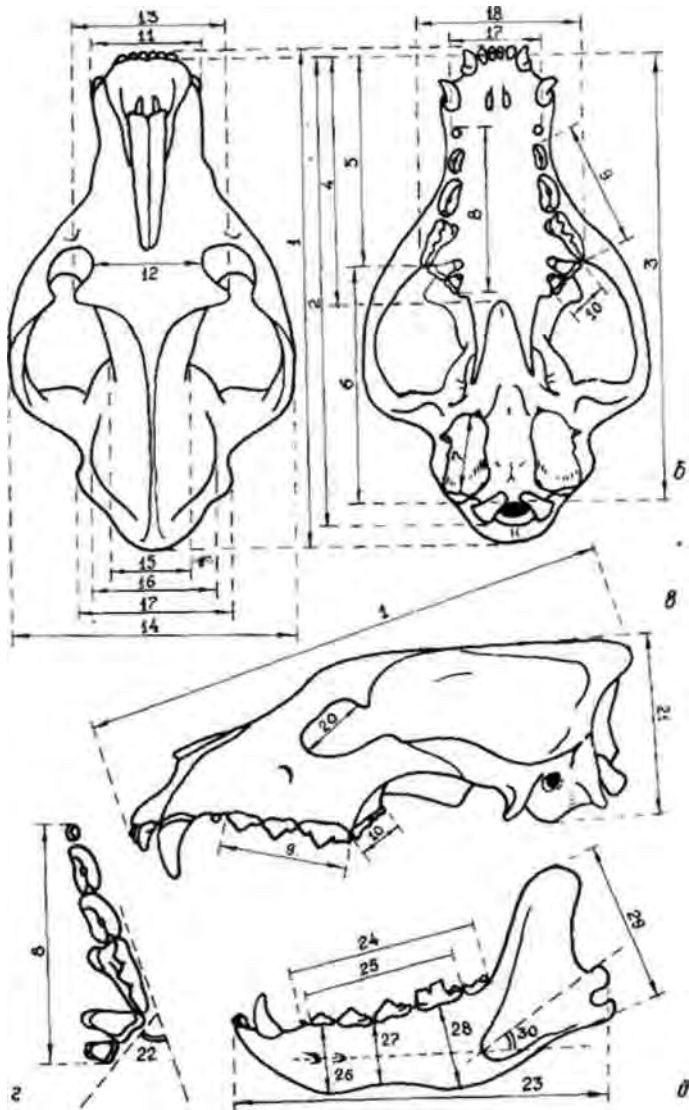


Рис. 5. Схема промеров черепа (а-с) и нижней челюсти (д) иктитериев:

1 - абсолютная длина, 2 - кондиллобазальная длина, 3 - основная длина черепа, 4 - длина костного неба. 5 - длина лицевой части, 6 - длина мозговой части, 7 - длина слухового пузыря, 8 - длина ряда P^1-M^2 , 9 - длина ряда P^2-P^4 , 10 - длина ряда M^1-M^2 , 11 - ширина над клыками, 12 - межглазничная ширина, 13 - наибольшая ширина лба, 14 - скуловая ширина, 15 - заглазничная ширина, 16 - ширина

ное отверстие, расположенное рядом с foramen ovale и ведущее в глубь черепа. Это отверстие слишком мало для верхнечелюстной артерии, которая к тому же проходит по поверхности клиновидной кости, не входя внутрь черепа. Как удалось установить, у древних гиен алисфеноидный канал изредка встречается и при этом ничем не отличается от такового у иктитериев и виверр. В частности, он сохранился на фрагменте черепа *Pachycrocuta brevirostris* (ИЗАН, № 27-1689). По-видимому, данный признак более изменчив, чем считалось ранее, и его использование требует значительной осторожности. Тем не менее можно констатировать, что для представителей семейства Viverridae характерно наличие алисфеноидного канала, тогда как для Hyaenidae нормой является его отсутствие, и в такой формулировке данный признак вполне пригоден для классификации Feloidea. Что касается исследуемой группы, то она оказалась неоднородной и в этом отношении: у собственно иктитериев алисфеноидный канал всегда имеется, а у гиенотериев, как правило, отсутствует (лишь в двух случаях он обнаружен только с одной стороны черепа).

Помимо рассмотренных выше признаков в диагнозах семейств Viverridae и Hyaenidae значительное место обычно отводится длине и высоте черепа, соотношению длин его лицевого и мозгового отделов, массивности скуловых дуг, степени вздутия мозговой коробки и слуховых пузырей, длине наружного слухового прохода, зубной формуле, относительным размерам резцов и плотоядных зубов. Разумеется, перечисленные особенности в известной мере характеризуют указанные группы хищников. Однако они совершенно непригодны для разделения семейств, а некоторые отличия, традиционно считающиеся диагностическими, в действительности вообще не существуют, в чем легко убедиться даже на современном материале при рассмотрении исследуемых таксонов в их полном объеме. Вместе с тем, сравнение морфологических особенностей жевательного аппарата виверр и гиен позволило об-

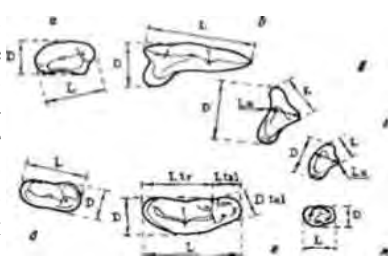


Рис. 6. Схема промеров щечных зубов иктитериев:

а - P^1-P^3 , б - P^4 в - M^1 , г - M^2 , д - P^1-P^4 , е - M^1 , ж - M^2 , L - длина коронки, Lx - промер длины коронки верхнего коренного зуба, употребляемый отдельными исследователями (85, 99, 100), Ltr - длина тригониды, Ltal - длина талонида, D - ширина коронки, D tal - ширина талонида

мозговой коробки, 17 - мастоидная ширина, 18 — ширина костного неба у P^1 , 19 - наибольшая ширина костного неба, 20 - диаметр глазницы, 21 - высота в области слуховых пузырей, 22 - молярный угол, 23 - основная длина нижней челюсти, 24 - длина ряда P_1-M_2 , 25 - длина ряда P_2-M_1 , 26 - высота тела челюсти под P_2 , 27 - высота под P_3-P_4 , 28 - высота под M_1 , 29 - высота ветви челюсти, 30 - челюстной угол

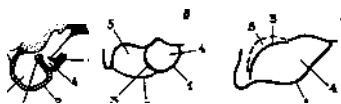


Рис. 7. Схема внутреннего строения слуховых пузырей у различных представителей надсемейства Feloidae (по литературным данным):

a - поперечный разрез слухового пузыря *Felis* [98], *б* - продольный разрез слухового пузыря *Herpestes* [45], *в* - продольный разрез слухового пузыря *Nyuena* [45]; 1 - барабанная кость (*os tympanicum*), 2 - энтоимпанальная кость (*os bullae*), 3 - слуховая перегородка (*septum bullae*), 4 - тимпанальная камера, 5 - энтоимпанальная камера

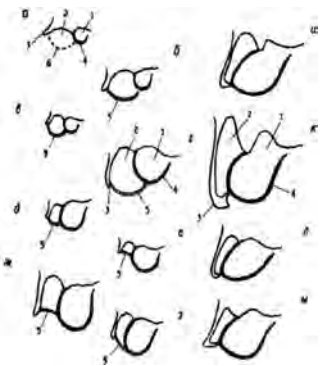


Рис. 8. Схема внутреннего строения слуховых пузырей (продольный разрез) у виверр (*a-d*), гиен (*u, k*), иктитериев (*e-3*) и гиенотериев (*л, м*):

a - *Nandinia binotata*, *б* - *Paradoxurus hermaphroditus*, *в* - *Xenogale naso*, *г* - *Civettictis civetta*, *д* - *Cinictis penicillata*, *e* - *Pliovivertops orbigni*, *ж* - *Ictitherium viverrinum*, *з* - *Thalassictis robusta*, *и* - *Nyuena hyaena*, *к* - *Crocota crocuta*, *л* - *Nyuanothierium magnum*, *м* - *Nyuanothierium venator*; 1 - барабанная камера, 2 - энтоимпанальная камера, 3 - яремный отросток, 4 - барабанная кость, 5 - энтоимпанальная кость, 6 - хрящевая стенка энтоимпанальной камеры

собственно иктитерии ничем не отличаются от крупных виверр, тогда как у гиенотериев строение затылочного отдела и свода черепа такое же, как у гиен (см. рис. 10).

В классификации надсемейства Feloidae большое значение обычно придается морфологии посткраниального скелета, строению полового

наружить в строении свода и затылочного отдела черепа этих хищников ряд отличий, вполне пригодных для диагностики семейств. Так, у виверровых затылочный гребень всегда хорошо развит, не уступает или даже превосходит по размерам стреловидный гребень независимо от степени развития последнего, тогда как у гиеновых он всегда заметно меньше стреловидного (рис. 10). Кроме того, у виверр стреловидный гребень (если он имеется) обычно длинный и на всем протяжении имеет вид пластинки, хорошо обособленной от вздутой мозговой коробки. У гиен данный гребень всегда имеется и представляет собой подобие двускатной крыши, прикрывающей слабо вздутую мозговую коробку. Это находит отражение в форме и расположении височных линий черепа. У тех виверр, которые имеют стреловидный гребень, указанные линии обычно короткие, круто изогнутые и сливаются чаще всего на уровне слуховых пузырей (рис. 10, *a*). Изредка наблюдается довольно значительная изменчивость формы височных линий и длины стреловидного гребня, но строение последнего и соотношение его размеров с таковыми затылочного гребня постоянны у обоих семейств. По этим признакам иктитерии также яв-

ляются разнородной группой:

члена, характеру волосяного покрова, наличию анальных и предкротальных желез. В качестве характерных признаков семейств виверровых, гиеновых и кошачьих часто рассматривают пропорции тела, длину хвоста, форму зрачков, размеры и форму ушных раковин, окраску меха.

Нет необходимости доказывать, что многие из перечисленных особенностей в лучшем случае пригодны только для классификации сравнительно небольшого количества современных представителей указанных таксонов. На палеонтологическом материале очень ограничена возможность использования даже таких признаков, как количество грудных позвонков, относительная длина конечностей, количество пальцев на передних и задних лапах, наличие или отсутствие половой кости. Все это значительно снижает диагностическую ценность названных признаков, которые к тому же менее постоянны, чем необходимо для четкого разделения семейств. По справедливому утверждению Г.Пилгрима [77], для этой цели пригодны только строение слуховой области черепа, тогда как по большинству других признаков семейства виверровых и гиеновых неразличимы. Однако некоторые особенности морфологии посткраниального скелета в ряде случаев все же позволяют диагностировать данные таксоны. Так, у виверр конечности относительно короткие, пальцеходящие или полустопходящие, лапы пятипалые или четырехпалые, когти втяжные или невтяжные, половая кость, как правило, имеется. У гиен конечности относительно длинные (задние прогрессивно укорачиваются), пальцеходящие, лапы пятипалые у древних видов и четырехпалые у современных, когти невтяжные, половая кость отсутствует. Несмотря на то что посткраниальный скелет иктитериев детально не изучался, даже поверхностное исследование позволяет разделить этих хищников на две группы. Так, собственно иктитерии имеют относительно короткие конечности (на рис. 11 изображены кости предплечья и пясти двух особей, имевших приблизительно равную кондилобазальную длину черепа). Наличие плантарного бугра на пяточных костях (рис. 11, *з*), а также общее сходство многих костей конечностей с таковыми *Felidae* свидетельствуют о том, что большинство представителей данной группы являлось полустопходящими животными, пятипалые лапы которых были вооружены короткими втяжными когтями и отличались весьма высокой подвижностью. По функциональным возможностям их конечности, очевидно, были близки к конечностям лазающих видов виверр.

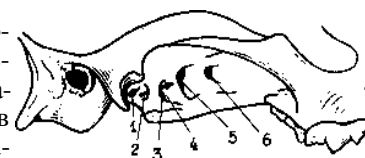


Рис. 9. Височная область черепа *Ictitherium viverrinum*:

1 - овальное отверстие (*foramen ovale*), 2 - заднее крыловидное отверстие (*foramen pterygoideum posterius*), 3 - круглое отверстие (*foramen rotundum*), 4 - переднекрыловидное отверстие (*foramen pterygoideum anterius*), 5 - глазничная щель (*fissura orbitalis*), 6 - зрительное отверстие (*foramen opticum*), стрелкой показан алисфеноидный или крылоклиновидный канал (*canalis alisphenoidum* = *pterygosphenoideum*)

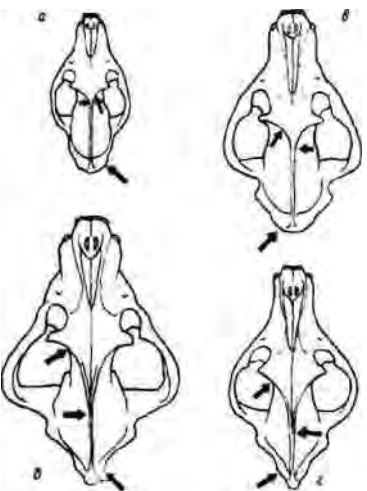


Рис. 10. Некоторые особенности строения свода и затылочного отдела черепа:

- a* - *Civettictis civetta*, *б* - *Nyuena hyaena*,
 - в* - *Ictitherium viverrinum*,
 - г* - *Nyuanothierium magnum*.
- Объяснения в тексте

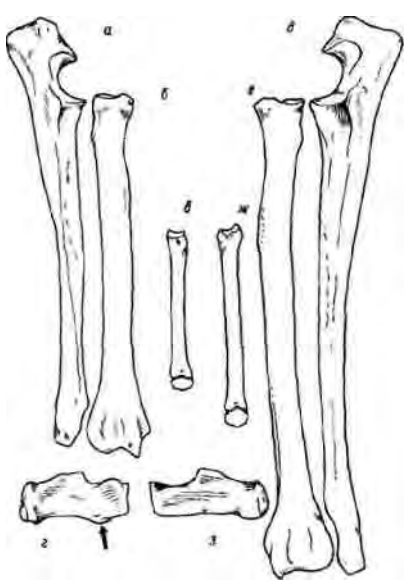


Рис. 11. Кости предплечья, пясти и предплюсны *Ictitherium viverrinum* (*a-з*) и *Nyuanothierium magnum* (*б-ж*):
a, б - ulna; *в, е* - radius; *г, ж* - mtc-III;
з, з - calcaneus (стрелкой обозначен плантарный бугор).
 Остальные объяснения в тексте

Однако у этих хищников наблюдается прогрессивная тенденция к переходу на пальцехождение, сопровождающаяся некоторым удлинением и снижением подвижности дистальных отделов конечностей, уменьшением или даже полной утратой ретрактильной способности когтей и, вероятно, снижением функциональной деятельности первых пальцев. У одного вида иктитериев установлено наличие половой кости [66, 72], тогда как у гиенотериев эта кость не известна. По-видимому, все они имели пальцеходящие конечности, значительно более длинные, чем у представителей предыдущей группы (см. рис. 11). Слабая асимметрия вторых фаланг пальцев, не превышающая таковую у гиен, свидетельствует о том, что эти хищники обладали невтяжными когтями. Как было показано Ю.А. Орловым [27, 28], кости конечностей гиенотериев имеют типичное для гиен строение, но по общему облику их конечности в связи с приспособленностью к быстрому бегу во многом сходны с таковыми современных *Canidae*.

Предложенное сравнение позволяет убедиться в сборности подсемейства *Ictitheriinae* в прежнем его понимании. Смешение у представителей данного таксона ряда признаков, лежащих в основе разделения семейств *Viverridae* и *Nyuenidae*, является убедительным доказательством того, что к иктитериям относили как крупных виверр с "гиено-

вым" строением плотоядных зубов, так и мелких примитивных гиен, имеющих не приспособленные к дроблению костей предкоренные зубы и сохранивших характерную для виверр зубную формулу. Как отмечалось ранее [35], группа видов, включающая тип рода *Ictitherium*, т.е. собственно подсемейство *Ictitheriinae*, несомненно, является одним из таксонов семейства виверровых, что было первоначально установлено Э.Труссаром. В то же время гиенотерии, которых долгое время ошибочно относили к этому подсемейству, представляют собой морфологически сходных с иктитериями примитивных гиен.

Эти выводы проливают свет на многие проблемы классификации исследуемой группы и, прежде всего, объясняют причины столь длительной дискуссии по вопросу систематической принадлежности подсемейства иктитериев. В свое время А.Годри [54] допустил незамеченную другими исследователями ошибку, отнеся к роду *Ictitherium*, представителей которого он считал виверрами, мелкую примитивную гиену, имеющую одинаковую с иктитериями зубную формулу и сходное строение зубов. Впоследствии остатки подобных гиен (гиенотериев) находили чаще в лучшей сохранности, чем остатки собственно иктитериев, а установленные на этом материале признаки переносились на все подсемейство. В результате иктитериев стали рассматривать как группу, морфологически переходную от виверр к настоящим гиенам, но постепенно у многих систематиков возникали сомнения относительно принадлежности данного таксона к виверровым. По этой причине практически без возражений было принято предложение Х.Винге о переносе иктитериев в семейство гиеновых, которое основывалось лишь на внешнем сходстве их слуховых пузырей с таковыми настоящих гиен. К сожалению, не удалось установить, какими именно материалами располагал указанный исследователь. Не исключено, что это были остатки гиенотериев, имеющих такое же строение слуховых пузырей, как и современные гиены. Однако в его распоряжении могли оказаться и остатки иктитериев, у которых передняя слуховая камера вздута сильнее задней и не отделена от нее бороздой, проходящей по поверхности пузыря. Как отмечалось выше, этими признаками данная группа хищников отличается от большинства остальных виверр, имеющих, как правило, обратное соотношение размеров слуховых камер и хорошо выраженную борозду на поверхности слухового пузыря. Тем самым создается впечатление, что у иктитериев, как и у гиен, вся наружная часть *bulla tympanica* представляет собой сильно вздутую тимпанальную камеру. Поскольку слуховые пузыри никем не вскрывались, вопросы систематической принадлежности подсемейства *Ictitheriinae* обычно выясняли косвенным путем, главным образом с помощью изучения наиболее хорошо сохраняющихся остатков — отдельных зубов, фрагментов челюстей и костей конечностей. Однако в преобразованиях жевательного аппарата и скелета конечностей иктитериев и гиенотериев наблюдается параллелизм, не позволяющий установить принадлеж-

ность этих хищников к разным семействам. Более того, значительная часть доказательств принадлежности подсемейства иктитериев к гиеновым была получена на материалах по гиенотериям. Так, например Ю.А. Орлов [27, 28] на основании детального анализа морфологии зубного аппарата и скелета конечностей пришел к заключению о принадлежности данного таксона к семейству гиеновых. И если бы даже он имел возможность исследовать внутреннее строение слуховых пузырей, то лишь окончательно удостоверился бы в правильности своих выводов, поскольку в действительности располагал только остатками гиенотериев.

Здесь следует вкратце остановиться на тех немногочисленных особенностях строения зубного аппарата, которые хотя и непригодны для диагностики семейств, но в ряде случаев все же позволяют различать иктитериев и гиенотериев. Прежде всего, эти хищники характеризуются различной степенью редукции последних коренных зубов. Так, у первых длина M^2 составляет 20-34 % длины P^4 , а длина M_2 — 37-53 % длины M_1 , тогда как у вторых значения указанных индексов соответственно 11-19 и 23-31 %. У многих иктитериев P^4 имеет четвертый корень (см. рис. 4, а), отсутствующий у гиенотериев. Кроме того, эктопарастиль P^4 у иктитериев во многих случаях располагается практически на продольной оси лезвия зуба, чего у гиенотериев не наблюдается. Количество корней на M^2 у гиенотериев колеблется от одного до трех (у большинства один или два корня), тогда как у иктитериев их всегда три. И наконец, указанные группы хорошо различаются по относительной ширине талонида M_1 , составляющей у иктитериев 38-46, а у гиенотериев 29-38 % длины зуба. Последняя особенность свидетельствует о том, что прогрессивная редукция талонида M_1 у этих хищников осуществлялась различными путями — у иктитериев талонид уменьшался только путем укорочения, тогда как у гиенотериев, а также у других гиеновых, одновременно происходило его сужение.

Рассматриваемые ниже особенности морфологии иктитериев и гиенотериев также непригодны для разделения семейств Viverridae и Nyuaidae. Тем не менее они имеют важное значение для классификации указанных групп хищников, позволяя диагностировать таксоны более низких рангов — от подсемейств до видов. При рассмотрении этих особенностей дается оценка их таксономической значимости применительно к исследуемой группе, а также указывается возможная экологическая интерпретация отдельных морфологических признаков.

Основные пропорции черепа. Отношение скуловой ширины черепа и его высоты в области слуховых пузырей к основной длине (в %), а также соотношение длин лицевого и мозгового отделов черепа хотя и подвержены довольно значительной онтогенетической изменчивости (рис. 12, а), но в большинстве случаев пригодны для видовой и подродовой диагностики. Все три признака характеризуют мощность жевательного аппарата. На ископаемом материале (особенно у иктитериев)

возможность их применения несколько затруднена из-за недостатка черепов соответствующей сохранности.

Форма профиля лицевого отдела черепа и длина носовых костей. У иктитериев степень вогнутости профиля лицевого отдела черепа на уровне середины — задней трети носовых костей и расположение задних концов последних по отношению к глазницам, по-видимому, пригодны для родовой диагностики, у гиенотериев эти признаки таксономического значения не имеют. В сочетании с шириной черепа над клыками и шириной неба у P^1 форма профиля лицевого отдела черепа характеризует мощность жевательного аппарата.

Относительные размеры глазниц. Сопоставление диаметра глазниц и ширины черепа над клыками оказалось лучшим показателем их относительных размеров, мало зависящим от сохранности черепа. У иктитериев данный признак пригоден для родовой диагностики, у гиенотериев таксономического значения не имеет. Большие размеры глазниц у представителей некоторых родов иктитериев позволяют предполагать, что эти хищники обитали в условиях крайне слабой освещенности вероятно, в лесах и густых зарослях кустарников, проявляя наибольшую активность в темное время суток.

Размеры и форма яремных и заглазничных отростков. Различия в длине и форме яремных и заглазничных отростков в исследуемой группе пригодны для родовой и видовой диагностики.

Размеры стреловидного и затылочного гребней. Как отмечалось выше, у представителей исследуемой группы хищников различия в строении стреловидного гребня и соотношения его размеров с таковыми затылочного гребня пригодны для диагностики семейств. Степень развития этих гребней позволяет судить о мощности жевательного аппарата.

Заглазничное и засуставное сужения черепа. Степень выраженности заглазничного сужения и наличие или отсутствие засуставного сужения

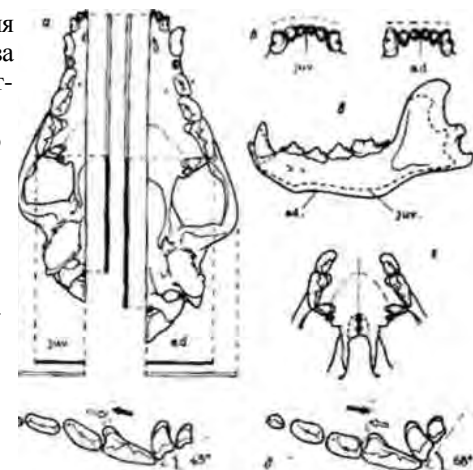


Рис. 12. Примеры онтогенетической и индивидуальной изменчивости у иктитериев и гиенотериев:

а - возрастные изменения черепа (*Hyaenictitherium venator*, Новоелизаветовка), б - изменение формы ряда верхних резцов в онтогенезе (*Hyaenotherium magnum*, Черевичное), в - возрастные изменения нижней челюсти (*H. magnum*, Черевичное), г - диапазон изменчивости глубины задненебной вырезки (*H. magnum*, Черевичное), д - изменчивость формы коронок и расположения верхних щечных зубов (*Ictitherium viverinum*, Гребеники).

Объяснения в тексте

черпа (см. рис. 14, 15) у иктитериев пригодны для диагностики таксонов родовой группы, у гиенотериев таксономического значения не имеют.

Строение наружного слухового прохода. Количество костных губ, окружающих отверстие наружного слухового прохода, и степень их сращения друг с другом у всех представителей исследуемой группы пригодны для родовой диагностики. Очень короткий наружный слуховой проход является одним из признаков, позволяющим отличать гиенотериев от большинства гиен.

Форма слуховых пузырей. Наличие или отсутствие борозды на поверхности слухового пузыря используется при разделении современных виверр на подсемейства. Однако у иктитериев данный признак пригоден лишь для разделения родов, причем борозду у этих хищников заменяет пологая впадина, что, в свою очередь, можно рассматривать как признак подсемейства. Характерной особенностью данного таксона можно считать и то, что у всех его представителей передняя слуховая камера превосходит в размерах заднюю, тогда как у большинства виверр (за исключением некоторых родов подсемейства *Herpestinae*) наблюдается обратное соотношение размеров слуховых камер. Для родовой диагностики иктитериев и гиенотериев можно также использовать характер вздутия слуховых пузырей (см. рис. 14, 27).

Относительная ширина костного нёба. Наиболее удобным показателем ширины костного нёба является отношение его наибольшей ширины к длине ряда P^2 - P^4 . Данный признак пригоден для видовой диагностики. Степень расширения костного нёба позволяет судить об уровне специализации к питанию мясной пищей.

Глубина задненёбной вырезки. Расположение переднего края задненёбной вырезки у гиенотериев подвержено сильной индивидуальной изменчивости (см. рис. 12, г) и таксономического значения не имеет. У иктитериев данный признак, по-видимому, более постоянный и пригоден для подродовой диагностики. Традиционная интерпретация его как показателя приспособленности к бегу на имеющемся материале не подтверждается.

Строение крыловидной кости. Наличие или отсутствие крючков на крыловидных костях гиенотериев пригодно для родовой диагностики. У иктитериев таксономический вес данного признака не установлен ввиду отсутствия материалов соответствующей сохранности.

Строение ветви нижней челюсти. Такие особенности морфологии *ramus mandibulae*, как ее расположение по отношению к телу челюсти, форма венечного отростка и размеры массетерной впадины, имеют большое функциональное значение. Из них наиболее очевидным показателем мощности жевательного аппарата являются глубина и ширина массетерной впадины (последнюю хорошо характеризует положение переднего края впадины по отношению к нижнему плотоядному зубу). Однако на функциональных возможностях челюстей наиболее отра-

жается расположение сочленовного отростка [58, 92], которое обычно определяется по отношению к уровню жевательной поверхности зубов [58] либо к уровню оснований их коронок [66]. В настоящей работе оно носит название челюстного угла и определяется по отношению к продольной оси тела челюсти (см. рис. 5). Предлагаемый способ дает более постоянные промеры и одновременно позволяет фиксировать расположение переднего края массетерной впадины. Возрастная изменчивость значительно снижает таксономическую ценность указанных признаков и лишь в некоторых случаях позволяет использовать их для видовой диагностики. Дать экологическую интерпретацию необычайно высокому расположению сочленовного отростка у одного из видов гиенотериев пока невозможно.

Строение тела нижней челюсти. У представителей исследуемой группы можно выделить два типа строения тела нижней челюсти. Первый из них, весьма редкий у иктитериев, но преобладающий у гиенотериев, характеризуется прямым или вогнутым под P_3 - P_4 основанием челюсти и хорошо выраженным подбородочным бугорком (рис. 13, б). Второй тип, обычный у иктитериев и отмеченный только у одного вида гиенотериев, отличается выпуклым основанием челюсти, а подбородочный бугорок, представляющий собой заднюю часть симфизного сращения, смещен внутрь и при рассмотрении челюсти с лиабальной стороны практически не заметен (рис. 13, д). Перечисленные особенности достаточно хорошо отражаются индексом формы тела челюсти (отношением высоты челюсти между P_3 - P_4 к высоте под P_2), который для указанных типов строения составляет соответственно 77-94 и 92-136 %. У видов, имеющих нижние челюсти второго типа, данный признак подвержен возрастной изменчивости, при этом минимальные значения индекса наблюдаются у молодых, а максимальные — у старых особей.

Сильная скошенность и практически прямой край подбородочного отдела нижней челюсти в большинстве случаев отличает гиенотериев от других гиеновых (рис. 13, в).

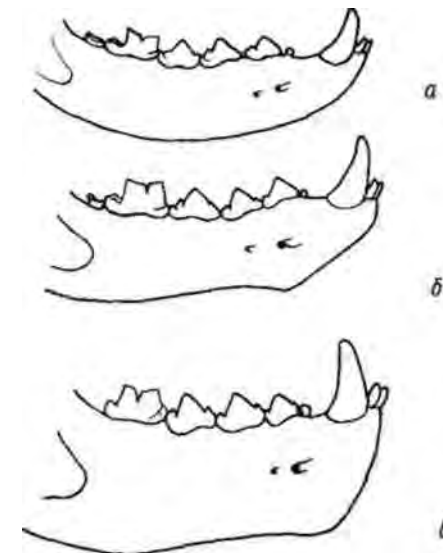


Рис. 13. Преобладающие типы строения тела нижней челюсти:
а - у иктитериев (*Ictitherium viverrinum*),
б - у гиенотериев (*Nyctotherium magnum*),
в - у настоящих гиен (*Adcrocuta eximia*).
Объяснения в тексте

Количество и расположение подборочных отверстий у иктитериев и гиенотериев таксономического значения не имеют.

Зубная формула. Наличие вторых коренных зубов в верхней и нижней челюстях отличает гиенотериев от большинства гиеновых. Однако зубная формула не позволяет отличать этих хищников от иктитериев и, следовательно, непригодна для диагностики семейств Viverridae и Nuayenidae.

Абсолютные размеры зубов. Абсолютные размеры зубов, как и размеры черепа, нижней челюсти и костей конечностей, а также предложенные М.Шеньюреком [87] индексы мощности зубов (произведения длин коронок на их ширину) пригодны главным образом для видовой диагностики. В то же время эти признаки позволяют отличать иктитериев от более мелких виверровых, а гиенотериев — от крупных гиен, что в ряде случаев значительно облегчает определение.

Строение эмали зубов. Наличие морщинистой эмали иногда рассматривается как характерная особенность гиеновых, отличающая этих хищников от виверровых, зубы которых покрыты гладкой эмалью [27, 28]. Поскольку морщинистая эмаль встречается и у крупных виверр, например у африканской циветы, данный признак непригоден для диагностики указанных семейств. Он также не позволяет различать иктитериев и гиенотериев, зубы которых покрыты морщинистой эмалью.

Расположение и относительные размеры резцов. Расположение верхних резцов на прямой линии и увеличенные наружные резцы часто рассматриваются как характерные особенности гиеновых. При этом предполагается, что они отличают представителей данного таксона от виверровых, наружные края резцов у которых образуют дугу, а I^3 значительно отличается в размерах от I^2 . Однако указанные отличия не подтверждаются ни на современном, ни на ископаемом материале. Эти признаки совершенно непригодны для диагностики семейств и лишь отражают уровень специализации к питанию мясной пищей. Что касается исследуемой группы, то у всех ее представителей наружные резцы заметно увеличены. Кроме того, у тех видов иктитериев и гиенотериев, у которых удалось проследить возрастную изменчивость, ряд верхних резцов в процессе онтогенеза выравнивается (см. рис. 12, б), но в некоторых случаях характер расположения резцов и относительные размеры I^3 можно считать видовыми признаками. Указание на увеличенные размеры I_3 у виверровых [39] не подтверждается. Размеры I_1 - I_3 у иктитериев и гиенотериев интереса для диагностики не представляют, и от промеров нижних резцов можно отказаться.

Строение предкоренных зубов. Наиболее важным морфологическим приспособлением хищных млекопитающих к питанию падалью является развитие дробящих предкоренных зубов, необходимых для эффективной утилизации крупных костей. У большинства гиен оно обычно осуществляется путем увеличения относительной ширины коронок P^2 , P^3 и P_2 - P_4 . Лишь в некоторых случаях дробящие зубы образуются

путем увеличения ширины и высоты коронок P^3 и P_3 . Поскольку иктитерии и гиенотерии имеют низкие предкоренные зубы, относительная ширина (индекс ширины) коронок является достаточным показателем их массивности, и высоту коронок можно не учитывать. К тому же последнюю обычно невозможно измерить с достаточной точностью из-за сильного стирания вершин зубов.

Степень редукции базальных воротничков на предкоренных зубах, являющаяся одним из показателей специализации хищников к питанию мясной пищей, у представителей исследуемой группы таксономического значения не имеет. Хотя у иктитериев и наблюдается прогрессивная редукция базальных воротничков, но из-за сильной индивидуальной изменчивости и сложности объективной оценки использование этого признака почти невозможно.

Встречающееся у иктитериев отсутствие метакона на P^2 иногда рассматривается как видовой признак [73] и, возможно, действительно является таковым. Однако мелкие размеры этого зубца и частое его исчезновение на ранних стадиях стирания коронок препятствуют использованию данного признака.

Строение P^3 , в частности размеры зуба и расположение его паракона, непригодно для диагностики иктитериев и гиенотериев, но хорошо отличает этих хищников от рода *Palhyaena* (см. рис 32), к которому в свое время относили многие виды исследуемой группы.

Расположение и относительные размеры щечных зубов. Одним из основных направлений специализации хищных млекопитающих к питанию мясной пищей является удлинение лезвий плотоядных зубов при одновременном укорочении рядов щечных зубов в верхней и нижней челюстях. Последнее обычно осуществляется путем редукции передних предкоренных и задних коренных зубов (в исследуемой группе P^1 , M^2 , P_1 и M_2), поворота P^3 по отношению к оси ряда верхних предкоренных зубов, смещения верхних коренных зубов вперед и внутрь по отношению к заднему краю P^4 , а также косоугольного расположения зубов нижней челюсти. Несмотря на весьма значительную изменчивость (см. рис. 12), многие из перечисленных признаков имеют большое таксономическое значение и заслуживают детального рассмотрения.

Такие показатели степени редукции P^1 , как размеры зуба, развитие дополнительных зубцов и количество корней, у иктитериев можно использовать при разделении родов, причем последний из указанных признаков является достаточным и наиболее удобным в пользовании. У гиенотериев и других гиен P^1 всегда маленький, однокорневой, часто выпадает при жизни и практикуемое использование наличия или отсутствия данного зуба в качестве родового признака [53] лишено оснований. По этой же причине у представителей исследуемой группы степень редукции P_1 также не имеет диагностического значения.

Степень редукции последних коренных зубов не позволяет различать иктитериев и гиенотериев. Этим объясняется безуспешность пред-

принимавшихся ранее попыток ревизии исследуемой группы, основывавшихся преимущественно на использовании данного признака. Однако он вполне пригоден для классификации иктитериев. Поскольку одновременно с редукцией M^2 и M_2 происходит удлинение плотоядных зубов, наиболее показательными являются соотношения длин коронок $M^2 : P^4$ и $M_2 : M_1$, которые в большинстве случаев дают возможность безошибочно диагностировать роды иктитериев. Кроме того, в отдельных таксонах указанные индексы могут использоваться и для видовой диагностики, но это пока затруднено из-за отсутствия серийных материалов. Помимо относительных размеров последних коренных зубов известный интерес для классификации представляют и другие проявления редукции. Так, у представителей рода *Ictitherium* для разделения видов иногда пригодны различия в характере редукции M^2 (см. рис. 19), хорошо отражающиеся индексом формы этого зуба (отношение его ширины к длине в %). Кроме того, у гиенотериев для родовой и видовой диагностики в некоторых случаях можно использовать количество и характер срастания корней на M^2 (см. рис. 33), а у иктитериев родовым признаком может являться количество корней на M_2 .

Поворот P^3 относительно оси верхних предкоренных зубов (или оси лезвия P^4) из-за сильной индивидуальной и онтогенетической изменчивости в исследуемой группе интереса для классификации не представляет. Этого, однако, нельзя сказать о расположении коренных зубов по отношению к верхнему плотоядному зубу. Так, положение паракона M^1 по отношению к заднему краю метакона P^4 отличает гиенотериев от рода *Palhyaena* (см. рис. 32), к которому ранее ошибочно относили некоторые виды этих хищников. У иктитериев данный признак позволяет диагностировать таксоны родовой группы (см. рис. 15). Кроме того, величина молярного угла (см. рис. 14) в большинстве случаев является хорошим видовым признаком, а у иктитериев может быть использована для родовой и подроковой диагностики.

Косое, кулисообразное расположение щечных зубов нижней челюсти принято рассматривать как признак, отличающий некоторых представителей исследуемой группы (в данном случае — гиенотериев) от близких по размерам гиен рода *Lusyaena*, зубы которых располагаются на прямой линии [77].

Строение плотоядных зубов. У представителей исследуемой группы коронки верхних плотоядных зубов настолько однотипны, что почти не представляют интереса для классификации. Лишь в одном случае у иктитериев видовым признаком может служить форма протокона P^4 (см. рис. 14, б), а относительно крупные размеры последнего можно считать отличительной особенностью рода *Plioivertops* — одного из таксонов этого подсемейства.

Степень развития срединного гребня на протоконе P^4 (см. рис. 4, а) используется в настоящей работе при разделении родов иктитериев. Однако таксономический вес указанного признака не установлен, по-

скольку его изменчивость невозможно исследовать на имеющихся материалах.

Нижние плотоядные зубы более диагностичны и, как отмечалось выше, индексы ширины талонида M_1 даже позволяют различать иктитериев и гиенотериев. Для родовой диагностики в обеих группах можно использовать соотношения высот гипоконида и энтокониды (см. рис. 14, 27), а у иктитериев для этой цели пригодны также соотношения высот трех вершин тригониды M_1 (см. рис. 14).

Относительная длина (индекс длины) талонида M_1 (отношение длины талонида к длине коронки в %) у иктитериев пригодна как для видовой, так и для родовой диагностики, а у гиенотериев — только для видовой. Вопреки мнению отдельных систематиков [47, 48], данный признак далеко не универсален. В частности, он не позволяет различать иктитериев и гиенотериев, поскольку у этих хищников значения индекса длины талонида часто совпадают. Данный индекс является наиболее удобным показателем относительной длины талонида M_1 и, в отличие от более сложных методов ее определения [47, 48], почти не зависит от степени изношенности коронки. Погрешности, неизбежные при непосредственном измерении длины талонида, легко устранимы в случае установления последней путем вычитания длины тригониды из полной длины зуба.

Степень удлинения лезвий плотоядных зубов, а также относительные размеры протокона P^4 и талонида M_1 позволяют судить о направлениях и уровне специализации жевательного аппарата.

Строение посткраниального скелета. Возможности использования различий в морфологии посткраниального скелета для родовой и видовой диагностики иктитериев и гиенотериев на данном этапе изучения группы сильно ограничены. Для этого необходимо специальное исследование, проведение которого невозможно без значительного пополнения коллекций. До выяснения таксономического веса отдельных признаков, рассмотренные выше особенности строения конечностей этих хищников можно использовать главным образом для построения палеоэкологических заключений, а также для реконструкции внешнего облика некоторых видов.

Как отмечалось выше, многие особенности морфологии в значительной мере зависят от индивидуального возраста исследуемых особей. Последние в настоящей работе разделены на три возрастные группы в соответствии со степенью изношенности коронок их зубов: молодые — главные вершины зубов не стертые или слабо стертые, клыки иногда ещерастают (более молодые животные не изучались); старые — отдельные зубы (чаще всего коренные) изношены до основания коронок; взрослые — зубы на промежуточных стадиях стирания. Изучение указанных возрастных групп позволило установить у иктитериев и гиенотериев следующие онтогенетические изменения черепа и нижней челюсти. Так, характерный для молодых животных дугообразный ряд

верхних резцов в результате выдвигания вперед I^3 у взрослых и старых особей часто превращается в прямой (см. рис. 12, б). С момента появления клыков и до полного их выхода длина черепа увеличивается преимущественно за счет роста его средней, ограниченной скуловыми дугами части, что сильно отражается на соотношениях длин лицевого и мозгового отделов черепа у молодых и взрослых особей (см. рис. 12, а). Но особенно интенсивно в этот период череп растет в ширину, что приводит к увеличению относительных значений его скуловой ширины, ширины над клыками, ширины костного неба у P^1 , наибольшей ширины костного неба и многих других промеров. Рост нижней челюсти также происходит неравномерно. После полного выхода клыков увеличение размеров тела нижней челюсти осуществляется главным образом за счет ее высоты без существенного изменения пропорций. Однако *ramus mandibulae* в онтогенезе заметно изменяется. В частности, увеличивается глубина массетерной впадины, наклоняется назад венечный отросток и в связи с неравномерным ростом черепа значительно увеличиваются размеры ветви (см. рис. 12, в). Указанные проявления онтогенетической изменчивости намного снижают диагностическую ценность остатков животных, принадлежащих к младшей возрастной группе, которых, несмотря на наличие постоянных зубов, нельзя рассматривать как взрослых, т.е. полностью сформировавшихся.

Одной из причин ошибочного объединения иктитериев и гиенотериев в составе одного подсемейства (и даже одного рода) послужило сходство этих хищников по ряду особенностей морфологии, определяющих общий облик черепа и нижней челюсти. В значительной мере данное сходство является следствием параллелизма в преобразованиях жевательного аппарата, вызванного специализацией обеих указанных групп в направлении миофагии. Так, большинство их представителей имеет относительно низкий череп с мощными скуловыми дугами, сильно развитыми стреловидным и затылочным гребнями, сравнительно небольшими глазницами, умеренно длинными и остроконечными заглазничными отростками, слабо выраженным заглазничным сужением, вогнутым профилем лицевого отдела, небольшими и слабо вздутыми слуховыми пузырями, коротким наружным слуховым проходом, обычно окруженным двумя костными губами, небольшими яремными и мастоидными отростками, относительно глубокой задненёбной вырезкой, а также весьма мощную нижнюю челюсть с относительно стройным телом, широкой ветвью и глубокой массетерной впадиной. Однако наибольшее сходство наблюдается в строении зубного аппарата иктитериев и гиенотериев, послужившее причиной неудач всех прежних попыток их ревизии, основывавшихся преимущественно на одонтологических признаках. Помимо морщинистой эмали зубов и общей зубной формулы этих хищников сближает одинаковое расположение резцов и щечных зубов, а также наличие у большинства видов увеличенных I^3 и сильно редуцированных P^1 и P_1 . При этом строение зубов часто

совпадает даже в мелких деталях, а их размеры перекрываются в широких пределах. Но особенно бросается в глаза сходство плотоядных зубов в обеих группах, которые, в свою очередь, из-за наличия на P^4 крупного парастилия, сравнительно небольшого протокона и удлинённого метастилия, а также благодаря удлинённому тригонику, умеренно редуцированному метаконику и относительно короткому трехзубцовому талонику M_1 сходны с таковыми настоящих гиен.

Таким образом, у гиенотериев и большей части иктитериев прослеживаются одинаковые прогрессивные преобразования жевательного аппарата: увеличение скуловой ширины черепа и ширины костного неба при одновременном уменьшении относительной длины лицевого отдела черепа и укорочении рядов щечных зубов за счет увеличения молярного угла, редукции передних предкоренных, задних коренных зубов и талонида M_1 . Подобный параллелизм наблюдается и внутри указанных групп хищников на родовом уровне. В результате между представителями отдельных родов иногда достигается настолько сильное сходство, что такие, традиционно считающиеся диагностическими остатки, как верхние и нижние челюсти с полными наборами зубов (не говоря уже об изолированных зубах), могут оказаться неопределимыми даже до рода. В частности, при наличии указанных остатков роды *Ictitherium* и *Protictitherium* отличаются только размерами, да и то благодаря случайному несовпадению последних. Без учета особенностей строения мозгового отдела черепа почти не диагностируются роды гиенотериев. Так, например, по нижней челюсти (особенно при отсутствии её ветви) роды *Hyaeotherium* и *Hyaeictitherium* в большинстве случаев неразличимы, а в верхней челюсти для диагностики этих таксонов лишь иногда могут быть использованы величина молярного угла и характер редукции корней M^2 . Указанные отличия также не являются родовыми и, как правило, непригодны для переопределения материалов по литературным данным.

ОТРЯД CARNIVORA

НАДСЕМЕЙСТВО FELOIDEA SIMPSON, 1931

СЕМЕЙСТВО VIVERRIDAE GRAY, 1821

Типовой род *Viverra* Linnaeus, 1758; современность Азии.

Диагноз. *Feloidea* мелких — средних размеров. Алисфеноидный канал обычно имеется. Наружная часть слуховых пузырей образована (за исключением рода *Nandinia*) барабанной и энтотимпальной костями; слуховая перегородка видна снаружи сквозь слуховое отверстие; наружный слуховой проход короткий, окружен одной-двумя костными губами или без них. Стреловидный гребень (если таковой имеется) никогда не превосходит по размерам затылочный гребень и на всем протяжении представляет собой костную пластину, хорошо обособленную от вздутой мозговой коробки. Зубная формула I 3/3, C 1/1, P 3-4/3-4, M 1-2/1-2. Поверхность эмали зубов гладкая или морщинистая. Конечности пальцеходящие или полустопоходящие, когти втяжные или невтяжные. Половая кость обычно имеется.

Состав семейства. Выделено девять подсемейств: *Stenoplesictinae* Schlosser, 1923; *Viverrinae* Gill, 1872; *Paradoxurinae* Gill, 1872; *Hemigalinae* Gill, 1872; *Galidiinae* Gill, 1872; *Herpestinae* Gill, 1872; *Criproctinae* Trouessart, 1885; *Ictitheriinae* Trouessart, 1897 и *Lophocyoniinae* Fejfar et al., 1987.

Замечания. Имеющиеся материалы не позволяют провести детального сравнения семейства виверровых с гиеновыми и кошачьими в полном объеме указанных таксонов. При современном уровне изученности этих групп хищных млекопитающих такая задача если и выполнима, то требует специального исследования. Так, особенности морфологии черепа и посткраниального скелета, лежащие в основе разделения надсемейства *Feloidea* на виверр, гиен и кошек, устанавливались главным образом на современных представителях семейств и далеко не всегда пригодны для диагностики вымерших видов. Это связано не столько с трудностями изучения древних хищников, сколько с существованием множества форм, "промежуточных" по одному или нескольким признакам, которым обычно придается большое таксономическое значение. Примером этому могут служить не только вымершие, но и некоторые современные виды, не укладывающиеся по отдельным признакам в диагнозы своих семейств. Однако определение таксономических границ семейств *Viverridae*, *Nyaenidae* и *Felidae* не входит в задачи настоящей работы, а те достоверные различия между виверрами и гиена-

ми, которые удалось проследить на имеющемся материале, рассмотрены в предыдущей главе.

Распространение. Поздний эоцен или ранний олигоцен — современность Европы; поздний миоцен — современность Африки; ранний олигоцен — современность Азии.

ПОДСЕМЕЙСТВО ICTITHERIINAE TROUESSART, 1897

Типовой род *Ictitherium* Roth et Wagner, 1854, ранний плиоцен Греции.

Диагноз. *Viverridae* крупных и очень крупных размеров. Слуховые пузыри полностью окостеневают; их большая часть образована барабанной костью; перетяжка на поверхности слухового пузыря в месте расположения слуховой перегородки имеется или отсутствует. Наружный слуховой проход удлинен одной-двумя костными губами. Стреловидный гребень длинный, относительно высокий. Скуловые дуги широкие, мощные. Зубная формула I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 2/2. Поверхность эмали зубов морщинистая. P⁴ с большим парастилем и тремя или четырьмя корнями. M₁ с метаконидом и относительно широким трехзубовым талонидом. Половая кость предположительно большая (известна только у *Thalassictis*).

Состав подсемейства. Помимо типового рода *Ictitherium* Roth et Wagner, 1854, в состав подсемейства входят *Thalassictis* Nordmann, 1858, *Protictitherium* Kretzoi, 1938 и, вероятно, *Plioviverrrops* Kretzoi, 1938

Сравнение. По размерам иктитерии заметно превосходят большинство виверр. Так, по размерам черепа и костей конечностей даже самые мелкие их виды близки к наиболее крупным современным представителям подсемейства *Viverrinae* — таким, как африканская и большая циветы. При этом для иктитериев характерно сильное развитие скуловых дуг, стреловидного и затылочного гребней черепа, ник плотоядных зубов, а также прогрессивная редукция протокона P⁴, талонида M₁ и последних коренных зубов верхней и нижней челюстей. В отличие от остальных виверровых (кроме фоссы) у большинства представителей исследуемого подсемейства P⁴ снабжен крупным парастилем, развитым в подобной степени только у гиеновых и кошачьих. Кроме того, у иктитериев указанный зуб часто имеет четвертый корень, не обнаруженный пока у других виверр, но изредка встречающийся у некоторых гиен. Большая часть перечисленных признаков является результатом специализации жевательного аппарата, которая у иктитериев происходила в том же направлении, что и у многих примитивных гиен. Только у рода *Plioviverrrops*, по-видимому, перешедшего к питанию беспозвоночными, прослеживаются противоположные преобразования жевательного аппарата, приводящие, в частности, к образованию плотоядных зубов, сходных с таковыми некоторых современных виверр, специализированных в питании насекомыми. Однако основное

отличия иктериев от представителей других таксонов семейства заключается в строении слуховых пузырей. Так, у этих хищников тимпанальная камера вздута значительно сильнее энто тимпанальной, тогда как у большинства виверр (кроме некоторых *Herpestinae*) передняя слуховая камера меньше задней. В остальном их слуховые пузыри практически не отличаются от таковых у других виверровых, за исключением представителей подсемейства *Paradoxurinae*, у которых энто тимпанальная камера не окостеневает или окостеневает не полностью.

З а м е ч а н и я . Анализ таксономического значения признаков, обычно применяющихся для классификации иктериев, показал непригодность значительной их части даже для видовой диагностики. В то же время многие признаки, лежащие в основе предлагаемой ревизии, прежде практически не рассматривались. Более того, их далеко не всегда можно установить не только по опубликованным описаниям и изображениям, но и на самих ископаемых объектах без их дополнительной препаровки. Это очень усложняет и часто делает невозможным определение материалов по литературным данным. Такое положение заставило отказаться от приведения родовой синонимии, заменив ее кратким изложением взглядов на состав и номенклатуру соответствующего таксона.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Ранний миоцен ранний плиоцен Евразии; ? поздний миоцен Северной Африки.

РОД *ICTITHERIUM* ROTH ET WAGNER, 1854

Типовой вид *Ictitherium viverrinum* Roth et Wagner, 1854; ранний плиоцен Греции, Пикерми.

Диагноз. *Ictitheriinae* с кондилобазальной длиной черепа 150-220 мм. Задние края носовых костей незначительно заходят за уровень передних краев глазниц. Диаметр глазниц меньше ширины черепа над клыками. Заглазничные отростки лобных костей остроконечные, умеренно длинные или короткие. Заглазничное сужение не выражено. Слуховые пузыри сильнее вздуты в передней части, по их поверхности в месте расположения слуховой перегородки проходит пологий впадина. Яремные отростки массивные, неуплощенные, относительно длинные. Молярный угол 33-77°. P^1 однокорневой. P^4 с относительно небольшим протоконом и сильно редуцированным четвертым корнем или трехкорневой. Длина M^2 составляет 22-33 % длины P^4 . Гипоконид M_1 ниже энтокониды. M_2 однокорневой, его длина составляет 37-53 % длины M_1 . Конечности пальцеодящие, когти втяжные или частично втяжные.

С о с т а в р о д а . Род включает три подрода: *Ictitherium* Roth et Wagner, 1854 из позднего миоцена — раннего плиоцена Евразии; *Sinicitherium* Kretzoi, 1938 из позднего миоцена — ?раннего плиоцена Азии и *Paraictitherium* Semenov, subgen.n. из позднего миоцена Европы.

С р а в н е н и е . От остальных представителей подсемейства род отличается неуплощенные яремные отростки и наличие пологой впадины на поверхности слуховых пузырей в месте расположения слуховой перегородки. Кроме того, данный род отличается:

от рода *Protictitherium* — более крупными размерами, относительно короткими носовыми костями, относительно меньшими глазницами, неравномерным вздутием слуховых пузырей, большей редуkcией четвертого корня на P^4 , пальцеодящими конечностями и менее выраженной ретракционной способностью когтей;

от рода *Thalassictis* — остроконечными заглазничными отростками, невыраженным заглазничным сужением черепа, неравномерным вздутием слуховых пузырей, большей степенью редуkcии четвертого корня P^4 , меньшей (в большинстве случаев) величиной молярного угла, более длинным талонидом, низким протоконидом и относительно более высоким энтоконидом M_1 (см. рис. 14);

от рода *Plioviverrtops* — значительно более крупными размерами, длинными носовыми костями, относительно короткими заглазничными отростками лобных костей, невыраженным заглазничным сужением черепа, относительно меньшими размерами глазниц и протокона P^4 , однокорневыми P^1 и M_2 , прогрессивным уменьшением (а не увеличением) длины талонида и высоты метаконида M_1 , пальцеодящими конечностями.

З а м е ч а н и я . В 1840 г. А.Вагнер по верхнему плотоядному зубу, фрагменту нижней челюсти с P_4 - M_1) и обломку бедренной кости из Пикерми описал новый род хищника и назвал его *Galeotherium*. При этом он не привел видового названия, в связи с чем род фактически не был установлен. Кроме того, название оказалось преокупированным и А.Вагнер [96] заменил его на *Ictitherium*, но вновь не указал название вида. Лишь спустя шесть лет род был должным образом установлен с типовым видом *Ictitherium viverrinum* Roth et Wagner, 1854. Но уже в 1862 г. Р.Хенсель отнес пикермийского иктерия к роду *Thalassictis* и предложил для него новое видовое название *T.gracilis* [77], а А.Годри [54] идентифицировал его с *Thalassictis robusta* из среднего сармата Кишинёва — видом, установленным в 1850 г. Ф.Жерве на основании заимствованных рукописных материалов А.Д.Нордмана и описанного последним лишь в 1858 г. При этом А.Годри сохранил родовое название, данное А.Вагнером хищнику из Пикерми, и соединил его с видовым названием, предложенным А.Д.Нордманом для хищника из Кишинёва. Его действия были признаны правомерными и до настоящего времени многие специалисты объединяют указанных хищников под одним видовым названием *Ictitherium robustum* (Gervais, ex Nordmann), несмотря на возникающие при этом сложности с указанием типового местонахождения и типового экземпляра данного вида. Однако, как отмечает Б.Куртен [66], еще А.Д.Нордман, ознакомившись с материалами А.Вагнера, сделал вывод, что иктерии из Киши-

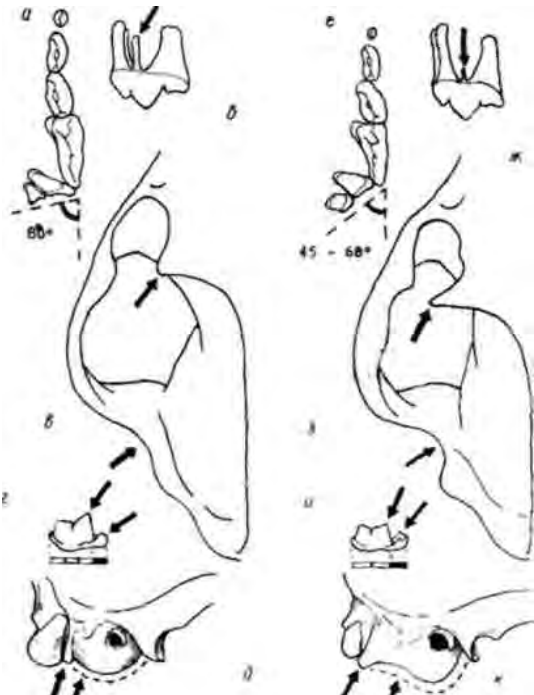


Рис. 14. Некоторые различия в строении черепа и зубов *Thalassictis robusta* (а-д) и *Ictitherium viverrinum* (е-к).
Объяснения в тексте

нёва и Пикерми отличаются в видовом отношении. Почти аналогичное заключение было сделано М.Крецом [62], предложившим рассматривать *I. robustum* и *I. viverrinum* как отдельные виды рода *Ictitherium*. Но это предложение не встретило поддержки, так как не было обосновано. Лишь значительно позднее М.Крусаконт Пайро и Г.Петтер [48] усомнились в том, что *Ictitherium* и *Thalassictis* являются синонимами, а затем А.Н.Лунгу [23] и Б.Куртен [67] пришли к выводу о принадлежности хищников из Кишинёва и Пикерми не только к разным видам, но и к разным родам иктитериев. В правильности заключений названных исследователей легко убе-

диться при сравнении материалов из указанных местонахождений. Со времен А.Вагнера коллекция остатков *I. viverrinum* из Пикерми значительно пополнилась и на основании данных А.Годри [54] и Г.Пилгрима [77] об этом иктитерии можно составить достаточно полное представление. Несколько хуже обстоят дела с материалами из Кишинёва, но череп *T. robusta*, описанный из этого местонахождения М.В.Павловой [74] как *Ictitherium sarmaticum*, существенно дополняет типовую серию А.Д.Нордмана и позволяет сравнить данный вид с иктитерием из Пикерми. Так, по форме, размерам и пропорциям черепа, нижней челюсти и большинства зубов *I. viverrinum* почти не отличим от *T. robusta*, особенно принимая во внимание сильную изменчивость перечисленных признаков у иктитериев. Но, несмотря на значительное внешнее сходство, указанные виды хорошо различаются формой и размерами заглазничных отростков лобных костей, степенью выраженности заглазничного сужения черепа, формой слуховых пузырей, размерами и формой яремных отростков, величиной молярного угла и строением плотоядных зубов (см. рис. 14), что убедительно свидетельствует об их принадлеж-

ности к разным родам подсемейства. Иными словами, *Ictitherium* и *Thalassictis* не являются субъективными синонимами, а представляют собой два самостоятельных рода иктитериев, типовые виды которых были ошибочно идентифицированы А.Годри и долгое время фигурировали в литературе под общим названием *Ictitherium robustum*.

Таким образом, необычайно сложная синонимия рода *Ictitherium*, на которую указывал в свое время Г.Пилгрим [77], в действительности оказалась достаточно простой. Большая часть номенклатурных сложностей была вызвана ошибками, допущенными А.Годри [54] в определении систематической принадлежности хищников из Пикерми, причем основной ошибкой была идентификация пикермийского вида *I. viverrinum* с *T. robusta* из Кишинёва и связанное с этим объявление *Ictitherium* синонимом *Thalassictis*. Кроме того, А.Годри отнес к типовому роду подсемейства "I." *orbigny* — очень примитивного иктитерия, впоследствии выделенного М.Крецом [62] в род *Plioviverrons*. И наконец, он ввел в состав этого таксона морфологически сходную с иктитериями мелкую гиену, к тому же ошибочно идентифицированную с *Palhyaena hipparionum* (Gervais, 1846). Тем самым род *Ictitherium* был превращен в сборную группу, объединяющую представителей трех родов иктитериев и двух родов мелких гиен, к которым последующие исследователи добавили еще более полутора десятка видов этих хищников. Сборность типового рода, в свою очередь, явилась причиной неопределенной систематической принадлежности всего подсемейства иктитериев, тогда как сходство в строении зубного аппарата у включаемых в данный таксон хищников делало безуспешными многие попытки ревизии. В то же время анализ строения слуховой области черепа позволяет не только вывести из состава типового рода примитивных гиен — гиенотериев, но и предложить его разделение на подроды.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний миоцен — ранний плиоцен Евразии.

ПОДРОД *ICTTHERIUM* ROTH ET WAGNER, 1854

Типовой вид *Ictitherium viverrinum* Roth et Wagner, 1854, ранний плиоцен Греции, Пикерми.

Д и а г н о з. *Ictitheriinae* с кондилобазальной длиной черепа около 150-185 мм. Высота черепа в области слуховых пузырей больше одной трети его основной длины. Засуставное сужение имеется. Наружный слуховой проход с двумя костными губами. Заднебная вырезка не достигает уровня последних коренных зубов. Наружный край паракона M^1 расположен у задневнутренней поверхности метасталя P^4 .

С о с т а в п о д р о д а. Помимо *I. (I.) viverrinum* Roth et Wagner, 1854 из позднего сармата — ?раннего плиоцена Евразии подрод включает *I. (I.) ibericum* Meladze, 1967 из раннего плиоцена Грузии, *I. (I.) spe-*

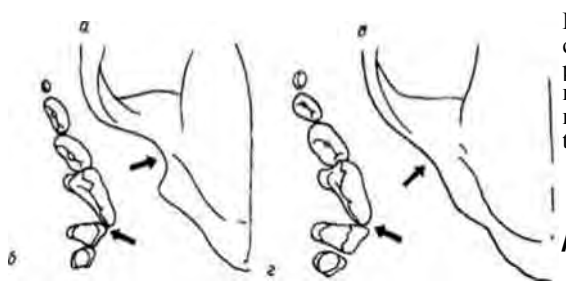


Рис. 15. Строение зусуставной части черепа и расположение верхних щечных зубов у представителей подродов Ictitherium и Sinictitherium: а, б - I.(I.) viverrinum; в, г - I.(S.) sinense. Объяснения в тексте

laeum Semenov, 1988 из среднего сармата Украины и, вероятно, I.(?I.) gaudryi Zdansky, 1924 из позднего миоцена — ?раннего плиоцена Китая.

С р а в н е н и е . Подрод Ictitherium отличается:

от подрода Paraictitherium — более мелкими размерами, наличием задней костной губы в наружном слуховом проходе, менее глубокой задненёбной вырезкой;

от подрода Sinictitherium — относительно высоким черепом, хорошо выраженным зусуставным сужением черепа, расположением M^1 не позади P^4 , а у заднезнутренней поверхности его метастилия (рис. 15).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний миоцен — ранний плиоцен Евразии.

ICTTHERIUM (ICTTHERIUM) VIVERRINUM ROTH ET WAGNER, 1854

Рис. 16-18.

Galeotheriwn : Wagner, 1840, с.165, табл. 1, фиг. 4-6 (nomen nudum).

Ictitherium : Wagner, 1848, с. 375 (nomen nudum).

Ictitherium viverrinum : Roth et Wagner, 1854, с. 392, табл. 2, фиг. 3-5; Kretzoi, 1938, с. 113; Kurtén, 1982, с. 1010, рис. 1, B, 3, B.

Ictitherium robustum : Gaudry, 1862, с. 52, табл. 7, фиг. 1-6, табл. 8, фиг. 1-7, табл. 9, фиг. 1-8, табл. 10, фиг. 1; Pavlow, 1914, с. 41, табл. 7, фиг. 18-25; Schlosser, 1921, с. 8, табл. 1, фиг. 2; Pilgrim, 1931, с.94; Kretzoi, 1938, с.113; Крокос, 1939, с.156; ?Şenyürek, 1960, с. 51, табл. 7, фиг. 22-27; ?Бакалов и Николов, 1962, с. 17, табл. 1, фиг. 6; Schmidt-Kittler, 1976, с. 82, рис. 87.

Ictitherium hipparionum : pars Крокос, 1939, с.160, рис. 12 (non рис. 13).

?*Ictitherium intuberculatum* : Ozansoy, 1965, с. 27, табл. 2, фиг. 3, 4, 8.

Л е к т о т и п . Фрагмент нижнечелюстной кости; Wagner, 1840, Abh. bayer. Akad. Wiss., Bd 3, Taf. 1, Fig. 4; ?ИПИГМУ; Пикерми, Греция; поздний миоцен.

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и я . 1. Гребеники: ИЗАН, коллекция № 25 — три лицевых отдела черепа, фрагмент верхнечелюстной кости и две неполные нижние челюсти четырех особей, материал частично описан В.И.Крокосом [22]; ОГУ — неполная нижняя челюсть

и две неполные нижнечелюстные кости без номеров, принадлежащие трем особям, патологическая нижнечелюстная кость № 2972. 2. Чобручи: МГРИ, № 655 — верхнечелюстная кость, описанная М.В.Павловой [75]. 3. Новоелизаветовка: ИЗАН, коллекция № 48 — череп с нижней челюстью и кости конечностей трех особей; ОГУ, череп без номера. 4. Белка: ИЗАН, коллекция № 48 — изолированный P^4 и три фрагмента ниж-

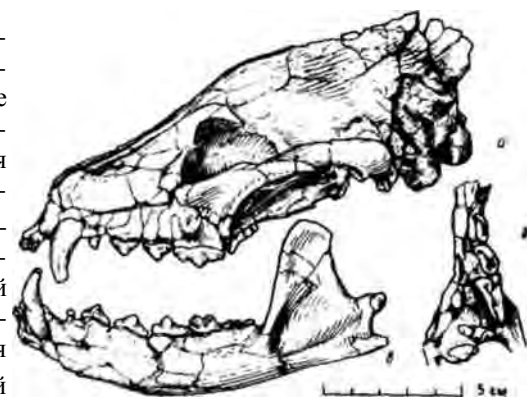


Рис. 16. Ictitherium viverrinum: а - череп, вид сбоку (Новоелизаветовка, ИЗАН, № 43-2275), б - он же, левая верхнечелюстная кость, вид снизу, в - левая нижнечелюстная кость (Новоелизаветовка, ИЗАН, № 43-2275-6)

них челюстей трех особей. 5. Пикерми: МГРИ, № 654 — слепки черепа и нижней челюсти; с оригиналов А.Вагнера.

Д и а г н о з . Ictitherium с кондилобазальной длиной черепа 150-185 мм. Профиль лицевого отдела черепа на уровне середины носовых костей вогнут слабо или умеренно. Наибольшая ширина костного неба на 19-37 % больше длины ряда P^2 - P^4 и значительно меньше расстояния от задненёбной вырезки до резцовых отверстий. Протокол P^4 направлен косо вперед и обычно выступает впереди парастилия. Длина талонида M_1 составляет 27,8—31,6 % длины зуба.

О п и с а н и е . Иктитерий средних — крупных размеров, кондилобазальная длина черепа 150-185 мм. Череп высокий — высота в области слуховых пузырей составляет около 36-38 % его основной длины. Носовые кости заметно вогнуты в средней части, их задние края незначительно заходят за уровень передних краев глазниц. Глазницы относительно небольшие — у взрослых особей их диаметр меньше ширины черепа над клыками. Заглазничные отростки умеренно длинные, остроконечные. Височные линии короткие, круто изогнутые, сливаются, не достигая уровня передних краев челюстных суставов. Стреловидный гребень длинный, относительно низкий у молодых и высокий — у взрослых особей. Заглазничное сужение слабое, без выраженного пережима. Затылочный гребень хорошо развит и почти не уступает по размерам стреловидному. Слуховые пузыри двухкамерные: барабанная кость образует большую и сильнее вздутую передненаружную часть пузыря, а энтогимпанальная — меньшую и слабее вздутую заднезнутреннюю его часть, отделенную от передней неглубокой пологой впадиной; слуховую перегородку можно обнаружить при вскрытии стенки пузыря на месте указанной впадины или расчистив слуховой проход приблизительно-

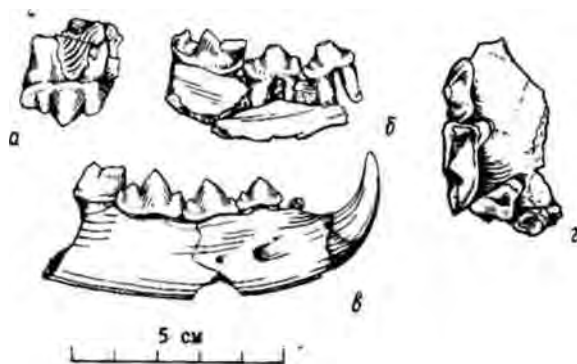


Рис 17. *Ictitherium viverrinum*:

a - правый P^4 , вид снаружи (Белка, ИЗАН, № 48-7008),
б - фрагмент правой нижнечелюстной кости, вид снару-
 жи (Белка, ИЗАН, № 48-7007), *в* - фрагмент правой
 нижнечелюстной кости, вид снаружи (Белка, ИЗАН,
 № 48-6994), *г* - фрагмент правой верхнечелюстной ко-
 сти, вид снизу (Чобручи, МГРИ, № 655)

но до половины ширины слухового пузыря. Наружный слуховой про-
 ход окружен двумя сросшимися костными губами, передняя представ-
 ляет собой изогнутую костную пластину, задняя — бугристую вздутие.
 Яремные отростки пирамидальной формы, относительно массивные.
 Засуставное сужение черепа у старых особей относительно больше, чем
 у молодых (соответственно составляет около 55-56 и 71-74% основ-
 ной длины черепа). В процессе онтогенеза происходит также значитель-
 ное расширение костного неба: у молодых животных наибольшая ши-
 рина его превосходит длину ряда P^2-P^4 всего на 19—21 %, тогда как у
 старых — на 33-36 %, при этом ширина черепа над клыками увеличи-
 вается приблизительно на 27 %. Задненёбная вырезка не достигает
 уровня M^2 . Молярный угол 45—68°. Наружные края резцов распо-
 ложены почти на прямой линии. I^3 значительно превосходит по размерам
 I^2 . Клыки длинные, тонкие, слегка уплощенные в основании. Предко-
 ренные зубы очень изменчивы по форме, размерам и степени развития
 базальных образований (см. рис. 12, *д*). P^1 однокорневой. Метакон на P^2
 развит слабо, у среднесарматских форм едва заметен или отсутству-
 ет. Четвертый корень P^4 сильно редуцирован (не более 4x1 мм), снару-
 жи не заметен, изредка отсутствует. Протокон P^4 небольшой, направлен
 косо вперед и обычно выступает впереди парастилия, но положение его
 переднего края бывает непостоянно даже у одной особи. Срединный
 гребень паракона выражен очень слабо или отсутствует. Эктопарастиль
 P^4 обычно в большей или меньшей степени сдвинут к передненааружно-
 му краю коронки, но у некоторых экземпляров он находится на перед-
 ней поверхности парастилия, удлиняя лезвие зуба. M^1 смещен вперед и
 внутрь по отношению к метастилию P^4 . M^2 умеренно редуцирован, о
 кругло-треугольный или овальный.

Нижняя челюсть с
 мощной, слегка припод-
 нятой ветвью. Тело че-
 люсти относительно низ-
 кое у молодых и высокое
 у старых особей.
 Basis mandibulae под P_3
 выпуклый, подбородоч-
 ный бугорок с лабиаль-
 ной стороны обычно не-
 заметен. Форма венечно-
 го отростка изменчива,
 чаще всего он широкий и
 короткий, почти пря-
 мой и слегка наклонен назад.

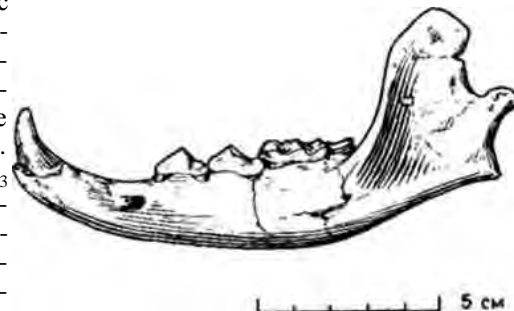


Рис. 18. *Ictitherium viverrinum*:
 Патологическая левая нижнечелюстная кость, вид
 снаружи (Гребеники, ОГУ, № 2972)

Массетерная впадина большая, глубокая, ее
 передний край почти достигает уровня талонида M_1 . Подбородочных
 отверстий обычно два, переднее больше заднего. Наружные резцы за-
 метно увеличены. Клыки длинные, тонкие, умеренно уплощенные в ос-
 новании. P_1 однокорневой. P_2-P_4 с узкими, не очень высокими корон-
 ками, размеры их параконидов и степень развития базальных ворот-
 ничков изменчивы, расположены косо, кулисообразно, встречаются па-
 тологические отклонения (рис. 18). M_1 с относительно длинным и
 широким трехзубцовым талонидом; протоконид приблизительно ра-
 вен по высоте паракониду; метаконид слабо редуцирован, его вершина
 достигает двух третей высоты протокониды; гипоконид ниже энтоко-
 ниды. M_2 однокорневой, слабо редуцирован. Поверхность эмали зубов покрыта
 мелкими морщинами.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *I. viverrinum*
 указаны в табл. 1-5.

С р а в н е н и е. *I. viverrinum* отличается:

от *I. ibericum* — более широким костным небом, формой и распо-
 ложением протокона P^4 (рис. 19), характером редукции верхних корен-
 ных зубов, большей длиной талонида M_1 ;

от *I. spelaeum* — более длинными заглазничными отростками, мень-
 шей величиной молярного угла, относительно большими размерами
 M^2 , M_2 и талонида M_1 , более слабым развитием базальных воротни-
 чков на лабиальной поверхности предкоренных зубов, меньшей степенью
 редукции четвертого корня P^4 ;

от *I. gaudryi* — слабо вогнутым профилем лицевого отдела черепа,
 относительно более узким костным небом, меньшей длиной талони-
 да M_1 (табл. 1).

З а м е ч а н и я. Судя по литературным данным, типовой вид яв-
 ляется наиболее многочисленным и широко распространенным пред-
 ставителем подсемейства. Тем не менее, его трудно назвать хорошо изу-
 ченным. В частности, не известны даже пределы размерной изменчивос-

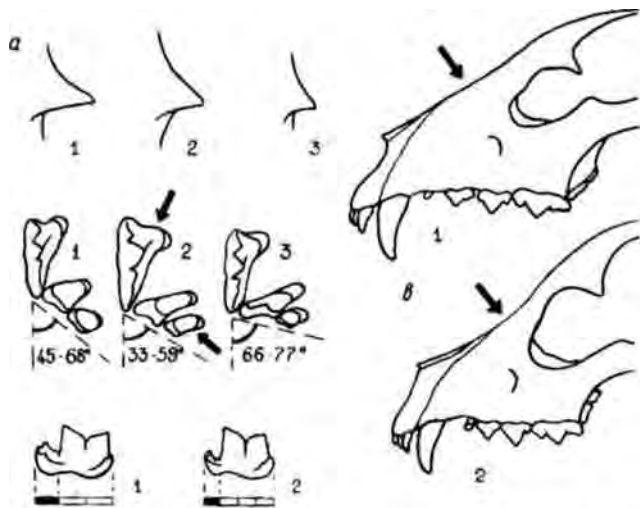


Рис. 19. Некоторые видовые различия представителей подрода Ictitherium:

a - размеры заглазничных отростков у *I. viverrinum* (1), *I. ibericum* (2) и *I. spelaeum* (3); *б* - величина молярного угла, форма протокона P^4 и характер редукции M^2 у *I. viverrinum* (1), *I. ibericum* (2) и *I. spelaeum* (3); *в* - профиль лицевого отдела черепа у *I. viverrinum* (1) и *I. gaudryi* (2); *з* - относительная длина талонида M_1 у *I. viverrinum* (1) и *I. spelaeum* (2).
Объяснения в тексте

Таблица 1. Некоторые видовые различия представителей подрода Ictitherium

Признак	<i>I. viverrinum</i>	<i>I. ibericum</i>	<i>I. spelaeum</i>	<i>I. gaudryi</i>
Отношение наибольшей ширины костного неба к длине ряда P^2 - P^4 , %	119-137	108-125	138	143
Молярный угол, градусы	45-68	33-59	66-77	?35-72
Относительная длина M^2 ($M^2 : P^4$), %	27-32	25-26	22-24	26-30
Индекс ширины M^2 , %	116-167	175-184	140-171	144-163
Индекс мощности M^2 , мм ²	42-67	55-60	21-41	39-53
Индекс длины талонида M_1 , %	28-32	?25	24-28	?36
Относительная длина M_2 ($M_2 : M_1$), %	39-53	?48	36	41

ти этого иктитерия. Так, не исключено, что описанная М.Шеньюреком [87] очень мелкая нижняя челюсть из Пикерми действительно принадлежит *I. viverrinum*. Длины почти всех зубов этой челюсти заметно меньше, чем у остальных экземпляров из типового местонахождения [55, 77, 95] и совпадают с размерами аналогичных остатков *Protictitherium crassum*. Только длина P_4 незначительно выходит за нижний предел доверительного интервала, рассчитанный по данным Б.Куртена [67] для пикермийской серии с уровнем доверительной вероятности $p=0,95$. При этом в распределении длин коронок P_4 у иктитериев из Пикерми наблюдается левосторонняя асимметрия, уменьшающаяся с включением в выборку указанного экземпляра.

Типовому виду, по-видимому, принадлежат также остатки крупного иктитерия из среднего синапа Малой Азии, описанного Ф.Озансуа [73] как *I. intuberculatum*. Этот хищник по многим промерам превосходит экземпляры из Пикерми, но не отличается от более крупных представителей типового вида из местонахождений Восточной Европы. Более того, отсутствие метакона на P^2 (практически основной диагностический признак, приведенный в оригинальном описании турецкого иктитерия) встречается также у экземпляров *I. viverrinum* из позднего сармата Гребеников. Возможно, предложенное Ф.Озансуа название, а так же рассмотренные здесь морфологические признаки в будущем смогут пригодиться при разделении типового вида на подвиды. Однако в настоящее время единственным основанием для такого разделения является лишь большая, по сравнению с экземплярами из типового местонахождения и мэотиса Восточной Европы, редукция метакона на P^2 у *I. intuberculatum* и иктитериев из позднего сармата указанного региона. Получение более убедительных доказательств на имеющихся материалах практически невозможно. В то же время, при детальном изучении всех известных находок, *I. viverrinum* может оказаться не только политипным, но и сборным таксоном. Последнее весьма вероятно при значительной внутривидовой изменчивости и очень широком географическом и геологическом распространении этого иктитерия, а также принимая во внимание сомнительность многих определений фрагментарных остатков.

Распространение. Поздний сармат (Гребеники, Чобручи) и мэотис (Новоелизаветовка, Белка) Северного Причерноморья; поздний миоцен Западной Европы (Ауде, Вёсендорф, Пикерми, Салоники, Титов Велес, возможно, Мельхинген и Калиманци), островов Эгейского моря (Самос) и, вероятно, Малой Азии (Яссиёрен); ?ранний плиоцен Ирана (Марага).

ICTTHERIUM (ICTTHERIUM) IBERICUM MELADZE, 1967

Рис. 20.

Ictitherium ibericum: Меладзе, 1967, с.25, табл. 1, фиг. 5, 6, табл. 2, фиг. 1-5.

Melinae gen.: Меладзе, 1967, с. 21, табл. 1, фиг. 2.

Г о л о т и п. ИПБ, № В-22, череп; Меладзе, 1967, Гип. фауна Аркети и Базалети, табл. 1, фиг. 5, 6; Базалети, Душетский р-н, ГССР; ранний плиоцен; рис. 20, *a, б*.

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и я. Базалети: ИПБ, коллекция с индексом В — два черепа (включая голотип), две неполные нижнечелюстные кости и изолированный M_2 , принадлежащие двум особям; материал описан Г.К.Меладзе (24).

Д и а г н о з. *Ictitherium* с кондилобазальной длиной черепа около

Таблица 2. Промеры (мм) и индексы (%) черепов икитгориев

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium viverrinum						Чобручи n=1
		Новоелизавтовка			Гребеняки			
		n	Lim	M	n	Lim	M	
1	Абсолютная длина	1	—	188,0	—	—	—	—
2	Конглобальная длина	2	166-185	175,50	—	—	—	—
3	Основная длина	2	160-180	170,00	—	—	—	—
4	Длина костного неба	2	—	88,0	2	96-105	100,50	—
5	Длина лицевой части	3	76-87	81,50	3	80-87	84,00	—
6	Длина мозговой части	2	84-93	88,50	—	—	—	—
7	Длина слухового пузыря	2	26-30	28,00	—	—	—	—
8	Длина ряда P ¹ -P ²	3	63-65	62,67	4	70-72	70-50	—
9	Длина ряда P ² -P ⁴	3	46-52	50,00	4	48-58	53,25	—
10	Длина ряда M ¹ -M ²	4	16,0-17,5	16,83	3	16,0-17,5	16,62	—
11	Ширина над клыками	3	—	39,0	3	?33-42	38,67	—
12	Межглазничная ширина	1	—	38,0	—	—	—	—
13	Наибольшая ширина лба	1	—	60,0	—	—	—	—
14	Скуловая ширина	2	?100-118	109,0	—	—	—	—
15	Заглазничная ширина	—	—	—	—	—	—	—
16	Ширина мозговой коробки	—	—	—	—	—	—	—
17	Мастоянная ширина	1	—	255,0	—	—	—	—
18	Ширина костного неба у P ¹	2	33-?36	34,50	3	?29-39	34,33	—
19	Наибольшая ширина костного неба	2	62-63	62,50	3	?62-76	67,00	—
20	Диаметр глазницы	2	?26-30	28,0	1	—	30,0	—
21	Высота в области слуховых пузырей	1	—	61,0	—	—	—	—
22	Молярный угол, градусы	4	49-62	55,75	2	46-58	52,0	68
23	5 : 6	2	90,5-93,6	92,05	—	—	—	—
24	7 : 17	1	—	47,2	—	—	—	—
25	14 : 3	2	55,6-73,8	64,70	—	—	—	—
26	19 : 9	2	121-134	127,50	3	119-121	—	—
27	20 : 11	1	—	61,3	1	—	—	—
28	21 : 3	1	—	38,1	—	—	84,9	—

Окончание табл. 2

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium viverrinum						Ictitherium robustum	Ictitherium robustum
		Пикерми* Самос [54, 77], Гребеняки, Чобручи, Новоелизавтовка			Ictitherium viverrinum				
		n	Lim	M	n	Lim	M		
1	Абсолютная длина	1	—	188,0	—	—	—	—	—
2	Конглобальная длина	8	150-185	165,87	—	—	—	—	2160
3	Основная длина	3	143-?180	161,00	—	—	—	—	2152
4	Длина костного неба	6	83-105	93,00	—	152	—	—	—
5	Длина лицевой части	6	68-87	80,50	—	?84	—	—	—
6	Длина мозговой части	3	75-93	84,00	—	?79	—	—	?75
7	Длина слухового пузыря	2	26-30	28,00	—	26	—	—	77
8	Длина ряда P ¹ -P ²	8	63-72	67,12	—	61-62	64	—	57
9	Длина ряда P ² -P ⁴	7	46-58	51,86	—	54-56	50	—	44
10	Длина ряда M ¹ -M ²	7	16,0-18,0	16,71	—	14,0-15,0	14,0	—	13,5
11	Ширина над клыками	6	?33-42	37,67	—	34	—	—	?36
12	Межглазничная ширина	1	—	38,0	—	?33	—	—	240
13	Наибольшая ширина лба	2	?58-60	59,00	—	—	—	—	?49
14	Скуловая ширина	5	?100-120	110,00	—	?112	—	—	98
15	Заглазничная ширина	1	—	?33,0	—	—	—	—	25
16	Ширина мозговой коробки	1	—	?52,0	—	—	—	—	?47
17	Мастоянная ширина	1	—	?55,0	—	—	—	—	?51
18	Ширина костного неба у P ¹	7	?29-38	33,50	—	—	—	—	33
19	Наибольшая ширина костного неба	8	56-76	62,13	—	—	—	—	66
20	Диаметр глазницы	5	?26-30	28,00	—	—	—	—	?23
21	Высота в области слуховых пузырей	2	52-61	56,50	—	—	—	—	251
22	Молярный угол, градусы	8	45-68	55,00	—	1,21	—	—	—
23	5 : 6	3	90,5-93,6	91,59	—	?54-?56	?69	—	—
24	7 : 17	3	—	66,93	—	64	—	—	—
25	14 : 3	7	55,6-73,8	66,93	—	42,1	—	—	—
26	19 : 9	7	119-137	127,33	—	44,1	—	—	—
27	20 : 11	4	61,3-84,9	74,60	—	33-59	66-77	—	—
28	21 : 3	2	36,4-38,1	37,25	—	108-125	138	—	—
						92,4	77,0	—	—
						73,7	—	—	—

*Здесь и в последующих таблицах: часть промеров установлена по изображениям.

Таблица 3. Промеры (мм) и индексы (%)

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium			
		Гребенки			
		n	Lim	M	±m
1	Основная длина	3	137-143	139,67	-
2	Длина ряда P ₁ -M ₂	3	72-77	74,33	-
3	Длина ряда P ₂ -M ₁	2	59-61	60,00	-
4	Высота тела под P ₁	6	16,5-26,5	20,58	1,78
5	Высота тела под P ₂ -P ₄	6	18,0-25,5	22,00	1,07
6	Высота тела под M ₁	6	20,5-28,5	24,17	1,17
7	Высота ветви	-	-	-	-
8	5 : 4	6	96,1-136	109,07	6,33

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium ibericum	Ictitherium spelaeum			
		Базалети	Грицев			
			n=2	n	Lim	M
1	Основная длина	-	1	-	150,0	-
2	Длина ряда P ₁ -M ₂	-	2	71-72	71,50	-
3	Длина ряда P ₂ -M ₁	-	2	60	60,00	-
4	Высота тела под P ₁	24,5	5	20,0-24,0	21,70	0,70
5	Высота тела под P ₂ -P ₄	22,0-23,0	4	21,0-23,0	21,88	0,52
6	Высота тела под M ₁	25,5-26,5	2	29,0	29,00	-
7	Высота ветви	-	2	65-66	65,50	-
8	5 : 4	93,9	4	102-105	103,25	0,75

Таблица 4. Промеры (мм) и индексы (%)

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium			
		Гребенки			
		n	Lim	M	±m
1	Ширина I ³	4	2,9-4,7	3,82	0,51
2	Ширина I ²	3	5,0-6,2	6,2	5,67
3	2 : 1	3	123-167	140,67	-
4	Длина C ⁵	6	10,4-11,5	10,93	0,18
5	Ширина C ⁵	6	6,8-7,5	7,10	0,10
6	5 x 4	6	72,1-78,2	77,70	2,35
7	Длина P ¹	4	5,0-5,9	5,60	0,20
8	Ширина P ¹	4	4,1-4,4	4,28	0,13
9	Длина P ²	6	12,2-15,0	13,25	0,53
10	Ширина P ²	5	5,5-6,5	5,96	0,19
11	10x9	5	68,8-96,2	77,16	5,16
12	Длина P ³	6	14,4-16,9	15,62	0,36
13	Ширина P ³	6	7,6-9,2	8,33	0,29
14	13 : 12	6	48,1-57,6	53,40	1,45
15	13x12	6	117,8-155,5	123,80	5,10
16	Длина P ⁴	5	20,7-23,5	21,64	0,49
17	Ширина P ⁴	4	12,0-14,3	13,30	0,48
18	17 : 16	4	58,0-63,4	61,35	1,21
19	Длина M ¹	4	78,5-110,0	9,38	0,38
20	19 : 16	3	742,2-47,6	45,27	-
21	Ширина M ¹	2	-	17,00	-
22	21 x 19	2	-	170,00	-
23	Длина M ²	4	6,5-6,9	6,65	0,09
24	23 : 16	3	30,4-31,0	30,77	-
25	Ширина M ²	4	8,4-10,2	9,20	0,42
26	16 x 15	4	55,4-67,3	61,10	2,51

нижних челюстей и ктитериев

Новоелизаветовка n=2	Белка n=1	Пикерми*, Вёсендорф*, Самос* [54, 77, 87]. Гребенки, Новоелизаветовка, Белка			
		n	Lim	M	±m
130	-	8	120-143	132,12	2,59
70-72	-	7	74-77	70,57	1,77
56-58	-	4	56-61	58,50	1,04
21,0-21,5	20,5	13	16,0-26,5	20,12	0,90
22,0	19,0	13	18,0-25,5	21,46	0,56
22,5-23,0	-	10	20,0-28,5	24,45	0,82
25,3-54	-	5	74,5-57	53,20	2,20
102-105	92,8	15	92,8-136	107,68	3,22

Новая Эм- товка-2 n=2	Черевичное n=2	Protictitherium crassum				Thalassictis robusta Кишинев n=2
		Калфа			Севастополь n=2	
		n	Lim	M		
-	2148	-	-	-	-	
-	77	3	754-758	56,33	-	
68	64-66	4	43-748	46,00	1,08	
-	26,0	5	14,0-17,0	15,90	0,51	
22,0	24,0	6	11,0-15,5	13,83	0,76	
29,5-31,0	31,0	4	16,5-20,0	18,25	0,72	
61-64	58	-	-	-	-	
-	92,3	4	85,7-91,3	89,65	1,32	
-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	63	
-	-	-	-	-	52	
-	-	-	-	-	18,5-19,0	
-	-	-	-	-	19,5-20,0	
-	-	-	-	-	18,0-18,5	
-	-	-	-	-	20,0-22,0	
-	-	-	-	-	18,0-23,0	
-	-	-	-	-	43	
-	-	-	-	-	103-108	

зубов верхней челюсти и ктитериев

Чобручи n=1	n	Новоелизаветовка			Белка n=1
		Lim	M	±m	
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	2	10,0-10,5	10,25	-	-
-	2	6,4-7,3	6,85	-	-
-	2	64,0-76,6	70,30	-	-
5,7	2	4,3-4,4	4,35	-	-
4,2	3	3,2-4,2	3,50	-	-
-	3	11,5-14,1	13,20	-	-
-	3	4,8-6,5	5,93	-	-
-	3	55,2-91,6	79,27	-	-
15,1	3	13,8-16,7	15,67	-	-
7,5	4	6,7-8,5	7,62	0,51	-
49,7	3	49,3-51,5	50,53	-	-
113,2	3	93,8-142,0	125,33	-	-
22,0	4	19,2-22,7	21,00	0,98	21,5
12,2	4	10,9-13,7	12,25	0,75	12,0
55,4	4	56,7-60,4	58,25	0,91	55,8
10,0	4	9,4-11,0	10,12	0,38	-
45,4	4	46,2-49,5	48,30	0,73	-
13,9	4	15,5-17,2	16,30	0,36	-
139,0	4	148,8-181,5	165,32	9,09	-
6,5	4	6,2-6,6	6,35	0,10	-
29,5	4	28,2-32,3	30,40	1,03	-
10,0	4	9,2-10,2	9,80	0,22	-
65,0	4	57,0-67,3	62,28	2,20	-

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium viverrinum				
		Пикерми [54, 77], Гребеники, Чобручи, Новоелизаветовка, Белка				
		n	Lim	M	±m	Доверительный интервал (p=0,95)
1	Ширина I ²	4	2,9-4,7	3,82	0,51	
2	Ширина I ³	3	5,0-6,2	5,67		
3	2 : 1	1	—	148,0		
4	Длина C ^S	10	9,0-211,2	10,41	0,28	8,35 12,47
5	Ширина C ^S	9	6,4-27,5	7,03	0,11	6,25 7,81
6	5 x 4	8	64,0-86,2	75,85	2,42	58,68 93,02
7	Длина P ¹	11	4,0-5,9	5,07	0,20	
8	Ширина P ¹	8	3,2-4,4	3,98	0,16	
9	Длина P ²	14	10,0-215,0	12,76	0,36	9,74 15,78
10	Ширина P ²	11	4,8-6,5	5,83	0,18	4,44 7,21
11	10x9	11	50,0-96,2	74,33	4,46	
12	Длина P ³	15	13,5-216,9	15,15	0,29	12,69 17,61
13	Ширина P ³	14	5,0-9,2	7,75	0,30	5,26 10,24
14	13 : 12	13	33,3-57,6	51,08	1,70	
15	13x12	13	75,0-155,5	120,58	6,34	68,92 172,42
16	Длина P ⁴	17	19,2-23,5	21,36	0,30	18,66 24,06
17	Ширина P ⁴	14	10,9-15,0	12,66	0,36	9,64 15,68
18	17 : 16	14	50,0-65,3	58,96	1,07	
19	Длина M ¹	12	8,5-11,0	9,67	0,21	8,02 11,32
20	19 : 16	10	242,2-49,5	46,50	0,70	
21	Ширина M ¹	10	13,0-17,2	15,42	0,49	11,75-19,09
22	21 x 19	10	117,0-181,5	152,39	7,10	99,16-205,62
23	Длина M ²	13	6,0-7,0	6,38	0,10	5,59-7,17
24	23 : 16	11	27,2-32,3	29,73	0,54	
25	Ширина M ²	13	7,0-10,2	9,15	0,27	6,98-11,32
26	16 x 15	13	42,0-67,3	57,58	2,38	38,19-76,97

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium gaudryi Баодэ [99, 100]				Ictitherium sinense Баодэ [99]
		n	Lim	M	±m	
1	Ширина I ²	2	3,0	3,00	—	3,0
2	Ширина I ³	3	3,5-4,2	3,77	—	
3	2 : 1	2	117-140	128,50	—	
4	Длина C ^S	3	6,9-9,7	8,67	—	
5	Ширина C ^S	3	5,4-7,2	6,50	—	
6	5 x 4	3	37,3-69,8	57,33	—	
7	Длина P ¹	4	4,1-5,3	4,65	0,25	5,7
8	Ширина P ¹	4	3,2-4,4	3,78	0,27	4,2
9	Длина P ²	4	8,8-13,0	10,92	0,91	10,7
10	Ширина P ²	4	4,6-6,2	5,40	0,36	6,0
11	10x9	4	44,0-80,6	59,85	8,73	64,2
12	Длина P ³	5	12,0-15,0	13,74	0,53	14,5
13	Ширина P ³	5	6,9-8,2	7,62	0,21	7,8,0
14	13 : 12	5	51,3-59,1	55,60	1,40	59,3
15	13x12	5	82,8-118,9	105,04	6,32	124,7
16	Длина P ⁴	5	17,7-21,9	20,06	0,73	19,7

Ictitherium ibericum				Ictitherium spelaeum			
Базальти				Грицев			
n	Lim	M	±m	n	Lim	M	±m
—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	11,5	—	8	7,8-10,5	9,28	0,37
1	—	7,5	—	13	5,6-7,4	6,29	0,15
1	—	86,6	—	8	45,2-74,0	59,34	4,15
1	—	4,4	—	6	4,7-5,1	4,80	0,07
1	—	4,2	—	6	3,6-3,9	3,68	0,06
4	11,4-12,8	12,08	0,36	7	10,6-13,1	11,93	0,37
4	5,8-6,7	6,20	0,23	7	5,0-6,7	5,71	0,27
4	66,1-84,4	74,25	5,11	7	53,0-83,8	68,64	5,02
4	15,1-15,2	15,15	0,03	10	13,6-16,6	14,79	0,30
4	7,8-8,8	8,30	0,22	10	7,0-9,1	8,11	0,27
4	51,6-57,8	54,72	1,35	10	50,4-59,3	54,74	1,02
4	117,8-133,8	125,78	3,56	10	97,3-154,4	120,58	6,29
3	22,0	22,00	—	9	20,6-24,7	21,82	0,41
3	13,6-13,8	13,70	—	10	11,3-15,2	12,44	0,44
2	61,9-62,7	62,30	—	9	51,1-66,8	56,49	1,70
4	8,5-9,0	8,75	0,12	3	8,3-9,2	8,93	—
3	38,6-40,4	39,37	—	1	—	41,6	—
4	15,8-18,0	16,80	0,52	3	13,9-15,2	14,73	—
4	140,6-154,8	146,82	2,97	3	119,5-139,8	131,76	—
3	5,4-5,7	5,63	—	7	3,8-5,0	4,74	0,10
2	25,0-25,9	25,45	—	2	22,7-24,3	23,50	—
4	10,0-10,5	10,18	0,12	7	5,5-8,4	7,47	0,37
2	55,0-59,8	57,27	—	7	20,9-41,2	35,74	2,62

Ictitherium cf. sinense Орток	Ictitherium pannonicum				Ictitherium sp. Тараклия
	Новая Эметовка-2	Полгарди [63], Новая Эметовка-2		n=1	
		n	Lim		
n=1	n=2	n	Lim	M	n=1
3,0	—	—	—	—	—
4,9	—	—	—	—	—
26,0	—	—	—	—	—
—	13,6	1	—	13,6	12,0
—	8,9	1	—	8,9	—
—	121,0	1	—	121,0	—
5,6	5,7	1	—	5,7	—
3,8	4,2	1	—	4,2	—
10,7	14,3	1	—	14,3	14,0
75,3	7,0	1	—	7,0	7,0
56,7	100,1	1	—	100,1	98,0
14,4	18,0-18,5	2	18,0-18,5	18,25	16,0
8,6	10,0-10,2	2	10,0-10,2	10,10	9,0
55,6	55,2-55,6	2	55,2-55,6	55,40	56,2
115,2	180,2-188,7	2	180,0-188,7	184,35	144,0
—	26,3-27,5	3	26,3-27,5	26,77	25,0

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium gaudryi Баодэ [99, 100]				Ictitherium sinense Баодэ [99]
		n	Lim	M	±m	
17	Ширина P ⁴	5	10,4-13,8	12,42	0,61	13,6
18	17 : 16	5	58,8-65,8	61,84	1,22	69,1
19	Длина M ¹	3	7,5-9,2	8,30	-	9,1
20	19 : 16	4	38,1-42,0	40,12	0,98	46,2
21	Ширина M ¹	4	13,1-16,6	14,88	0,72	14,3
22	21x19	4	98,2-152,7	124,15	11,16	130,1
23	Длина M ²	5	5,2-6,0	5,56	0,17	6,5
24	23 : 16	5	26,2-29,4	27,76	0,68	33,3
25	Ширина M ¹	5	7,5-9,0	8,58	0,28	10,1
26	16x15	5	39,0-53,1	47,80	2,59	65,6

№ п/п	Морфологический показатель	Protictitherium				
		Калфа				Севастополь
		n	Lim	M	±m	
1	Ширина I ²	1	-	2,9	-	3,0
2	Ширина I ²	4	3,0-3,9	3,42	0,18	4,0
3	2 : 1	1	-	117,0	-	133,0
4	Длина C ⁵	5	6,4-8,0	7,38	0,30	8,0
5	Ширина C ⁵	5	4,8-5,7	5,28	0,23	-
6	5x4	4	30,7-47,2	39,25	3,54	-
7	Длина P ¹	-	-	-	-	4,0
8	Ширина P ¹	-	-	-	-	2,9
9	Длина P ²	5	9,3-10,6	9,92	0,23	9,0-9,5
10	Ширина P ²	5	4,2-4,6	4,34	0,08	4,4-4,7
11	10x9	5	40,0-46,9	43,08	1,34	39,6-46,9
12	Длина P ²	3	11,3-11,7	11,57	-	11,7-12,6
13	Ширина P ³	3	5,8-6,0	5,90	-	6,6
14	13:12	3	50,4-51,3	51,00	-	56,4
15	13x12	3	65,5-70,2	68,23	-	77,2
16	Длина P ⁴	5	18,5-19,2	18,84	0,14	18,3-18,4
17	Ширина P ⁴	5	9,5-10,1	9,80	0,10	9,4
18	17:16	5	51,0-53,2	52,02	0,45	51,4
19	Длина M ¹	5	8,0-9,3	8,70	0,21	8,4
20	19:16	5	43,2-48,9	46,12	0,93	45,6
21	Ширина M ¹	4	13,4-14,2	13,60	0,20	12,4
22	21x19	4	107,2-123,5	116,30	3,38	104,2
23	Длина M ²	3	3,9-5,5	4,77	-	-
24	23 : 16	3	21,1-29,0	25,5	-	-
25	Ширина M ²	3	6,4-8,6	7,67	-	-
26	16x15	3	25,0-47,3	37,17	-	-

Ictitherium cf. sinense Орток	Ictitherium rannonicum				Ictitherium sp. Тараusia
	Новая Эматовка-2		Полгарди [63]. Новая Эматовка-2		
n=1	n=2	n	Lim	M	n=1
-	16,2	3	15,0-16,2	15,80	14,0
-	61,2-61,6	3	54,6-61,6	59,13	56,0
-	13,3-13,4	2	13,3-13,4	13,35	10,0
-	50,2-51,0	2	50,2-51,0	50,60	40,0
-	19,5-19,7	2	19,5-19,7	19,60	18,0
-	261,3-262,0	2	261,3-262,0	261,65	180,0
-	8,3-8,7	3	8,3-8,7	8,83	-
-	31,3-33,1	3	31,3-34,6	33,00	-
-	13,6-14,2	3	13,6-14,2	13,93	-
-	112,9-123,5	3	112,9-133,0	123,13	-

classium	Калфа, Севастополь				Thalassictis robusta Кипшинев		
	n	Lim	M	±m	n	Lim	M
5	2,0 4,0	3,54	0,18	-	-	-	
7	117-133	125,00	-	-	-	-	
7	6,4 8,0	7,56	0,24	2	7,9-9,5	8,70	
5	4,8 5,9	5,28	0,27	2	5,6-6,4	6,00	
4	30,7 47,2	39,25	3,54	2	44,2-60,8	52,50	
1	-	4,0	-	1	-	4,4	
1	-	2,9	-	1	-	3,9	
7	9,0 10,6	9,73	0,23	2	10,2-10,3	10,25	
7	4,0 4,7	4,40	0,27	2	5,5	5,50	
7	39,6 46,9	42,80	1,09	2	56,1-56,6	56,35	
5	11,3 12,6	11,80	0,21	2	13,4-13,6	13,50	
4	5,8 6,6	6,08	0,18	2	7,3-7,4	7,35	
4	50,4-56,4	52,35	1,37	2	54,4-54,5	54,45	
4	65,5 77,2	70,48	2,45	2	97,8-100,6	99,20	
7	18,3-19,2	18,70	0,13	3	21,6-24,2	22,50	
6	9,4 10,1	9,73	1,05	3	10,8-13,0	11,57	
6	51,0-53,2	51,92	0,38	3	50,0-53,7	51,33	
6	8,0-9,3	8,65	0,18	2	9,2-9,4	9,30	
6	43,2-48,9	46,03	0,76	2	42,6-43,4	43,00	
5	12,4-14,2	13,36	0,29	2	14,2-14,8	14,50	
5	104,2-123,5	113,88	3,57	2	130,6-139,1	134,85	
3	3,9-5,5	4,77	-	1	-	4,3	
3	21,1-29,0	25,5	-	1	-	19,8	
3	6,4-8,6	7,67	-	1	-	6,8	
3	25,0-47,3	37,17	-	1	-	29,2	

Таблица 5. Промеры (мм) и индексы (%)

зубов нижней челюсти иктериев

viverrinum

n	Lim	M	±m	Иктериев	
				Пикерми, Велес, Вёсендорф, Самос [54, 66, 67, 77, 84], Гребеники, Новоелизаветовка, Белка	Иктериев иберисум Базалети n=2
17	8,5-11,0	9,86	0,18	8,02-11,34	9,5
16	6,1-8,4	7,28	0,20	5,54-9,02	7,0
16	52,7-86,9	71,01	2,86	-	66,5
9	3,0-4,1	3,59	0,14	-	3,0
6	2,2-3,4	2,92	0,20	-	2,2
16	10,0-12,0	10,07	0,14	9,74-12,20	11,0-11,5
13	4,6-7,0	5,84	0,12	4,12-7,56	5,1-6,1
22	12,0-15,2	13,64	0,15	12,11-15,17	13,7-14,0
20	5,5-8,0	6,72	0,13	5,45-7,99	6,2-6,5
20	42,0-57,0	49,12	0,85	-	45,2-46,5
20	72,0-112,0	92,33	2,48	-	84,9-91,0
21	13,0-16,2	14,79	0,20	12,80-16,78	14,0-14,3
22	6,5-8,4	7,55	0,13	6,26-8,84	6,9-7,0
20	15,9-19,0	17,68	0,22	15,51-19,85	16,6
21	6,8-9,2	8,17	0,16	6,65-9,69	7,4
21	41,6-56,8	46,63	0,72	-	44,5
21	108,8 171,0	145,19	4,34	-	122,8
9	12,0 13,3	12,92	0,13	11,95-13,89	12,4
9	5,0-5,9	5,44	0,11	-	4,2
13	27,8-31,6	29,43	0,35	-	25,3
10	6,6-8,0	7,38	0,14	-	6,7
11	38,6-43,3	41,34	0,50	-	40,2
11	7,0-9,0	7,80	0,17	6,52-9,08	8,0
12	38,9-52,9	44,50	1,35	-	48,2
9	5,0-7,0	5,98	0,21	4,42-7,54	6,3
11	35,0-53,6	47,19	1,63	-	50,4

n	Lim	M	±m	Иктериев Бавола* [99, 100]	Иктериев gen. cop n=1	Иктериев раллонисум		
						Новая Эм- товка-2 n=2	Черевичное n=2	Чобручи n=1
1	7,4 8,7	8,17	-	-	-	12,6	11,5	-
	5,2 6,6	6,13	-	-	-	8,3	7,5-7,7	-
1	38,5 57,4	50,43	-	-	-	104,6	88,6	-
1	2,5 3,2	2,83	-	-	-	-	-	-
1	2,7 3,3	3,00	-	-	-	-	-	-
4	8,5 10,3	9,35	0,45	-	-	-	13,3-13,5	-
4	4,6 5,8	5,05	0,29	-	-	-	6,9-7,1	-
5	11,1 14,0	12,72	0,57	11,2	-	17,0-17,2	15,9-16,2	-
5	5,6 7,0	6,46	0,28	-	-	8,2-8,3	7,0-7,4	-
5	49,3 51,8	50,74	4,70	-	-	48,2	44,1-45,7	-
5	62,2 96,6	82,80	7,07	-	-	139,4-142,8	111,3-119,9	-
4	12,5 15,0	14,05	0,54?	13,0	-	17,2-17,6	16,4-16,6	-
4	6,6 7,7	7,32	0,25	-	-	9,8	8,3-8,4	-
4	14,5 18,6	17,00	0,88	15,7	-	20,9-21,0	19,3-19,8	19,9
4	6,8 7,6	7,28	0,17	-	-	9,5-10,0	8,4-8,7	9,2
4	39,2 46,8	42,98	1,56	-	-	45,2-47,8	43,9-44,7	46,2

№ п/п	Морфологический показатель	Иктериев					
		Гребеники				Новоелизаветовка n=2	Белка n=2
n	Lim	M	±m				
1	Длина C ₅	7	9,6-11,0	10,17	0,20	8,5-8,8	9,1-9,5
2	Ширина C ₅	7	7,6-8,3	8,00	0,11	6,1-6,2	6,2-7,2
3	2x1	7	76,0-86,9	81,31	1,49	52,7-53,7	56,4-68,4
4	Длина P ₁	4	3,5-4,1	3,75	0,12	3,0	3,3
5	Ширина P ₁	4	3,2-3,4	3,30	0,04	2,2	2,8
6	Длина P ₂	5	11,0-12,0	11,48	0,17	10,6-10,9	11,2
7	Ширина P ₂	5	5,6-6,8	6,32	0,23	4,6-4,9	5,5
8	Длина P ₃	6	13,5-15,2	14,27	0,28	13,0-13,1	13,2-13,4
9	Ширина P ₃	6	6,8-7,2	6,95	0,06	5,5-5,6	6,6-6,8
10	9:8	6	45,3-53,3	48,85	1,32	42,0-43,1	50,0-50,7
11	9x8	6	95,9-104,9	99,10	1,45	72,0-72,8	87,1-91,1
12	Длина P ₄	5	14,9-16,2	15,52	0,25	13,7-13,8	14,2-15,7
13	Ширина P ₄	6	7,7-8,4	8,07	0,11	6,5	7,5-7,8
14	Длина M ₁	8	18,0-19,0	18,50	0,15	15,9-16,2	17,3
15	Ширина M ₁	8	8,4-9,2	8,74	0,10	7,3	7,8
16	15:14	8	44,9-51,1	47,26	0,82	45,1-45,9	56,8
17	15x14	8	154,8-165,6	161,60	1,79	116,1-118,3	134,9
18	Длина тригониды M ₁	8	12,7-13,2	13,04	0,07	-	12,0
19	Длина талониды M ₁	8	5,0-5,8	5,46	0,12	-	5,3
20	19:14	8	27,8-31,6	29,50	0,45	-	30,6
21	Ширина талониды M ₁	8	7,3-8,0	7,57	0,09	6,6-6,7	7,5
22	21:14	7	38,6-42,8	40,79	0,66	41,4-41,5	43,3
23	Длина M ₂	6	7,6-8,1	7,82	0,08	7,8-8,1	8,0
24	23:14	6	40,2-44,4	42,52	0,69	49,1-50,0	46,2
25	Ширина M ₂	5	6,0-6,5	6,22	0,09	5,3-5,4	6,7
26	25x23	5	46,4-52,0	49,00	0,89	41,3-43,7	53,6

№ п/п	Морфологический показатель	Иктериев спеласум			
		Грицев			
n	Lim	M	±m		
1	Длина C ₅	11	7,6-10,8	9,14	0,38
2	Ширина C ₅	12	5,3-6,8	5,96	0,16
3	2x1	11	41,0-73,4	55,24	3,78
4	Длина P ₁	4	3,0-3,8	3,42	0,19
5	Ширина P ₁	4	2,8-3,0	2,92	0,05
6	Длина P ₂	9	9,6-12,0	11,17	0,27
7	Ширина P ₂	9	4,7-5,8	5,40	0,12
8	Длина P ₃	10	12,8-15,3	13,97	0,29
9	Ширина P ₃	10	6,2-7,2	6,71	0,11
10	9:8	10	45,4-52,3	48,08	0,60
11	9x8	10	81,8-109,4	93,96	3,37
12	Длина P ₄	7	14,4-16,1	15,39	0,28
13	Ширина P ₄	7	7,0-8,5	7,87	0,22
14	Длина M ₁	10	15,0-19,1	17,29	0,42
15	Ширина M ₁	10	7,5-9,1	8,52	0,19
16	15:14	10	44,9-52,0	49,36	0,83

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium spelaicum			
		Грицев			
		n	Lim	M	±m
17	15x14	10	117,0-171,9	147,84	6,31
18	Длина тригониды M ₁	10	11,4-13,9	12,82	0,28
19	Длина талониды M ₁	12	3,4-5,3	4,39	0,16
20	19:14	10	24,0-27,8	25,80	0,37
21	Ширина талониды M ₁	12	6,2-7,9	7,19	0,15
22	22:14	10	39,2-46,0	42,05	0,81
23	Длина M ₁	10	5,6-6,9	6,41	0,14
24	23:14	2	-	36,10	-
25	Ширина M ₂	10	4,6-5,5	4,99	0,09
26	25x23	10	26,3-36,3	32,05	1,12

№ п/п	Морфологический показатель	Ictitherium pannonicum			
		Полгарди [63], Новая Эметовка-2, Черевичное, Чобручи			
		n	Lim	M	±m
1	Длина C ₅	2	11,5-12,6	12,05	-
2	Ширина C ₃	3	7,5-8,3	7,83	-
3	2x1	2	88,6-104,6	96,60	-
4	Длина P ₁	-	-	-	-
5	Ширина P ₁	-	-	-	-
6	Длина P ₂	5	12,7-13,5	13,10	0,14
7	Ширина P ₂	3	6,2-7,1	6,75	-
8	Длина P ₃	9	15,3-17,2	16,03	0,22
9	Ширина P ₃	6	7,0-8,3	7,63	0,20
10	9:8	6	44,1-43,0	47,17	0,76
11	9x8	7	111,3-142,8	124,33	5,45
12	Длина P ₄	7	16,0-17,8	16,83	0,27
13	Ширина P ₄	6	8,3-9,8	8,85	0,30
14	Длина M ₂	7	19,3-21,0	20,09	0,26
15	Ширина M ₁	6	8,4-10,0	9,25	0,25
16	15:14	6	43,9-47,8	45,90	0,65
17	15x14	6	162,1-209,0	187,32	7,32
18	Длина тригониды M ₁	6	13,3-15,4	14,43	0,32
19	Длина талониды M ₁	6	5,4-6,0	5,60	0,09
20	19:14	6	26,6-31,0	27,97	0,64
21	Ширина талониды M ₁	5	8,0-9,3	8,58	0,25
22	22:14	5	41,4-44,3	42,52	0,53
23	Длина M ₂	4	9,4-9,8	9,62	0,08
24	23:14	3	46,2-47,3	46,80	-
25	Ширина M ₂	4	7,2-8,7	8,15	0,33
26	25x23	4	67,7-85,3	78,55	3,80

Ictitherium gaudryi Блодэ* [99,100]				Ictitheriinae gen. Corp n=1	Ictitherium pannonicum		
n	Lim	M	±m		Новая Эметовка-2 n=2	Черевичное n=2	Чобручи n=1
4	98,6-135,8	124,05	8,60	-	199,5-209,0	162,1-172,3	183,1
1	-	12,0	-	9,6	15,2-15,4	13,9-14,3	14,5
1	-	6,7	-	6,1	5,6-5,7	5,4-5,5	5,4
1	-	36,0	-	38,8	26,6-27,3	27,8-28,0	27,1
1	-	7,0	-	6,7	9,0-9,3	8,0-8,2	8,4
1	-	37,6	-	-	43,1-44,3	41,4-41,6	42,2
1	-	6,0	-	6,6	9,7-9,8	9,4	-
1	-	41,4	-	42,0	46,2-46,9	47,3	-
1	-	5,0	-	-	8,4-8,7	7,2	-
1	-	36,0	-	-	81,5-85,3	67,7	-

Protictitherium crassum								
Калфа				Севастополь n=2	Калфа, Севастополь			
n	Lim	M	±m		n	Lim		
4	5,2 6,9	6,35	0,39	6,3	5	5,2-6,9		
4	4,0 5,0	4,42	0,21	4,0	5	4,0-5,0		
4	20,8 34,0	28,30	2,79	25,2	5	20,8-34,0		
1	2,8	-	-	-	1	-		
1	2,4	-	-	-	1	-		
1	8,2 9,2	8,63	-	8,8-8,9	5	8,2-9,2		
1	3,5 4,2	3,90	-	4,4-4,6	5	3,5-4,6		
6	10,4 11,7	11,12	0,20	11,5-12,0	8	10,4-12,0		
7	4,4 5,7	5,00	0,19	5,6-6,0	9	4,4-6,0		
6	41,3 48,7	44,17	1,08	48,3-50,0	8	41,3-50,0		
6	45,8 66,7	54,83	3,14	65,0-72,0	8	45,8-72,0		
6	10,5 13,3	12,10	0,42	12,0	7	10,5-13,3		
6	4,9 6,6	5,88	0,27	6,2	7	4,9-6,6		
6	14,0 16,2	15,00	0,37	15,0	7	14,0-16,2		
6	6,6 7,9	7,17	0,20	-	6	6,6-7,9		
6	46,4 48,8	47,78	0,90	-	6	46,4-48,8		
6	92,4 127,9	107,87	5,61	-	6	92,4-127,9		
6	9,5 11,2	10,45	0,30	-	6	9,5-11,2		
6	4,0 5,0	4,55	0,14	-	6	4,0-5,0		
6	28,6 33,6	30,37	0,79	-	6	28,6-33,6		
6	5,5 6,8	6,03	0,19	-	6	5,5-6,8		
6	37,9 43,4	40,20	0,84	-	6	37,9-43,4		
1	-	6,8	-	-	1	-		
1	-	41,9	-	-	1	-		
1	-	5,7	-	-	1	-		
1	-	38,8	-	-	1	-		

№ п/п	Морфологический показатель	Protictitherium crassum		Thalassictis robusta				Icti- theri- inae gen. Cop n=1
		Калфа, Сева- стополь		Кишинев				
		М	±m	n	Lim	M	±m	
1	Длина С ₅	6,34	0,30	1	-	10,2	-	-
2	Ширина С ₅	4,34	0,18	1	-	6,9	-	-
3	2x1	27,68	2,25	1	-	70,4	-	-
4	Длина Р ₁	2,8	-	-	-	-	-	-
5	Ширина Р ₁	2,4	-	-	-	-	-	-
6	Длина Р ₂	8,72	0,17	1	-	11,0	-	-
7	Ширина Р ₂	4,14	0,19	1	-	5,0	-	-
8	Длина Р ₃	11,28	0,18	3	13,3-14,5	13,87	-	11,2
9	Ширина Р ₃	5,18	0,19	3	6,5-6,7	6,60	-	-
10	9:8	45,41	1,15	3	45,6-50,3	47,67	-	-
11	9x8	58,25	3,28	3	89,1-95,7	91,50	-	-
12	Длина Р ₄	12,09	0,36	3	14,3-15,9	15,07	-	?13,0
13	Ширина Р ₄	5,93	0,23	3	7,3-7,4	7,33	-	-
14	Длина М ₁	15,00	0,31	4	16,7-18,3	17,50	0,33	15,7
15	Ширина М ₁	7,17	0,20	4	7,5-8,2	7,90	0,15	-
16	15:14	47,78	0,90	4	44,3-46,0	45,00	0,36	-
17	15x14	107,87	5,61	4	125,3-150,1	138,38	5,06	-
18	Длина тригоида М ₁	10,45	0,30	4	12,5-13,3	12,98	0,21	9,6
19	Длина тал он и да М ₁	4,55	0,14	4	4,2-4,8	4,52	0,12	6,1
20	19:14	30,37	0,79	4	25,2-26,2	25,85	0,23	38,8
21	Ширина талонида М ₁	6,03	0,19	4	6,3-7,3	6,72	0,22	6,7
22	22:14	40,20	0,84	4	36,9-40,0	38,42	0,69	42,7
23	Длина М ₂	6,8	-	-	-	-	-	6,6
24	23:14	41,9	-	-	-	-	-	42,0
25	Ширина М ₂	5,7	-	-	-	-	-	-
26	25x23	38,8	-	-	-	-	-	-

160 мм. Профиль лицевого отдела черепа умеренно вогнут на уровне середины носовых костей. Наибольшая ширина костного неба на 8-19 % больше длины ряда Р²-Р⁴ и значительно меньше расстояния от задненёбной вырезки до резцовых отверстий. Протокон Р⁴ направлен внутрь почти под прямым углом к продольной оси зуба и не выступает впереди парастилия. Длина талонида М₁ составляет около 25 % длины зуба.

О п и с а н и е . Все известные материалы по *I. ibericum* достаточно подробно описаны Г.К.Меладзе и в их переописании нет необходимости, тем более что по большинству морфологических особенностей указанный вид очень близок к *I. viverrinum*.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов базалетского иктитерия указаны в табл. 1-5.

С р а в н е н и е . От остальных представителей номинативного подрода *I. ibericum* отличают относительно узкое костное нёбо, а также

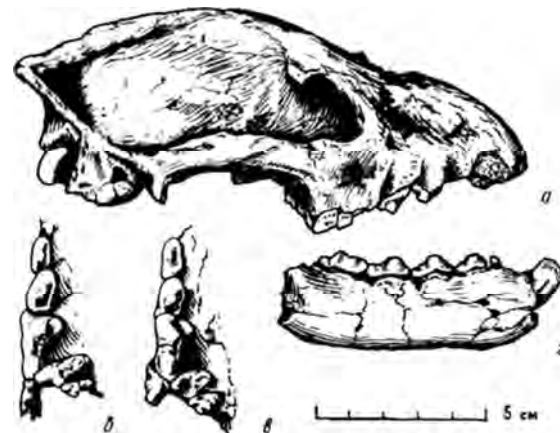


Рис. 20. *Ictitherium ibericum*:

a череп, вид сбоку (Базалети, ИПБ, № В-22, голотип),
б - он же, правая верхнечелюстная кость, вид снизу, *в* -
правая верхнечелюстная кость, вид снизу (Базалети,
ИПБ, № В-31), *г* - правая нижнечелюстная кость, вид
снизу (Базалети, ИПБ, № В-19)

форма и расположение протокона Р⁴ (см. рис. 19, б). Кроме того, данный вид отличается:

от *I. viverrinum* — меньшей относительной длиной талонида М₁;

от *I. spelaenum* — более мелкими размерами, относительно длинными заглазничными отростками, меньшей степенью редукции М² и М₂;

от *I. gaudryi* менее вогнутым профилем лицевого отдела черепа и относительно более коротким талонидом М₁ (см. табл. 1, 5).

З а м е ч а н и я . Из ряда признаков, включенных Г.К.Меладзе [24] в первоначальный диагноз *I. ibericum*, пригоден для видовой диагностики только индекс длины талонида М₁, но использование этого признака затруднено в связи с отсутствием сведений об его изменчивости у данного вида. Тем не менее, ознакомление с материалами из Базалети позволило установить, что относительная ширина костного неба отличает *I. ibericum* от остальных представителей номинативного подрода, а форма протокона Р⁴ — от всех известных представителей типового рода характером редукции этого зуба, а именно относительно слабым уменьшением ширины его коронки. Но указанный признак требует проверки на серийном материале, особенно принимая во внимание наблюдающуюся у базалетского иктитерия изменчивости в расположении и степени редукции коренных зубов верхней челюсти.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Ранний плиоцен Грузии (Базалети).

Рис. 21.

Ictitherium spelaeum : Семенов, 1988, с. 46, рис. 1-4.

Голотип. ИЗАН, № 22-354; левая верхнечелюстная кость с $C-M^2$, Грицев, Шепетовский р-н Хмельницкой обл., УССР; средний сармат; рис. 21, а.

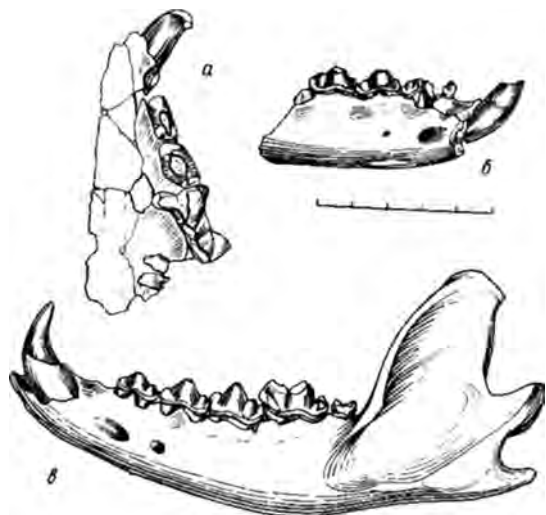


Рис. 21. *Ictitherium spelaeum*:

а - левая верхнечелюстная кость, вид снизу (Грицев, ИЗАН, № 22-354, голотип), б - фрагмент правой нижнечелюстной кости, вид снаружи (Грицев, ИЗАН, № 22-27), в - левая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Грицев, ИЗАН, №22-1088)

М а т е р и а л м е с т о н а х о ж д е н и я. Грицев: ИЗАН, коллекция № 22 — фрагменты трех черепов (включая голотип), четыре фрагмента нижних челюстей, изолированные зубы, а также кости конечностей и другие остатки, принадлежавшие не менее чем шести особям.

Д и а г н о з. *Ictitherium* близкий по размерам к *I.viverrinum*. Заглазничные отростки очень короткие. Базальные воротнички на предкоренных зубах хорошо развиты. Четвертый корень P^4 сильно редуцирован, обычно отсутствует. Молярный угол больше, а относительные размеры M^2 , M_2 и талонида M_1 значительно меньше, чем у типового и других видов подрода.

О п и с а н и е. Из всех представителей номинативного подрода по размерам *I. spelaeum* наиболее близок к типовому виду и так же, как у последнего, его размеры изменяются в довольно широких пределах.

Имеющиеся фрагменты черепов позволяют заключить, что по форме слуховых пузырей, расположению слуховой перегородки, строению

наружного слухового прохода и основной затылочной кости, степени развития слуховидного и затылочного гребней данный вид практически не отличается от *I.viverrinum*. Заглазничные отростки короткие, остроконечные. Засуставное сужение черепа хорошо выражено. Костное нёбо относительно широкое у старой особи его наибольшая ширина превосходит длину ряда P^2-P^4 приблизительно на 40%, но уступает расстоянию от задненебной вырезки до резцовых отверстий. Более или менее резкого расширения костного нёба позади P^2 , характерного для многих иктитериев, у *I.spelaeum* не наблюдается. Задненёбная вырезка не достигает уровня последних коренных зубов. Молярный угол $66-77^\circ$. Наружные края верхних резцов располагаются почти на прямой линии. I^3 значительно превосходит по размерам I^2 . Клыки длинные, относительно тонкие, слегка уплощенные в основании, у старых особей изнашиваются не столько их вершины, сколько передние и задние края. Размеры и форма предкоренных зубов очень изменчивы. P^1 однокорневой. Метакон на P^2 отсутствует или едва заметен. P^4 обычно с тремя корнями, только на одном зубе имеется маленький ($2,5 \times 1,0$ мм) четвертый корень. Протокон P^4 относительно небольшой, с очень слабо выраженным срединным гребнем, направлен косо вперед и выступает впереди парастилия, эктопарастиль обычно расположен на передней поверхности парастилия или слегка смещен к его наружному краю. Форма и расположение коренных зубов, за исключением большей величины молярного угла, такие же, как у типового вида, а M^2 значительно сильнее редуцирован.

Нижняя челюсть не отличается от таковой *I.viverrinum*. Это же можно сказать о резцах, клыках и щечных зубах *I.spelaeum*, за исключением более сильного развития базальных воротничков на лабиальной поверхности коронок предкоренных зубов, а также значительно большей редукции M_2 и талонида M_1 (см. табл. 1, 5).

Кости конечностей не изучались. Тем не менее, сходство проксимального отдела лучевой кости и пяточной кости с таковыми проктиктериев позволяет заключить, что подвижность передних лап данного вида несколько выше, а пальцехождение выражено слабее, чем у *I. viverrinum*.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *I. spelaeum* указаны в табл. I-5.

С р а в н е н и е. От остальных представителей номинативного подрода *I. spelaeum* отличают относительно меньшие размеры M^2 и M_2 , несколько большая величина молярного угла и более короткие заглазничные отростки. Кроме того, данный вид отличается:

от *I. viverrinum* — более сильным развитием базальных воротничков на лабиальной поверхности коронок предкоренных зубов (возможно, данный признак отличает *I. spelaeum* и от остальных представителей типового рода), большей степенью редукции четвертого корня P^4 и талонидом M_1 ;

от *Libericum* — более крупными размерами, относительно широким костным небом, формой и расположением протокона P^4 и характером редукции верхних коренных зубов (см. рис. 19);

от *I.gaudryi* — более крупными размерами и значительно меньшей относительной длиной талонида M_1 (см. табл. 1, 5).

З а м е ч а н и я. Строение слуховой области черепа *I.spelaeum* свидетельствует о его принадлежности к номинативному подроду рода *Ictitherium*. Это наиболее древний из известных представителей типового рода. Однако большая величина молярного угла, а также значительная редукция последних коренных зубов, талонида M_1 и четвертого корня P^4 исключают его из числа возможных предков остальных представителей этого таксона, которые значительно уступают своему среднесарматскому предшественнику в специализации зубного аппарата. Только раннеплиоценовый вид *Libericum* по относительной длине талонида M_1 достиг уровня *I.spelaeum*. Такой же короткий талонид M_1 имеет *I.adroveri*, описанный М.Крусифонтом Пайро и Г.Петтер [48] из туролия Испании. Судя по опубликованным промерам и изображениям, принадлежность этого хищника к типовому роду не исключается. Однако чрезмерная краткость оригинального описания и скудность типовой серии (P^4 и M_1 , происходящие к тому же из разных местонахождений) позволяют рассматривать его только как *Ictitherinae incertae sedis*. Во всяком случае, сравнение с материалами из Испании практически невозможно.

Такой признак, как отсутствие метакона на P^2 , часто встречающийся у *I.spelaeum*, был включен Ф.Озансуа [73] в диагноз *I.intuberculatum* — крупного иктитерия из среднего синапа Турции. Как отмечалось выше, указанное название рассматривается в настоящей работе в качестве младшего субъективного синонима *I.viverrinum*. У типового вида отсутствие метакона на P^2 также не является чем-то необычным. Кроме того, турецкий иктитерий, как и остальные экземпляры *I.viverrinum*, отличается от *I.spelaeum* значительно меньшей степенью редукции последних коренных зубов и талонида M_1 .

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний сармат Украины (Грицев).

ICTITHERIUM (?ICTITHERIUM) GAUDRYI ZDANSKY, 1924

Ictitherium gaudryi: Zdansky, 1924, с.67, табл. 12, фиг. 5, 6; табл. 13, фиг. 1-6; ?Zdansky, 1927, с.19.

Лектотип. Лицевая часть черепа; Zdansky, 1924, Pal. Sin., Ser. C, vol. 2, fasc. 1, Taf. 13, Fig. 1, 2; ПИУУ, экземпляр № 2; местонахождение 49, Баодэ, Шаньси, КНР; поздний миоцен.

Диагноз. *Ictitherium*, немного уступающий в размерах *I.viverrinum* (предположительная кондилобазальная длина черепа 130-150 мм). Профиль лицевого отдела черепа сильно вогнут на уровне середины но-

совых костей. Наибольшая ширина костного неба приблизительно на 43% больше длины ряда P^2 - P^4 и равна расстоянию от заднебной вырезки до резцовых отверстий. Протокон P^4 направлен косо вперед, иногда выступает впереди парастили. Длина талонида M_1 составляет около 27% длины зуба.



З а м е ч а н и я. Отсутствие данных о строении слуховой области черепа *I.gaudryi* позволяет отнести этот вид к номинативному подроду и роду *Ictitherium* лишь предположительно. Основанием для включения этого иктитерия в состав указанных таксонов послужило большое сходство его зубного аппарата и, в меньшей степени, всей лицевой части черепа с таковыми *I.viverrinum*. Сходство в строении зубов настолько велико, что Б.Куртен [67] объединяет *I.gaudryi* с типовым видом, исключая при этом из его состава наиболее мелкие экземпляры, описанные О.Зданским [100] из местонахождения 73. По размерам и форме лицевого отдела черепа, нижней челюсти и зубов *I.gaudryi* во многом сходен с *Protictitherium crassum*, отличаясь от последнего относительно более широким костным небом, меньшими размерами глазниц и, по-видимому, смещением парастилия P^4 к наружной поверхности коронки.

Достоверные находки остатков *I.gaudryi* на территории СССР пока неизвестны, поэтому его описание и сравнение в настоящей работе не приводятся. Однако вероятно, что данному виду принадлежит фрагмент нижней челюсти из местонахождения Сор в Таджикистане (рис. 22), очень близкий по размерам и морфологии зубов к экземплярам из Китая (см. табл. 5). К сожалению, недостаточность материалов не позволяет определить таджикского иктитерия точнее, чем *Ictitheriinae gen.*, хотя сама находка представляет значительный интерес.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний миоцен Китая, провинции Шаньси (местонахождения 31, 49, ?73, 109) и Хэнань (местонахождение 12); возможно, ранний плиоцен Таджикистана (Сор).

ПОДРОД PARAICTITHERIUM SEMENOV, SUBGEN. N.¹

Типовой вид *Ictitherium pannonicum* Kretzoi, 1952; паннон Венгрии, Полгарди.

Диагноз. *Ictitheriinae* с кондилобазальной длиной черепа около 220 мм. Высота черепа в области слуховых пузырей больше одной трети его основной длины. Засуставное сужение имеется. Наружный слуховой проход с одной передней костной губой. Заднебная вырезка достигает уровня последних коренных зубов. Наружный край паракор-

¹ От греческого para - близко, около; ictis - хорёк и therion - зверь.

на M^1 расположен у задне внутренней поверхности метастилия P^4 .

Составлен подрода. Подрод монотипный.

Сравнение. От остальных представителей типового рода подрод *Paraictitherium* отличают более крупные размеры, отсутствие задней костной губы в наружном слуховом проходе, более глубокая задне-нёбная вырезка и, по-видимому, несколько меньший угол между осями лицевого и мозгового отделов черепа. Кроме того, от подрода *Sinicitherium* данный таксон отличается высоким черепом, хорошо выраженным засуставным сужением черепа и расположением M^1 не позади P^4 , а у задне внутренней поверхности метастилия этого зуба.

Замечания. При классификации современных представителей семейства виверровых большое таксономическое значение придается строению наружного слухового прохода — наличие или отсутствие на нем костных губ, их количество и степень срастания друг с другом обычно рассматриваются как родовые признаки [80]. Однако, несмотря на то, что *I. pannonicum* отличается от всех известных иктитериев отсутствием задней костной губы в наружном слуховом проходе, недостаточное количество и относительно плохая сохранность имеющихся остатков не позволяют пока выделить его в отдельный род подсемейства *Ictitheriinae*. До появления более полных материалов, позволяющих уточнить таксономический ранг *Paraictitherium*, целесообразно рассматривать данный таксон как один из подродов номинального рода подсемейства. Кроме того, выделение нового рода, почти не отличающегося от *Ictitherium* строением зубного аппарата, значительно снизило бы точность определения иктитериев по фрагментарным остаткам, что на современном этапе изучения данной группы хищников крайне нежелательно.

Распространение. Поздний сармат — мэотис Северного Причерноморья; мэотис или ранний плиоцен (паннон) Венгрии.

ICTITHERIUM (PARAICTITHERIUM) PANNONICUM KRETZOI, 1952

Рис. 23, 24

Ictitherium pannonicum : Kretzoi, 1952, с.18, табл. 2, фиг. 3, 5; Семёнов, 1985, с. 23, рис. 1, а-г.

Palhyaena hungarica : Kretzoi, 1938, с. 27 (nomen nudum).

"*Palhyaena*" (?*Hyaenalopex*) *hungarica* : Kretzoi, 1952, с. 19, табл. 2, фиг. 1,2,7.

Ictitherium cf. robustum : Kretzoi, 1952, с. 35, табл. 2, фиг. 6.

Голотип. ВГИБ, № Ob/3817; левая нижнечелюстная кость с P_1 - M_2 ; Kretzoi, 1952, Ann. Inst. geol. publ. Hung., vol, 40, fasc. 3, S. 18; Полгарди, Венгрия; паннон.

Материал и местонахождения. 1. Новая Эметовка-2; ИЗАН, коллекция № 25 — неполный череп и неполная нижняя челюсть

70

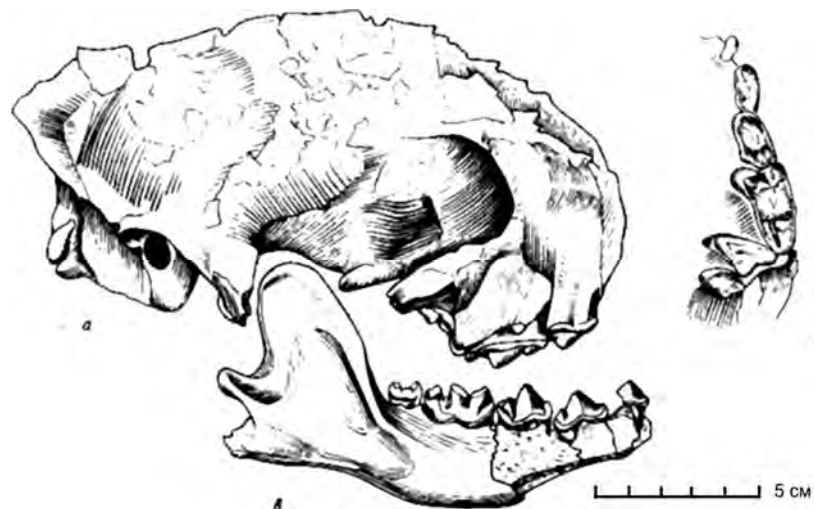


Рис. 23. *Ictitherium pannonicum*:

а - череп, вид сбоку (Новая Эметовка-2, ИЗАН, № 25-2946),
б - он же, левая верхнечелюстная кость, вид снизу, в - правая
нижнечелюстная кость, вид снаружи (Новая Эметовка-2,
ИЗАН, №25-2946-а)

одной особи. 2. Чобручи: ОГУ — изолированный M_1 без номера. 3. Черевично: ИЗАН, коллекция № 45 — неполная нижняя челюсть.

Диагноз. Тот же, что у подрода.

Описание. Иктитерий очень крупных размеров — предположительная кондиллобазальная длина черепа около 220 мм. Череп высокий — высота в области слуховых пузырей составляет не менее 44 % его основной длины. Судя по всему, оси лицевого и мозгового отделов черепа образуют значительно меньший угол, чем у *I. viverrinum* и других представителей типового рода, но сильная деформация экземпляра из Новой Эметовки не позволяет включить данный признак в подродовой диагноз. Задние края носовых костей заходят за уровень передних краев глазниц. Относительные размеры глазниц, по-видимому, такие же, как у *I. viverrinum*. Заглазничные отростки неизвестны. Височные линии короткие, круто изогнутые, сливаются, далеко не достигая уровня передних краев челюстных суставов. Стреловидный гребень длинный, высокий. Заглазничное сужение слабое, без выраженного пережима. Затылочный гребень хорошо развит и почти не уступает по размерам стреловидному. По внутреннему строению и относительным размерам слуховые пузыри не отличаются от таковых у представителей номинального подрода, но экотимпанальные камеры сильнее вздуты. Наружный слуховой проход с одной передней костной губой, имеющей форму изогнутой пластинки. Яремные отростки очень массивные в основании, их длина неизвестна. Засуставное сужение черепа хорошо выражено. Скуловые дуги относительно стройные и, вероятно, широкие. Костное небо очень широкое — его наибольшая ширина приблизительно на 52% превышает длину ряд P^2 - P^4 . Задненёбная вырезка достигает уровня

71

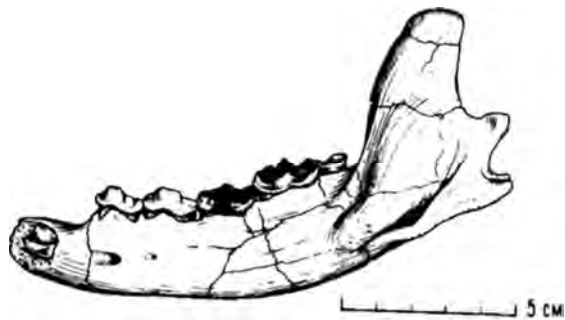


Рис. 24. *Ictitherium pannonicum*.
Левая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Черевичное, ИЗАН, № 45-3108)

последних коренных зубов. Молярный угол $57-63^\circ$. Верхние резцы не сохранились. Клыки очень мощные, в основании овальные. Предкоренные зубы с относительно низкими, удлиненными коронками, базальные образования умеренно развиты. P^1 однокорневой. P^2 и P^3 с хорошо выраженными метаконами. P^4 трехкорневой, его протокон небольшой, направлен косо вперед и незначительно выступает впереди парастилия, в основании имеет маленький срединный гребень. Эктопарастиль P^4 расположен снаружи от продольной оси лезвия зуба. M^1 заметно смещен вперед и внутрь по отношению к заднему краю плотоядного зуба. M^2 умеренно редуцирован, округло-треугольный.

Нижняя челюсть с мощным, слегка приподнятым восходящим отделом. Основание челюсти под P_3 прямое или слегка вогнутое, в связи с чем индекс формы тела челюсти имеет минимальные для представителей типового рода значения. Подбородочный бугорок с лабиальной стороны челюсти практически незаметен. Венечный отросток широкий, относительно короткий, наклонен назад, форма его верхнего края изменчива. Массетерная впадина большая, глубокая, ее передний край достигает уровня талонида M_1 или (у экземпляра из Черевичного) заднего края протокона этого зуба. В остальном нижняя челюсть, помимо более крупных размеров и четче выраженных базальных воротничков на щечных зубах, неотличима от таковой *I. viverrinum*. Указания [63] на отсутствие параконида P_4 и сильную редуциацию талонида M_1 в нижней челюсти № Ob/2652 из Полгарди не подтверждаются. Судя по опубликованным изображениям данного экземпляра этот зубец на P_4 достаточно хорошо развит, а длина талонида M_1 составляет не менее 30 % длины коронки зуба.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *I. pannonicum* указаны в табл. 2—5.

З а м е ч а н и я . При наличии достаточно полных краниологических остатков данный вид можно легко отличить как от представителей остальных подродов рода *Ictitherium*, так и от гиен трибы *Hyainotheriini*

по признакам, указанным в диагнозах соответствующих таксонов. Однако в случае определения фрагментарных материалов — челюстей и изолированных зубов — могут возникнуть некоторые трудности. Так, например, большая часть зубов *I. pannonicum* из-за совпадения размеров и сильного морфологического сходства в изолированном состоянии практически неотличима от зубов гиенотериев. Именно по этой причине М.Крецей [63] отнес часть материалов из Полгарди к роду *Palhyaena*, в который он включал ряд видов указанных гиен. Тем не менее, подобно большинству иктитериев, данный вид отличается от гиенотериев слабой редуциацией последних коренных зубов верхней и нижней челюстей, а также наличием на M_1 широкого и относительно длинного талонида, что отражается в соответствующих индексах. Кроме того, от большинства указанных гиен этот иктитерий отличается более мощным метаконом и относительно высоким энтоконом M_1 .

От *I. viverrinum* — наиболее крупного мэотического представителя номинативного подрода — данный вид отличается более крупными размерами, более широким костным небом (наибольшая ширина его превышает длину ряда P^2-P^4 на 52 %, по сравнению с 19-37 % у *I. viverrinum*), большей глубиной заднебной вырезки и более широкой массетерной впадины. Однако зубы указанных иктитериев различаются только размерами. При этом различия настолько велики, что М.Крецей [63] определил M^2 *I. pannonicum* из Полгарди как M^1 *I. cf. robustum*. Несмотря на малочисленность исследованных выборок, большая часть промеров зубов (особенно промеры длины) выходит за верхние пределы доверительных интервалов, рассчитанных для *I. viverrinum* с уровнем доверительной вероятности $p=0,95$ (см. табл. 4, 5), а отдельные промеры — даже при $p=0,999$. Это же можно сказать и о так называемых "индексах мощности" [73, 87] — произведениях длин коронок зубов на их ширину. Разницы средних статистически достоверны как для промеров, так и для "индексов мощности", тогда как по относительной ширине коронок зубов эти иктитерии практически не различаются.

Не исключено, что данному виду принадлежал также фрагмент черепа из Тараклии, отнесенный А.Н.Рябининым [30] к *I. "robustum"*. Судя по опубликованным промерам, этот иктитерий близок к *I. pannonicum* и превосходит по размерам зубов наиболее крупных представителей *I. viverrinum*. Но, к сожалению, автор знаком с экземпляром из Тараклии лишь по литературным данным, не позволяющим определить его точнее, чем *Ictitherium sp.*

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний сармат или мэотис Молдавии (Чобручи); мэотис Украины (Новая Эметовка, Черевичное); мэотис или ранний плиоцен Венгрии (Полгарди).

ПОДРОД *SINICTTHERIUM* KRETZOI, 1938

Типовой вид *Ictitherium sinense* Zdansky, 1924; поздний неоген Китая, Баодэ, местонахождение 49.

Диагноз. Ictitheriinae с кондилобазальной длиной черепа около 163 мм. Высота черепа в области слуховых пузырей приблизительно равна трети его основной длины. Засуставное сужение отсутствует. Наружный слуховой проход с двумя костными губами. Заднебная вырезка не достигает уровня последних коренных зубов. Наружный край паракона M^1 расположен позади метастилия P^4 на уровне продольной оси его лезвия.

Состав подрода. Подрод монотипный.

Сравнение. От остальных представителей типового рода подрод *Sinictitherium* отличают относительно низкий череп, отсутствие засуставного сужения черепа и примитивное расположение коренных зубов верхней челюсти (см. рис. 15). Кроме того, от подрода *Paraictitherium* данный таксон отличается наличием задней костной губы наружного слухового прохода и менее глубокой заднебной вырезкой.

Замечания. *I. sinense* был выделен М.Крецом [62] в род *Sinictitherium* на основании необычных для иктитериев формы и расположения верхних щечных зубов. Однако из-за слабой обоснованности предложенного выделения, а также в связи со значительным сходством данного вида с *I. viverrinum* и другими представителями типового рода, указанный таксон не был признан. Тем не менее, приведенное выше сравнение показывает, что *I. sinense* существенно отличается от всех известных представителей рода *Ictitherium* и имеется достаточно оснований для его выделения в отдельный таксон родовой группы. В то же время, насколько можно судить по опубликованным изображениям [99], строение слуховой области черепа этого иктитерия свидетельствует о его принадлежности к номинальному роду подсемейства. В связи с этим целесообразно рассматривать *Sinictitherium* не как самостоятельный род, а как один из подродов рода *Ictitherium*.

Распространение. Поздний миоцен — ?ранний плиоцен Китая и, возможно, ?мэотис Киргизии.

ICTITHERIUM (SINICTITHEIUM) SINENSE ZDANSKY, 1924

Ictitherium sinense: Zdansky, 1924, с.72, табл. 12, фиг. 1-2.

Голотип. Череп; Zdansky, 1924, Pal. Sin., Ser. C, vol. 2, fasc. 1, Taf. 14, Fig. 1-2; ПИУУ; местонахождение 49, Баодэ, Шаньси, КНР; поздний миоцен.

Диагноз. Тот же, что у подрода.

Замечания. Основные отличия *I. sinense* от *I. viverrinum* и остальных представителей номинативного подрода отражены в диагнозах подродов *Sinictitherium* и *Ictitherium*, а также в сравнении указанных таксонов. Однако эти иктитерии различаются еще рядом признаков, по разным причинам не включенных в подродовые диагнозы, но представляющих известный интерес. Так, стреловидный гребень у *I. sinense* развит

слабее, скуловая ширина черепа относительно меньше и наружные края верхних резцов располагаются не по прямой линии, а образуют хорошо выраженную дугу.

Таким образом, особенности морфологии черепа и зубного аппарата позволяют рассматривать *I. sinense* не только как наиболее примитивного представителя типового рода, но и как одного из наименее специализированных видов подсемейства.

Распространение. Поздний миоцен — ?ранний плиоцен Китая (местонахождение 49).

ICTITHERIUM (SINICTITHERIUM) CF. SINENSE

Материал и местонахождения. Орток; ПИН, коллекция № 1723 — лицевая часть черепа; сборы ПИН.

Описание и сравнение. Череп, судя по лицевой части, очень низкий. Профиль его лицевого отдела слегка вогнут на уровне середины носовых костей. Костное небо относительно уже и длиннее, чем у *I. sinense* из Баодэ, вероятно, в связи с тем, что череп принадлежал более молодой особи. Наружные края резцов расположены дугообразно. I^3 значительно превосходит по размерам I^2 . Клыки, P^4 и коренные зубы не сохранились. P^1 однокорневой. P^2 и P^3 отличаются от таковых *I. sinense* несколько меньшей шириной (в пределах изменчивости, наблюдаемой у представителей номинативного подрода) при одинаковых соотношениях длин коронок этих зубов.

Промеры и индексы экземпляра из Ортока указаны в табл. 4.

Замечания. Плохая сохранность описанного выше фрагмента черепа не позволяет определить киргизского иктитерия точнее, чем *I. cf. sinense*. Тем не менее на основании этой находки можно предположить, что распространение *I. sinense* не ограничивалось только поздним миоценом КНР. Вполне вероятно, что в неогеновых отложениях Киргизии, а также Восточного Казахстана и Монголии могут быть найдены новые, более достоверные остатки данного вида.

РОД PROTICTITHERIUM KRETZOI, 1938

Типовой вид *Herpestes crassus* Depéret, 1892; миоцен Франции, Ла-Грив-Сант-Албан.

Диагноз. Ictitheriinae с кондилобазальной длиной черепа до 130 мм. Задние края носовых костей заходят за уровень передних краев глазниц. Диаметр глазниц больше ширины черепа над клыками. Заглазничные отростки умеренно длинные, остроконечные. Заглазничное сужение не выражено. Слуховые пузыри вздуты равномерно, их поверхность не имеет впадины или борозды в месте расположения слухо-

вой перегородки. Яремные отростки, по-видимому, уплощенные и короткие. Молярный угол 40-80°. P¹ однокорневой. P⁴ с умеренно редуцированным четвертым корнем; его протокон небольшой, с хорошо выраженным срединным гребнем. Длина M² составляет 26-34 % длины P⁴. Гипоконид M₁ ниже энтоконида. M₂ однокорневой, его длина составляет около 42-47 % длины M₁. Конечности полустопоходящие, когти втяжные.

С о с т а в р о д а. Не установлен. В среднем сармате Северного Причерноморья СССР зарегистрирован только типовой вид — *P. crassum* (Depéret, 1892), известный из позднего миоцена Западной Европы, Малой Азии и, вероятно, Северной Африки. К данному роду, по-видимому, принадлежит также *P. cingulatum* Schmidt-Kittler, 1976 из позднего виנדобона Малой Азии и *P. gaillardi* (Major, 1903) из виנדобона Западной Европы и Малой Азии.

С р а в н е н и е. От остальных представителей подсемейства род *Protictitherium* отличают длинные носовые кости, задние края которых заходят за уровень передних краев глазниц [87]. Кроме того, данный род отличается:

от рода *Ictitherium* — более мелкими размерами, относительно большими глазницами, равномерным вздутием слуховых пузырей и отсутствием на их поверхности впадины в месте расположения слуховой перегородки, уплощенными яремными отростками, относительно меньшей редукцией четвертого корня на P⁴ и хорошо выраженным срединным гребнем на протоcone этого зуба, полустопоходящими конечностями и более выраженной ретракционной способностью когтей;

от рода *Thalassictis* — более мелкими размерами, относительно большими глазницами длинными и остроконечными заглазничными отростками, невыраженным заглазничным сужением черепа, меньшей редукцией четвертого корня на P⁴, меньшим молярным углом, относительно более длинным талонидом и низким гипоконидом M₁;

от рода *Plioviviprops* — относительно короткими заглазничными отростками, невыраженным заглазничным сужением черепа, равномерным вздутием слуховых пузырей и отсутствием на их поверхности борозды в месте расположения слуховой перегородки, узкими яремными отростками, однокорневыми P¹ и M₂, относительно меньшими размерами протокона P⁴ и наличием на нем срединного гребня, большей редукцией M² и M₂, прогрессивным уменьшением длины талонида и высоты метаконида M₁.

З а м е ч а н и я. Подобно большинству установленных М.Крецом таксонов, род *Protictitherium* не имел пригодного диагноза и в связи с этим до недавнего времени не признавался специалистами. Его представителей, известных преимущественно по фрагментарным и мало пригодным для диагностики остаткам, обычно относили к родам *Ictitherium* и *Progenetta*. Указанные родовые названия были использованы при описании таких видов, подвидов и форм, несомненно, принад-

лежащих к роду *Protictitherium*, как *I.tauricum* Borissiak, 1915; *I.chakvarense* Kadic et Kretzoi, 1930; *I.robustum* anatolicum Şenyürek, 1960; *I.arambourgi* и *I.prius* Ozansoy, 1965; *P.gaillardi* Major, 1903; *P.gaillardi* (form. A et B), *P.crassa* (form. A et B) и *P.crassa* Ilopisi Crusafont et Petter, 1969. По мере накопления сведений о строении зубов и костей конечностей этих хищников, свидетельствующих об их существенных отличиях от собственно иктитериев, большинство специалистов начало относить протиктитериев к роду *Progenetta*. Этому способствовало отсутствие диагноза данного таксона, позволявшее включать в его состав практически все древние виды иктитериев и других крупных виверровых, а также некоторых примитивных гиен, таких, как "*Progenetta*" *montadai*. Со временем сборность рода *Progenetta*, отмеченная еще Г.Симпсоном [89], стала совершенно очевидной и отдельные исследователи начали обращаться к системе М.Крецоя. Наиболее полно эта система была принята Н.Шмидтом-Киттлером [85], согласившимся с выделением рода *Miohyaena* в подсемейство настоящих гиен и дополнившим состав рода *Protictitherium* двумя новыми видами — *P.intermedium* и *P.cingulatum*. Однако, несмотря на несомненную необходимость выделения данного рода, в настоящее время трудно сказать, что представляют собой названные выше виды, подвиды и формы протиктитериев, а также чем они отличаются друг от друга. Большая их часть известна только по отдельным зубам и фрагментам челюстей, которые далеко не всегда определены даже до семейства. По-видимому, род *Protictitherium* во многом остается такой же сборной группой, какой в свое время являлся род *Progenetta*, и требует ревизии. Поскольку такую задачу невозможно выполнить на основании лишь литературных данных, приведенные выше диагноз рода и сравнение справедливы главным образом для типового вида. Однако даже в отношении *P.crassum* необходимо выяснить ряд крайне важных вопросов. Так, согласно общепринятому мнению, его автором считается Ш.Депере [49], тогда как последний, описывая *Herpestes crassus* из Ла-Грив-Сант-Албан, сопровождал видовое название указанием: Filhol, Arch. Mus. Lyon, t. III, pl. IV, fig. 10, 11 et t. IV, p. 135. К сожалению, отсутствие в нашем распоряжении работ Г.Филхола не позволяет пока разобраться в вопросах авторства, а также с полной уверенностью указать типовой экземпляр и дату установления вида.

В отношении *P.gaillardi* и *P.cingulatum* можно только отметить, что видовая самостоятельность этих хищников не вызывает сомнений, но их принадлежность к одному роду с *P.crassum* едва ли можно считать доказанной. В то же время *P.intermedium*, по нашему мнению, вообще не является иктитерием, а принадлежит к какому-то другому подсемейству виверровых. Что касается "*I.*"*chakvarense*", "*I.*"*arambourgi* и "*I.*"*prius*", то это, по всей вероятности, всего лишь младшие субъективные синонимы *P.crassum*.

Распространение. Средний — поздний миоцен (до среднего сармата включительно) Европы, Малой Азии и, вероятно, Северной Африки.

PROTICTITHERIUM CRASSUM (DEPÉRET, 1892)

Рис. 25.

Herpestes crassus: Depéret, 1892, с. 34, табл. 1, фиг. 14-17.

Ictitherium arambourgi: Ozansoi, 1965, с. 27, табл. 2, фиг. 2.

?*Ictitherium prius*: Ozansoi, 1965, с. 25.

Ictitherium robustum anatolicum: Şenyürek, 1960, с. 8, табл. 3-6, фиг. 5-19.

Ictitherium tauricum: Борисяк, 1915, с. 40, табл. 3, фиг. 3, 4; Pilgrim, 1931, с. 101.

Progenetta crassa: Viret, 1951, с. 83, табл. 3, фиг. 4, 5; Crusafont Pairo, Petter, 1969, с. 98, табл. 3, фиг. 1-13, табл. 4, фиг. 2, 5.

Progenetta taurica: Лунгу, 1978, с. 51, табл. 2, фиг. 1-5.

Protictitherium crassum: Schmidt-Kittler, 1976, с. 78, табл. 2, фиг. 2, 3; Ginsburg, Morales, Soria, 1981, с. 399, табл. 5, фиг. 1-3.

Лектотип. Фрагмент нижнечелюстной кости с P_4-M_1 ; Depéret, 1892, Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. Lyon, t. 5, p. 91, pl. 1, fig. 16; ?коллекция Лионского музея естественной истории; Ла-Грив-Сант-Албан, Франция; миоцен.

Материал и местонахождения. 1. Севастополь: ВСЕГЕИ, коллекция № 948 — лицевая часть черепа с неполной нижней челюстью, принадлежащие одной особи; материал описан А.А.Борисяком [4]. 2. Калфа: ТГПИ, коллекция № 1 — лицевая часть черепа и семь неполных нижнечелюстных костей, а также изолированные зубы и кости конечностей, принадлежащие не менее, чем четырем особям; материал описан А.Н.Лунгу [23]. 3. Молдавия¹: ИЗАН, коллекция № 40 — фрагменты лицевой части черепа и левый M_1 одной особи.

Диагноз. *Protictitherium* с кондилобазальной длиной черепа около 110-130 мм. Эктопарастиль P^4 расположен на передней поверхности парастилиа, практически на продольной оси лезвия зуба.

Описание. Большая часть найденных на территории СССР остатков *P. crassum* описана А.А.Борисяком [4] и А.Н.Лунгу [23]. Тем не менее, описание этого вида можно дополнить на основании данных Ш.Депере [49], М.Шеньюрэка [87] и Н.Шмидта-Киттлера [85], а также материалов из коллекций ИЗАН и ВСЕГЕИ.

P. crassum уступает по размерам мелким представителям рода *Ictitherium* — кондилобазальная длина его черепа, по-видимому, не пре-

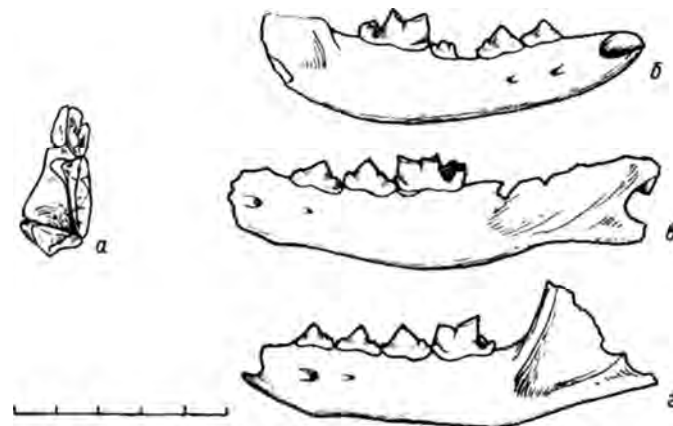


Рис. 25. *Protictitherium crassum*:
а - фрагмент левой верхнечелюстной кости, вид снизу (Молдавия, ?Калфа, ИЗАН, № 40-123); б-1 - нижнечелюстные кости, вид снаружи (Калфа, ТГПИ, номера неизвестны)

вышает 130 мм. Рostrальная часть черепа узкая и низкая, профиль лицевого отдела сильно вогнут на уровне середины носовых костей, лобный отдел высокий. Носовые кости длинные, их задние края заходят за уровень передних краев глазниц [87]. Заглазничные отростки длинные, остроконечные. Глазницы большие, их диаметр значительно превышает длину черепа над клыками. Слуховые пузыри вздуты равномерно, на их поверхности отсутствует перетяжка, указывающая место расположения слуховой перегородки. Строение наружного слухового прохода неизвестно. Яремные отростки, по-видимому, очень короткие, плоские. Засуставное сужение черепа хорошо выражено. Костное нёбо, узкое в передней части, резко расширяется за P^2 и его наибольшая ширина приблизительно на 30-40% превосходит длину ряда P^2-P^4 . Задненебная вырезка достигает уровня последних коренных зубов. Молярный угол 60-80°. Некоторые из перечисленных признаков могут быть характерны только для старых особей, поскольку на фрагменте черепа из Махмугази [85], вероятно, принадлежавшего молодому животному, молярный угол 40-50°, костное нёбо расширяется постепенно и его наибольшая ширина всего на 12 % превышает длину ряда P^2-P^4 . Иными словами, у данного вида наблюдаются такие же возрастные изменения черепа, как и у представителей рода *Ictitherium*.

Зубы верхней челюсти отличаются от таковых *I. viverrinum* практически только несколькими меньшими размерами. Метаконид на P^2 очень слабо развит. P^4 с небольшим, округлым протоконом, имеющим срединный гребень. Эктопарастиль P^4 располагается на продольной оси лезвия зуба, четвертый корень слабо редуцирован, его диаметр около 1 мм при длине 4-5 мм.

Форма нижней челюсти такая же, как у остальных иктитериев, но

¹ Согласно этикетке, материал собран Е.А.Гапоновым в Чобручах, но более вероятно, что он происходит из местонахождения Калфа.

среди материалов из Ла-Грив и Калфы встречаются экземпляры со скошенным симфизным отделом и подбородочным бугорком.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *P. crassum* указаны в табл. 2-5.

С р а в н е н и е . От остальных протиктитериев *P. crassum* отличается более крупными размерами P^4 и, по-видимому, расположением эктопарастилиа на продольной оси этого зуба. Вероятно, остальные представители рода уступают типовому виду степени редукции талонида M_1 , а также последних коренных зубов верхней и нижней челюстей. Более детальное сравнение из-за отсутствия материалов по *P. gaillardi* и *P. cingulatum* невозможно.

З а м е ч а н и я . Несмотря на широкое распространение *P. crassum*, данный вид известен лишь по малочисленным и фрагментарным остаткам. Только экземпляры из Турции [85,87] позволяют составить представление о строении черепа этого хищника и убедиться в его существенных отличиях от *I. viverrinum* и других представителей типового рода. Некоторые из обнаруженных отличий включены в приведенные выше родовую и видовую диагнозы.

Как и у большинства иктитериев, нижняя челюсть *P. crassum* мало пригодна для родовой диагностики. За исключением изредка встречающихся экземпляров со скошенным симфизным отделом она отличается от таковой *I. viverrinum* лишь более мелкими размерами тела челюсти и зубов. Это же можно сказать и о большинстве зубов верхней челюсти. Только P^4 можно отличать по более сильному развитию срединного гребня на протоcone и, главное, по смещению эктопарастилиа к продольной оси лезвия зуба (подобное расположение эктопарастилиа встречается у некоторых высокоспециализированных представителей семейства *Felidae*). В сочетании с узким роstralным отделом, большими глазницами и резким расширением костного неба на уровне P^3 строение верхнего плотоядного зуба позволяет уверенно диагностировать *P. crassum* по лицевой части черепа.

Кости конечностей не изучались. Тем не менее, судя по асимметрии вторых фаланг, а также по почти круглой и хорошо обособленной головке лучевой кости, ретрактильная способность когтей и подвижность передних лап у этого протиктитерия были сильнее выражены, чем у собственно иктитериев. Кроме того, наличие плантарного бугра на пяточной кости позволяет сделать вывод, что *P. crassum* был стопоходящим животным.

В отношении состава вида пока трудно сказать что-либо определенное. Разделение его на подвиды может стать возможным только при наличии серийных материалов. В связи с этим трудно признать выделенные М.Крусифонтом Пайро и Г.Петтер [48] две формы и подвид *P. crassum* *Popisi*, описанные по единичным остаткам. Более того, указанный подвид настолько мельче номинативного, что возникает сомнение в его принадлежности к типовому виду.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Средний сармат Северного Причерноморья (Севастополь, Калфа); поздний миоцен Западной Европы (Ла-Грив-Сант-Албан, Эппельсгейм, ?Чаквар, Кан-Льобатерес, ?Кан-Байона, Лос Вальес де Фуентидауна), Малой Азии (Элмадаг, Софча, Акчакёй, Махмутгази, Сарилар, Яссиёрен) и, вероятно, Северной Африки (Бени-Мелал).

ПОД *THALASSICTIS* NORDMANN, 1858

Т и п о в о й в и д *Thalassictis robusta* Nordmann, 1858; средний сармат Молдавии, Кишинёв.

Д и а г н о з . *Ictitheriinae* с кондилобазальной длиной черепа около 160 мм. Задние края носовых костей незначительно заходят за уровень передних краев глазниц. Вертикальный диаметр глазниц, по-видимому, меньше ширины черепа над клыками. Заглазничные отростки короткие, с закругленными концами. Заглазничное сужение хорошо выражено. Слуховые пузыри вздуты равномерно, их поверхность не имеет впадины или борозды в месте расположения слуховой перегородки. Яремные отростки маленькие, плоские, очень короткие. Молярный угол около 80-87°. P^1 однокорневой. P^4 со слабо редуцированным четвертым корнем; его протокон небольшой, с хорошо выраженным срединным гребнем. Длина M^2 составляет около 25-27 % длины P^4 . Гипоконид M_1 выше энтоконида. M_2 слабо редуцирован, изредка сохраняет второй корень. Конечности неизвестны.

С о с т а в рода. Род монотипный.

С р а в н е н и е . От остальных иктитериев род *Thalassictis* отличаются очень короткие, закругленные заглазничные отростки; близкий к прямому молярный угол; слабая редукция четвертого корня на P^4 ; очень низкий энтоконид M_1 . Кроме того, данный род отличается:

от рода *Ictitherium* — хорошо выраженным заглазничным сужением черепа, маленькими и уплощенными яремными отростками, равномерным вздутием слуховых пузырей и отсутствием на их поверхности пологой впадины в месте расположения слуховой перегородки, наличием хорошо развитого срединного гребня на протоcone P^4 , относительно большей высотой протоконида и меньшей длиной талонида M_1 , по-видимому, меньшей редукцией M_2 (см. рис. 14);

от рода *Protictitherium* — более крупными размерами, более короткими носовыми костями, относительно меньшими глазницами, хорошо выраженным заглазничным сужением черепа;

от рода *Plioiverrtops* — значительно более крупными размерами, более длинными носовыми костями, относительно меньшими глазницами, равномерным вздутием слуховых пузырей и отсутствием на их поверхности борозды в месте расположения слуховой перегородки, очень маленькими и узкими яремными отростками, однокорневым P^1 , отно-

сительно меньшими размерами протокона P^4 , большей редукцией M^2 , относительно меньшей длиной талонида M_1 .

З а м е ч а н и я . Некоторые вопросы синонимии рода *Thalassictis* уже рассматривались в замечаниях к роду *Ictitherium* и во избежание повторений здесь сокращены или опущены.

Thalassictis robusta — новый род и вид хищника из среднесарматских отложений Кишинёва, был описан А.Д.Нордманом в 1858 г. Однако указанные названия были впервые опубликованы еще в 1850 г. Ф.Жерве, хорошо знакомым с рукописью и материалами А.Д.Нордмана. Ф.Жерве считал *Thalassictis Nordmann MS* подродом рода *Mustela Linneus, 1758* и отнес к данному подроду не только *T.robusta* из Кишинёва, но и *Mustela incerta Lartet MS* из Сансана (использовав еще одно рукописное название, предложенное Э.Ларте). При этом он пренебрег указанием типового вида, в связи с чем таксон родовой группы формально не был установлен. Это впоследствии позволило Г.Пилгриму [77] назвать *Mustela incerta Gervais (ex Lartet)* генолектотипом рода *Thalassictis*. Причина избрания данного вида в качестве типового заключалась в том, что А.Годри [54] идентифицировал *T.robusta* из Кишинёва с *Ictitherium viverrinum Roth et Wagner, 1854* из Пикерми и объединил указанные виды под одним названием — *Ictitherium robustum (Gervais, ex Nordmann MS)*. Принадлежность этих хищников к одному роду до недавнего времени [23, 48] не вызывала сомнений и, таким образом, в составе рода *Thalassictis Gervais (ex Nordmann)* оставалась только *Mustela incerta*. Следовательно, избрание этого вида генолектотипом представляло собой попытку сохранения указанного родового названия в значении *Thalassictis Gervais (non Nordmann)*. Но вскоре Г.Пилгрим [78] изменил свои взгляды и отдал предпочтение названию *Progenetta Depéret, 1892*, которое прежде считал невалидным.

Необходимость в установлении рода *Progenetta* возникла у Ш.Депере [49] в связи с объединением *Thalassictis* и *Ictitherium*. В его коллекции имелись остатки хищника из тортона Ла-Грив-Сант-Албан, которого он, по-видимому, был первоначально склонен относить к роду *Thalassictis*. Но поскольку указанное родовое название было объявлено синонимом *Ictitherium*, Ш.Депере описал новый род *Progenetta* с типовым видом *Mustela incerta* и, в результате, объединил хищников из Ла-Грив и Сансана под одним названием — *Progenetta incerta (Gervais, ex Lartet)*. Однако в 1903 г. Ф.Майор установил ошибочность такой идентификации. Хищника из Сансана он отнес к роду *Cephalogale*, тогда как *Progenetta incerta sensu Depéret* из Ла-Грив оказалась виверрой, во многом сходной с представителями рода *Ictitherium*, и Ф.Майор переименовал ее в *P.certa*. Тем самым он фактически заново установил род *Progenetta*, в связи с чем несколько усложнилась номенклатура этого таксона. Пытаясь устранить возникшие сложности, М.Крепой [62] установил новый род *Miohyaena* с типовым видом *Progenetta certa Major, 1903*. Но появление младшего объективного синонима не упростило, а услож-

нило номенклатуру рода. Кроме того, М.Крепой дестабилизировал сложившуюся систему классификации иктитериев необоснованным перенесением этого рода в подсемейство настоящих гиен. Создавшееся неблагоприятное положение усугублялось отсутствием пригодного родового диагноза, что позволяло относить к *Progenetta* почти все древние виды иктитериев и обитавших совместно с ними мелких примитивных гиен. В результате род превратился в настолько сборную группу, что Г.Симпсон [89] был вынужден исключить его из своей классификации. Тем не менее, за последнюю четверть столетия название *Progenetta* и его синоним *Miohyaena* неоднократно появлялись в литературе, хотя ни диагноза рода, ни обоснованного мнения о его составе и систематической принадлежности никогда не существовало.

Приведенная выше краткая номенклатурная справка позволяет подойти к анализу отношений названия *Thalassictis* с *Ictitherium*, *Progenetta* и *Miohyaena*. Поскольку последнее название является младшим синонимом *Progenetta*, в его рассмотрении нет необходимости, а вопросы синонимии *Thalassictis* и *Ictitherium* уже достаточно подробно проанализированы в замечаниях к типовому роду. Возвращаясь к изложенному выше, можно лишь отметить, что А.Годри [54] ошибочно идентифицировал *T.robusta* из Кишинёва с *I.viverrinum* из Пикерми, а *Thalassictis Nordmann, 1858* представляет собой отдельный род подсемейства и не является синонимом *Ictitherium*. Все это позволяет ограничиться рассмотрением вопросов синонимии *Thalassictis* и *Progenetta*, а именно установлением отношений между видовыми названиями *T.robusta* и *P.certa*.

После ревизии рода *Progenetta* [85] и отнесения большей части его представителей к родам *Protictitherium* и *Miohyaena*, в составе данного таксона осталась только *P.certa Major, 1903*. Однако из-за фрагментарности имеющихся материалов и отсутствия сведений о строении черепа этого хищника все заключения о его систематической принадлежности могут носить лишь предположительный характер. Так, не исключено, что хищник из Ла-Грив может оказаться мелкой примитивной гиеной, близкой к "*Miohyaena*" *montadai* и, следовательно, оправдывается предложенное М.Крепой [62] перенесение рода *Progenetta (=Miohyaena)* в подсемейство *hyaeninae*. Возможно также, что *P.certa*, действительно, представляет самостоятельный род подсемейства иктитериев и справедливо мнение А.Н.Лунгу [23], считающего *Progenetta* и *Thalassictis* отдельными родами. Однако наиболее вероятно, что *P.certa* принадлежит к одному роду с *T.robusta* и, следовательно, название *Progenetta* представляет собой младший субъективный синоним *Thalassictis*. Более того, указанные видовые названия, по-видимому, также являются синонимами, что можно заключить исходя из следующих соображений. Так, не вызывает сомнений заключение А.Н.Лунгу о видовой идентичности *Ictitherium sarmaticum Pavlow, 1908* и *Thalassictis robusta Nordmann, 1858* — оно полностью подтверждается при сравнении типовых экземпляров указан-

ных видов, происходящих к тому же из одного местонахождения. В связи с этим особое значение приобретает указание М.В.Павловой [74] на то, что описанный Ш.Депере фрагмент верхней челюсти из Ла-Грив отличается от кишинёвского экземпляра лишь несколько большей длиной M^1 (в действительности же у хищника из Ла-Грив этот зуб короче и уже) при практически полном сходстве в строении, размерах и расположении остальных зубов. Насколько можно судить по опубликованным изображениям [49, 66, 67, 94] и слепкам материалов из Кишинёва, не менее сходны и нижние плотоядные зубы *P.certa* и *T.robusta*, отличающиеся при этом от M_1 остальных иктитериев высоким протоконидом и слабым развитием энтокониды. Иными словами, с точки зрения морфологических особенностей зубного аппарата, указанные виды практически идентичны. Кроме того, для идентификации хищников из Кишинёва и Ла-Грив не является препятствием, что остатки *P.certa* были найдены в отложениях, относимых к тортону (или, по континентальной шкале, — валлезию) Франции, а остатки *T.robusta* происходят из среднесарматских отложений Молдавии. Вопросы корреляции указанных отложений рассматривались многими исследователями [8, 23, 43, 44, 46, 82 и др.], и мнение о том, что западноевропейский тортон включает часть восточноевропейского сармата уже давно не вызывает сомнений. Даже невзирая на отсутствие в стратиграфических работах последних лет современных данных о возрасте кишинёвского местонахождения, можно заключить, что фауна позвоночных Кишинёва в любом случае не намного моложе фауны Ла-Грив (биозоны MN 9 и MN 8 соответственно). Можно даже предположить, что различия в составах указанных фаун связаны не с различиями в их геологическом возрасте, а с факторами палеозоогеографического характера.

Таким образом, нет серьезных оснований для сохранения видового статуса за хищником из Ла-Грив и до окончательного выяснения его систематического положения предлагается рассматривать *P.certa* как младший синоним *T.robusta*, соответственно считая синонимами родовые названия *Progenetta* и *Thalassictis*. Это, по-видимому, более целесообразно, чем рассмотрение происходящих из близких по возрасту фаун и морфологически неотличимых друг от друга хищников в качестве двух отдельных видов, каждый из которых является типом номинального рода. В вопросе авторства на родовое название *Thalassictis* и видовое название *T.robusta* предпочтение следует отдать А.Д.Нордману, поскольку признание основанного на заимствованных материалах авторства Ф.Жерве, по изложенным выше причинам, допускает слишком много разночтений и не позволяет стабилизировать номенклатуру рода.

Во многом сходными соображениями руководствовался Б.Куртен [67], обосновывая предложение восстановить род *Thalassictis*. К сожалению, его заключения базировались лишь на сравнении плотоядных зубов иктитериев из Кишинёва и Пикерми, без учета особенностей строения черепа. В результате синонимами *Thalassictis* были объявлены не

только названия *Progenetta* и *Miohyaena*, но и *Palhyaena*. Это действие повлекло за собой включение в состав рода *Thalassictis* нескольких видов гиенотериев, что автоматически превратило данный таксон в сборную группу. Более того, Н.Солоуниас и Г.Бомон [91] отнесли к талассиктисам на правах подрода даже гиен рода *Lucyaena*. В то же время описанные М.В.Павловой [74] остатки иктитерия из Кишинёва дают достаточно полное представление о строении черепа *T.robusta* и позволяют убедиться в принадлежности этого хищника к семейству виверровых, несмотря на сильное сходство его зубов с таковыми гиен.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний сармат Молдавии и, вероятно, валлезий Франции.

THALASSICTIS ROBUSTA NORDMANN, 1858

Рис.26

Thalassictis robusta : Gervais, 1850, с.120; Nordmann, 1858, с.151, табл. 5, фиг. 1-8, 10; Kurtén, 1982, с.1010, рис. 1, 3.

Ictitherium robustum : Kurtén, 1954, с.4, рис. 1-7.

Ictitherium sarmaticum : Pavlow, 1908, с.29, табл. 1, фиг. 1; табл. 2, фиг. 1; Pilgrim, 1931, с.100.

Progenetta incerta : Depéret, 1892, с.34, табл. 1, фиг. 18, 19.

Progenetta certa : Viret, 1951, с.79.

Лектотип. Левая нижнечелюстная кость; Nordmann, 1858, *Palaeont. Südrusslands*, Taf. 5, Fig. 7-a, b; ГИГУ, экземпляр Н.Г.М. № 2296; Кишинёв, Молдавская ССР; средний сармат; рис. 26, e.

М а т е р и а л и **м е с т о н а х о ж д е н и я**. Кишинёв: слепки нижнечелюстных костей Н.Г.М. № 2296 (лектотип) и Н.Г.М. № 2296-а из коллекции ГИГУ; материал описан А.Д. Нордманом [72] и Б. Куртеном [66]; ОГУ, № 2971, неполный череп, описанный М.В. Павловой [74]; ИЗФМ, фрагмент нижнечелюстной кости без номера.

Д и а г н о з. Тот же, что у рода.

О п и с а н и е. Иктитерий средних размеров, кондилобазальная длина черепа, по-видимому, достигает 160 мм. Носовые кости не сохранились. Относительные размеры глазниц такие же, как у представителей рода *Ictitherium*. Заглазничные отростки короткие, с закругленными концами. Височные линии короткие, круто изогнутые, сливаются, не достигая уровня передних краев челюстных суставов, и переходят в длинный, относительно высокий стреловидный гребень. Заглазничное сужение хорошо выражено. Затылочный гребень почти не уступает в размерах стреловидному. Слуховые пузыри двухкамерные: барабанная кость образует передненаружную часть слухового пузыря, а энтоимпанальная — задневнутреннюю; пузыри вздуты равномерно, их поверхность не имеет борозды или впадины в месте расположения слуховой перегородки. Наружный слуховой проход окружен двумя корот-

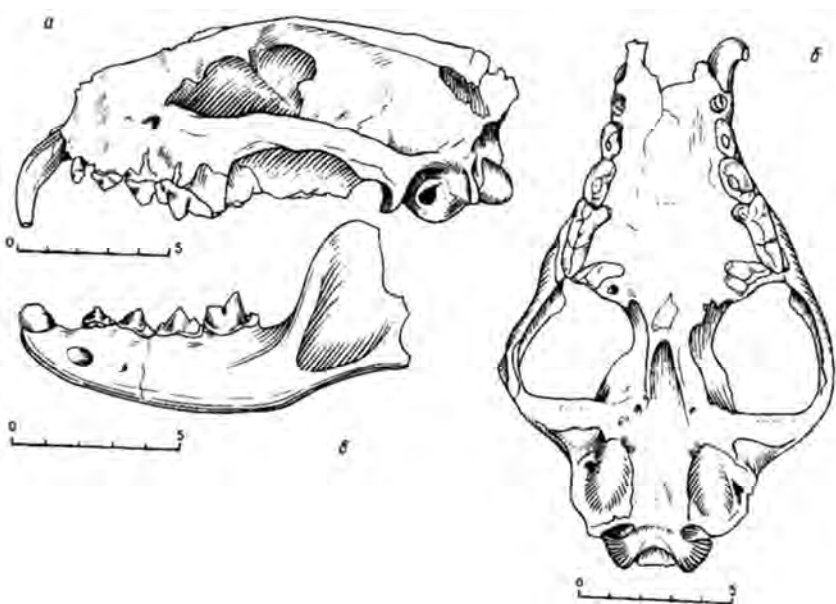


Рис. 26. *Thalassictis robusta*:

а - череп, вид сбоку (по М.В.Павловой [74], Кишинёв, ОГУ, № 2971),
 б - он же, вид снизу, в - левая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Кишинёв, ГИГУ,
 Н.Г.М. № 2296-а, лектотип)

кими сросшимися костными губами, передняя представляет собой изогнутую костную пластинку, задняя — бугристое вздутие. Яремные отростки очень маленькие, плоские. Засуставное сужение черепа слабо выражено. Скуловые дуги стройные, но относительно широкие. Задне-нёбная вырезка почти достигает уровня последних коренных зубов. Костное нёбо очень широкое, его наибольшая ширина приблизительно на 50 % превышает длину ряда P^2 - P^4 . Молярный угол около 93 - 95° . Резцы неизвестны. Клыки длинные, тонкие, слабо уплощенные в основании. Предкоренные зубы с узкими и низкими коронками, базальные воротнички развиты слабо. P^1 однокорневой. Четвертый корень P^4 длинный и хорошо заметен снаружи даже без вскрытия альвеолы, его размеры $12 \times 2,5$ мм. Протокон P^4 небольшой, с хорошо развитым срединным гребнем, направлен косо вперед, у экземпляра из Кишинёва не выступает впереди парастилия. Эктопарастиль P^4 расположен на передне-наружном краю парастилия, M^1 слегка смещен вперед и внутрь по отношению к заднему краю метастилия P^4 . M^2 сильно редуцирован, треугольный.

Нижняя челюсть массивная, с мощной, слабо приподнятой ветвью. Тело челюсти относительно высокое, с выпуклым под P^3 основанием, подбородочный бугорок снаружи незаметен. Венечный отросток широкий и короткий. Массетерная впадина большая, глубокая, ее передний

край достигает уровня M^2 . Подбородочных отверстий два, переднее значительно больше заднего. Резцы неизвестны. Клыки изогнутые, в основании заметно уплощенные. P_1 однокорневой. P_2 - P_4 с узкими и низкими коронками, расположены косо, кулисообразно, но встречаются патологические отклонения. M_1 с относительно коротким, но широким талонидом; протоконид на нестертых зубах заметно выше параконида; метаконид слабо редуцирован, его вершина достигает двух третей высоты протоконида; гипоконид выше энтоконид. M_2 с одним-двумя корнями, судя по размерам альвеол, редуцирован незначительно. Поверхность эмали зубов верхней и нижней челюстей покрыта мелкими морщинами.

Не исключено, что полая кость, отнесенная А.Д.Нордманом [72] к *T.robusta*, действительно принадлежала этому виду; длина кости около 100 мм, наибольший диаметр около 20 мм.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *T.robusta* указаны в табл. 2-5.

Распространение. Средний сармат Молдавии (Кишинёв) и, вероятно, валлезий Франции (Ла-Грив-Сант-Албан).

РОД *PLIOVIVERROPS* KRETZOI, 1938

Типовой вид *Viverra orbigny* Gaudry et Lartet, 1856; ранний плиоцен Греции, Пикерми.

Диагноз. Ictitheriinae с кондилобазальной длиной черепа около 99-121 мм. Задние края носовых костей не достигают уровня передних краев глазниц. Диаметр глазниц больше ширины черепа над клыками. Заглазничные отростки очень длинные, узкие и почти соприкасаются со скуловыми отростками. Заглазничное сужение хорошо выражено. Слуховые пузыри сильнее вздуты в передней части, по их поверхности в месте расположения слуховой перегородки проходит неглубокая борозда. Яремные отростки большие, очень широкие, плоские и полностью охватывают заднюю часть слуховых пузырей. Молярный угол 35 - 60° . P^1 двухкорневой. P^4 с широким, не имеющим срединного гребня протоконом; количество корней неизвестно. Длина M^2 составляет 47-50 % длины P^4 . Гипоконид M_1 ниже энтоконид. M_2 двухкорневой, его длина составляет около 70 % длины M_1 . Конечности полу-стоподоходные; когти, вероятно, частично втяжные.

Состав рода. Род включает три подрода: *Plioviverrops* Kretzoi, 1938 из позднего миоцена (туролия) Западной Европы; *Mesoviverrops* Beaumont et Mein, 1973 из среднего миоцена (позднего виндобона) Западной Европы и *Protoviverrops* Beaumont et Mein, 1973 из раннего миоцена (позднего бурдигала) Западной Европы.

С р а в н е н и е. От остальных иктитериев род *Plioviverrops* отличаются короткие носовые кости; очень длинные заглазничные отростки;

наличие борозды на поверхности слуховых пузырей в месте расположения слуховой перегородки; очень широкие яремные отростки; двухкорневой P¹; слабая редукция M², M₂ и протокона P⁴; прогрессивное увеличение длины талонида M₁, а также высоты метаконида и энтокониды этого зуба. Кроме того, данный род отливаётся:

от рода *Ictitherium* — мелкими размерами, относительно большими глазами, хорошо выраженным заглазничным сужением черепа, двухкорневым M₂, полустопоходящими конечностями;

от рода *Protictitherium* — хорошо выраженным заглазничным сужением черепа, неравномерным вздутием слуховых пузырей, отсутствием срединного гребня на протоcone P⁴, двухкорневым M₂;

от рода *Thalassictis* — мелкими размерами, относительно большими глазами, неравномерным вздутием слуховых пузырей, отсутствием срединного гребня на протоcone P⁴, относительно низким гипоконидом M₁.

З а м е ч а н и я . В связи с тем, что остатки плививерропсов известны только из Западной Европы, представители этого рода в настоящей работе не рассматриваются. Тем не менее, на основании имеющихся литературных данных следует высказать некоторые соображения о систематическом положении этого таксона. Прежде всего не вызывает сомнения его родовой статус, так долго не признававшийся специалистами. Более того, плививерропсы настолько хорошо отличаются от остальных иктитериев, что можно усомниться в их принадлежности к исследуемому подсемейству. Так, *P. orbignyi* — первый из известных видов рода, первоначально был описан как новый представитель рода *Viverra* и лишь позднее был отнесен А.Годри [54] к роду *Ictitherium*. Впоследствии данный вид вместе с другими иктитериями был перенесен Г.Пилгримом [77] в семейство гиеновых. Указанный исследователь фактически обосновал родовую специфичность "*I.*" *orbignyi*, но так и не решился предложить для него новое родовое название. Вскоре это было сделано М.Крецом [62], который не только отделил род *Plioviverrops* от рода *Ictitherium*, но и вернул его в семейство виверровых. Однако М.Крецом не обосновал своих действий и даже не указал, к какому из подсемейств виверровых следует относить этот новый таксон. В результате род *Plioviverrops* долгое время не признавался специалистами. Но "*I.*" *orbignyi* настолько сильно отличался от собственно иктитериев, что Г.К.Меладзе [24] предпринял новую попытку его выделения в отдельный род подсемейства иктитериев, используя с этой целью неоднократно преокупированное название *Wagneria*. И наконец, род *Plioviverrops* был признан Г.Бомоном и П.Мейном [45], вернувшими его, хотя и со значительной долей сомнения, в семейство гиеновых. Названные специалисты предложили разделение данного рода на подроды и: делали вывод, что специализация зубного аппарата у плививерропсов, в отличие от остальных иктитериев, происходила в направлении приспособления к питанию беспозвоночными. При этом Г.Бомон и П.Мейн,

основываясь на морфологии зубов, считают *Herpestes antiquus* предковой формой для рода *Plioviverrops*. Но хотя опубликованная ими схема преобразования зубов от *H. antiquus* до *P. guerini* выглядит весьма убедительной, с таким филогенетическим заключением трудно согласиться. Так, у *H. antiquus*, как и у остальных представителей подсемейства *Herpestinae*, передняя слуховая камера вздута значительно слабее задней, тогда как у плививерропсов наблюдается обратное соотношение размеров слуховых камер, какое, по-видимому, должно было быть и у их предков. Если же выводы Г.Бомона и П.Мейна верны, то не исключено, что плививерропсы представляют собой какую-то самостоятельную ветвь виверровых, поскольку происхождение остальных иктитериев от *Herpestinae* едва ли вероятно. Однако сказать что-либо определенное о систематической принадлежности рода *Plioviverrops*, не исследовав черепа хотя бы нескольких его представителей, невозможно. Например, судя по опубликованным изображениям [54], слуховые области черепа у *P. orbignyi* и представителей подсемейства *Paradoxurinae* настолько сходны, что не исключается принадлежность плививерропсов к указанному таксону. Однако до окончательного выяснения этого вопроса целесообразно рассматривать род *Plioviverrops* в составе подсемейства *Ictitheriinae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Ранний — поздний миоцен Западной Европы.

СЕМЕЙСТВО *HYAENIDAE* GRAY, 1869

Т и п о в о й р о д *Hyaena* Brisson, 1762; современность Азии.

Д и а г н о з . *Feloidea* средних размеров. Алисфеноидный канал обычно отсутствует. Наружная часть слуховых пузырей образована только барабанной костью; энтоимпанальная камера полностью скрыта в полости яремного отростка; слуховая перегородка снаружи сквозь слуховое отверстие не видна. Наружный слуховой проход обычно окружен двумя костными губами, в различной степени сросшимися друг с другом и значительно удлинёнными у прогрессивных форм; иногда имеется только передняя губа. Зубная формула I 3/3, C 1/1, P 3-4/3-4, M 0-2/1-2.

Поверхность эмали зубов морщинистая. Конечности пальцеходящие, когти втяжные. Половая кость отсутствует.

С о с т а в с е м е й с т в а . Включает два подсемейства: *Hyaeninae* Mivart, 1882 (настоящие гиены) и, возможно, *Protelinae* Mivart, 1882 (земляные волки).

З а м е ч а н и я . Достаточно обоснованного взгляда на состав семейства гиеновых в настоящее время не существует. Согласно классификации Г.Симпсона [89], фактически являющейся общепринятой, данный таксон разделяется на три подсемейства и, следовательно, после

возвращения иктиериев к виверровым в его составе остаются только *Hyaeninae* и *Protelinae*. Однако, несмотря на то, что вопрос о систематической принадлежности последнего подсемейства не дискутировался уже несколько десятилетий, его едва ли можно считать выясненным. Значительное сходство *Proteles cristatus* с виверрами по ряду важных в таксономическом отношении особенностей морфологии существенно влияет на убедительность доказательств принадлежности этого хищника к семейству гиеновых. Вместе с тем, против его объединения с виверровыми имеются достаточно серьезные возражения. Заслуживает внимания и точка зрения Р.Лидеккера [52], относящего земляного волка к отдельному семейству *Protelidae*. По-видимому, она не получила широкого признания лишь потому, что два указанных выше взгляда на систематическое положение этого хищника слишком сильно укоренились, и третий, компромиссный вариант, не был воспринят специалистами. Кроме того, с позиций систематиков-неонтологов выделение всего лишь одного вида в новое семейство хищников было нецелесообразным.

Как бы не решился в дальнейшем вопрос о составе семейства *Hyaenidae*, необходимость ревизии подсемейства настоящих гиен давно назрела. Следует отметить, что общепринятого мнения о составе этого таксона никогда не существовало. До настоящего времени имеются разногласия по такому, казалось бы, простому вопросу: к одному или к двум родам следует относить три современных вида гиен. Тем более нет обоснованного мнения о количестве вымерших родов данного подсемейства, пережившего свой расцвет в позднем миоцене и плиоцене. В связи с этим предлагаемое выделение в трибу *Hyaenotheriini* группы примитивных гиен, ранее ошибочно считавшихся иктиериями, предполагает рассмотрение остальных *Hyaeninae* в составе номинативной трибы. В то же время не вызывает сомнений, что многочисленные древние представители последней не являются однородной группой, а образуют ряд группировок, также заслуживающих выделения в отдельные трибы. В частности, уже сейчас имеются убедительные доказательства дифилитического происхождения крупных гиен [59], и разделению подсемейства препятствуют лишь недостаточная изученность его вымерших представителей, а также отсутствие критериев родовой и видовой диагностики.

По указанным причинам здесь не приводится диагноз подсемейства *Hyaeninae* и в очень краткой форме дается его сравнение. Для выполнения такой работы необходима ревизия семейства гиеновых в полном объеме, что не входит в задачи и превышает возможности настоящего исследования.

Распространение. Средний миоцен — поздний плейстоцен Европы; ?средний миоцен — современность Азии; поздний миоцен — современность Африки; ?ранний плейстоцен Северной Америки.

Типовой род *Hyaenotherium* Semenov, gen. n.; поздний миоцен — ?ранний плиоцен Евразии.

Диагноз. *Hyaeninae* мелких размеров, с низким, удлинненным черепом. Слуховые пузыри вздуты незначительно. Наружный слуховой проход короткий. Яремные отростки небольшие, их концы далеко не достигают уровня нижних краев слуховых пузырей. Алисфеноидный канал изредка встречается, непарный. Зубная формула I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 2/2. Предкоренные зубы с низкими, относительно узкими коронками. P³ не увеличен, его паракон маленький и располагается на лингвальной поверхности коронки. Протокон P⁴ хорошо развит. M² сильно редуцирован, изредка выпадает при жизни. Тело нижней челюсти низкое, стройное, симфизный отдел обычно сильно скошен. Нижние предкоренные зубы расположены косо, кулисообразно. M₁ с метаконадом и относительно большим трехзубцовым талонидом. Задние конечности не укорочены, пятипалые.

Состав трибы. Триба включает три рода: *Hyaenotherium* Semenov, gen.n., *Hyaenictitherium* Kretzoi, 1938 и *Miohyaenotherium* Semenov, gen.n.

Сравнение. От остальных мелких позднемиоценовых — среднеплиоценовых представителей подсемейства *Hyaeninae* гиенотериев отличаются менее вздутые слуховые пузыри; более короткие яремные отростки; очень короткий наружный слуховой проход, костные губы которого либо вообще не срастаются друг с другом, либо срастаются только в основании, либо имеется лишь передняя губа; относительно узкие коронки предкоренных зубов; наличие M² (данный признак не позволяет отличать их только от "*Miohyaena*" *montadai* и *Palinhyaena* *reperta*); необычайно стройное для гиен тело нижней челюсти с относительно слабым симфизным отделом и в большинстве случаев сильно скошенным подбородком; более слабая редукция M₂ и талонида M₁. Кроме того, гиенотерии отличаются:

от рода *Lusyaena* — косым, кулисообразным расположением щечных зубов нижней челюсти и трехзубцовым талонидом M₁;

от рода *Hyaenictis* — слабой редукцией протокона P⁴;

от рода *Palhyaena*, к которому ранее ошибочно относили некоторых представителей данной трибы, — наличием P¹, относительно меньшими размерами P³ при большей редукции его параконида и расположении последнего не на продольной оси зуба, а на лингвальной поверхности коронки, а также смещением M¹ вперед и внутрь по отношению к заднему краю P⁴ (см. рис. 32);

от рода *Palinhyaena* — менее вздутыми слуховыми пузырями и неукороченным лицевым отделом черепа.

Замечания. Многие из перечисленных выше морфологических особенностей наблюдаются не только у гиенотериев. Так, узкий удли-

ненный череп имеют гиены рода *Lusyaena*, наличие M^2 характерно для "*M.*" *montadai* и *P.reperta*; относительно длинный талонид M^2 , вероятно, имелся у *Palhyaena*; M_2 , только более редуцированный, встречается у представителей нескольких родов настоящих гиен. Однако, в отличие от указанных хищников, гиенотерии лишены таких признаков специализации к питанию падалью, как повышение массивности коронок предкоренных зубов в сочетании с увеличением высоты черепа, развитием клыкообразных I^3 , упрочением симфизного отдела нижней челюсти и увеличением высоты ее тела. Как отмечалось выше, по строению черепа и зубного аппарата гиенотерии во многом сходны с иктитериями. Но если сходство черепов этих хищников лишь поверхностное, то строение их зубов часто совпадает даже в мелких деталях. Именно сходство в строении зубов являлось причиной того, что представителей данной трибы долгое время не только считали иктитериями, но даже относили к типовому роду подсемейства *Ictitheriinae*.

Таким образом, триба *hyaenotheriini* объединяет гиен, обитавших в гиппарионовых фаунах Евразии, которые сохранили ряд примитивных и в целом не характерных для *hyaeninae* морфологических особенностей, таких, как мелкие размеры, низкий и узкий череп, общую с виверровыми зубную формулу, узкие коронки предкоренных зубов, относительно длинный талонид M_1 и стройную, со сравнительно слабым симфизным отделом нижнюю челюсть. Основной эволюционной тенденцией гиенотериев, несомненно, являлась специализация к активной охоте, а не к питанию падалью. Подобная специализация наблюдается и у некоторых других древних гиеновых, например, у представителей рода *Chasmaporthetes*. Однако, в отличие от гиенотериев, указанные гиены стали охотниками, достигнув более высокого эволюционного уровня — они уже лишились последних коренных зубов и метаконида на M_1 , приобрели характерные для некрофагов предкоренные зубы с относительно широкими и высокими коронками, а также массивную, с очень мощным симфизным отделом нижнюю челюсть.

Специалисты, пытавшиеся отделить гиенотериев от представителей рода *Ictitherium*, применяли для этой группы гиен родовые названия *Lepthyaena*, *Palhyaena* и *Thalassictis*, которые в настоящей работе отвергаются по следующим причинам.

Название *Lepthyaena* было предложено Р.Лидеккером [69] для описанного им же *Ictitherium sivalense* из сиваликских отложений Пакистана. До настоящего времени этот вид известен только по фрагментарным, почти недиагностичным остаткам и трудно сказать что-либо определенное о его морфологических особенностях, систематическом положении и родственных связях. Судя по мощному, слабо скошенному симфизному отделу нижней челюсти, очень сильному развитию подбородочного бугорка и относительно массивным коронкам зубов, этого хищника, несмотря на наличие M^2 , едва ли можно относить к гиенотериям. Кроме того, данный род не получил признания и название

Lepthyaena более 50 лет употреблялось только в качестве младшего синонима *Ictitherium*, что позволяет рассматривать его как *nomen oblitum*.

Как отмечалось ранее [35], употребление названия *Palhyaena* для обозначения группы гиенообразных иктитериев было вызвано ошибочной идентификацией А.Горди [54] гиенотерия из Пикерми с мелкой гиеной из Кюкюрона и отнесением этих хищников к роду *Ictitherium*. Более подробно данный вопрос рассматривается в замечаниях к роду *hyaenotherium*. Здесь необходимо только отметить, что применение этого названия к гиенотериям невалидно, поскольку *Palhyaena hippariopum* из Кюкюрона принадлежит к отдельному роду подсемейства настоящих гиен и с представителями исследуемой трибы не имеет ничего общего, кроме мелких размеров.

Названием *Thalassictis* Б.Куртен [67], а также Н.Солоуниас и Г.Бомон [91] заменили употреблявшиеся ранее родовые названия *Palhyaena* и *hyaenictitherium*, считая последние его младшими субъективными синонимами. Действительно, род *Thalassictis* был описан раньше, чем указанные таксоны. Однако типом этого рода является *T.robusta* Nordmann, 1858, т.е. вид, принадлежащий к семейству виверровых и всего лишь сходный с представителями исследуемой группы гиеновых строением плотоядных зубов и значительной редукцией последних коренных зубов верхней челюсти. Следовательно, применение к гиенотериям названия *Thalassictis*, а также его младших синонимов *Progenetta* и *Miohyaena* невалидно.

Разумеется, в состав трибы *hyaenotheriini* включены далеко не все виды гиен, отождествлявшиеся в свое время с иктитериями. Помимо "*Ictitherium*" *sivalense*, о котором говорилось выше, к ним относится еще один представитель фауны Сивалик — "*Palhyaena*" *indica* Pilgrim, 1910. Известные в настоящее время материалы [76, 78] не позволяют установить родовую принадлежность этого хищника или хотя бы убедиться в его видовой самостоятельности. В то же время не исключено, что указанное название является старшим синонимом "*I.*" *hyaenoides* Zdansky, 1924, и если данное предположение подтвердится, то в трибе гиенотериев неизбежны некоторые номенклатурные изменения. Трудно сказать что-либо определенное и о систематической принадлежности африканских "иктитериев" — "*I.*" *namaquense* (Stromer, 1931), "*I.*" *preforfex* (Hendey, 1978) и "*I.*" *arkesilae* Esu et Kotsakis, 1980. Эти мелкие гиены могут оказаться гиенотериями, что, однако, сомнительно, особенно в отношении первого и последнего из перечисленных видов. Судя по опубликованным данным [23, 48], к гиенотериям морфологически близок "*I.*" *montadai* Villalta et Crusafont Pairó, 1943, обитавший в виндобоне — валлези Испании и в среднем сармате Молдавии. Однако, несмотря на мелкие размеры и наличие M^2 , указанный вид, несомненно, принадлежит к номинативной трибе подсемейства, о чем свидетельствуют относительная массивность его предкоренных зубов и строение симфизного отдела нижней челюсти. Отсутствие необходимых сведений о

строении слуховой области черепа пока не позволяет сделать обоснованное заключение о родовой принадлежности этой гиены. Можно только отметить необычайно архаичный облик ее черепа и нижней челюсти, но по исследованным автором материалам невозможно установить, является ли она примитивным представителем рода *Lycyaena* Hensel, 1862 или требует выделения в отдельный таксон родовой группы. По этой причине, а также для того, чтобы подчеркнуть, что данный вид не имеет ничего общего ни с гиенотериями, ни, тем более, с иктитериями, в настоящей работе его название приводится в сочетании с родовым названием "*Miohyaena*", хотя последнее, как отмечалось выше, представляет собой младший синоним *Thalassictis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний миоцен — ?средний плиоцен Евразии и, возможно, Африки.

РОД *HYAENOTHERIUM* SEMENOV GEN.N.¹

Типовой вид *Hyaenotherium magnum* Semenov, sp.n.; мэотис Украины, ?ранний плиоцен Ирана.

Д и а г н о з . *Hyaenotheriini* с кондилобазальной длиной черепа 160-200 мм. Слуховые пузыри вздуты очень слабо, в задней части уплощены. Задняя костная губа наружного слухового прохода хорошо развита и отделена от передней узкой щелью. Яремные отростки тупые, очень короткие. Крючки на крыловидных костях отсутствуют. M^2 с тремя, реже — двумя корнями. Основание нижней челюсти под P_3 прямое или вогнутое, подбородочный бугорок хорошо выражен. Гипоконид M_1 выше или равен по высоте энтокониду.

С о с т а в р о д а . Род включает два вида: *H. magnum* Semenov, sp. n. из мэотиса Украины и ?раннего плиоцена Ирана, а также *H. wongii* (Zdansky, 1924) из позднего миоцена Китая и Турции.

С р а в н е н и е . От остальных представителей трибы типовой род отличают слабее вздутые и уплощенные в задней части слуховые пузыри (рис. 27). Кроме того, данный таксон отличается:

от рода *Hyaenictitherium* — несросшимися костными губами наружного слухового прохода, более короткими и тупыми яремными отростками, отсутствием крючков на крыловидных костях (см. рис. 27) и наличием (в большинстве случаев) трехкорневого M^2 ;

от рода *Miohyaenotherium* — наличием хорошо развитой задней костной губы наружного слухового прохода, формой тела нижней челюсти и относительно более высоким гипоконидом M_1 (см. рис. 27, *z*, *d*).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний миоцен — ?ранний плиоцен Евразии.

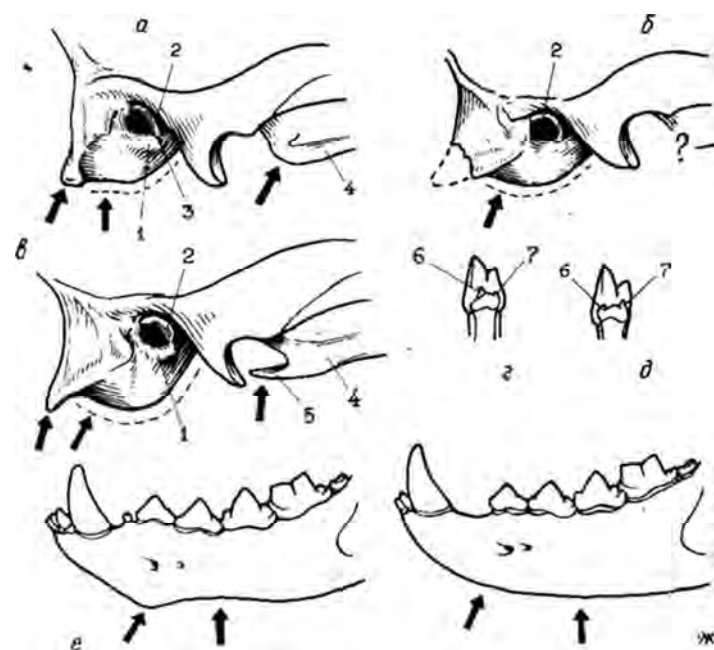


Рис. 27. Некоторые родовые различия гиенотериев. Строение слуховой области черепа и крыловидной кости: *a* - *Hyaenotherium*, *б* - *Miohyaenotherium*, *в* - *Hyaenictitherium*. Соотношение высот гипоконида и энтокониды M_1 ; *z* - *Hyaenotherium* и *Hyaenictitherium*, *d* - *Miohyaenotherium*. Форма тела нижней челюсти: *e* - *Hyaenotherium* и *Hyaenictitherium*, *ж* - *Miohyaenotherium*; *1* - задняя костная губа, *2* - передняя костная губа, *з* - щель, разделяющая губы наружного слухового прохода, *4* - крыловидная кость, *5* - крючок, *6* - гипоконид, *7* - энтоконид. Остальные объяснения в тексте

HYAENOTHERIUM MAGNUM SEMENOV, SP.N.¹

Рис. 28-31

Palyhaena hipparionum : ?Kittl, 1887, с. 333, табл. 15, фиг. 3, табл. 18, фиг. 1-7.

Ictitherium hipparionum : ?Mequenem, 1925, с. 22, табл. 9, фиг. 3; Семенов, 1975, с. 34, рис. 1, 2.

Ictitherium cf. hipparionum : Габашвили, 1973, с. 11, табл. 4, фиг. 1-6, табл. 5, фиг. 1-6.

Ictitherium (Palyhaena) hipparionum : Schmidt-Kittler, 1976, с.82, рис. 85.

Г о л о т и п . ИЗАН, № 45-4252; череп; Черевичное, Беляевский р-н Одесской обл., УССР; конец мэотиса; рис. 28, *a*, 29.

¹ От греческого *hyaena* — гиена и *therion* — зверь.

¹ От латинского *magnum* — большой, крупный.

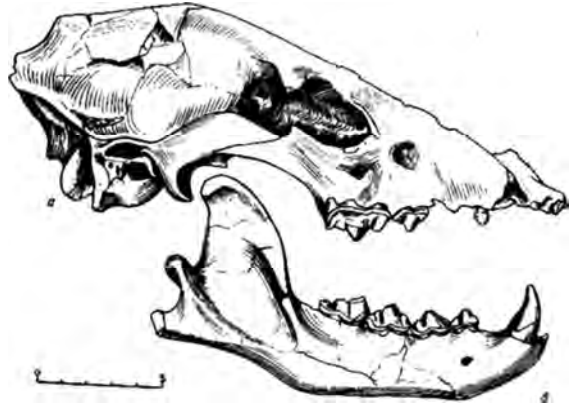


Рис. 28. *Nyaeotherium magnum*:
a - череп, вид сбоку (Черевичное, ИЗ АН, № 454252, голотип), *б* - правая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Черевичное, ИЗАН, № 45-3369)

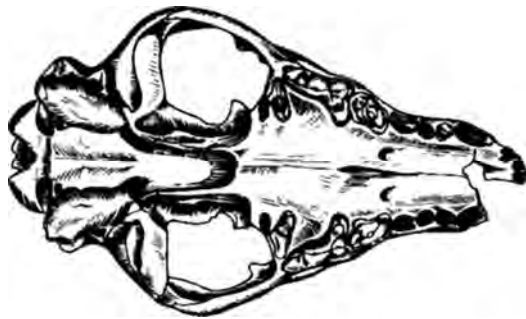


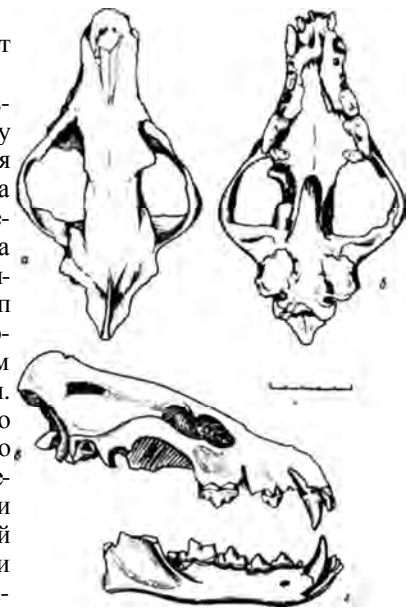
Рис. 29. *Nyaeotherium magnum*.
 Череп, вид снизу (Черевичное, ИЗАН, № 45-4252, голотип)

Материал и местонахождения. 1. Черевичное: ИЗАН, коллекция № 45 — три черепа (включая голотип), два лицевых отдела черепа, восемь нижнечелюстных костей различной сохранности, а также изолированные зубы и другие остатки, принадлежавшие не менее чем шести особям; материал частично описан автором [32]. 2. Марага: ГМГ, коллекция № 148 - верхнечелюстная кость и три фрагмента нижних челюстей двух или трех особей; материал описан Е.Г.Габашвили [7].

Диагноз. *Nyaeotherium* с кондиллобазальной длиной черепа около 180-200 мм. Скуловая ширина больше длины костного неба и составляет около 63-64 % основной длины черепа. Наибольшая ширина костного неба на 19-31 % превосходит длину ряда P²-P⁴. Наружные края верхних резцов у взрослых особей расположены на прямой линии.

Ширина I³ на 23-47 % превышает ширину I². Молярный угол 66-80°.

Описание. Гиенотерий близкий по размерам к современному красному волку. Кондиллобазальная длина черепа, вероятно, достигала 200 мм, но у молодой особи из Черевичного (№ 45-4255) и у экземпляра из Марага (№ 148-263) она, по-видимому, не превышала 180 мм. Череп низкий, его высота в области слуховых пузырей составляет немногим более одной трети основной длины. Височные линии длинные, полого изогнутые, сливаются приблизительно на уровне слуховых отверстий. Стреловидный гребень хорошо развит и значительно смещен назад. Затылочный гребень развит слабо. Носовые кости длинные, их задние края далеко заходят за уровень передних краев глазниц. Профиль лицевого отдела черепа на уровне середины носовых костей слегка вогнут. Глазницы умеренные.



Подглазничные отверстия маленькие, овальные. Заглазничные отростки относительно короткие, широкие. Заглазничное сужение черепа практически не выражено. Скуловые дуги мощные, широкие — скуловая ширина превышает длину костного неба и составляет около 63-64 % основной длины черепа. Лицевой отдел черепа заметно укорочен — расстояние от prosthion до линии, соединяющей задние концы плотоядных зубов, несколько уступает расстоянию от этой линии до foramen magnum. Мозговая коробка небольшая, слабо вздутая, в верхней части постепенно сужается и переходит в стреловидный гребень. Мастоидные отростки небольшие, вздутые. Засуставное сужение черепа хорошо выражено. Алисфеноидный канал отсутствует. Слуховые пузыри умеренных размеров, вздуты слабо, в задней части заметно уплощены. Вся наружная поверхность слухового пузыря образована только барабанной костью, слуховая перегородка располагается в основании наружной части пузыря, не выходя к его поверхности. Наружный слуховой проход короткий, окружен двумя костными губами. Передняя губа имеет вид изогнутой пластинки, задняя представляет собой весьма мощную бугристую складку ба-

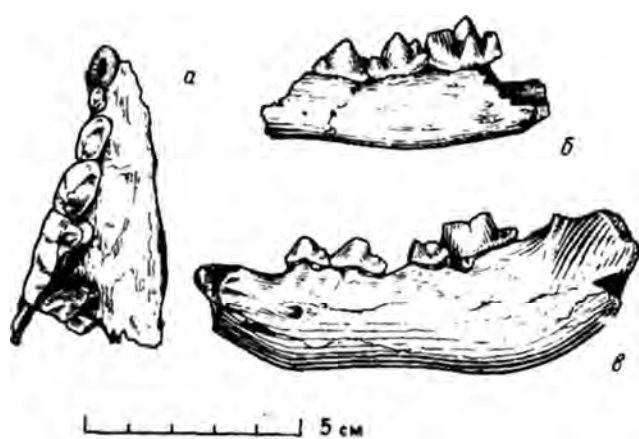


Рис. 31. *Nyuanotherium magnum*:

а - правая верхнечелюстная кость, вид снизу (Марага, ГМГ, № 148-236), *б* - правая нижнечелюстная кость, вид изнутри (Марага, ГМГ, № 148-254), *в* - левая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Марага, ГМГ, № 148-291)

рабанной кости. Губы обычно разделяет узкая глубокая щель, однако у голотила с левой стороны черепа они срослись в основании (но не так сильно, как у представителей рода *Nyuanoctitherium*). Яремные отростки очень короткие, тупые. Яремные отверстия круглые. Крыловидные кости не имеют крючков. Положение задненебной вырезки изменчиво. Так, у голотипа ее передний край не достигает уровня последних коренных зубов, у двух других экземпляров находится на указанном уровне, а у молодой особи № 45-4255 почти достигает уровня задних краев плотоядных зубов. Костное небо резко расширяется за P^2 , вследствие чего P^3 располагается в ряду косо. Наибольшая ширина костного неба превышает длину ряда P^2 - P^4 на 19-26 %, а у экземпляра № 45-3102 даже на 31 %. Передние края коронок верхних резцов у молодой особи (№ 45-4255) располагаются дугообразно, а на черепахе, принадлежавших более старым животным, — почти на прямой линии. I^3 значительно превосходит по размерам I^2 . Клыки мощные, слегка изогнутые, в основании овальные. P^1 маленький, однокорневой, расположен почти вплотную к клыку или отделен от него небольшой диастемой. Промежуток между P^1 и P^2 несколько больший, но не превышает 4 мм. P^2 с относительно низкой, овальной коронок; его паракон развит слабо, метакон несколько сильнее; первый располагается на лингвальной поверхности коронки, задний — на продольной ее оси. P^3 отличается от предыдущего зуба большими размерами и несколько более сильным развитием дополнительных зубцов. P^4 крупный, трехкорневой, с округлым, направленным косо вперед протоконом, обычно не выступающим впереди парастилиа. Срединный гребень на протоконе P^4 развит очень слабо, но,

как правило, хорошо заметен. Эктопарастилиа маленький, находится на передненаружной поверхности парастилиа. M^1 относительно большой, треугольный, расположен у задне внутренней поверхности метастилиа P^4 . M^2 округлый, относительно слабо редуцирован, обычно трехкорневой, но изредка корни протокона и метакона срастаются, образуя сдвоенный корень. Базальные воротнички на щечных зубах хорошо выражены с лингвальной стороны коронок и значительно хуже — с лабиальной. Молярный угол $66-80^\circ$.

Нижняя челюсть весьма мощная, но в то же время необычайно легкая и стройная для гиен. Тело челюсти низкое у молодых и более высокое у старых особей. Симфизный отдел челюсти сильно скошен, подбородочный бугорок хорошо выражен. Основание челюсти под P_3 слегка вогнуто или прямое. Подбородочных отверстий обычно два, реже одно большое. Ветвь челюсти приподнята незначительно (челюстной угол $34-38^\circ$), у молодых животных она относительно узкая, у взрослых — сильно расширяется. При этом значительно изменяется положение переднего края массивной впадины, который у первых почти достигает уровня тригонида M_1 , а у вторых отступает за уровень M_2 , хотя площадь впадины и ее глубина в онтогенезе увеличиваются. Одновременно венечный отросток из узкого и почти прямого превращается в широкий и изогнутый. Сочленовный отросток сильно скошен внутрь по отношению к плоскости венечного отростка. Угловой отросток мощный, слегка изогнутый. Резцы постепенно увеличиваются в размерах от I_1 к I_3 , последний имеет хорошо развитую внутреннюю лопасть. Нижние клыки по размерам и форме сечения близки к верхним, но сильнее изогнуты. Щечные зубы располагаются косо, кулисообразно, без промежутков (за исключением аберрантного экземпляра № 45-3078, у которого предкоренные зубы расположены вдоль оси челюсти и разделены промежутками). P_1 маленький, однокорневой, отделен от клыка диастемой в 3-7 мм. P_2 с относительно низкой, продолговатой коронок; его параконид развит очень слабо или отсутствует, вершина протокониды заметно смещена к переднему краю коронки, метаконид маленький, оба дополнительных зубца располагаются на продольной оси зуба; базальный воротничок сглаженный, значительно лучше выражен на лингвальной поверхности коронки, в задней ее части образует подобие талонида. P_3 отличается от предыдущего зуба лишь более крупными размерами и расположением вершины протокониды на уровне середины коронки. В свою очередь P_4 , помимо более крупных размеров, отличается от P_3 сильным развитием паракониды, более мощным метаконидом, а также степенью развития базального воротничка, хорошо выраженного по всему периметру коронки и образующего в задней ее части довольно крупный, но не имеющий зубцов талонид. M_1 с удлинненным тригонидом и относительно длинным, но узким трехзубцовым талонидом; протоконид слегка выше паракониды, метаконид слабо редуцирован; базальный воротничок хорошо развит, особенно

Таблица 6. Промеры (мм) и индексы (%)

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenotherium				
		Черевичное				Марага n=1
		n	Lim	M	±m	
1	Абсолютная длина	2	221-228	224,50	-	-
2	Кондилобазальная длина	3	190-198	194,33	-	-
3	Основная длина	3	181-187	185,00	-	-
4	Длина костного неба	5	791-105	98,80	2,54	-
5	Длина лицевой части	5	83-94	89,40	1,89	-
6	Длина мозговой части	3	102-103	102,33	-	-
7	Длина слухового пузыря	2	16,0-20,0	18,00	-	-
8	Длина ряда P ¹ -M ²	7	69-76	71,71	0,94	-
9	Длина ряда P ¹ -P ⁴	9	55-61	58,22	0,68	50
10	Длина ряда M ¹ -M ²	7	14,0-17,0	15,14	0,46	15,0
11	Ширина над клыками	5	39-42	40,40	0,68	-
12	Межглазничная ширина	3	34-38	35,67	-	-
13	Наибольшая ширина лба	3	251-258	55,33	-	-
14	Скуловая ширина	3	115-119	117,33	-	-
15	Заглазничная ширина	3	331-35	33,33	-	-
16	Ширина мозговой коробки	3	254-58	56,67	-	-
17	Мастоидная ширина	2	66,0	66,00	-	-
18	Ширина костного неба у P ¹	5	231-236	34,00	1,05	-
19	Наибольшая ширина костного неба	5	68-74	71,20	1,02	62
20	Диаметр глазницы	3	25-28	26,33	-	-
21	Высота в области слуховых пузырей	3	65-66	65,33	-	-
22	Молярный угол, градусы	9	66-80	73,00	1,67	-
23	5 : 6	3	86,3-92,2	89,27	-	-
24	7 : 17	2	45,4-48,5	46,95	-	-
25	14 : 3	3	63,1-63,6	63,40	-	-
26	19 : 9	5	119-131	123,20	2,33	123
27	21 : 3	3	34,8-36,5	35,53	-	-

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenictitherium hyaenoides orlovi				
		Калмакпай				n
		Lim	M	±m		
1	Абсолютная длина	-	-	-	-	-
2	Кондилобазальная длина	1	-	192,0	-	-
3	Основная длина	1	-	182,0	-	-
4	Длина костного неба	4	296-113	102,65	3,71	-
5	Длина лицевой части	-	-	-	-	-
6	Длина мозговой части	-	-	-	-	-
7	Длина слухового пузыря	-	-	-	-	-
8	Длина ряда P ¹ -M ²	10	68-76	73,00	1,04	-
9	Длина ряда P ¹ -P ⁴	18	54-63	59,11	0,70	-
10	Длина ряда M ¹ -M ²	6	14,0-17,0	16,08	0,58	-
11	Ширина над клыками	5	38-45	41,00	1,48	-
12	Межглазничная ширина	3	37-242	39,33	-	-
13	Наибольшая ширина лба	2	253-258	55,50	-	-
14	Скуловая ширина	2	2100-112	106,00	-	-
15	Заглазничная ширина	3	32-236	33,67	-	-

черепов гиенотериев

magnum	Черевичное, Марага * [71, 85]				Hyaenotherium wongü Баодэ* [79, 99] n=2	Hyaenictitherium hyaenoides Баодэ* [79, 99] n=2
	n	Lim	M	±m		
3	190-198	194,33	-	-	152-174	177-208
3	181-187	185,00	-	-	-	-
5	291-105	98,80	2,54	-	-	-
5	83-94	89,40	1,89	-	-	-
3	102-103	102,33	-	-	-	-
2	16-20	18,00	-	-	-	-
8	62-76	70,50	1,46	-	-	-
10	50-61	57,40	1,02	-	-	-
8	14,0-17,0	15,12	0,40	-	-	-
5	39-42	40,40	0,68	-	-	-
3	34-38	35,67	-	-	-	-
3	251-258	55,33	-	-	-	-
3	115-119	117,33	-	-	272-120	296-146
3	231-35	33,33	-	-	-	-
3	254-58	56,67	-	-	-	-
2	66,0	66,00	-	-	-	-
5	231-236	34,00	-	-	-	-
6	62-74	69,67	1,74	-	-	-
3	25-28	26,33	-	-	-	-
3	65-66	65,33	-	-	-	-
12	66-80	73,08	1,48	-	45-65	70-82
3	86,3-92,2	89,27	-	-	91,3-94,0	85,2-96,1
2	45,4-48,5	46,95	-	-	-	43,9-50,0
3	63,1-63,6	63,40	-	-	47,4-68,9	54,2-70,1
6	119-131	123,17	1,90	-	104-118	114-134
3	34,8-36,5	35,53	-	-	33,1-35,3	-

Hyaenictitherium venator							
Новоелизаветовка n=2	Павлодар n=1	Таракия n=1	Пэун * [70], Новоелизаветовка, Павлодар, Таракия, Тудорово				
n	Lim	M	±m	n	Lim	M	±m
235	-	-	-	1	-	235,0	-
2180-208	-	-	-	2	2180-2228	205,33	-
173-198	-	-	-	2	173-198	185,50	-
115	-	-	-	1	-	115,0	-
95-107	-	-	-	2	95-107	101,00	-
86-102	-	-	-	2	86-102	94,00	-
32-37	-	-	-	2	32-37	34,50	-
69	82	68	4	4	68-82	72,75	3,20
60-68	64	61	8	8	60-68	62,50	0,91
-	-	-	-	1	-	15,5	-
36-46	-	-	-	2	36-46	41,0	-
44	-	-	-	1	-	44,0	-
66	-	-	-	1	-	66,0	-
96-126	-	-	-	2	96-126	111,00	-
35-41	-	-	-	2	35-41	38,00	-

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenictitherium hyaenoides orlovi			
		Калмакпай			
		n	Lim	M	±m
16	Ширина мозговой коробки	1	—	58,0	—
17	Мастоидная ширина	1	—	62,0	—
18	Ширина костного неба у P ¹	7	727-40	33,57	1,73
19	Наибольшая ширина костного неба	7	65-75	69,29	1,19
20	Диаметр глазницы	3	29-30	29,33	—
21	Высота в области слуховых пузырей	1	—	76,7	—
22	Молярный угол, градусы	14	68-80	73,34	0,89
23	5 : 6	1	—	90,1	—
24	7 : 17	1	—	58,1	—
25	14 : 3	1	—	61,5	—
26	19 : 9	7	110-123	114,57	1,84
27	21 : 3	1	—	36,8	—

Таблица 7. Промеры (мм) и индексы (%)

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenotherium magnum						
		Черевичное				Марга		
		n	Lim	M	±m	n	Lim	M
1	Основная длина	2	132-168	150,00	—	—	—	
2	Длина ряда P ₁ -M ₁	4	71-80	75,50	1,94	1	69,0	
3	Длина ряда P ₂ -M ₁	8	60-68	63,38	1,00	1	60,0	
4	Высота тела под P ₁	7	23,0-27,0	25,00	0,52	2	25,0-28,0	26,50
5	Высота тела под P ₂ -P ₄	7	18,0-23,5	21,00	0,72	3	17,0-23,5	20,67
6	Высота тела под M ₁	6	23,5-30,0	26,75	1,09	2	22,5-23,5	23,00
7	Высота ветви	3	55-64	60,67	2,85	—	—	
8	5 : 4	6	77,0-90,0	85,00	1,79	2	84,0-86,0	85,00

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenictitherium venator					
		Белка n=2	Новая Эме- товка-2 n=3	Таракия n=4	Тудо- рово n=1	Новоелиза- вка, Новая Эме Тудо	
		n	Lim	M	±m	n	Lim
1	Основная длина	—	—	—	—	1	—
2	Длина ряда P ₁ -M ₁	—	78	81-84	—	6	77-84
3	Длина ряда P ₂ -M ₁	70	69-70	70-72	—	9	67-75
4	Высота тела под P ₂	28,0-29,0	28,0-30,0	26,0-30,5	—	14	26,0-31,5
5	Высота тела под P ₃ -P ₄	23,0	25,0-32,0	722,0-27,0	—	14	21,0-32,0
6	Высота тела под M ₁	32,0	39,0	35,0	30,0	9	29,0-39,0
7	Высота ветви	—	—	—	—	1	—
8	5 : 4	79,4-82,2	83,4	84,7-88,6	—	11	79,4-89,4

Hyaenictitherium venator							
Новоелизаветовка n=2	Павлодар n=1	Тара- кия n=1	Пэун* [70], Новоелизаветовка, Павлодар, Таракия, Тудорова				
			n	Lim	M	±m	
64	—	—	1	—	64,0	—	
62-75	—	—	2	62-75	68,50	—	
30-39	—	—	3	30-74,5	38,00	—	
71-79	—	79	4	71-84	78,25	2,69	
35	730	—	3	730-35	32,33	—	
76	—	—	1	—	76,0	—	
75-84	77-84	—	8	75-84	78,12	1,70	
105-110	—	—	2	105-110	107,75	—	
49,3-51,6	—	—	2	49,3-51,6	50,45	—	
54,9-63,6	—	—	2	54,9-63,6	59,25	—	
116-125	—	129	4	116-138	127,00	4,56	
38,4	—	—	1	—	38,4	—	

нижних челюстей гиеотериев

Hyaenictitherium hyaenoides orlovi				Hyaenictitherium venator				
Калмакпай				Новоели- заветов- ка n=1	Павлодар			
n	Lim	M	±m	n	Lim	M	±m	
4	135-160	149,00	5,18	—	1	—	170,0	
10	73-82	77,00	0,86	77	—	—	—	
16	63-72	66,94	0,54	67	2	68-75	71,50	
19	18,0-31,0	26,00	3,48	22,0	5	26,0-31,5	28,30	0,94
19	16,0-27,0	23,34	0,82	17,5	7	21,0-28,0	23,86	0,91
15	21,0-0,35	29,57	1,03	24,0	6	29,0-35,0	31,33	0,99
2	62-76	69,00	—	—	1	—	73,0	
12	78,3-94,4	88,81	1,18	79,6	4	84,7-89,4	87,30	1,12

Miohyaenotherium bessarabicum							
товка, Павлодар, Бел- товка-2, Таракия, рово		Белка n=1	Удабно n=2	Чимишлия* [88], Белка, Удабно			
M	±m	n	Lim	M	±m	n	Lim
170,0	—	—	—	—	—	—	—
80,67	1,08	—	—	—	—	—	—
70,33	0,80	67	766	2	766-67	66,50	—
28,68	0,45	28	21,0-24,0	3	21,0-28,0	24,33	—
24,64	0,79	29	22,0-24,0	3	22,0-29,0	25,00	—
32,67	1,09	735	30,0-31,5	3	30,0-735,0	32,17	—
73,0	—	—	—	—	—	—	—
84,77	1,04	103	100-105	4	100-105	102,00	1,22

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenotheriini gen.						
		Гребеники			Чобручи	Новоукраинка		
		<i>n</i>	Lim	<i>M</i>	<i>n=2</i>	<i>n</i>	Lim	<i>M</i>
1	Основная длина	—	—	—	—	—	—	—
2	Длина ряда $P_1 - M_2$	1	—	75,0	???	—	—	—
3	Длина ряда $P_2 - M_1$	3	63-67	—	64-65	—	—	—
4	Высота тела под P_2	3	25,0-29,0	—	27,0-27,5	2	23,0-27,0	25,00
5	Высота тела под $P_3 - P_4$	4	22,0-26,0	—	24,0-24,5	3	22,0-24,0	23,00
6	Высота тела под M_1	4	28,0-32,0	—	29,0	2	30,0	30,00
7	Высота ветви	—	—	—	—	—	—	—
8	5 : 4	3	80,7-86,3	—	88,9-89,1	2	66,7-68,4	67,55

на передней половине коронки; гипоконид выше или равен по высоте энтокониду. M_2 сильно редуцирован, однокорневой.

Имеющиеся остатки посткраниального скелета позволяют заключить, что у этого хищника были относительно длинные, очень стройные пятипалые конечности с короткими невтяжными когтями.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *H. magnum* указаны в табл. 6-9.

С р а в н е н и е . От *H. wongii* данный вид отличается более крупными размерами, относительно большими значениями скуловой ширины черепа и ширины костного неба, расположением верхних резцов у взрослых особей на прямой линии, значительным увеличением I^3 и большей величиной молярного угла. Размеры зубов у этих хищников перекрываются в широких пределах, но имеющиеся небольшие серии позволяют установить, что у *H. magnum* верхние резцы, клыки и нижние плотоядные зубы несколько крупнее (см. табл. 8, 9). Не исключено, что последние коренные зубы в верхней и нижней челюстях у типового вида сильнее редуцированы, чем у *H. wongii*. Однако недостаточное количество материалов и применение О.Зданским [99] иного способа измерения длин коронок M^1 и M^2 (см. рис. 6, в, з) не позволяют это утверждать.

З а м е ч а н и я . Отсутствие сведений о строении слуховой области черепа гиенотерия из Мараги и отсутствие даже промеров зубов в большей части описаний этого хищника [61, 71] оставляют некоторые сомнения в его принадлежности к типовому виду. Фактически по литературным данным иранские материалы невозможно диагностировать точнее, чем *Hyaenotheriini* gen. Тем не менее, судя по имеющимся остаткам и опубликованным изображениям [71, 85], большая величина молярного угла (66-79°), широкие и относительно короткие заглазничные отростки лобных костей, а также трехкорневой M^2 и относительно широкое костное небо у экземпляра № 148-263 позволяют с

большой долей уверенности отнести этого гиенотерия к *H. magnum*.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Конец эоценоиса Украины (Черевичное); ?эоценоис — ранний плиоцен Ирана (Марага, верхний и, возможно, нижний костеносные горизонты).

HYAENOTHERIUM WONGII (ZDANSKY, 1924)

Ictitherium wongii: Zdansky, 1924, с.73, табл. 14, фиг. 3-6; табл. 15, фиг. 1-4; табл. 16, фиг. 1, 2; Zdansky, 1927, с.20; Глеубердина, 1987, с. 49, табл. 1, фиг. б, в.

Ictitherium (Palhyaena) hipparionum vallesicum: Schmidt-Kittler, 1976, с.81, рис. 86.

Л е к т о т и п . Череп с нижней челюстью; Zdansky, 1924, Pal. Sin., Ser. C, vol. 2, fasc. 1, Taf. 15, Fig. 1-4; ПИУУ, экземпляр № 14; местонахождение 109, Баодэ, Шаньси, КНР; поздний миоцен [93].

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и я . Бота-Мойнак: ИЗК, коллекция "Бм" — правая верхнечелюстная кость № 757/77-Бм; материал описан П.А.Глеубердиной¹; сборы ИЗК.

Д и а г н о з . *Hyaenotherium* с кондилобазальной длиной черепа около 152-174 мм. Скуловая ширина меньше длины костного неба и составляет около 48-55 % основной длины черепа. Наибольшая ширина костного неба на 4-18 % превосходит длину ряда $P^2 - P^4$. Наружные края резцов у взрослых особей расположены дугообразно. Ширина I^3 на 25-28 % превышает ширину I^2 . Молярный угол 40-65°.

О п и с а н и е . Верхнечелюстная кость из Бота-Мойнака имеет типичное для представителей рода строение. При этом относительно небольшая величина молярного угла (не более 60°) свидетельствует о ее принадлежности к *H. wongii*. Составить подробное описание вида по столь скудным остаткам невозможно. Однако достаточно полное представление о его морфологии можно получить из литературных источников [85, 99, 100]. В то же время, составление на основе последних нового, соответствующего требованиям предлагаемой ревизии, описания вида без переописания типовой серии нецелесообразно. Здесь следует только отметить, что опубликованные материалы подтверждают как приведенные в диагнозе рода *Hyaenotherium* признаки, так и рассматриваемые ниже отличия *H. wongii* от типового вида.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *H. wongii* указаны в табл. 6—9.

С р а в н е н и е . От *H. magnum* данный вид отличается более мелкими размерами, меньшими значениями скуловой ширины черепа и ширины костного неба, дугообразным расположением верхних резцов

¹ Глеубердина П.А., Байшашов Б.У. Новое захоронение гиппарионовой Фауны в Тянь-Шане // Мезозойская и кайнозойская фауна и флора Центрального Казахстана, Южного Алтая и Северного Тянь-Шаня. — Алма-Ата: Наука, 1987. — С. 45-68. — (Материалы по истории фауны и флоры Казахстана; Т.9).

Таблица 8. Промеры (мм) и индексы (%)

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenotherium				
		Черевичное				Марага
		n	Lim	M	±m	
1	Ширина I ²	5	3,7-5,1	4,68	0,16	-
2	Ширина I ³	6	5,3-6,9	6,23	0,22	-
3	2:1	4	12,3-14,7	135,75	4,96	-
4	Длина C ⁵	6	11,0-12,0	11,55	0,16	-
5	Ширина C ⁵	6	7,8-8,2	8,00	0,06	-
6	5x4	6	88,0-97,6	92,42	1,68	-
7	Длина P ¹	3	5,5-6,3	5,80	-	4,9
8	Ширина P ¹	2	4,5-5,5	5,00	-	4,6
9	Длина P ²	5	12,4-13,5	12,86	0,22	12,2
10	Ширина P ²	5	6,4-7,0	6,64	0,11	6,0
11	10x9	5	79,4-90,4	85,42	2,36	73,2
12	Длина P ³	9	15,6-19,0	17,21	0,36	15,0
13	Ширина P ³	9	9,0-10,6	9,81	0,19	8,3
14	13:12	9	53,7-62,5	57,10	0,91	55,3
15	13x12	9	140,4-201,4	196,26	6,34	124,5
16	Длина P ⁴	10	25,0-28,4	26,42	0,43	23,7
17	Ширина P ⁴	11	13,6-16,6	14,87	0,32	12,5
18	17:16	10	52,4-64,9	56,72	1,46	52,8
19	Длина M ¹	9	7,8-11,5	9,84	0,45	10,2
20	19:16	8	32,0-44,1	38,34	1,27	43,2
21	Ширина M ¹	9	15,0-17,6	16,08	0,33	14,1
22	21x19	9	117,0-198,9	159,27	10,05	143,8
23	Длина M ²	6	4,0-4,5	4,28	0,08	4,1
24	23:16	5	14,1-17,2	15,70	0,58	17,3
25	Ширина M ²	6	6,4-7,0	6,68	0,11	6,3
26	16x15	6	26,0-31,5	28,63	0,88	25,8

зубов верхней челюсти гиенотериев

magnum	Hyaenotherium wongii								
	Черевичное, Марага				Баодз, местонахождения 30, 43, 108, 109 [68]				Ботан-Мойнак n=1
	n	Lim	M	±m	n	Lim	M	±m	
5	3,7-5,1	4,68	0,16	-	-	-	-	-	
6	5,3-6,9	6,23	0,22	-	-	-	-	-	
4	12,3-14,7	135,75	4,96	-	-	-	-	-	
6	11,0-12,0	11,55	0,16	-	-	-	-	-	
6	7,8-8,2	8,0	0,06	14	6,4-7,8	7,17	0,11	-	
6	88,0-97,6	92,42	1,68	-	-	-	-	-	
4	4,9-6,3	5,58	0,29	12	4,8-6,2	5,35	0,14	-	
3	4,5-5,5	4,87	-	10	3,8-4,8	4,36	0,10	-	
6	12,2-13,5	12,75	0,21	18	12,6-14,0	13,19	0,11	-	
6	6,0-7,0	6,53	0,14	15	6,0-6,9	6,36	0,08	-	
6	73,2-90,4	83,38	2,81	-	-	-	-	-	
10	15,0-19,0	16,99	0,39	23	14,8-18,5	16,35	0,19	?17,0	
10	8,3-10,6	9,66	0,23	19	8,1-10,0	8,79	0,11	-	
10	53,7-62,5	56,88	0,84	-	-	-	-	-	
10	124,5-201,4	164,78	7,23	-	-	-	-	-	
11	23,7-28,4	26,17	0,46	21	23,4-27,0	25,18	0,23	25,5	
12	12,5-16,6	14,68	0,35	20	10,9-16,9	13,86	0,28	14,8	
11	52,4-64,9	56,36	1,37	-	-	-	-	-	
10	7,8-11,5	9,88	0,40	18	6,8-8,5	7,91	0,12	8,1	
9	32,0-44,1	38,88	1,25	-	-	-	-	31,76	
10	14,1-17,6	15,88	0,36	17	14,0-17,1	15,53	0,17	16,0	
10	117,0-198,9	157,72	9,12	-	-	-	-	129,6	
7	4,0-4,5	4,26	0,08	15	4,2-5,4	4,62	0,08	-	
6	14,1-17,3	15,97	0,54	-	-	-	-	-	
7	6,3-7,0	6,63	0,11	15	6,8-8,2	7,42	0,11	-	
7	25,8-31,5	28,23	0,85	-	-	-	-	-	

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenictitherium hyaenoides				Hyaenictitherium	
		Баодз [99]				Калмак-	
		n	Lim	M	±m	n	Lim
1	Ширина I ²	5	4,6-5,6	5,10	0,17	11	3,8-5,9
2	Ширина I ³	6	5,4-6,9	6,35	0,24	13	5,0-7,7
3	2:1	5	10,3-13,0	118,00	5,57	11	10,2-16,1
4	Длина C ⁵	3	12,2-15,4	13,40	-	16	10,7-14,5
5	Ширина C ⁵	3	8,6-10,9	9,57	-	13	8,0-9,5
6	5x4	3	108,4-167,9	129,50	-	12	89,9-132,0
7	Длина P ¹	7	5,8-7,3	6,40	0,22	20	4,4-7,0
8	Ширина P ¹	7	5,3-6,0	5,60	0,10	19	4,2-6,4
9	Длина P ²	11	14,0-16,9	15,06	0,33	19	13,3-15,3
10	Ширина P ²	11	7,9-9,9	8,73	0,19	17	6,9-8,2
11	10x9	11	110,6-162,4	131,86	5,48	17	91,8-120,5
12	Длина P ³	10	17,3-21,7	19,23	0,41	28	16,7-19,0
13	Ширина P ³	10	10,4-13,2	11,60	0,27	27	8,7-11,2
14	13:12	10	57,2-64,1	60,35	0,66	27	50,6-60,7
15	13x12	10	179,9-286,4	223,95	9,79	27	147,0-207,2
16	Длина P ⁴	12	26,9-34,5	29,25	0,71	21	25,2-29,0
17	Ширина P ⁴	11	14,7-19,8	16,72	0,45	19	13,6-16,5

hyaenoides orlovi	Hyaenictitherium venator							
	Новоелизаветовка				Таракия [30, 40, 70]			
	M	±m	n	Lim	M	±m	n	Lim
4,84	0,21	4	4,4-4,6	4,55	0,10	1	-	4,0
6,31	0,21	4	5,3-6,4	5,85	0,27	1	-	6,0
126,54	6,21	4	120-139	128,50	4,97	1	-	150,0
12,41	0,28	2	12,3-12,5	12,40	-	3	10,5-13,0	11,67
8,58	0,11	2	8,4-8,3	8,35	-	1	-	11,0
107,50	4,15	2	102,1-105,0	103,50	-	1	-	143,0
5,94	0,13	3	6,2-7,3	6,90	-	3	5,5-8,0	6,43
5,12	0,12	3	5,2-5,7	5,40	-	1	-	7,0
14,54	0,14	4	14,9-16,0	15,45	0,25	3	13,5-14,5	13,90
7,48	0,09	4	7,4-8,0	7,75	0,15	1	-	7,0
108,90	2,01	4	110,3-128,0	119,85	4,18	1	-	94,5
17,88	0,15	4	19,4-20,5	19,85	0,25	3	?17,0-18,5	17,83
10,02	0,12	4	10,4-11,3	10,88	0,40	1	-	10,0
55,85	0,48	4	53,6-56,5	54,80	0,63	1	-	55,7
179,92	3,34	4	201,8-227,6	216,00	6,40	1	-	185,0
27,47	0,27	4	29,2-30,0	29,60	0,16	3	26,2-29,5	28,07
14,79	0,21	4	15,0-16,9	16,00	0,47	1	-	14,8

№ ц/п	Морфологический показатель	Hyaenictitherium hyaenoides				Hyaenictitherium	
		Баодэ [99]				Калмак	
		n	Lim	M	±m	n	Lim
18	17:16	11	54,3-59,9	57,50	0,51	18	48,9-57,9
19	Длина M ¹	12	5,9-9,0	7,54	0,29	14	9,0-11,7
20	19:16	12	21,1-28,4	25,78	0,61	13	35,7-41,5
21	Ширина M ¹	12	13,6-19,0	15,80	0,54	15	14,7-18,5
22	21x19	12	80,2-165,3	120,77	8,60	14	132,3-215,0
23	Длина M ²	12	3,2-5,0	3,93	0,16	11	3,7-5,2
24	23:16	12	11,6-16,4	12,29	0,43	11	14,7-18,9
25	Ширина M ²	12	3,8-7,1	5,79	0,25	10	6,0-7,6
26	16x15	12	12,9-30,5	22,89	1,56	10	22,2-39,5

№ ц/п	Морфологический показатель	Hyaenictitherium				
		Павлодар				Новая Эметов- ка-2 n=1
		n	Lim	M	±m	
1	Ширина I ²	1	-	5,0	-	-
2	Ширина I ³	1	-	6,0	-	6,5
3	2:1	1	-	120,0	-	-
4	Длина C ⁵	2	11,8-13,8	12,80	-	-
5	Ширина C ⁵	1	-	8,4	-	-
6	5x4	1	-	99,1	-	-
7	Длина P ¹	1	-	8,0	-	-
8	Ширина P ¹	1	-	5,7	-	-
9	Длина P ²	3	14,0-15,7	14,83	-	-
10	Ширина P ²	2	7,9-8,2	8,05	-	-
11	10x9	2	114,8-116,9	115,85	-	-
12	Длина P ³	10	17,8-20,5	19,13	0,29	19,8
13	Ширина P ³	9	9,8-11,2	10,34	0,15	10,9
14	13:12	9	51,0-57,9	54,14	0,72	55,1
15	13x12	9	176,4-229,6	198,08	5,83	215,8
16	Длина P ⁴	7	27,3-29,3	28,39	0,28	28,5
17	Ширина P ⁴	5	14,0-16,0	15,28	0,38	14,5
18	17:16	4	51,3-55,6	53,80	0,91	50,9
19	Длина M ¹	2	9,0-10,5	9,75	-	-
20	19:16	2	33,0-36,5	34,75	-	-
21	Ширина M ¹	2	14,5-17,0	15,75	-	-
22	21x19	2	130,5-178,5	154,50	-	-
23	Длина M ²	-	-	-	-	-
24	23:16	-	-	-	-	-
25	Ширина M ²	-	-	-	-	-
26	16x15	-	-	-	-	-

hyaenoides orlovi		Hyaenictitherium venator						
пай		Новоелизаветовка				Таракия [30, 40, 70]		
M	±m	n	Lim	M	±m	n	Lim	M
54,07	0,56	4	51,3-57,1	54,02	1,41	1	-	56,5
10,64	0,20	3	10,4-10,7	10,50	-	-	-	-
38,30	0,45	3	34,7-36,2	35,50	-	2	24,8-26,7	25,75
16,70	0,27	4	14,8-15,1	14,90	0,07	1	-	14,6
178,06	5,92	3	153,9-159,4	155,73	-	1	-	102,2
4,63	0,14	1	-	4,5	-	-	-	-
16,79	0,42	1	-	15,2	-	-	-	-
6,97	0,16	1	-	7,0	-	-	-	-
32,72	1,61	1	-	31,5	-	-	-	-

venator							
Тудорово				Новоелизаветовка, Павлодар, Новая Эметовка-2, Таракия, Тудорово			
n	Lim	M	±m	n	Lim	M	±m
-	-	-	-	6	4,0-5,0	4,53	0,13
-	-	-	-	7	5,3-6,5	5,99	0,17
-	-	-	-	6	120-150	130,67	5,18
3	12,3-13,1	12,73	-	10	10,5-13,8	12,36	0,29
3	8,8-9,0	8,93	-	7	8,3-11,0	8,99	0,53
3	110,7-117,9	113,73	-	7	99,1-143,0	112,91	5,58
-	-	-	-	7	5,5-8,0	6,87	0,38
-	-	-	-	5	5,2-7,0	5,78	0,32
4	13,5-14,7	14,17	0,29	14	13,5-216,0	14,62	0,22
4	7,2-8,3	7,82	0,24	11	7,0-8,2	7,76	0,13
4	100,1-121,2	111,10	5,30	11	100,1-128,0	113,64	3,17
5	18,8-20,0	19,36	0,20	23	17,0-20,5	19,16	0,19
5	10,3-10,7	10,54	0,09	20	9,8-11,3	10,51	0,10
5	52,0-56,9	54,46	0,91	20	51,0-57,9	54,48	0,40
5	200,8-210,4	204,92	1,83	20	176,4-229,6	193,26	10,58
2	27,9	27,90	-	17	26,2-30,0	28,54	0,23
3	15,8-16,3	-	-	14	14,5-16,9	15,56	0,23
2	57,7-58,4	58,05	-	12	50,9-58,4	54,57	0,77
2	10,5-10,8	10,65	-	7	9,0-10,8	10,33	0,23
2	37,6-38,7	38,15	-	7	33,0-38,7	36,04	0,71
2	16,5-17,0	16,75	-	9	14,5-17,0	15,47	0,35
2	178,2-178,5	178,35	-	7	130,5-178,5	161,84	6,79
1	-	4,4	-	2	4,4-4,5	4,45	-
1	-	15,8	-	2	15,2-15,8	15,50	-
1	-	7,0	-	2	7,0	7,00	-
1	-	30,8	-	2	30,8-31,5	31,15	-

№ п/п	Морфологический показатель	Miohyaenotherium		
		Белка n=2	Удабно n=2	Чимишлия [88] n=2
1	Ширина I ³	—	—	—
2	Ширина I ³	—	40	—
3	2:1	—	—	—
4	Длина С ⁵	13,2	12,2—12,4	15,0
5	Ширина С ⁵	9,4	7,2—7,6	—
6	5x4	124,1	90,0—92,7	—
7	Длина Р ¹	6,8	7,0	8,0
8	Ширина Р ¹	6,0	5,0	—
9	Длина Р ²	13,8—14,0	13,0	17,5
10	Ширина Р ²	7,6	6,8	—
11	10x9	—	—	—
12	Длина Р ³	18,0	19,0—19,1	19,5
13	Ширина Р ³	?10,0—10,5	10,8—10,9	—
14	13:12	55,6—58,3	56,9—57,1	—
15	13x12	—	—	—
16	Длина Р ⁴	26,9—27,0	27,5—28,2	28,0—33,5
17	Ширина Р ⁴	13,8—14,0	16,1—16,3	15,0
18	17:16	51,2—52,1	57,2—59,4	53,6
19	Длина М ¹	9,0	9,3—9,4	8,0
20	19:16	33,3	33,4—33,8	28,6
21	Ширина М ¹	16,2	15,4	11,0
22	21x19	—	—	—
23	Длина М ²	—	—	—
24	23:16	—	—	—
25	Ширина М ²	—	—	—
26	16x15	—	—	—

Таблица 9. Промеры (мм) и индексы (%)

№ п/п	Морфологический показатель	Hyuanotherium			
		Черевичное			
		n	Lim	M	±m
1	Длина С ₃	9	10,0—12,2	11,53	0,23
2	Ширина С ₃	9	8,0—8,3	8,09	0,04
3	2x1	9	82,0—100,0	93,28	1,91
4	Длина Р ₁	3	3,0—4,0	3,50	—
5	Ширина Р ₁	3	2,5—3,3	2,93	—
6	Длина Р ₂	8	11,3—12,5	11,98	0,17
7	Ширина Р ₂	8	5,7—6,5	6,14	0,10
8	Длина Р ₃	8	14,5—15,8	15,19	0,20
9	Ширина Р ₃	8	7,0—7,8	7,50	0,11
10	9:8	8	47,8—52,7	49,40	0,56
11	9x8	8	101,5—123,2	114,01	2,88
12	Длина Р ₄	9	16,3—18,0	17,11	0,21
13	Ширина Р ₄	9	8,0—9,1	8,51	0,15
14	Длина М ₁	8	19,6—22,2	20,82	0,38
15	Ширина М ₁	8	8,6—9,5	9,15	0,13
16	15:4	8	41,5—46,5	43,98	0,60
17	15x4	8	168,6—210,9	190,78	5,59
18	Длина тригониды М ₁	8	14,3—16,8	15,59	0,30

bessarabicum				Hyuanotheriini gen.	
Чимишлия [88], Белка, Удабно				Новая Эм- товка-1 n=1	Орток n=2
n	Lim	M	±m		
1	—	4,0	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
4	12,2—15,0	13,20	0,64	—	—
3	7,2—9,4	8,07	—	—	—
3	90,0—124,1	102,27	—	—	—
3	6,8—8,0	7,27	—	—	5,7—5,9
2	5,0—6,0	5,50	—	—	5,0—5,2
4	13,0—17,5	14,58	1,00	14,8	14,8—15,0
3	6,8—7,6	7,33	—	7,4	7,4—7,8
—	—	—	—	109,5	109,5—117,0
5	18,0—19,5	18,72	0,31	—	18,7—18,9
4	?10,0—10,9	10,55	0,20	—	10,5—10,6
4	55,6—58,3	56,98	0,55	—	56,1—56,2
—	—	—	—	—	196,4—200,3
7	26,9—33,5	28,64	0,87	—	—
6	13,8—16,5	15,28	0,49	—	—
6	51,2—59,4	54,95	1,30	—	—
4	8,0—9,4	8,93	0,32	—	—
4	28,6—33,8	32,28	1,23	—	—
3	11,0—16,2	14,20	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—

зубов нижней челюсти гиенотериев

magnum						
Марага			Черевичное, Марага			
n	Lim	M	n	Lim	M	±m
—	—	—	9	10,0—12,2	11,53	0,23
—	—	—	9	8,0—8,3	8,09	0,04
—	—	—	9	82,0—100,0	93,28	1,91
—	—	—	3	3,0—4,0	3,50	—
—	—	—	3	2,5—3,3	2,93	—
2	11,6—12,0	11,80	10	11,3—12,5	11,94	0,14
2	6,0—6,1	6,05	10	5,7—6,5	6,12	0,08
3	14,9—15,2	15,07	11	14,5—15,8	15,15	0,15
3	6,9—7,5	7,23	11	6,9—7,8	7,43	0,09
3	45,4—50,4	48,03	11	45,4—52,7	49,03	0,56
3	104,9—111,8	108,97	11	101,5—123,2	112,64	2,23
3	16,5—17,0	16,77	12	16,3—18,0	17,02	0,16
3	7,8—8,2	8,03	12	7,8—9,1	8,39	0,13
2	19,8	19,80	10	19,6—22,2	20,62	0,33
2	8,5—9,3	8,90	10	8,5—9,5	9,10	0,12
2	42,9—46,9	44,90	10	41,5—46,9	44,16	0,57
2	168,3—184,1	176,20	10	168,3—210,9	187,86	4,96
2	14,0—14,5	14,25	10	14,0—16,8	15,32	0,30

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenotherium			
		Черевичное			
		n	Lim	M	±m
19	Длина талонида M ₁	8	4,4–6,2	5,21	0,24
20	19:14	8	22,0–27,9	25,09	0,90
21	Ширина талонида M ₁	8	6,9–7,7	7,29	0,10
22	21:14	8	32,9–37,7	35,05	0,67
23	Длина M ₁	4	6,0–6,2	6,05	0,05
24	23:14	4	27,0–29,3	27,95	0,35
25	Ширина M ₂	4	5,0–5,7	5,28	0,16
26	25x23	4	30,0–35,3	31,92	1,19

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenotherium wongii			
		Баодэ, местонахождения 30, 43, 108, 109 [68]			
		n	Lim	M	±m
1	Длина C ₅	8	9,6–11,8	10,88	0,28
2	Ширина C ₅	—	—	—	—
3	2x1	—	—	—	—
4	Длина P ₁	—	—	—	—
5	Ширина P ₁	—	—	—	—
6	Длина P ₂	19	11,2–13,5	12,01	0,13
7	Ширина P ₂	16	5,4–6,8	5,88	0,08
8	Длина P ₃	20	14,0–16,1	15,13	0,13
9	Ширина P ₃	17	6,7–7,8	7,20	0,07
10	9:8	—	—	—	—
11	9x8	—	—	—	—
12	Длина P ₄	18	15,1–18,1	16,84	0,19
13	Ширина P ₄	15	7,4–9,0	8,17	0,12
14	Длина M ₁	17	18,1–20,7	19,76	0,18
15	Ширина M ₁	17	7,4–9,1	8,20	0,13
16	15:4	—	—	—	—
17	15x4	—	—	—	—
18	Длина тригониды M ₁	14	13,0–14,9	14,12	0,14
19	Длина талонида M ₁	—	—	—	—
20	19:14	—	—	—	—
21	Ширина талонида M ₁	—	—	—	—
22	21:14	—	—	—	—
23	Длина M ₂	5	5,0–7,0	5,92	0,38
24	23:14	—	—	—	—
25	Ширина M ₂	5	4,4–5,6	5,07	0,20
26	25x23	—	—	—	—

magnum						
Mарага			Черевичное, Mарага			
n	Lim	M	n	Lim	M	±m
2	5,0–5,5	5,25	10	4,4–6,2	5,22	0,19
2	25,2–27,8	26,50	10	22,0–27,9	25,37	0,76
2	7,1–7,3	7,20	10	6,9–7,7	7,27	0,08
2	35,9–36,9	36,40	10	32,9–37,7	35,32	0,56
—	—	—	4	6,0–6,2	6,05	0,05
—	—	—	4	27,0–29,3	27,95	0,53
—	—	—	4	5,0–5,7	5,28	0,16
—	—	—	4	30,0–35,3	31,92	1,19

Hyaenictitherium hyaenoides				Hyaenictitherium hyaenoides orlovi			
Баодэ [99]				Калмакпай			
n	Lim	M	±m	n	Lim	M	±m
7	11,8–16,4	14,37	0,67	15	10,0–13,0	11,94	0,20
8	78,8–11,3	10,10	0,30	13	7,3–9,2	8,02	0,16
7	103,8–185,3	146,06	11,33	13	73,0–114,1	96,58	3,36
3	3,4–4,8	3,90	—	7	3,2–4,2	3,60	0,14
3	3,7–4,4	4,13	—	6	3,1–3,7	3,35	0,08
14	12,0–16,5	13,89	0,31	30	11,9–14,1	13,08	0,10
14	6,8–8,7	7,67	0,13	25	6,1–7,2	6,56	0,06
10	15,5–18,7	17,15	0,33	25	14,6–17,3	16,16	0,14
11	8,4–10,4	9,49	0,18	21	7,2–8,5	7,82	0,09
10	50,0–60,0	55,32	0,99	21	45,6–52,2	48,51	0,42
10	141,1–188,2	162,80	5,98	21	109,5–142,8	126,39	2,31
13	16,1–22,3	19,01	0,53	23	16,0–19,5	17,82	0,21
12	9,5–10,9	10,08	0,14	20	7,9–10,1	8,77	0,14
13	719,5–24,8	22,15	0,48	24	19,5–23,1	21,27	0,19
13	9,3–10,9	9,92	0,16	21	8,9–10,5	9,45	0,09
12	41,2–48,8	44,35	0,55	20	41,0–49,0	44,56	0,42
12	181,3–270,3	222,58	8,02	20	175,5–238,4	201,92	3,70
2	16,6–19,5	18,05	—	24	14,4–17,1	15,72	0,15
2	4,5–5,0	4,75	—	23	5,0–6,4	5,51	0,10
2	21,3–23,8	22,55	—	23	22,4–29,2	25,87	0,39
2	7,0	7,00	—	22	6,4–8,0	7,31	0,14
2	33,2–33,3	33,25	—	22	30,7–37,2	34,33	2,05
5	4,7–5,6	5,18	0,19	10	5,0–7,0	5,81	0,18
5	19,3–26,5	23,26	1,20	10	23,8–30,8	27,42	0,63
5	4,7–5,9	5,08	0,22	8	4,5–5,7	5,10	0,14
5	22,6–33,0	26,38	1,82	8	24,3–39,2	29,37	1,77

№ п/п	Морфологический показатель	Nyaeictitherium				
		Новоели- заветовка n=1	Павлодар			
			n	Lim	M	±m
1	Длина C ₅	—	6	11,7–13,0	12,18	0,19
2	Ширина C ₅	—	5	7,9–8,5	8,24	0,12
3	2x1	—	5	92,4–105,4	99,08	2,27
4	Длина P ₁	—	3	4,3–5,0	4,65	—
5	Ширина P ₁	—	2	4,3	4,30	—
6	Длина P ₂	14,9	9	13,2–14,7	13,79	0,18
7	Ширина P ₂	7,1	8	6,8–7,5	7,06	0,08
8	Длина P ₃	17,0	12	16,4–17,8	17,04	0,14
9	Ширина P ₃	8,5	11	8,0–9,5	8,76	0,12
10	9:8	50,0	11	47,9–55,4	51,44	0,78
11	9x8	144,5	11	133,6–166,2	149,41	2,71
12	Длина P ₄	19,0	12	18,3–20,6	19,33	0,22
13	Ширина P ₄	9,0	11	8,5–10,3	9,60	0,11
14	Длина M ₁	21,3	9	20,3–23,3	22,21	0,26
15	Ширина M ₁	9,7	9	9,0–10,7	10,00	0,16
16	15:4	45,5	9	42,9–46,8	45,01	0,47
17	15x4	206,6	9	187,0–245,0	222,32	5,57
18	Длина тригониды M ₁	16,2	9	15,2–17,2	16,51	0,21
19	Длина талониды M ₁	5,1	9	5,0–6,1	5,70	0,10
20	19:14	24,9	9	23,2–26,4	25,70	0,36
21	Ширина талониды M ₁	6,8	8	7,4–8,2	7,82	0,11
22	21:14	31,9	8	33,0–37,3	35,32	0,50
23	Длина M ₂	5,8	—	—	—	—
24	23:14	27,2	—	—	—	—
25	Ширина M ₂	5,0	—	—	—	—
26	25x23	29,0	—	—	—	—

venator

n	Новая Эметовка-2			Белка n=2	Тараклия		
	Lim	M	±m		n	Lim	M
3	8,2–8,8	8,53	—	9,6	2	9,1–9,3	9,20
3	98,4–114,4	107,60	—	132,5–133,4	2	124,7–130,2	127,45
2	4,0–4,2	4,10	—	3,7	3	4,0–4,3	4,10
2	4,0	4,00	—	3,3	1	—	3,7
4	13,4–14,0	13,85	0,15	13,2–13,3	3	12,4–13,8	12,93
4	6,8–7,6	7,30	0,18	7,0	2	7,3	7,30
5	16,2–18,2	16,88	0,35	16,8–16,9	3	15,8–17,3	16,77
4	8,6–9,0	8,88	0,09	8,9	2	8,9–9,0	8,95
4	50,6–55,5	53,62	1,06	52,7–53,0	2	51,7–52,0	51,85
4	145,8–218,2	146,80	0,57	149,5–150,4	2	153,1–155,7	154,40
5	18,6–21,6	19,54	0,58	19,6–19,8	3	18,7–19,0	18,87
5	9,1–10,1	9,62	0,16	9,4–9,5	3	8,9–9,5	9,30
4	21,7–24,0	22,85	0,47	22,7	3	21,4–22,2	21,93
4	9,8–11,0	10,50	0,32	10,3	3	9,5–9,9	9,70
4	43,8–48,4	45,92	0,98	45,3	3	43,7–44,6	44,23
4	212,7–266,4	240,28	11,53	233,8	3	203,3–219,7	212,77
4	16,7–18,2	17,50	0,31	17,9	3	16,4–17,1	16,80
4	4,8–6,4	5,35	0,36	4,8	3	5,0–5,3	5,13
4	20,9–26,7	23,38	1,21	21,1	3	23,0–23,9	23,43
4	7,3–8,5	7,98	0,31	7,6	3	7,6	7,60
4	33,1–37,3	35,75	0,98	33,5	3	33,8–35,5	34,37
2	5,7–6,3	5,00	—	—	—	—	—
2	25,1–26,2	25,65	—	—	—	—	—
2	5,8–6,1	5,95	—	—	—	—	—
2	34,8–36,5	35,65	—	—	—	—	—

№ п/п	Морфологический показатель	Nyaeictitherium venator				
		Тудорово			Новоелизаветовка, Эметовка-2, Белка.	
		n	Lim	M	n	Lim
1	Длина C ₅	2	12,8–13,0	12,90	15	11,7–14,0
2	Ширина C ₅	2	9,1	9,10	14	7,9–9,6
3	2x1	2	116,5–118,3	117,40	14	92,4–133,4
4	Длина P ₁	—	—	—	10	3,7–5,0
5	Ширина P ₁	—	—	—	7	3,3–4,3
6	Длина P ₂	3	12,5–14,2	13,43	22	12,4–14,9
7	Ширина P ₂	3	7,0–7,7	7,33	20	6,8–7,7
8	Длина P ₃	3	16,6–17,4	16,90	26	15,8–18,2
9	Ширина P ₃	3	8,3–9,2	8,80	23	8,0–9,5
10	9:8	3	47,7–55,1	52,13	23	47,7–55,5
11	9x8	3	144,4–152,7	148,57	23	133,6–166,2
12	Длина P ₄	2	19,6–19,7	19,65	25	18,3–21,6

Павлодар, Новая Тараклия, Тудорово	Miohyaenotherium bessarabicum							
	Белка n=1		Удабно n=2	Чимиштия [88] n=2	Чимиштия [88], Белка, Удабно			
	M	±m			n	Lim	M	
	12,81	0,20	13,3	11,5	12,0	4	11,5–13,3	12,2
	8,76	0,15	9,0	9,4	9,5	3	9,0–9,5	9,3
	112,41	3,75	119,7	108,1	114,0	3	108,1–119,7	113,9
	4,18	0,13	0	4,0	3,6	2	3,6–4,0	3,8
	3,84	0,16	0	3,8	4,0	2	3,8–4,0	3,9
	13,64	0,14	12,8	12,8	13,0–15,0	4	12,8–15,0	13,4
	7,17	0,06	7,1	7,1	7,0	3	7,0–7,1	7,07
	16,95	0,11	16,1	15,8	16,0–21,0	4	15,8–21,0	17,23
	8,80	0,07	8,8	8,5	9,3	3	8,5–9,3	8,87
	52,00	0,51	54,7	53,8	58,1	3	53,8–58,1	55,53
	149,11	1,37	141,6	134,4	148,8	3	134,3–148,8	141,57
	19,36	0,16	18,5	17,0–18,0	19,2–24,0	5	17,0–24,0	19,34

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenictitherium venator				
		Тудорово			Новоелизаветовка, Эметовка-2, Белка,	
		n	Lim	M	n	Lim
13	Ширина P ₄	2	9,2-9,4	9,30	24	8,9-10,3
14	Длина M ₁	-	-	-	18	20,8-24,0
15	Ширина M ₁	-	-	-	18	9,0-11,1
16	15:4	-	-	-	18	43,3-48,4
17	15x4	-	-	-	18	187,3-266,4
18	Длина тригониды M ₁	-	-	-	18	15,2-18,2
19	Длина талонида M ₁	-	-	-	18	4,8-6,4
20	19:14	-	-	-	18	20,9-26,9
21	Ширина талонида M ₁	-	-	-	17	6,8-8,5
22	21:14	-	-	-	17	31,9-37,3
23	Длина M ₁	-	-	-	3	5,7-6,3
24	23:14	-	-	-	3	25,1-27,2
25	Ширина M ₁	-	-	-	3	5,0-6,1
26	25x23	-	-	-	3	29,0-36,5

Павлодар, Новая Тараклия, Тудорово		Miohyaenotherium bessarabicum													
		Белка n=1		Удабно n=2		Чимишлия [88] n=2		Чимишлия [88], Белка, Удабно							
		M	±m	n	Lim	M	±m	n	Lim	M	±m				
9,50	0,07	9,3	8,7	9,5	3	8,7-9,5	9,07	22,28	0,19	20,9	21,8	21,0	3	20,9-21,8	21,23
10,06	0,12	9,6	9,2	10	3	9,2-10,0	9,60	45,13	0,33	45,9	42,2	47,6	3	42,2-47,6	45,23
224,49	4,36	200,6	200,6	210,0	3	200,6-210,0	203,73	16,84	0,17	16,0	-	16,5	2	16,0-16,5	16,25
5,44	0,11	4,9	-	4,5	2	4,5-4,9	4,70	7,75	0,11	7,8	-	-	1	-	7,8
34,95	0,40	37,3	-	-	1	-	37,3	5,93	-	5,9	-	-	1	-	5,9
26,17	-	-	27,1	-	1	-	27,1	5,63	-	5,3	-	-	1	-	5,3
33,43	-	-	31,3	-	1	-	31,3	-	-	-	-	-	1	-	-

№ п/п	Морфологический показатель	Hyaenotheriini gen.					Орток n=2
		Гребеники, Новоукраинка, Новая Эметовка-1, Чобручи				±m	
		n	Lim	M	±m		
1	Длина C ₅	0,39	6	11,5-13,7	12,67	0,42	-
2	Ширина C ₅	-	6	7,9-9,3	8,53	0,23	-
3	2x1	-	6	91,6-121,9	108,53	6,29	-
4	Длина P ₁	-	-	-	-	-	-
5	Ширина P ₁	-	-	-	-	-	-
6	Длина P ₂	0,53	6	11,0-13,4	12,54	0,38	13,7
7	Ширина P ₂	-	6	6,1-7,0	6,50	0,12	-
8	Длина P ₂	1,26	7	15,0-16,8	15,93	0,25	17,4-17,5
9	Ширина P ₂	-	7	7,2-8,4	7,93	0,16	-
10	9:8	-	7	47,0-52,2	49,74	0,74	-
11	9x8	-	7	108,0-139,4	126,44	4,15	-
12	Длина P ₂	1,22	11	16,2-18,8	17,44	0,28	18,5
13	Ширина P ₂	-	11	7,9-9,0	8,54	0,14	-
14	Длина M ₁	-	10	20,0-22,0	20,98	0,19	21,0
15	Ширина M ₁	-	10	8,6-10,3	9,29	0,17	-
16	15:4	-	10	41,5-49,0	44,26	0,71	-
17	15x4	-	10	172,0-216,3	195,68	4,80	-
18	Длина тригониды M ₁	-	10	15,0-16,5	15,91	0,13	16,2
19	Длина талонида M ₁	-	10	4,5-5,8	5,07	0,12	4,8
20	19:14	-	10	21,9-26,4	24,09	0,49	22,9
21	Ширина талонида M ₁	-	10	6,4-7,6	7,05	0,14	6,9
22	21:14	-	10	31,2-37,2	34,27	0,57	32,9
23	Длина M ₁	-	-	-	-	-	-
24	23:14	-	-	-	-	-	-
25	Ширина M ₁	-	-	-	-	-	-
26	25x23	-	-	-	-	-	-

у взрослых особей, очень слабым увеличением I³ и меньшей величиной молярного угла. Кроме того, верхние резцы, клыки и нижние плотоядные зубы у *H. wongii* несколько мельче, чем у типового вида (см. табл. 8, 9).

З а м е ч а н и я. Приведение полной синонимии данного вида крайне затруднительно. Так, мнение О.Зданского [99] о принадлежности к *H. wongii* части материалов из позднего миоцена Китая, отнесенных М.Шлоссером [83] к *Palhyaena aff. hipparionum*, по-видимому, справедливо. Поскольку отделить эти материалы от остатков *Hyaenictitherium hyaenoides* по опубликованным изображениям невозможно, экземпляры М.Шлоссера не включены в синонимику.

По мнению Б.Куртена [67, 68], знакомого с материалами О.Зданского, к данному виду принадлежат только экземпляры из местонахождений 30, 43, 108 и 109. Указанный исследователь считает, что остальные экземпляры типовой серии, а также описанные позднее остатки из местонахождений 49, 115, 116 и др. отличаются от *H. wongii* на видовом и подвидовом уровнях. Судить о справедливости этого заключения, основываясь только на литературных данных, невозможно, поэтому в настоящей работе все материалы О.Зданского рассматриваются как *H. wongii*.

Необходимо отметить, что относительно небольшая величина молярного угла, составляющая, по данным О.Зданского [99], всего 45-65°, отличает *H. wongii* не только от типового вида, но и от всех известных представителей трибы. В связи с этим нельзя не согласиться с мнением Б.Куртена [67] о принадлежности к *H. wongii* гиенотерия из Акина (Турция), описанного Н.Шмидтом-Киттлером [85] в качестве валле-

зийского подвиды *Ictitherium hipparionum*, мольный угол у которого составляет около 40°. Не исключено, что к данному виду принадлежат мелкие гиенотерии из позднесарматских местонахождений Северного Причерноморья, рассматриваемые ниже как *hyaenotheriini* gen., а также гиенотерии с острова Самос [86].

Совершенно очевидно, что все перечисленные материалы, включая типовую серию, требуют детальной ревизии, при проведении которой нельзя ограничиваться только одонтологическими признаками.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний миоцен Китая (местонахождения 30, 30₂, 30₅, 43₁, 44, 49, 108, 109, 115, 116 west, ?116 ost и Чи-Тзу-Коу); средний сармат Казахстана (Бота-Мойнак); валлезий Турции (Акин). ?поздний миоцен о-ва Самос.

РОД *HYAENICTTHERIUM* KRETZOI, 1938

Типовой вид *Ictitherium hyaenoides* Zdansky, 1924; поздний миоцен Китая.

Д и а г н о з . *hyaenotheriini* с кондилобазальной длиной черепа около 180-240 мм. Слуховые пузыри вздуты умеренно, равномерно. Задняя костная губа наружного слухового прохода хорошо развита, сростается с передней. Яремные отростки короткие, остроконечные. Крючки на крыловидных костях имеются. М² с одним, реже двумя корнями. Основание нижней челюсти под Р₃ прямое или вогнутое, подбородочный бугорок хорошо выражен. Гипоконид М₁ выше или равен по высоте энтокониду.

С о с т а в р о д а . Два вида: *hyaenoides* (Zdansky, 1924) из позднего миоцена Азии (на территории СССР представлен подвидом *hyaenoides orlovi* Semenov, subsp. n. из среднего плиоцена Казахстана) и *venator* Semenov, sp. n. из позднего сармата — мезотиса Европы и ?раннего плиоцена Казахстана.

С р а в н е н и е . Данный род отличается от рода *hyaenotherium* — сильнее вздутыми и неуплощенными в задней части слуховыми пузырями, сросшимися костными губами наружного слухового прохода, более длинными и остроконечными яремными отростками, наличием крючков на крыловидных костях (см. рис. 27) и наличием (в большинстве случаев) однокорневого М²;

от рода *hyaenotherium* — сильнее вздутыми слуховыми пузырями, наличием задней костной губы наружного слухового прохода, формой тела нижней челюсти и относительно более высоким гипоконидом М₁ (см. рис. 27).

З а м е ч а н и я . Род *hyaenicttherium* является одним из таксонов, в который в свое время пытались выделит "крупных иктитериев", т.е. гиенотериев. Установливая этот род с типовым видом *Ictitherium hyaenoides*, М. Крецей [62] признавал и существование рода *Palhyaena*,

типом которого, в соответствии с общепринятым мнением, он считал *I. hipparionum*. Несмотря на сильное морфологическое сходство указанных видов, классификация М. Крецей была принята отдельными специалистами и, пока название *hyaenoides* распространялось только на китайские находки, никаких сложностей с родовым определением не возникало. Но как только к данному виду начали относить наиболее крупные экземпляры из европейских местонахождений, традиционно определявшиеся как *Ictitherium* (или *Palhyaena*) *hipparionum*, то оказалось, что между этими хищниками не существует пригодных для родовой диагностики различий. В итоге Б. Куртен [67] объединил их (а также другие виды гиенотериев) в составе одного рода, к которому был отнесен и *Thalassictis robusta* — среднесарматский иктитерий, сходный с гиенотериями строением плотоядных зубов. По мнению Б. Куртена, название *Thalassictis*, рассматриваемое им как старший синоним *Palhyaena* и *hyaenicttherium*, должно было стать единственным родовым названием группы "крупных иктитериев". Однако этого не произошло. Н. Солоуниас и Г. Бомон [91] понизили ранг *hyaenicttherium* и стали рассматривать данный таксон как один из подродов рода *Thalassictis* (еще одним подродом они считают *Lycyaena*, несмотря на отсутствие М² у представителей данной группы гиен). Согласно принятой указанными исследователями классификации прекратил существование только род *Palhyaena*, несмотря на то что он был установлен раньше, чем *Lycyaena*, и, тем более, *hyaenicttherium*. Более того, по их мнению, вид, именуемый "hipparionum", т.е. тип данного рода, вообще не существует, а ранее относимые к нему остатки в действительности принадлежат *Thalassictis* (*Lycyaena*) *chaeretis*, *hyaenoides* и *wongii*. Такое заключение на первый взгляд представляется весьма странным — ведь *hyaena hipparionum* Gervais, 1850 в любом случае не может являться младшим синонимом по отношению к перечисленным названиям, поскольку оно на 11 лет старше первого из них и на 74 года — двух последних. Но это заключение позволяет с уверенностью утверждать, что Н. Солоуниас и Г. Бомон считают типом рода *Palhyaena* не указанный вид, а ошибочно идентифицированный с ним пикермийский вид *Ictitherium hipparionum sensu Gaudry, 1862*. Прежде чем перейти к рассмотрению данного вопроса, необходимо напомнить, что *Thalassictis* не может являться синонимом *Palhyaena*, *Lycyaena* и *hyaenicttherium*, поскольку его типовой вид принадлежит к семейству виверровых. По этой же причине применение указанного названия к гиенотериям или каким-либо другим гиенам невалидно. Таким образом, требуется рассмотреть взаимоотношения лишь двух родовых названий — *Palhyaena* и *hyaenicttherium*.

В 1846 г. Ф. Жерве по фрагменту верхней челюсти с Р²-М¹ описал новый вид гиены из Кюкюрона (Франция, Воклюз) и назвал его *hyaena hipparionum*. В 1850 г. он опубликовал более полное описание находки и впервые привел ее изображение ([56], табл. 12, фиг. 1), в связи с чем

видовое название следует сопровождать датой указанных дат. Кроме того, в это описание Ф. Жерве включил дополнительные материалы [56], табл. 24, фиг. 2-5), а в 1859 г. на основании данного вида он выделил новый подрод рода *Нуаена*, применив родовое название *Palhyaena*. Следовательно, типовым видом *Palhyaena Gervais, 1859* является *Нуаена hipparionum Gervais, 1850* из Кюкюрона. Но вскоре А. Годри [54] установил, что дополнительные материалы Ф. Жерве принадлежат *Нуаена eximia*, а указанный фрагмент верхней челюсти он идентифицировал с фрагментом лицевой части черепа близкого по размеру хищника из Пикерми и отнес оба экземпляра к роду *Ictitherium*. Позднее А. Годри [55] переписал материалы Ф. Жерве. При этом он, с одной стороны, подтвердил результаты своей предыдущей ревизии, а с другой — усомнился в принадлежности кюкюронского хищника к иктитериям. Однако у последующих исследователей таких сомнений не возникало и фрагмент верхней челюсти из Кюкюрона ([56] табл. 12, фиг. 1) был признан лектотипом *Ictitherium hipparionum (Gervais, 1850)*. Но представление о данном виде сложилось отнюдь не на основе лектотипа. Роль последнего фактически выполнял более полный фрагмент черепа из Пикерми, описанный и изображенный А. Годри ([54], табл. 12, фиг. 1, 2). Это позволяет понять, почему отдельные исследователи типом рода *Palhyaena* считали *I. hipparionum*, а не *Нуаена hipparionum* и относили к указанному роду близкие к пикермийскому гиенотериям виды. В то же время экземпляры из Кюкюрона и Пикерми различаются настолько сильно, что специалисты, указывавшие первый из них в качестве лектотипа *I. hipparionum*, по-видимому, не видели его изображений и ссылались на них под влиянием авторитета А. Годри.

Совершенно очевидно, что в отношении рассматриваемых экземпляров А. Годри [54, 55] допустил сразу две ошибки. Об одной из них, заключающейся в отнесении этих остатков к роду *Ictitherium*, уже говорилось в настоящей главе. Второй ошибкой указанного исследователя является идентификация кюкюронской и пикермийской находок, различающихся по ряду важных в таксономическом отношении признаков. Прежде всего, обращает на себя внимание различие в количестве щечных зубов (рис. 32). Так, А. Годри предполагал, что у лектотипа M^2 не сохранился. Однако, судя по общему "гиеновому" облику зубов, более вероятно, что у *Palhyaena* M^2 вообще отсутствует. По-видимому, это же можно сказать и о P^1 , имеющемся только на пикермийском экземпляре. Кроме того, у лектотипа паракон M^1 располагается позади P^4 , а не у задневнутренней поверхности метастилия плотоядного зуба. Судя по изображениям, P^4 у лектотипа относительно более короткой, а P^3 — гораздо более массивный, хотя опубликованные промеры зубов обоих экземпляров [55] по непонятной причине различаются незначительно. И, наконец, паракон P^3 у лектотипа сильнее развит и находится на продольной оси коронки, а не смещен на ее лингвальную поверхность, как у пикермийского экземпляра.

Предложенное сравнение позволяет убедиться в том, что хищники из Кюкюрона и Пикерми являются двумя разными представителями семейства гиеновых, ошибочно идентифицированными А. Годри. Первый из них и есть собственно *Palhyaena hipparionum (Gervais, 1850)*. Эту весьма своеобразную гиену, не имеющую с гиенотериями ничего общего, кроме мелких размеров, можно охарактеризовать следующими признаками: *Нуаена* — мелких размеров. P^1 , вероятно, отсутствует. P^3 массивный, брахиодонтный, его паракон находится на продольной оси коронки. P^4 относительно короткий, с хорошо развитым протоконом. Паракон M^1 расположен позади метастилия плотоядного зуба. M^2 , по-видимому, отсутствует. Расположение и сравнительно большие размеры M^1 указывают на возможное наличие M^2 в нижней челюсти или на большую длину талонида M_1 . Отмечавшееся ранее значительное укорочение ряда предкоренных зубов [34] не подтвердилось — данная особенность объясняется принадлежностью лектотипа молодой особи, еще не завершившей смену щечных зубов. При окончательной доработке перечисленные признаки могут составить основу диагноза рода *Palhyaena* и вида *P. hipparionum*. В то же время хищник из Пикерми (т.е. *I. hipparionum sensu Gaudry*), несомненно являющийся гиенотерием, фактически не имеет названия. Предложение сохранить за ним видовое название "*hipparionum*" [34] противоречит требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры и не может быть принято. Однако данный вид не существует лишь формально и нельзя согласиться с мнением Н. Солоуниаса и Г. Бомона [91] о том, что к нему относили только ошибочно определенные остатки других, хорошо известных видов гиен. Значительную часть материалов, обычно определявшихся как "*I. hipparionum*", составляют остатки крупного гиенотерия, несомненно, принадлежащего к роду *Нуаениктизерий*, но отличающегося от *Нуаеноидес* на видовом уровне. К их числу принадлежат и остатки из Павлодара, позволившие Ю. А. Орлову [28] заключить, что "*I. hipparionum*" был активным охотником, в связи с чем для данного вида предлагается название *venator* — охотник. Несмотря на то, что представление об этом гиенотерии сложилось на основании пикермийских материалов А. Годри [54], последние включены в синонимистику *Нуаеноидес* лишь предположительно и их едва ли можно определить точнее (особенно по изображениям), чем *Нуаеноидес* gen.

Распространение. Поздний миоцен — средний плиоцен Евразии,

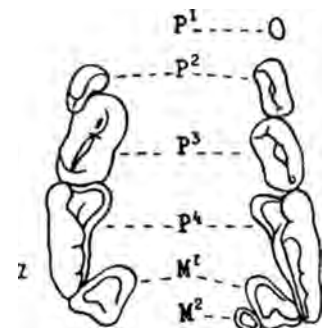


Рис. 32. Щечные зубы верхней челюсти:
a - *Palhyaena hipparionum* из Кюкюрона [55, 56], *б* - "*Ictitherium hipparionum*" (?*Нуаениктизерий венатор*) из Пикерми [54]

Ictitherium hyaenoides: Zdansky, 1924, с. 84, табл. 16, фиг. 1-4; табл. 17, фиг. 1-4; табл. 18, фиг. 1, 2; табл. 19, фиг. 1, 2; Zdansky, 1927, с.20.

Ictitherium hipparionum: Şenyürek, 1960, с. 76, табл. 8-13, фиг. 28-45.

?*Lycyaena dubia*: Zdansky, 1924, с. 91, табл. 33, фиг. 2, 3.

Thalassictis hyaenoides: Solounias, Beaumont, 1981, с. 294, фиг. 1-A; Kurtén, 1982, с. 1010; Qiu, 1985, с. 97, табл. 2, фиг. 5; табл. 3, фиг. 2-3; табл. 4, фиг. 1.

Thalassictis wongii: pars Qiu, 1985, с. 93, табл. 4, фиг. 2.

Лектотип, Череп с нижней челюстью; Zdansky, 1924, Pal. Sin., Ser. C, vol. 2, fasc. 1, Taf. 16, Fig. 3-4; Taf. 17, Fig. 1-2; ПИУУ, № М.3853-55; местонахождение 44, Баодэ, Шаньси, КНР; поздний миоцен [91].

Диагноз. Hyaenicttherium с кондилобазальной длиной черепа около 177-208 мм. Заглазничные отростки лобных костей очень короткие, тупые. Челюстной угол 30-40°.

Сравнение. От *H.venator* типовой вид отличают очень короткие и тупые заглазничные отростки (рис. 33) и значительно меньшая величина челюстного угла.

Замечания. Не вызывает сомнений, что типовая серия О.Зданского [99], происходящая из одиннадцати китайских местонахождений, требует детальной ревизии. Так, по мнению Б.Куртена [67], к "*Thalassictis*" *hyaenoides* следует относить только экземпляры из местонахождений 30, 44 и 109. В то же время З.Кью [79] считает, что данному виду принадлежат остатки из местонахождений 49, 108, 109 и 116. Часть типового материала, в том числе выделенный Н.Солоуниасом [91] лектотип, он относит к "*T.*" *wongii*, а четыре экземпляра из местонахождений 30 и 30₂ — к *Palinhyaena reperta* Qiu et al, 1979. Что касается *P.reperta*, то остатки этой относительно мелкой гиены, сохранившей М², но напоминающей представителей рода *Crocota* по ряду морфологических особенностей, достаточно четко отделены З.Кью от остальных экземпляров типовой серии и в настоящей работе не рассматриваются. Однако с первой частью его заключения трудно согласиться. Действительно, лектотип выбран Н.Солоуниасом не совсем удачно — основным критерием, по-видимому, послужил порядковый № 1, данный этому экземпляру О.Зданским. Череп принадлежал мелкой особи, сжат с боков и заметно удлиннен. Гораздо более подходящим типом был бы экземпляр № 8 из местонахождения 49 (ПИУУ, № М.3842), представляющий собой целый череп крупной особи. Разумеется, не исключено, что экземпляры № 1 и 8 могут различаться на видовом уровне, но они, несомненно, принадлежат к роду *Hyaenicttherium*, о чем свидетельствуют длинные яремные отростки и крючки на крыловидных костях, хорошо отличающие их от черепов *Hyaenotherium wongii*. И наконец, З.Кью не

привел убедительных доказательств сохранения видового статуса *Lycyaena dubia*, отличающейся от *H. hyaenoides* только отсутствием М² (подобные экземпляры имеются и среди описанных ниже материалов из Калмакпая). Таким образом, все китайские находки из коллекций Лагрелиуса и Фрика требуют новой ревизии с учетом всех рассматриваемых в настоящей работе признаков. До ее проведения целесообразно считать, что к *H. hyaenoides* принадлежат все материалы типовой серии О.Зданского, [99, 100], за исключением экземпляра е) у представителей рода *Hyaenicttherium*: яляров № 2, 5, 7 и 20, а а, в, д, ж - *H. hyaenoides orlovi*; б, г, в, з - *H. venator* также относить к этому виду *L. dubia* и всех представителей рода *Hyaenicttherium*, обладающих указанными в приведенном выше диагнозе признаками.

Распространение. Поздний миоцен Китая (местонахождения ?28, 30, 30₂, 30₅, 43, 44, 49, 108, 109, 110₂, 115, 116, Дунг-Коу) и, возможно, Турции (Элмадаг); средний плиоцен Казахстана (Калмакпай).

HYAENICTTHERIUM HYAENOIDES ORLOVI SEMENOV, SUBSP. N.¹

Рис. 34-36

Голотип ПИН, № 2433-300; череп; Калмакпай, Восточно-Казахстанская обл., КазССР; средний плиоцен; рис. 34, а, 35.

Материал и местонахождения. Калмакпай, средний плиоцен; ПИН, коллекции № 2432, 2433 — череп (голотип), 15 фрагментов черепов и 25 фрагментов нижних челюстей различной сохранности, а также изолированные зубы и другие остатки, принадлежавшие по меньшей мере семнадцати особям; ИЗК, коллекция "Кл" — лицевая часть черепа и фрагменты нижних челюстей двух особей.

¹ Подвид назван в честь академика АН СССР Юрия Александровича Орлова, положившего начало изучению гиенотериев Казахстана.

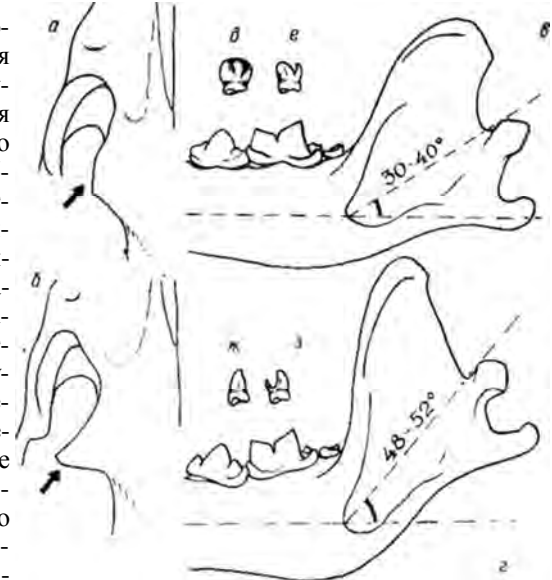


Рис. 33. Различия в форме заглазничных отростков черепа (а, б), в положении ветви нижней челюсти (в, з) и характере редукции корней М² (д, е) у представителей рода *Hyaenicttherium*: яляров № 2, 5, 7 и 20, а а, в, д, ж - *H. hyaenoides orlovi*; б, г, в, з - *H. venator*

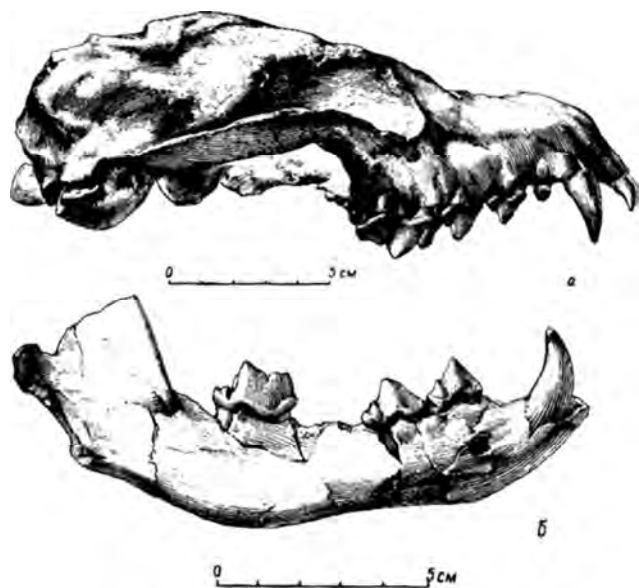


Рис. 34. *hyaenictitherium hyaenoides orlovi*:

а - череп, вид сбоку (Калмакпай, ПИН, № 2433-300, голотип),
б - правая нижнечелюстная кость, вид сбоку (Калмакпай,
ПИН, без номера)

Д и а г н о з. *hyaenictitherium hyaenoides*, близкий по размерам к номинативному подвиду, с относительно более тонкими клыками, узкими предкоренными и слабо редуцированными последними коренными зубами в верхней и нижней челюстях.

О п и с а н и е. Гиенотерий, близкий по размерам к современной гиеновой собаке. Кондилобазальная длина черепа, по-видимому, не превышала 230 мм, у голотипа — 192 мм. Череп низкий, его высота в области слуховых пузырей составляет немногим более одной трети основной длины. Височные линии длинные, полого изогнутые, сливаются за уровнем челюстных суставов. Стреловидный гребень не сохранился. Затылочный гребень развит слабо. Задние края носовых костей далеко заходят за уровень передних краев глазниц. Профиль лицевого отдела черепа на уровне середины носовых костей заметно вогнут. Лобная борозда глубокая. Глазницы умеренные. Подглазничные отверстия маленькие, овальные. Заглазничные отростки очень короткие, тупые, в основании широкие. Заглазничное сужение черепа практически не выражено. Скуловые дуги мощные, относительно широкие — скуловая ширина черепа составляет около 62 % его основной длины. Лицевой отдел черепа несколько короче мозгового отдела. Задненебная вырезка не достигает уровня последних коренных зубов. Мозговая коробка небольшая, слабо вздутая. Мастоидные отростки маленькие, треуголь-

ные. Заставное сужение черепа хорошо выражено. Алисфеноидный канал отсутствует. Слуховые пузыри крупные, их длина составляет около 58—60 % мастоидной ширины черепа. Наружный слуховой проход окружен двумя короткими, сросшимися костными губами. Яремные отростки и крючки на крыловидных костях не сохранились.

Верхние резцы расположены дугообразно, I^3 заметно увеличены. Клыки относительно тонкие. Предкоренные и коренные зубы верхней и нижней челюстей имеют типичное для представителей трибы строение и расположение. Заслуживает внимания только строение M^2 , три корня которого часто срастаются в один мощный булавовидный корень, превышающий в диаметре коронку зуба (см. рис. 33), изредка M^2 двухкорневой. Нижняя челюсть практически неотличима от таковой *hyaenotherium magnum*, челюстной угол 30-37°.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *hyaenoides orlovi* указаны в табл. 6-9.



Рис. 35. *hyaenictitherium hyaenoides orlovi*.

Череп, вид снизу (Калмакпай, ПИН, № 2433-300, голотип)

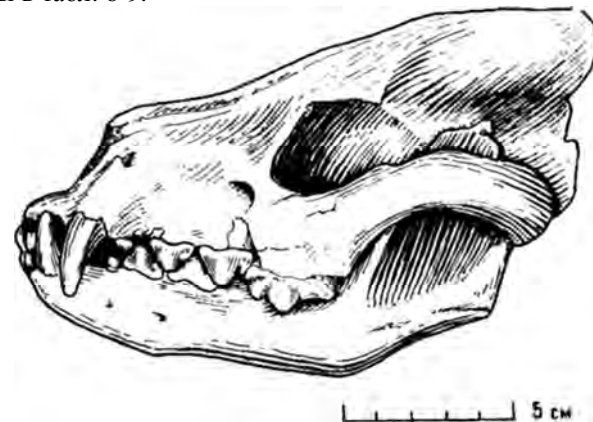


Рис. 36. *hyaenictitherium hyaenoides orlovi*.
Череп с нижней челюстью, вид сбоку (Калмакпай, ПИН,
экспозиционный № Г-58-116)

Сравнение. От номинативного подвида данный таксон отличается менее массивными клыками, относительно более узкими предкоренными зубами и более слабой редукцией последних коренных зубов (см. табл. 8, 9). Некоторые различия в размерах M^1 и M^2 объясняются иным способом измерения О.Зданским [99] длин коронок указанных зубов у экземпляров типовой серии (см. рис. б, в, г).

З а м е ч а н и я . Слабая (по сравнению с номинативным подвидом) редукция последних коренных зубов и, по-видимому, значительно более молодой геологический возраст калмакпайского гиенотерия позволяют предположить, что указанный хищник принадлежит к отдельному виду, отличному от *H.hyaenoides* из Китая. Однако обнаруженные различия в размерах и пропорциях отдельных зубов имеют чисто статистический характер и мало пригодны для диагностики единичных экземпляров. Несмотря на то, что значения коэффициентов различия многих промеров превосходят принятые показатели подвидового различия, в настоящее время более целесообразно относить экземпляры из Китая и Казахстана к двум подвидам *H.hyaenoides*.

Распространение. Средний плиоцен Казахстана (Калмакпай).

HYAENICTTHERIUM VENATOR SEMENOV, SP. N.¹

Рис. 37-39

Ictitherium hipparionum: ?Gaudry, 1862, с. 68, табл. 12, фиг. 1, 2; ?Sinzow, 1900, с. 364, табл. 1, фиг. 1-11; Schwarz, 1912, с. 70, табл. 1; Хоменко, 1914, с. 4, табл. 1, фиг. 2; Алексеев, 1915, с. 374, табл. 10, фиг. 10, 11; Рябинин, 1929, с. 82, табл. 1, фиг. 2, 3, табл. 2, фиг. 9-18, рис. 1-4; Masarović, 1958, с. 144, табл. 1, фиг. 1-4.

Г о л о т и п. ИЗАН, № 43-2274; череп взрослой особи; Новоелизаветовка, Беляевский р-н Одесской обл., УССР; мэотис; рис. 37, а, 38.

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и я . 1. Новоелизаветовка: ИЗАН, коллекция № 43 — череп (голотип); ОГУ, № 2992 — череп и неполная нижнечелюстная кость молодой особи, описанные А.К.Алексеевым [1], 2. Новая Эметовка-2: ИЗАН, коллекция № 25 — шесть неполных нижнечелюстных костей и изолированные зубы пяти особей; материал частично описан Ю.А.Орловым [28]. 3. Тараклия: ПИН, коллекция № 1256 — лицевая часть черепа и две неполные нижние челюсти двух особей, описанные А.Н.Рябининым [30]; ОГУ — лицевая часть черепа № 2974 и фрагмент нижнечелюстной кости № 2954, описанные И.П.Хоменко [40]. 4. Белка: ИЗАН, коллекция № 48 — неполная нижняя челюсть. 5. Тудорово: ОГУ, № 1793 — четыре фрагмента черепов, четыре неполные нижнечелюстные кости и изолированные зубы трех особей. 6. Павлодар: ПИН, коллекция № 2346 и 2413 — сочлененный с нижней

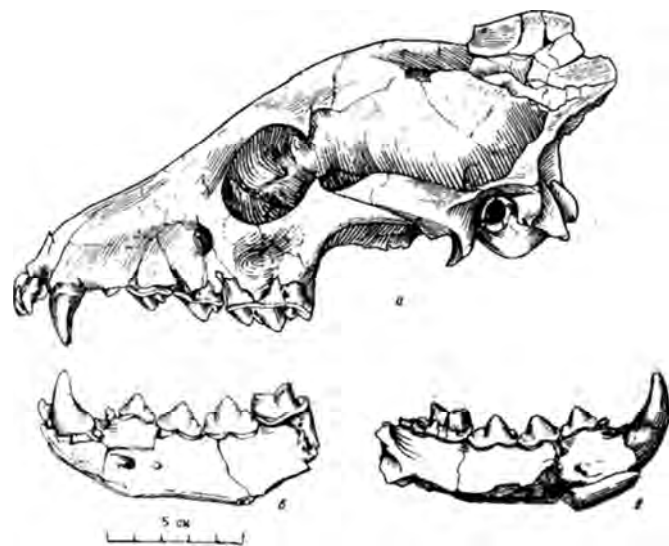


Рис.37. *Hyaenicttherium venator*:

а - череп, вид сбоку (Новоелизаветовка, ИЗАН, № 43-2274, голотип), б - левая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Белка; ИЗАН, № 48-3452), в - правая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Новая Эметовка-2, ИЗАН, № 25-1307)

челюстью неполный череп, пять фрагментов черепов, четырнадцать фрагментов нижних челюстей, изолированные зубы и другие остатки, принадлежавшие, по меньшей мере, восьми особям; материал частично описан Ю.А.Орловым [28].

Д и а г н о з . *Hyaenicttherium* с кондиллобазальной длиной черепа около 180-228 мм. Заглазничные отростки относительно длинные, острокопечные. Челюстной угол 48-52°.

О п и с а н и е . Гиенотерий размером с современную гиеную собаку. Кондиллобазальная длина черепа около 208-228 мм, у молодой особи из Новоелизаветовки около 180, но у наиболее крупных экземпляров она, вероятно, достигала 240 мм. Череп низкий, его высота в области слуховых пузырей составляет около 38 % основной длины. Височные линии сливаются за уровнем зауставных отростков. Стреловидный гребень хорошо развит и значительно смещен назад. Затылочный гребень развит слабо. Задние края носовых костей далеко заходят за уровень передних краев глазниц. Профиль лицевого отдела черепа слегка вогнут на уровне середины носовых костей. Резцовые кости не контактируют с лобными. Лобная борозда глубокая. Глазницы умеренные. Заглазничные отростки треугольные, острокопечные, относительно длинные. Подглазничные отверстия маленькие, овальные. Заглазничное сужение черепа практически не выражено. Скуловые дуги мощные, относительно узкие у молодой особи и широкие у взрослых: скуловая

¹ От латинского *venator* — охотник.

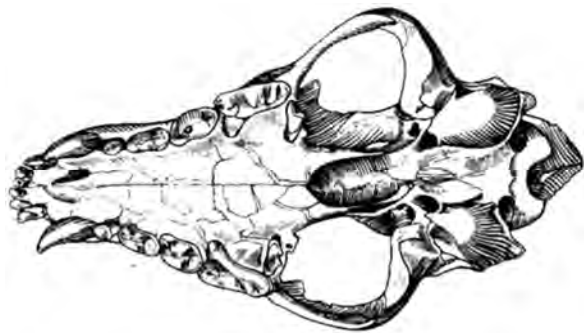


Рис. 38. *Nyuacictitherium venator*.
Череп, вид снизу (Новоелизаветовка, ИЗАН, № 43-2274, голотип)

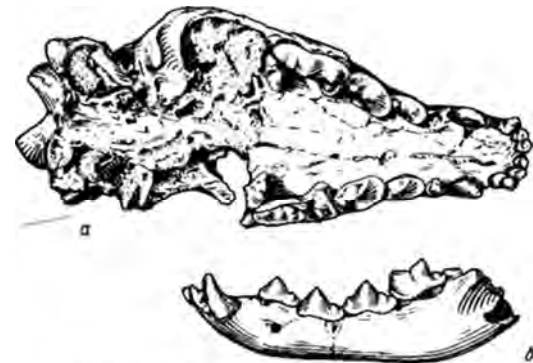


Рис. 39. *Nyuacictitherium venator*:
а - череп, вид снизу (Новоелизаветовка, ОГУ, № 2922), б - левая нижнечелюстная кость той же особи, вид снаружи

ширина черепа всегда больше длины костного нёба и составляет соответственно около 55 и 64 % основной длины черепа. Лицевой отдел черепа на 5-10 % длиннее затылочного отдела. Мозговая коробка небольшая, слабо вздутая, в верхней части постепенно сужается и переходит в стреловидный гребень. Мастоидные отростки небольшие, вздутые. Засуставное сужение черепа хорошо выражено. Алисфеноидный канал обычно отсутствует, но у голотипа и экземпляра из Павлодара он имеется с одной стороны черепа. Слуховые пузыри небольшие, относительно сильно вздутые. Слуховая перегородка располагается в основании слухового пузыря, т.е. наружная часть последнего представляет собой тимпанальную камеру. Наружный слуховой проход короткий, окружен двумя сросшимися костными губами. Яремные отростки умеренно длинные, остроконечные. Яремные отверстия щелевидные. Крючки на крыловидных костях длинные, плоские. Задненёбная вырезка не достигает уровня последних коренных зубов. Костное нёбо в онтогенезе значительно расширяется: у молодой особи из Новоелизаветовки его наибольшая ширина превышает длину ряда P^2 - P^4 всего на 16, а у взрослых животных — на 25-38 %. Молярный угол 77-84°. Передние края коронок верхних резцов образуют дугу, наружные резцы заметно увеличены. Зубы (как верхние, так и нижние) имеют типичное для представителей трибы расположение и строение коронок. Однако у более древних представителей вида M^2 двухкорневой (Новоелизаветовка), тогда как у экземпляров из Тудорова и Павлодара он имеет один узкий уплощенный корень. Кроме того, у голотипа с левой стороны черепа второй коренной зуб был утерян еще при жизни. Тело нижней челюсти относительно стройное, низкое у молодых и более высокое у старых особей. Основание нижней челюсти под P_3 прямое или слегка вогнутое. Симфизный отдел сильно скошен, подбородочный бугорок хорошо выражен. Ветвь челюсти значительно приподнята — челюстной угол 48-52°. Венечный отросток почти прямой или изогнут только в верхней части. Передний край массетерной впадины достигает уровня

талонида M_1 . Угловой отросток мощный и, вероятно, длинный. Кости конечностей [28] отличаются от таковых *Nyuacictitherium magnum* лишь более крупными размерами.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *N.venator* указаны в табл. 6-9.

С р а в н е н и е . От типового вида *N.venator* отличают значительно более длинные и остроконечные заглазничные отростки лобных костей (см.

рис. 33), большая величина челюстного угла и, вероятно, несколько более вздутые слуховые пузыри. Кроме того, от номинативного подвиды *N.hyaenoides* данный вид отличается менее мощными клыками и несколько большими относительными размерами M^2 и M_2 (см. табл. 8, 9).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний сармат (?Гроссулово, Пэун) и мэотис (Новоелизаветовка, Новая Эметовка-2, Тараклия, Белка, Тудорова) Северного Причерноморья; ?ранний плиоцен Казахстана (Павлодар) .

РОД *MIOHYAENOTHERIUM* SEMENOV, GEN.N.¹

Типовой вид *Miohyaenotherium bessarabicum* Semenov, sp. n.; поздний миоцен Северного Причерноморья и Закавказья.

Д и а г н о з . *Nyuacictitheriini* с кондилобазальной длиной черепа около 200-250 мм. Слуховые пузыри вздуты слабо, равномерно. Задняя костная губа наружного слухового прохода отсутствует. Основание нижней челюсти под P_3 выпуклое, подбородочный бугорок отсутствует или сильно смещен внутрь и с лабиальной стороны не заметен. Гипоконид M_1 ниже энтоконида.

С о с т а в р о д а . Род монотипный.

С р а в н е н и е . От остальных гиенотериев род *Miohyaenotherium* отличают очень слабое развитие или отсутствие задней костной губы наружного слухового прохода, выпуклое под P_3 основание нижней челюсти и отсутствие подбородочного бугорка, а также очень высокий

¹ Mio — от миоцен, остальные составляющие те же, что и в названии типового рода.

энтоконид M_1 , превосходящий по высоте гипоконид (см. рис. 27). Кроме того, от типового рода данный таксон отличается более крупными размерами, а также сильнее вздутыми и неуплощенными в задней части слуховыми пузырями.

З а м е ч а н и я . Отсутствие задней костной губы наружного слухового прохода, форма тела нижней челюсти и высокий энтоконид M_1 сближают данный род с иктитериями. Однако от последних его отличают признаки, указанные в диагнозе семейства Hyaenidae, а также относительно узкий талонид M_1 .

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний сармат или ?мэотис Закавказья; мэотис Северного Причерноморья.

MIOHYAENOTHERIUM BESSARABICUM SEMENOV, SP.N.¹

Рис.40

Ictitherium hipparionum var. *bessarabica* : Simionescu, 1938, с. 2, табл. 2, фиг. 1, табл. 3, фиг. 1-3; Година, Давид, 1973, с. 40.

Lycyaena parva : Simionescu, 1938, с.12, табл. 3, фиг. 4; Година, Давид, 1973, с. 40.

Ictitherium hipparionum var. *garedziensis* : Габашвили, 1973, с. 7, табл. 2, фиг. 1-3, табл. 3, фиг. 1-3.

Г о л о т и п . ИЗАН, № 48-3698; неполная левая нижнечелюстная кость; Белка, Ивановский р-н Одесской обл., УССР; мэотис; рис. 40, в.

М а т е р и а л и м е с т о н а х о ж д е н и я . 1. Белка: ИЗАН, коллекция № 48 — неполная левая нижнечелюстная кость (голотип) и две верхнечелюстные кости, по-видимому, принадлежавшие той же особи. 2. Удабно: ГМГ, коллекция № 277 — череп и две неполные нижнечелюстные кости молодой особи; материал описан Е.Г. Габашвили [67]. 3. Местонахождение неизвестно: ОГУ, № 2989 — левый P^4 .

Д и а г н о з . Тот же, что у рода.

О п и с а н и е . Гиенотерий очень крупных размеров — судя по имеющимся остаткам и данным И.Симионеску [88], кондилобазальная длина черепа была не менее 200, а у отдельных особей могла достигать 250 мм. Иными словами, этот хищник практически не уступал по размерам волку.

Череп по размерам и основным пропорциям близок к таковому *H.hyaenoides*. Его лицевая часть слабо укорочена, костное небо относительно широкое, скуловые дуги мощные и очень широкие. Височные линии длинные, полого изогнутые, сливаются за уровнем засуставных отростков. Относительно большая высота и заметная скошенность за-

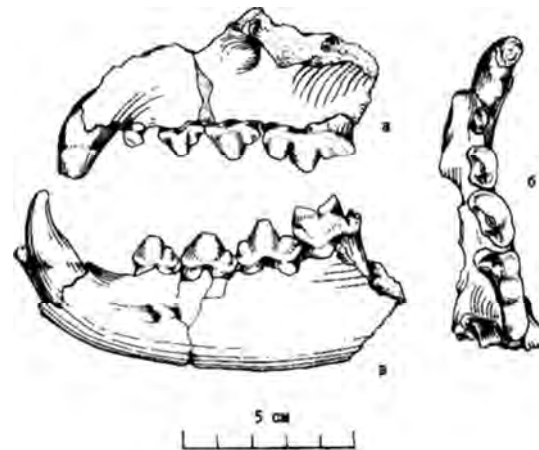


Рис. 40. *Miohyaenotherium bessarabicum*:

а - левая верхнечелюстная кость, вид сбоку (Белка, ИЗАН, № 48-3700), *б* - она же, вид снизу, *в* - левая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Белка, ИЗАН, №48-3698, голотип)

тылочного отдела черепа свидетельствуют о том, что у этого хищника был короткий, смещенный назад стреловидный гребень. Затылочный гребень развит слабо. Алисфеноидный канал отсутствует. Слуховые пузыри небольшие, равномерно вздутые, в задней части неуплощенные. Слуховая перегородка располагается в основании наружной части слухового пузыря и, следовательно, последняя образована только барабанной костью. Наружный слуховой проход короткий и практически имеет только одну переднюю костную губу — в том месте, где у остальных гиенотериев находится задняя губа, у экземпляра из Удабно на поверхности барабанной кости удалось обнаружить лишь едва заметную складку.

Расположение зубов верхней челюсти типично для трибы. У молодой особи из Удабно верхние резцы располагаются дугообразно, у старой особи из Чимишлии [88] передние края резцов, по-видимому, образуют прямую линию. По форме и размерам зубов этот гиенотерий также очень близок к *H.hyaenoides*. Необходимо лишь отметить, что у всех исследованных особей протокон P^4 выступает впереди парастилия и имеет срединный гребень. Судя по количеству альвеол на одном экземпляре из Белки, M^2 у данного вида должен иметь не менее двух корней.

Нижняя челюсть относительно мощная, особенно в средней части. Ее основание под P_3 выпуклое, подбородочный бугорок отсутствует или (у экземпляра из Удабно) смещен внутрь и с лабиальной стороны не заметен. Указанные признаки позволяют отличать данный вид от представителей других родов как визуально (см. рис. 27), так и по ин-

¹ Использовано название, предложенное И.Симионеску [88] для варианта *Ictitherium hipparionum* var. *bessarabica*. Происходит от "Бессарабия" — старого названия территории, включающей Молдавскую ССР и юго-западную часть Одесской области.

дексам: у всех гиенотериев высота тела нижней челюсти под P_2 больше высоты под P_3 - P_4 , а у *M. bessarabicum* — меньше или равна. Материалы И.Симионеску [88] позволяют заключить, что челюстной угол у этого хищника не превышал 35 - 40° .

Зубы нижней челюсти по форме, размерам и расположению также почти не отличаются от таковых *H. hyaenoides*. Исключение составляет только M_1 , гипоконид которого ниже энтоконида. Кроме того, тенденция к потере P_1 у данного вида выражена сильнее, чем у остальных гиенотериев — у половины известных экземпляров, в том числе у голотипа, этого зуба нет.

Промеры и индексы черепа, нижней челюсти и зубов *M. bessarabicum* указаны в табл. 8-9.

З а м е ч а н и я . Материалы из Чимишлии трудно диагностировать на основании лишь данных И.Симионеску [88]. Тем не менее, судя по строению протокона P^4 и форме тела нижней челюсти, гиенотерии из Белки, Удабно и Чимишлии принадлежат к одному виду. При этом очень крупными размерами (в том числе и размерами зубов) выделяется лицевая часть черепа из Чимишлии. Кондилобазальная длина этого черепа достигала приблизительно 250 мм, тогда как у остальных известных особей *M. bessarabicum* она едва ли превышала 200-210 мм. Однако наблюдаемые различия в размерах не являются препятствием для рассмотрения указанных экземпляров в составе одного вида, поскольку не выходят за границы изменчивости, наблюдаемой у современных представителей отряда. Так, у волка кондилобазальная длина черепа колеблется в пределах 207-262, а у лисицы — 115-160 мм [25], т.е. у названных видов длина наиболее крупного черепа превосходит длину наиболее мелкого соответственно на 27 и 39 %. В данном же случае различие в длинах не превышает 25 %.

Размеры зубов и характерное строение симфизного отдела позволяют предположить, что *M. bessarabicum* принадлежит также фрагмент нижней челюсти из Чимишлии, отнесенный И.Симионеску к *Lusyaena parva* [88].

Распространение. Поздний сармат или ?мэотис Грузии (Удабно); мэотис Украины (Белка) и Молдавии (Чимишлия).

HYAENOTHERIINI GEN. (МЕЛКАЯ ФОРМА)

Рис. 41

Материал и местонахождения. 1. Гребеники: ИЗАН, коллекция № 25 — три неполные нижнечелюстные кости трех особей; материал частично описан ВЛ.Крокосом [22]; ОГУ, № 2978 — неполная нижнечелюстная кость. 2. Новоукраинка: ИЗАН, коллекция № 38 — пять фрагментов нижних челюстей трех особей. 3. Новая Эметовка-1: ИЗАН, коллекция № 25 — изолированные P^3 и M_1 . 4. Чобручи: ОГУ, № 3086 — неполная нижняя челюсть.

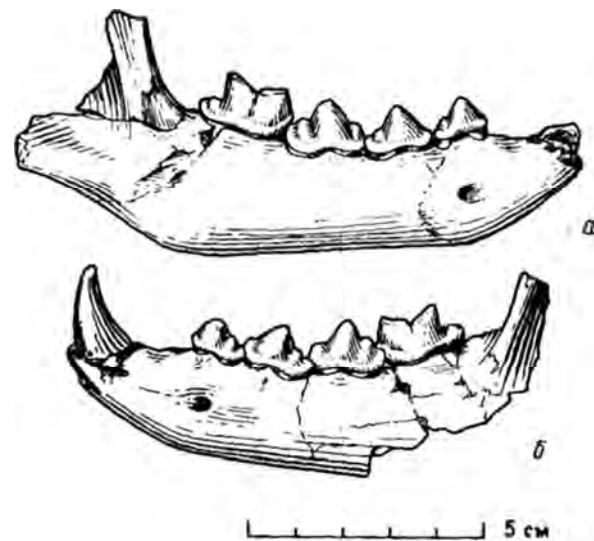


Рис. 41. *Hyaenotheriini* gen.:

a - правая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Чобручи, ОГУ, № 2978), *б* - левая нижнечелюстная кость, вид снаружи (Чобручи, ОГУ, № 3086)

Описание. Мелкий гиенотерий, близкий к представителям рода *Hyaenotherium*. Тело нижней челюсти стройное, подбородочный отдел сильно скошен и очень четко очерчен. Основание челюсти под P_3 вогнуто. Подбородочных отверстий два, изредка одно большое. Зубы имеют типичные для представителей трибы строение и расположение. P_1 иногда отсутствует. P_2 несколько укорочен, особенно у экземпляров из Гребеников. Гипоконид M_1 выше или равен по высоте энтокониду.

Промеры и индексы перечисленных экземпляров указаны в табл. 7-9.

З а м е ч а н и я . Описанные остатки, по-видимому, принадлежат одному виду гиенотериев, но отнести их к какому-то определенному роду пока невозможно. С равной степенью вероятности они могут принадлежать как *H. wongii* или неизвестному пока позднесарматскому виду рода *Hyaenotherium*, так и какому-нибудь мелкому представителю рода *Hyaenictitherium*. Можно только отметить, что хищник из Гребеников, Новоукраинки, Новой Эметовки-1 и Чобручей отличается (по меньшей мере в видовом отношении) от более крупного *H. venator* из позднесарматских местонахождений Гроссулово [90] и Пэун [70].

HYAENOTHERIINI GEN. (КРУПНАЯ ФОРМА)

Материал и местонахождения. Орток: ПИН, без номера — лицевая часть черепа, сочлененная с нижней челюстью. •

О п и с а н и е . Крупный гиенотерий, близкий по размерам к представителям рода *Нуаениктитерий*. Судя по отпечаткам зубов в заплюнующей описываемый экземпляр породе, величина молярного угла превышает 70° и протокон P^4 выступает впереди парастилия. Нижняя челюсть мощная, с вогнутым основанием. Симфизный отдел челюсти умеренно скошен. Высота тела челюсти под P_2 — 35, под P_3 - P_4 — 27 мм. Гипоконид M_1 выше энтоконида.

Промеры и индексы экземпляра из Ортока указаны в табл. 8, 9.

З а м е ч а н и я . По имеющимся остаткам гиенотерия из Ортока нельзя с уверенностью диагностировать даже до рода. Однако, принимая во внимание крупные размеры находки, вогнутое основание нижней челюсти и относительно высокий гипоконид M_1 , наиболее вероятно, что этот хищник принадлежит к роду *Нуаениктитерий*.

Мнение о происхождении иктитериев от древних виверровых, по-видимому, является единственным пунктом совпадения филогенетических заключений большинства исследователей, независимо от их представлений о систематической принадлежности данного подсемейства. Во всех остальных отношениях вопросы филогении всегда были и остаются одним из слабых мест в изучении группы.

Как указывает Г.Пилгрим [77], схему эволюции гиеновых, в соответствии с представлениями А.Годри, долгое время рассматривали как прямую линию, соединяющую древних виверр через ряд стоящих на различных эволюционных ступенях видов рода *Ictitherium* (*I.orbignyи* — *I.robustum* — *I.hippaionum*) с гиенами рода *Лусуаена*, а затем — с современным родом *Нуаена*. Позднее данная схема была несколько изменена М.Шлоссером, считавшим, что иктитерии, давшие начало указанным родам гиен, принадлежат к самостоятельной эволюционной линии виверровых. Однако филогенетические взгляды А.Годри и М.Шлоссера находились в противоречии с палеонтологическими данными, поскольку остатки специализированных гиен были известны из более древних отложений, чем остатки иктитериев. Это позволило Г.Пилгриму [77, 78] предположить, что подсемейства *Ictitheriinae* и *Нуаенинае* представляют собой две рано разделившиеся ветви гиеновых, происходящие от общего, близкого к виверрам предка. Согласно опубликованной им филогенетической схеме [78] иктитерии, в свою очередь, образовывали две ветви, одна из которых вела к *Ictitherium orbignyи*, а другая, начинавшаяся с *Progenetta certa*, — к остальным видам рода *Ictitherium*. Тем самым Г.Пилгрим указывал на независимое развитие *Ictitheriinae* и *Нуаенинае*, одновременно отмечая дифилитическое происхождение рода *Ictitherium* и исключая *I.orbignyи* из числа возможных предков остальных иктитериев. К аналогичным выводам пришел Ю.А.Орлов [30], предполагавший, в частности, возможность более позднего отделения *I.orbignyи* от первичного ствола виверр. Мнение о дифилитическом происхождении типового рода прекратило существование лишь после признания большинством специалистов предположенного М.Крецом [62] выделения указанного вида в род *Plioiviverrops*. Однако род *Progenetta*, к которому относили наиболее древние виды подсемейства, еще долгое время рассматривали как предковую группу

для всех Ictitheriinae. Более того, по представлению М.Крусачонта Пайро и Г.Петтер [48], от Progenetta берут начало не только Ictitherium и Plioviverrops, но и такие роды гиен, как Lysyaena, Nyuacictis и Euribobas, также включаемые указанными исследователями в состав подсемейства иктитериев. Заключение Г.Бомона и П.Мейна [45] о независимом происхождении плиовиверропсов от древних Herpestinae и самостоятельном эволюционном развитии этих хищников еще сильнее сблизил филогенетические линии иктитериев и настоящих гиен. Это позволило Н.Шмидту-Киттлеру [85] провести линию иктитериев от древних Herpestinae к Protictitherium, затем к Ictitherium и, через подрод Palhyaena, — непосредственно к роду Nyuena. Почти к такому же заключению пришли Г.Фикарелли и Д.Торре [51], тогда как Ф.Ховелл и Г.Петтер [60] не только связывают с иктитериями, но даже относят к подсемейству Ictitheriinae некоторые виды рода Nyuena. И наконец, Б.Куртен [67], Н.Солоуниас и Г.Бомон [91] считают, что некоторые роды настоящих гиен могли произойти от представителей рода Thalassictis.

Таким образом, современные систематики практически вернулись к первоначальной филогенетической схеме А.Годри. То, что предковой формой для иктитериев и настоящих гиен они не называют "I."orbignyi, а разыскивают таковую среди представителей родов Progenetta, Protictitherium или Thalassictis, не меняет сути дела. Существующие расхождения во взглядах на то, в каком из названных родов следует искать предков Nyuena и остальных Ictitheriinae, имеют не столько принципиальный, сколько номенклатурный характер. Так, например, род Protictitherium объединяет группу видов, ранее относимых к роду Progenetta, тогда как название последнего является младшим синонимом Thalassictis. Подобно А.Годри, авторы всех последующих схем исходили из представлений, что иктитерии в той или иной мере служили переходным звеном между древними виверровыми и настоящими гиенами. Соответственно их филогенетические построения, как правило, отражают лишь возможные пути и этапы морфологических преобразований зубного аппарата в эволюционном ряду, начинающемся древними Herpestinae и заканчивающемся современными родами гиен.

Несмотря на то, что предлагаемая ревизия систематической принадлежности и состава подсемейства Ictitheriinae требует пересмотра большинства прежних представлений о родственных связях и эволюции иктитериев и гиенотериев, составление достаточно обоснованной филогенетической схемы в настоящее время невозможно. Ряд причин, в том числе недостаток сведений по остальным группам виверр и гиен, а также нескоррелированность геохронологических шкал континентальных отложений Азии, Африки, Западной и Восточной Европы, позволяющих ограничиться лишь краткими филогенетическими замечаниями.

Прежде всего, совершенно исключено, что иктитерии могли дать начало гиенотериям или каким-либо иным гиеновым. Они представляют самостоятельную филогенетическую ветвь виверровых, отделившуюся

от основного ствола не позднее среднего миоцена, достигшую расцвета в позднем миоцене и прекратившую существование, по крайней мере на территории СССР, в раннем плиоцене.

Предков иктитериев, по-видимому, следует искать среди олигоценых и раннемиоценовых Herpestinae, причем обязательно среди видов, имеющих четырехкорневой P^4 , и у которых передняя слуховая камера значительно больше задней. Следовательно, для такой роли мало подходит раннемиоценовый *Herpestes antiquus* [45], имеющий слуховые пузыри с обратным соотношением размеров слуховых камер.

Судя по характеру преобразований жевательного аппарата, основной эволюционной тенденцией иктитериев являлось приспособление к питанию мясной пищей. Данная тенденция прослеживается как в подсемействе в целом, так и внутри отдельных родов этих хищников. Морфологически она выражается в увеличении абсолютных размеров животных, расширении костного неба, укорочении рядов щечных зубов, увеличении молярного угла, удлинении лезвий плотоядных зубов при одновременном уменьшении относительных размеров протокона P^4 и талонида M_1 , редукции M^2 и M_2 , а также в некоторых других прогрессивных изменениях, уже рассматривавшихся в настоящей работе. Исключение, возможно, составляет только род *Plioviverrops*, эволюция которого, по мнению Г.Бомона и П.Мейна [45], происходила в направлении приспособления к питанию беспозвоночными. Указанные исследователи предполагают, что прогрессивными преобразованиями зубного аппарата в нижней челюсти у этих хищников являются увеличение относительной длины талонида M_1 и уменьшение высоты протокониды плотоядного зуба при одновременном увеличении размеров энтокониды, гипокониды и гипоконулиды, приводящее к выравниванию высот всех его зубцов. Однако перечисленные преобразования плохо согласуются с прогрессивными изменениями, происходящими в верхней челюсти плиовиверропсов, а именно с увеличением молярного угла и уменьшением относительных размеров протокона P^4 . В связи с этим не исключено, что рассматриваемый Г.Бомоном и П.Мейном эволюционный ряд, начинающийся с *Herpestes antiquus* и заканчивающийся *P.orbignyi* и *P.guerini*, не отражает действительных родственных связей плиовиверропсов. Он может представлять собой лишь случайный набор видов, более молодые из которых уступают своим предшественникам по уровню специализации зубного аппарата. Так, например, весьма сходные заключения о направлении эволюции можно было бы сделать и в отношении рода *Ictitherium*, позднесарматские, мэотические и раннеплиоценовые представители которого сильно уступают среднесарматскому виду *I.spelaeum* по степени редукции последних коренных зубов и талонида M_1 . И наконец, вызывает сомнение, что предком плиовиверропсов мог быть *H.antiquus*, имеющий слуховые пузыри с маленькой тимпанальной камерой. Если же представления Г.Бомона и П.Мейна о филогении плиовиверропсов справедливы, то для рассмотрения этих

хищников в составе подсемейства Ictitheriinae остается слишком мало оснований. Наиболее вероятно, что плививерропы образовали самостоятельную филогенетическую ветвь вскоре после отделения иктитериев от древних Herpestinae.

Эволюцию основного ствола иктитериев можно представить следующим образом. В его основе, вне всяких сомнений, находится род *Protictitherium*. Если даже впоследствии этот таксон окажется сборной группой, включающей наиболее древних представителей других родов иктитериев, то в современном понимании [85] он объединяет достаточно древние и примитивные виды, многие из которых, судя по морфологии зубного аппарата, вполне могли дать начало остальным родам подсемейства. К сожалению, сведений о строении черепов большинства видов протиктитериев пока не имеется. Вершиной эволюции этих хищников, по-видимому, является *P. crassum*, превосходящий по уровню специализации зубного аппарата многих представителей рода *Ictitherium*. В Северном Причерноморье и, вероятно, в остальных частях ареала, протиктитерии просуществовали до среднего сармата. В это же время прекратил существование и род *Thalassictis*, представляющий слепую и крайне специализированную ветвь иктитериев, которая могла отделиться от протиктитериев не позднее конца среднего миоцена. Несколько ранее от последних должен был отделиться и род *Ictitherium*, подтверждением чему может служить необычайно примитивное строение черепа и зубного аппарата *I. sinense*. Исходя из особенностей морфологии можно предположить, что исходной группой для собственно иктитериев является подрод *Sinictitherium*, давший начало под родам *Ictitherium* и *Paraictitherium*. Однако наиболее древние из достоверных находок типового рода подсемейства принадлежат *I. spelaeum* — среднесарматскому представителю номинативного подрода и к тому же наиболее специализированному его виду. По этой причине сделать обоснованные заключения о родственных связях внутри рода *Ictitherium* пока невозможно. Имеющиеся материалы позволяют лишь указать на значительную вероятность прямой филогенетической связи между его типовым видом *I. viverrinum* и понтическим *I. ibericum*.

Гиенотерии, как и остальные *Hyaenidae*, по-видимому, произошли от древних виверровых, отделившись от последних не позднее начала миоцена или, что более вероятно, еще в палеогене. В какой мере их предки были связаны с предками иктитериев, сказать пока трудно. Очевидно лишь то, что в морфологическом отношении предки гиен должны были удовлетворять следующим требованиям: заглазничные отростки лобных костей длинные; стреловидный гребень отсутствует или развит только в месте слияния с затылочным гребнем; алисфеноидный канал имеется, но наблюдается явная тенденция к его исчезновению; тимпанальные камеры очень большие; наружный слуховой проход короткий, с хорошо развитой передней костной губой и зачатками задней губы; P^4 с относительно большим парастилем и сильно редуцирован-

ным четвертым корнем; тело жужок челюсти под P_3 прямое или слегка вогнутое; подбородочный бугорок хорошо выражен; половая кость отсутствует; конечности длинные, пятипалые, пальцеходящие, ретрактильная способность когтей утрачена. Ветвь гиенотериев вскоре отделилась от ствола гиен и стала развиваться самостоятельно, о чем свидетельствуют как примитивное строение зубного аппарата этих хищников, так и эволюция группы в нехарактерном для большинства гиен направлении. Незначительное (по сравнению с другими представителями семейства) увеличение относительной высоты черепа и абсолютных размеров животных в сочетании с укорочением лицевого отдела черепа, увеличением его скуловой ширины и ширины костного неба, отсутствием тенденций к развитию клыкообразных резцов и дробящих предкоренных зубов, значительным удлинением лезвий P^4 и M_1 , увеличением молярного угла, редукцией последних коренных зубов и талонида M_1 , а также с приспособленностью конечностей к прыжкам и быстрому бегу свидетельствуют о том, что основным направлением эволюции гиенотериев являлась специализация к питанию мясной пищей и активной охоте, объектом которой, вероятно, служили различные копытные.

Насколько близки друг к другу отдельные представители трибы гиенотериев, пока неясно. Можно лишь предположить, что не позднее конца среднего миоцена они образовали три независимые филогенетические ветви, две из которых, представленные родами *Hyaenotherium* и *Hyaenictitherium*, в дальнейшем развивались параллельно. Первый из указанных родов, по-видимому, был более прогрессивным и трудно объяснить его исчезновение еще в раннем плиоцене, тогда как второй просуществовал в Азии до среднего плиоцена. Род *Miohyaenotherium* представляет третью, уклонившуюся от общего направления развития, но не имеющую четкой эволюционной направленности, ветвь гиенотериев, прекратившую существование в конце миоцена. Судя по строению слуховой области черепа, в филогенетическом отношении данный таксон ближе к *Hyaenictitherium*, чем к типовому роду трибы.

Как отмечалось выше, мнение о том, что иктитерии и гиенотерии являются связывающими звеньями между современными гиенами и древними виверрами, лишено оснований. Возникновение его связано с тем, что среди известных в настоящее время миоценовых и плиоценовых представителей семейства *Hyaenidae* пока не удается отыскать возможных предков современной полосатой гиены, отличающейся весьма низким уровнем специализации зубного аппарата. По этой причине в последние годы в качестве предковой формы для рода *Hyaena* все чаще рассматриваются *Hyaenictitherium hyaenoides* или другие крупные виды гиенотериев [51, 60, 67, 85, 95], имеющие такой же примитивный зубной аппарат, каким должны были располагать предки полосатой гиены, и сходные с последней общим обликом черепа. Однако существенные различия в морфологии слуховой области черепа, и особен-

но в строении наружного слухового прохода, исключают возможность прямой филогенетической связи между родами *Нуаenotherium* и *Нуаена* или какими-либо иными гиенотериями и настоящими гиенами.

Из всех возможных внутривидовых связей гиенотериев не вызывает сомнений лишь происхождение *Нуаenotherium magnum* от *Н.wongii*, возможное с точки зрения как морфологии, так и геологического возраста этих видов.

В заключение необходимо отметить, что имеющиеся данные пока не позволяют указать центры происхождения иктитериев и гиенотериев, хотя для первых таковыми, по-видимому, является территория, прилегающая к Тетису и Паратетису.

Характер предпринимавшихся ранее экологических заключений, касавшихся главным образом вопросов пищевой специализации иктитериев и роли, которую они играли в гиппарионовых фаунах, как правило, находился в прямой зависимости от взглядов на систематическую принадлежность данной группы хищников. Так, большинство специалистов, рассматривавших подсемейство *Ictitheriinae* в составе семейства виверровых, считало его представителей охотниками на мелких позвоночных — лягушек, ящериц, грызунов [38]. Однако относительно крупные размеры, мощный жевательный аппарат и явное сходство значительной части видов с гиенами позволяли усомниться в правильности такого предположения. В то же время, среди специалистов, относивших иктитериев к гиеновым, господствовало мнение, что все представители этого подсемейства были более или менее специализированными некрофагами. При этом критерием уровня специализации в питании падалью обычно служила современная полосатая гиена.

Последняя точка зрения являлась результатом представлений об иктитериях как о промежуточном звене между виверрами и гиенами. Так, Г.Пилгрим [77] разделил род *Ictitherium* (к которому он относил почти всех известных в то время представителей подсемейства) на три группы видов, отличающихся по уровню специализации зубного аппарата. По существу, указанные группы представляли собой три эволюционные ступени, ведущие от виверр к гиенам. Нижнюю из них занимал "*I. orbigny*", в морфологическом отношении очень близкий к современным *Viverrinae*, а верхнюю, наиболее близкую к современным гиенам, — "*I. hipparionum*" и другие крупные иктитерии (т.е. гиенотерии). Группе видов, близких к "*I. robustum*", отводилась вторая, промежуточная ступень. Мнение Г.Пилгрима во многом определило взгляды последующих исследователей на экологические особенности иктитериев, поскольку подтверждалось, казалось бы, убедительными фактами. В ряду "*I. orbigny* — *I. robustum* — *I. hipparionum*" можно было проследить прогрессивные изменения черепа, зубов и скелета конечностей, связывающие воедино отдельные морфологические стадии перехода от виверр к гиенам и тем самым отражающие последовательные этапы эволюции группы, идущей по пути приспособления к некрофагии, а именно: увеличение абсолютных размеров; повышение затылочного отдела черепа; увеличение скуловой ширины черепа и массивности скуловых

дуг; расширение костного нёба; укорочение зубных рядов за счет редукции последних коренных зубов и увеличения молярного угла; удлинение лезвий плотоядных зубов при одновременной редукции протокона P^4 , метаконода и талонида M_1 ; удлинение конечностей и переход от полустопохождения к пальцехождению при одновременном ослаблении функциональной деятельности первых пальцев и уменьшении ретрактивной способности когтей вплоть до полной ее утраты. Кроме того, Г.Пилгрим предполагал, что у иктитериев происходило прогрессивное укорочение дистальных отделов задних конечностей, характерное для современных гиен, т.е. крупные иктитерии в связи с переходом к питанию падалью должны быть плохими бегунами. Однако проведенный Ю.А.Орловым [27, 28] морфофункциональный анализ скелета конечностей *Hyaenictitherium venator* (= *I. hipparionum*) показал, что это был хорошо бегающий и способный к прыжкам хищник. В результате указанный исследователь пришел к заключению, что "этот вид иктитерия, несомненно, был активным охотником за мелкими копытными и, возможно, в пикермийской фауне играл, в известной мере, роль современного волка" [28, с. 77]. Данные выводы противоречили мнению Г.Пилгрима и поставили под сомнение правильность сложившихся представлений об иктитериях как о связующем звене между виверрами и гиенами.

Пытаясь исправить создавшееся положение, Б.Куртен [66] поддержал мнение О.Абеля [41] о том, что иктитерии замещали в гиппарионовых фаунах не волка, а шакалов, и назвал их "биологическими мусорщиками". Тем самым он, по-видимому, пытался восстановить цепь, соединяющую виверр с гиенами и позволяющую проследить у последних этапы специализации, ведущей к облигатной некрофагии. Однако предположение Б.Куртена было слабо обосновано, поскольку он перенес выводы Ю.А.Орлова о способности "*I. hipparionum*" к быстрому бегу на все виды рода *Ictitherium*, к которому он относил также некоторых представителей родов *Protictitherium* и *Thalassictis*. В результате определение "быстроногие мусорщики" усреднило экологические особенности более десятка видов хищников, принадлежащих к двум разным семействам и значительно отличающихся друг от друга по экологическим данным. Кроме того, сам термин "мусорщики" не совсем удачен. Слово "scavenger" переводится с английского языка как "мусорщик" и как "пожиратель падали", причем в биологической литературе оно обычно используется во втором значении. Но поскольку Б.Куртен противопоставляет иктитериев и шакалов как волку (охотнику), так и гиенам (признанным падальщикам), он, несомненно, употребляет данное слово в первом значении, называя так хищников, поедающих трупы животных, но не имеющих характерных для специализированных некрофагов морфологических приспособлений для эффективной утилизации костей крупных млекопитающих. Однако под это определение попадает большинство представителей отряда, в том числе

даже такие ярко выраженные охотники, как кошки, многие из которых не брезгают падалью. Да и сравнение иктитериев с шакалами, принятое в противовес выводам Ю.А.Орлова, трудно назвать удачным, поскольку оно во многом противоречит выводам самого Б.Куртена. Так, данные по экологии обыкновенного шакала [25, 26, 39] свидетельствуют о том, что этот хищник не менее активный охотник, чем волк. Способность развивать в беге большую скорость позволяет ему добывать наиболее быстро бегающих грызунов, зайцев и даже птиц, а стаи шакалов успешно охотятся на мелких копытных. В то же время, спектр объектов питания шакала необычайно широк. Он охотно поедает плоды, ягоды и семена многих растений, червей, моллюсков, насекомых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и их яйца, млекопитающих (от мышевидных грызунов до мелких копытных), а также трупы животных и различные отбросы. Однако последние компоненты занимают незначительное место в рационе шакала, основу питания которого обычно составляют мелкие млекопитающие и птицы, т.е. объекты, требующие активной охоты. Приведенные данные в значительной мере справедливы и для африканских видов шакалов — полосатого, чепрачного и эфиопского, а также для американского койота. Это позволяет охарактеризовать шакалов и койота не как "мусорщиков", живущих за счет трупов животных и остатков чужой добычи, а как полифагов, добывающих большую часть пищи активной охотой. Единственным существенным отличием в питании мелких представителей рода *Canis* и волка является более частая встречаемость в рационе последнего копытных животных, добытых в результате охоты. Однако указанное отличие связано не с большим хищничеством волка, а с более крупными размерами и, соответственно, с большими физическими возможностями этого хищника. Как волк, так и шакалы поедают любую доступную пищу. Этим обуславливается и выполняемая ими санитарная функция — очевидно, что больные и ослабленные животные, а также их трупы, представляют собой наиболее легкую добычу. Следовательно, экологические роли волка, с одной стороны, и шакалов - койота — с другой, определяются не количеством поедаемой падали, а размерами добычи, составляющей основу их питания. Если сопоставить размеры *H. venator* из Павлодара с размерами обитавших совместно с ним копытных, то и в этом случае более вероятно мнение Ю.А.Орлова, отводившего этому гиенотерии роль современного волка, т.е. охотника на копытных. Кроме того, высказанное Б.Куртеном [65, 66] предположение о стайном образе жизни китайских видов гиенотериев, по-видимому, справедливо и для *H. venator*. Это позволяет включить в список потенциальной добычи указанного хищника, стоящего по размеру значительно ближе к волку, чем к шакалам и койоту, не только мелких копытных, но и таких крупных животных, как гиппарионы, трагоцерусы, саблерогие антилопы и жирафы-палеотрагусы (даже в последнем случае различия в размерах между хищником и жертвой

меньше таковых между волком и лосем). Тем не менее нельзя утверждать, что О.Абель и Б.Куртен были полностью неправы, отводя иктитериям роль шакалов. Так, *Hyaenotherium wongii* — наиболее мелкий из известных гиенотериев — мог с успехом выполнять функции шакала, оставляя роль волка обитавшему совместно с ним крупному *Hyaenictitherium hyaenoides*.

В то же время между указанными видами современных и вымерших хищников не было и не могло быть полной аналогии. По уровню специализации зубного аппарата представители семейства *Canidae* значительно уступают гиенотериям: наличие лезвиеобразных плотоядных зубов, намного меньший молярный угол, отсутствие M_3 , редукция верхних коренных зубов и M_2 позволяют рассматривать последних как более специализированных миофагов. Иными словами, даже при очень сильном внешнем сходстве какого-либо гиенотерия с шакалом он значительно меньше подходит для роли "мусорщика", чем последний. И наконец, сравнение с шакалом совершенно непригодно для настоящих представителей подсемейства *Ictitheriinae*. Даже наиболее длинные из них по экстерьерным данным стояли несравненно ближе к современным большой и африканской циветам, енотовидной и кустарниковой собакам, чем к шакалам и койоту, и, следовательно, в экологическом отношении существенно отличались от последних.

Морфологическая неоднородность иктитериев настолько очевидна, что никто из последующих исследователей не поддержал полностью взгляды О.Абеля и Б.Куртена. Так, Г.Галиано и Д.Фрейлей [53] предполагают, что функции шакалов и койота выполняли только представители рода *Palhyaena* (в прежнем его понимании). При этом роль охотника на копытных, наиболее характерным представителем которого они справедливо считают не волка, а гиеновую собаку, Г.Галиано и Д.Фрейлей отводят таким гиенам, как *Lycyaena*, *Euriboas* и *Chasmaporthetes*, сближая с данной группой род *Hyaenictitherium*. Однако с их экологическими заключениями трудно согласиться. Несмотря на отсутствие указаний, в каком составе рассматривались роды *Palhyaena* и *Hyaenictitherium*, доводы Г.Галиано и Д.Фрейлей можно проанализировать на примере типовых представителей этих таксонов — гиенотериев *H.venator* (=hipparionum) и *H.hyaenoides*. Прежде всего указанные специалисты использовали для обоснования своих экологических заключений далеко не самый удачный набор морфологических признаков. Это хорошо видно по оставленным ими сравнительным таблицам, а практически полное отсутствие в последних цифровых данных не позволило учесть имеющиеся сведения об изменчивости исследуемых признаков и правильно оценить многие из них. Так, Г.Галиано и Д.Фрейлей считают "режущими" предкоренные зубы *Chasmaporthetes kani*, ширина коронок P^2 и P^3 у которого, согласно опубликованным ими же промерам, составляет 60-65 % длины этих зубов; называют "длинным и стройным" P^2 *H.venator*, длина которого колеблется в пределах

13,5-16,0 при ширине 7,0-8,3 мм, а одноименный зуб *H.hyaenoides* при длине 14,0-16,9 и ширине 7,9-9,9 мм — "маленьким и стройным" и т.д. Только применение большого количества синонимов и указаний на различные степени проявления одних и тех же признаков позволило им добиться внешне несхожих описаний и указать различия в строении жевательного аппарата у представителей родов *Palhyaena*, *Lycyaena* и *Hyaenictitherium*. К примеру, так выглядят различия в строении нижних плотоядных зубов этих гиен: *Palhyaena* — "метаконид редуцирован, талонид маленький и двухзубцовый"; *Lycyaena* — "метаконид очень маленький, талонид очень маленький и двухзубцовый"; *Hyaenictitherium* — "то же, что у *Palhyaena*, но крупнее" [53, с.12-13]. К сожалению, подобных примеров можно привести множество, что сильно сказало на достоверности большинства выводов указанных авторов. В частности, вызывает сомнение, что *H.venator* всего лишь выполнял экологические функции шакалов и койота, тогда как близким к нему по абсолютным размерам, пропорциям черепа и строению зубов гиенам рода *Lycyaena* отводится роль "крупной гиеновой собаки". Более того, такая роль подходит этим гиенам значительно меньше, чем гиенотериям. Крайне редкие и малочисленные находки костных остатков не позволяют считать представителей рода *Lycyaena* стайными животными, тогда как гиеновые собаки и, по-видимому, большинство гиенотериев — стайные хищники. Но, тем не менее, в работе Г.Галиано и Д.Фрейлей имеется положительная сторона — в отличие от многих предшествующих исследователей они даже не пытались рассматривать иктитериев как однородную в экологическом отношении группу.

Ошибочность такого подхода к иктитериям подтвердилась при изучении рода *Plioviverris*, представителей которого долгое время считали наиболее примитивными гиеновыми. Исследования, проведенные Г.Бомоном и П.Мейном [45], показали, что эта группа хищников специализировалась в питании беспозвоночными, т.е. в совершенно нехарактерном для большинства гиен направлении. Такой вывод, пошатнувший самую основу сложившейся схемы, окончательно разрушил представления о существовании единой экологической цепи, соединяющей виверр, иктитериев и настоящих гиен. Действительно, трудно признать правдоподобным представление о том, что все виды и роды такого крупного таксона, как подсемейство иктитериев (даже если не принимать во внимание его сборность), играли в гиппарионовых фаунах одну экологическую роль и отличались друг от друга лишь уровнем специализации в питании падалью.

Данные, полученные при изучении современных хищников, свидетельствуют о трудности и даже невозможности однозначных характеристик экологических и, прежде всего, трофических особенностей большинства представителей отряда. Это в полной мере относится к отдельным видам хищных млекопитающих и тем более справедливо для таксонов родового и более высокого рангов.

Определяя трофическую характеристику какого-либо современного вида, можно использовать три взаимно дополняющих друг друга критерия оценки: качественный и количественный состав пищи исследуемого вида, а также его морфологические особенности. Так, в приведенном выше примере анализ качественного состава пищи волка позволил охарактеризовать этого хищника как полифага. Однако количественный анализ его рациона противоречит такому заключению — с данной точки зрения волка можно рассматривать как практически облигатного миофага. В свою очередь, морфология его зубного аппарата дает возможность убедиться в большей правильности первого заключения — длинное и относительно узкое костное небо, длинные зубные ряды, примитивное строение плотоядных зубов, малый молярный угол, наличие в верхней челюсти крупных коренных зубов с хорошо выраженными дополнительными зубцами, большой талонид M_1 и многие другие особенности характеризуют его как полифага. В конечном итоге обобщение всех этих данных приводит к выводу, что волк не является специализированным миофагом, подобно хорькам или кошкам, а способен поедать любую пищу, которая в данный момент ему наиболее доступна. Точно также нельзя однозначно охарактеризовать и экологическую роль волка. В зависимости от множества условий (обилия той или иной пищи, района обитания, сезона года и многих других факторов) он может выполнять функции крупного хищника — охотясь на копытных, "сверххищника" — поедая представителей своего же отряда (от мелких кунных до медведей), а также на время практически полностью переходить к питанию мышевидными грызунами, рыбой, птицами, падалью или другими объектами. Однако при этом все особенности экологии волка, а равно и всех других современных представителей отряда хищных млекопитающих, в большей или меньшей мере доступны для непосредственного наблюдения, что позволяет делать вполне обоснованные выводы. В связи с этим совершенно нереальным выглядело бы утверждение, что все виды рода *Canis* или, тем более, все представители подсемейства *Caninae* играют в современной фауне одну и ту же роль. В то же время подобные неоднозначные характеристики экологической роли вымерших групп хищников по непонятным причинам долгое время считались вполне приемлемыми, что хорошо видно на примере "подсемейства" иктитериев.

Различные заключения об особенностях экологии древних хищников основываются главным образом на морфологии их черепа и посткраниального скелета. Это значительно снижает достоверность выводов и указывает на еще большую несостоятельность однозначных характеристик. Разумеется, использование всех имеющихся сведений о климатических условиях, особенностях ландшафта, растительности, составе фауны и других данных, характеризующих среду обитания исследуемого животного, а также сопоставление их с данными по экологии близкородственных или хотя бы морфологических сходных с ним

современных видов по-прежнему отражаются на обосновании таких заключений. Однако только правильное понимание экологической роли современных представителей отряда, использованных в качестве "эталона", позволяет избежать многих ошибок в характеристике вымерших хищников. В этом легко убедиться на примере двух современных видов гиен — полосатой и пятнистой. Так, необычайно сильное развитие поверхностей, служащих для прикрепления жевательной мускулатуры, мощные челюсти и, главное, наличие предкоренных зубов дробящего типа с широкими и высокими коронками, а также укорочение дистальных отделов задних конечностей позволяют охарактеризовать указанных хищников как некрофагов. При этом, учитывая большую степень проявления перечисленных признаков у пятнистой гиены, можно считать ее более специализированным некрофагом. И действительно, при наличии падали обе гиены охотно ее поедают, причем пятнистая гиена значительно лучше полосатой выполняет функции некрофага, что особенно хорошо заметно в районах их совместного обитания. Кроме того, на основании этих же признаков можно было бы предположить, что пятнистая гиена более плохой бегун и худший охотник, чем полосатая, а падаль в ее питании занимает гораздо большее место. На самом деле наблюдается противоположная картина — пятнистая гиена способна развивать в беге большую скорость и достаточно долго преследовать добычу, а стаи этих гиен успешно добывают многих крупных копытных, тогда как полосатая гиена является очень плохим бегуном, охотится редко и в одиночку, отваживаясь нападать лишь на мелких и слабых животных. Данный пример не только указывает на значительную вероятность неверных трактовок экологических особенностей хищников на основании одних лишь морфологических данных, но также позволяет еще раз убедиться в сомнительности однозначных экологических характеристик. Ведь даже наиболее приспособленная к питанию падалью пятнистая гиена едва ли полностью соответствует определению "некрофаг". Гиены не являются исключением в отряде хищных млекопитающих — в зависимости от большей доступности той или иной пищи они могут выполнять функции как некрофагов, так и активных охотников. Следовательно, используя современных гиен в качестве "эталона" при выяснении экологических особенностей иктитериев и гиенотериев, едва ли можно рассматривать некоторое сходство в строении жевательного аппарата у этих групп хищников как бесспорное доказательство специализации последних в питании падалью. Более того, ни один из видов, отнесенных в данной работе к подсемейству *Ictitheriinae* или к трибе *Hyenotheriini*, не имеет предкоренных зубов дробящего типа — основной отличительной черты некрофагов. Во всяком случае, по мощности P^3 представители указанных таксонов заметно уступают обитающим совместно с ними мелким гиенам, таким, как *Lusyaena chaeretis*, "*Miohyaena*" *montadai* и *Palhyaena hipparionum*.

Исложенные выше соображения свидетельствуют о необходимости

пересмотра большинства прежних взглядов на экологические особенности исследуемой группы хищников. Этому же требует и предложенная в данной работе ревизия подсемейства Ictitheriinae, возвратившая данный таксон в семейство виверровых и исключившая из его состава ряд видов, считавшихся наиболее "продвинутыми" в эволюционном отношении иктитериями. К сожалению, имеющиеся в настоящее время ископаемые материалы и литературные данные позволяют сделать лишь далеко не полные заключения экологического характера.

Прежде всего, необходимо отметить, что иктитерии, подобно большинству современных виверр и многих других хищных млекопитающих, по характеру питания являлись полифагами, т.е. были способны поедать не только животную, но и разнообразную растительную пищу — плоды, ягоды, семена и сочные части различных растений. На это указывают довольно большие размеры протокона P^4 , талонида M_1 и последних коренных зубов верхней и нижней челюстей. Однако строение плотоядных зубов, наличие на P^4 хорошо развитого парастилия и относительно длинного метастилия, а также расположение лезвия параконида M_1 под очень небольшим углом к продольной оси зуба позволяют рассматривать этих хищников как значительно более специализированных миофагов, чем представители подсемейства Viverrinae. Исходя из этого, можно предположить, что иктитерии, по-видимому игравшие в гиппарионовой фауне ту же роль, какую играют в современных фаунах Африки и Юго-Восточной Азии крупные виверры, были несколько более активными охотниками, чем последние. Без сомнения, в число объектов их питания, помимо самой разнообразной пищи, могла входить также падаль, как входит она в рацион большинства хищных млекопитающих, однако нет никаких оснований предполагать, что они были более специализированными некрофагами, чем современные Viverrinae.

Исследования Г.Бомона и П.Мейна [45] показали, что специализация зубного аппарата у наиболее примитивных иктитериев — представителей рода *Plioivertrops* — происходила в направлении, ведущем к питанию всевозможными. Разумеется, такой вывод не исcludes из состава возможных объектов питания этих хищников мелких наземных позвоночных, птиц и их яйца, а также растительную пищу. Кроме того, судя по строению плотоядных зубов, они были более приспособлены к питанию мясной пищей, чем большинство современных виверр. Материалы по *P.orgbignyi* [2, 54, 77] дают возможность дополнить экологическую характеристику данного рода. Сравнительно мелкие размеры (кондилобазальная длина черепа около 100 мм), очень большие глазницы, относительно короткие передние и длинные полустопоходящие задние конечности, вооруженные, вероятно, втяжными когтями, позволяют предположить, что эти иктитерии вели ночной образ жизни, могли хорошо прыгать и лазать по деревьям. По-видимому, они являлись обитателями густых (наиболее вероятно — лесных) зарослей. Косвенным

подтверждением такого заключения может служить отсутствие представителей рода *Plioivertrops* в составе позднесарматской и мзотической фаун Северного Причерноморья, имеющих более остепененный облик по сравнению с синхронной "пикермийской" фауной Западной Европы, где эти виверры были довольно многочисленны.

Иктитерии рода *Protictitherium* были во многом сходны с представителями предыдущего рода. Об этом свидетельствуют близкие размеры указанных животных, очень большие глазницы и значительное сходство в строении дистальных отделов конечностей. К сожалению, соотношение длин передних и задних конечностей, а также пропорции их отдельных звеньев у протиктитериев пока неизвестны, и предлагаемая реконструкция внешнего облика *P.crassum* (рис. 42, а) во многом условна. Тем не менее, можно заключить, что эти полустопоходящие хищники с очень подвижными кистями передних лап и втяжными когтями вели ночной образ жизни и могли хорошо лазать по деревьям. Вероятно, они обитали в густых влажных лесах субтропического типа, подтверждением чему служат как общий характер наиболее древних гиппарионовых фаун, так и исчезновение протиктитериев в исследуемом регионе на границе среднего и позднего сармата — в период заметной аридизации климата, а также других климатических и палеогеографических изменений, приведших к исчезновению большинства представителей среднесарматского фаунистического комплекса. Сравнение морфологических особенностей различных представителей данного рода позволяет зарегистрировать в ряду *P.gaillardii* — *P.crassum* следующие прогрессивные изменения: увеличение абсолютных размеров; расширение костного неба; увеличение молярного угла; уменьшение высоты протоконида M_1 ; редукцию M^2 , M_2 и талонида M_1 . Перечисленные признаки указывают на то, что специализация жевательного аппарата протиктитериев происходила в направлении питания мясной пищей. Подтверждением этому служит также отмеченное у *P.crassum* расположение эктопарастилия P^4 на продольной оси лезвия зуба, что наблюдается только у некоторых представителей семейства Felidae. Тем не менее, в число объектов питания этих хищников могли входить падаль и растительная пища. Однако довольно слабое развитие стреловидного гребня, а также относительная стройность скуловых дуг и нижней челюсти протиктитериев свидетельствуют о том, что указанные компоненты не могли играть значительную роль в их питании. Представителей данного рода можно с полной уверенностью считать охотниками на мелких позвоночных, которые разыскивали свою добычу как на земле, так и на деревьях. Следует лишь отметить, что по характеру питания *P.gaillardii*, по-видимому, мало отличался от плиовиверропсов, тогда как основу питания *P.crassum* могла составлять преимущественно мясная пища.

Помимо протиктитериев в среднем сармате исследуемого региона обитал еще один род иктитериев — *Thalassictis*. Единственный представитель этого рода — *T.robusta*, вероятно, был наиболее специализиро-

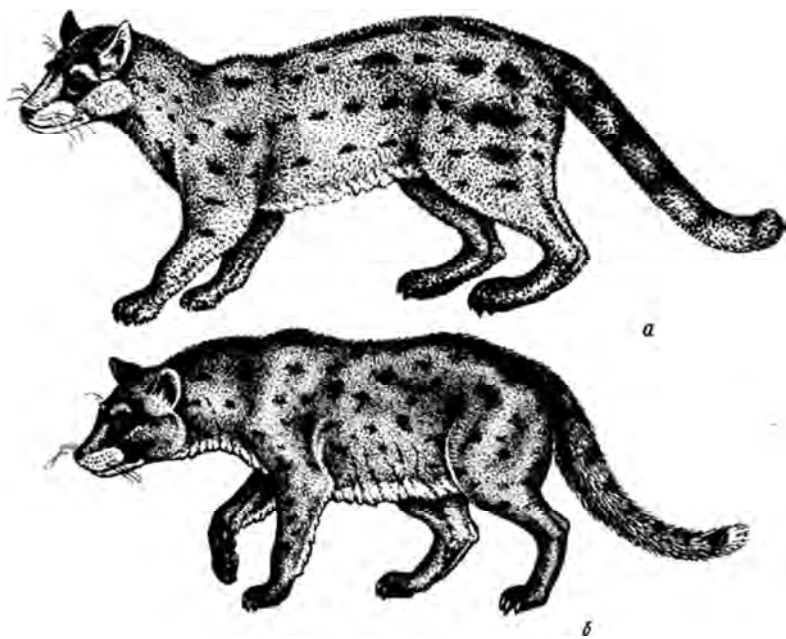


Рис. 42. Реконструкции внешнего облика иктитериев:

а - *Protictitherium crassum*, *б* - *Ictitherium viverrinum*

ваным миофагом во всём подсемействе. Значительная мощность челюстей, хорошее развитие стреловидного и затылочного гребней, относительно большая скуловая ширина черепа и широкое костное нёбо в сочетании с большой стройностью клыков, предкоренных и плотоядных зубов, большим молярным углом, сильной редукцией M^2 и талонида M_1 позволяют охарактеризовать этого хищника как в высшей степени плотоядное животное. Разумеется, в число объектов его питания в небольшом количестве также могли входить различные беспозвоночные и растительная пища. Однако трудно предположить, что этот иктитерий питался падалью — на трупах животных он мог поедать только мясо, тогда как крупные кости были едва ли доступны его узким острокопечным зубам. Относительно небольшие глазницы указывают на то, что данный хищник подобно большинству современных представителей отряда, вёл сумеречный образ жизни. Если же он был активен по ночам, то должен был выбирать для охоты открытые участки местности — поляны, луга, незалесённые берега рек, морское побережье, но никак не лесные массивы или заросли кустарников. Строение конечностей *T.robusta* пока неизвестно. Тем не менее, можно с уверенностью утверждать, что настолько ярко выраженные признаки хищника могли сочетаться только с высокой подвижностью этого животного. Несомненно, что такая крупная виверра (кондилобазальная длина черепа около 160 мм) могла добывать не только зайцеобразных, грызунов,

птиц и других мелких позвоночных, но и представляла серьёзную опасность для многих копытных, которыми изобиловала среднесарматская гиппарионовая фауна. Можно предположить, что исчезновение этого иктитерия было отчасти связано с появлением в позднем сармате гиенотериев — более сильных и ловких хищников, сходных с ним по типу питания. Вместе с тем не исключено, что родовое название этого иктитерия (*thalassictis* переводится с греческого как морской хорёк) в какой-то мере оправданно. Так, в исследуемом регионе остатки *T.robusta* найдены только в прибрежно-морских отложениях Кишинёва, где преобладают остатки морских млекопитающих. В то же время в Севастополе, Калфе и Грицеве, близких по возрасту местонахождениям, в которых представлены преимущественно остатки наземных животных, этот хищник не зарегистрирован.

Представители рода *Ictitherium* (см. рис. 42, *б*) внешне, вероятно, были наиболее сходны с современными циветами — большой, африканской и тангалунгой, но при этом значительно превосходили их в размерах (кондилобазальная длина черепа 150-220 мм). По-видимому, большинство из них имело пальцеходящие конечности, вооруженные практически невтяжными когтями, и сравнительно небольшие глазницы. На основании этих данных можно предположить, что представители типового рода, подобно указанным современным циветам, охотились на земле и были особенно активны в предрассветные и вечерние часы, а на открытой местности — всё темное время суток. Наиболее вероятно, что они являлись обитателями кустарниковых зарослей, лесных опушек и пойменных биотопов, но никак не жителями открытых пространств или больших лесных массивов.

Многочисленные скелетные остатки *I.viverrinum* — типового вида данного рода — позволяют утверждать, что этот иктитерий был лучшим бегуном и, следовательно, более активным охотником, чем современные циветы. Об этом свидетельствуют его относительно более длинные конечности, а также, судя по значительной скошенности затылочного отдела черепа, более высокая постановка головы. Однако *I.viverrinum* едва ли был способен подолгу преследовать добычу — подобно большинству хищников, имеющих сходный экстерьер, его основным аллюром могла быть тихая рысь, а при броске на добычу или в случае бегства от более сильного противника — тяжелый, но быстрый галоп. Значительное развитие стреловидного и затылочного гребней черепа, мощные челюсти и скуловые дуги, широкое костное нёбо, относительно небольшая величина молярного угла, хорошее развитие дополнительных зубов на предкоренных зубах, длинные лезвия плотоядных зубов, а также слабая редукция последних коренных зубов, протокона P^4 , талонида и метаконида M_1 свидетельствуют о том, что этот иктитерий был способен поедать любую растительную и животную пищу, хотя и являлся более специализированным миофагом. Более того, очень сильное стирание коронок зубов у старых особей позволяет предположить на-

личие в его рационе большого количества растительной пищи или падали, а наиболее вероятно — обоих названных компонентов. Мощные челюсти *I.viverrinum* указывают на то, что трупы крупных млекопитающих, в том числе шкура и отдельные кости, могли быть вполне ему доступны. Однако, судя по отсутствию дробящих зубов, тонким клыкам и незначительному увеличению наружных резцов верхней челюсти, этот хищник не был специализированным некрофагом и употреблял падаль только в связи с ее большей доступностью по сравнению с живой добычей. Принимая во внимание относительно крупные размеры *I.viverrinum* и его несомненную силу, можно утверждать, что он был способен в одиночку успешно справляться с мелкими копытными. Вместе с тем обилие остатков данного вида в ряде местонахождений гиппарионовой фауны указывает на то, что эти иктитерии могли являться стайными животными или, по меньшей мере, охотились довольно большими семейными группами. Такое предположение позволяет еще выше оценить возможности *I.viverrinum* как охотника. Тем не менее, крупные копытные могли входить в число объектов его питания главным образом в виде падали (за исключением молодняка, а также больных или ослабленных особей).

В отношении экологических особенностей остальных представителей рода *Ictitherium* имеющиеся материалы позволяют ограничиться лишь краткими замечаниями. Так, *I.gaudryi* и *I.ibericum* — морфологически очень сходные виды — судя по относительно большому молярному углу, стройным плотоядным зубам, мелким размерам последних коренных зубов, относительно короткому талониду M_1 и некоторым другим признакам, были наиболее специализированными миофагами из всех известных представителей типового рода. Кроме того, они могли быть хорошими бегунами. По мнению Г.К.Меладзе [24], *I.ibericum* обладал еще более длинными конечностями, чем *I.viverrinum*, и, возможно, что это предположение также справедливо для *I.gaudryi*, конечности которого неизвестны. Однако, принимая во внимание сильно суженный ростральный отдел черепа этих иктитериев, их основной пищей могли служить беспозвоночные и различные позвоночные — вплоть до молодняка мелких копытных, но никак не крупные копытные, растения или падаль. Тем не менее, последние два компонента в умеренных количествах также могли входить в число объектов питания указанных видов. В то же время *I.sinense* — иктитерий с очень низким черепом, малым молярным углом, короткими и массивными плотоядными зубами и практически нередуцированными коренными зубами верхней челюсти — являлся наименее специализированным видом типового рода. Можно с уверенностью утверждать, что в его рационе растительная пища, беспозвоночные и мелкие позвоночные встречались приблизительно в равных пропорциях. Массивные предкоренные зубы этого иктитерия позволяют предположить наличие в числе объектов питания довольно большого количества падали. Однако трудно представить, что

такое количество примитивный хищник мог быть хорошим охотником и был способен добывать быстро бегущих или крупных животных. В отношении экологических особенностей *I.pannonicum* пока трудно сказать что-либо определенное. Несомненно только, что такая гигантская виверра, приближающаяся по размерам к волку, представляла серьезную опасность для многих крупных копытных. Кроме того, этот иктитерий не мог быть специализированным миофагом: большое сходство его зубов с таковыми *I.viverrinum* позволяет сделать вывод, что рационы указанных видов существенно не различались по качественному составу пищи. Как ни странно, наиболее специализированным миофагом из всех известных видов типового рода является самый древний его представитель — среднесарматский *I.spelaeum*, о чем свидетельствуют близкий к прямому молярный угол, а также значительная редукция последних коренных зубов и талонида M_1 . В остальном этот иктитерий едва ли сильно отличался от *I.viverrinum*, хотя наличие плантарного бугра на части пяточных костей позволяет утверждать, что пальцехождение у него было менее выражено, чем у типового вида. Совместно с другими хищниками *I.spelaeum* находил убежища в карстовых пещерах, что можно заключить исходя из большого количества его остатков в карстовых отложениях у села Грицев Хмельницкой обл. Отсутствие данного вида или каких-либо иных представителей рода *Ictitherium* в более южных среднесарматских фаунах, вероятно, связано с какими-то пока не выясненными причинами палеозоогеографического или экологического характера.

В отличие от иктитериев гиенотерии были относительно более длинноногими и стройными животными (рис. 43). По-видимому, все они, как и остальные гиены, имели пальцеходящие конечности без каких-либо признаков ректальной способности когтей. При этом вполне вероятно, что упоминавшееся выше заключение Ю.А.Орлова о приспособленности *H.venator* к быстрому бегу справедливо и для остальных представителей данного рода. Это также подтверждает сильная скошенность затылочного отдела черепа гиенотериев, указывающая на высокую постановку головы у этих хищников, характерную для быстро бегущих животных. Следовательно, принимая во внимание относительно крупные размеры гиенотериев (кондилобазальная длина черепа 160-250 мм) и вероятный стайный образ жизни большинства их видов, можно предположить, что эти хищники могли успешно добывать различных копытных. Кроме того, длинные плотоядные зубы с относительно небольшим протоконом P^4 и значительно редуцированным талонидом и метаконидом M_1 , а также очень мелкие размеры последних коренных зубов верхней и нижней челюстей свидетельствуют о том, что гиенотерии были гораздо более специализированными миофагами, чем иктитерии, или, тем более, представители рода *Canis*. Исходя из этого, можно заключить, что растительная пища занимала в их рационе значительно меньшее место. В то же время гиенотерии отлича-

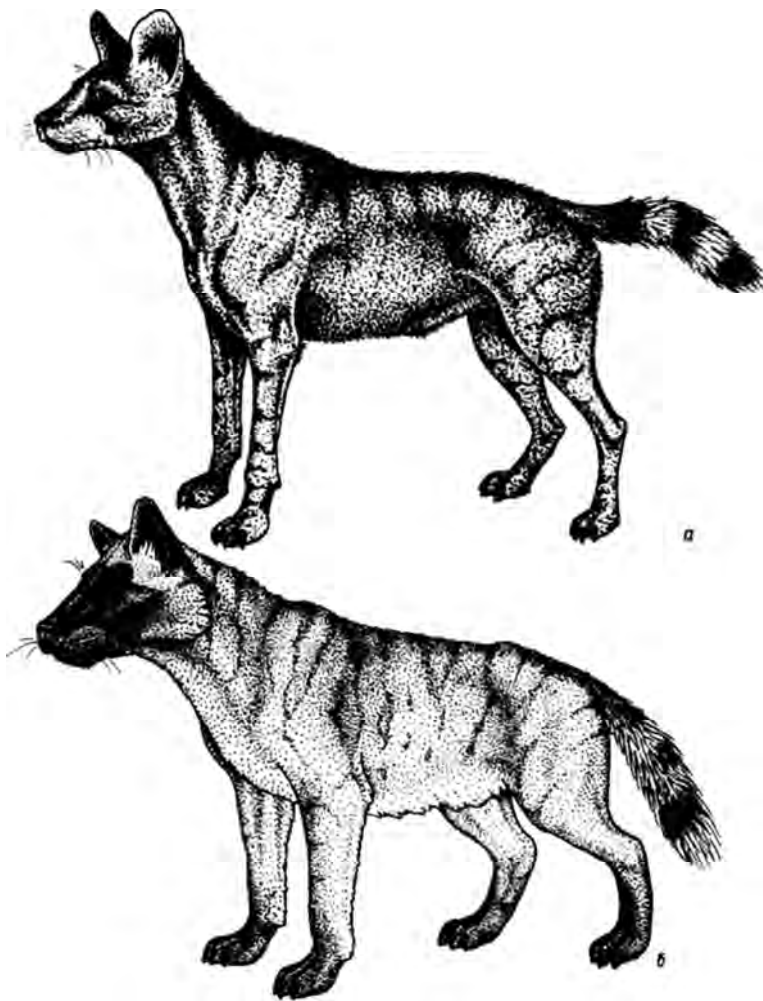


Рис.43. Реконструкции внешнего облика гиенотериев:
a - *Hyaenotherium magnum*, *б* - *Hyaenicttherium venator*

ются от большинства гиен практически полным отсутствием тенденции к прогрессивному увеличению массивности предкоренных зубов верхней и нижней челюстей. Следовательно, специализация данной группы хищников была направлена к питанию преимущественно мясной пищей, но никак не падалью. Подобно иктитериям, большинство гиенотериев могло поедать трупы животных только в связи с их большей доступностью по сравнению с живой добычей. Их челюсти не превышали по мощности таковые современного волка и едва ли были способны разгрызать крупные кости. Исключение может составлять только

Miohyaenotherium bessarabicum, нижняя челюсть которого своим относительно слабым симфизным отделом и большой высотой под M_1 очень напоминает челюсть современной пятнистой гиены и более приспособлена для поедания твердой пищи, чем для умерщвления добычи. Судя по редкости и малочисленности остатков этого гиенотерия в местонахождениях гиппарионовой фауны, он вел одиночный образ жизни и вполне возможно, что падаль составляла основу его питания.

Остальные представители трибы *Hyaenotheriini* мало отличаются друг от друга уровнем специализации жевательного аппарата и, насколько можно судить по имеющимся остаткам, относительной длины конечностей. Из них наименее специализированным миофагом является *Hyaenotherium wongii* — самый мелкий из известных представителей трибы, с низким, удлинненным черепом, узким костным небом и небольшим молярным углом. В позднем неогене Китая он обитал совместно с *Hyaenicttherium hyaenoides* — крупным гиенотерием и одним из наиболее высокоспециализированных миофагов в этой группе хищников. Как отмечалось выше, экологические функции указанной пары видов могли распределяться в соответствии с их размерами. Вероятно, первый из них играл в гиппарионовой фауне Китая роль современных шакалов — охотников на мелких позвоночных, самой крупной добычей которых являлись мелкие копытные. В то же время второй вид мог выполнять функции хищника, подобного волку или гиеновой собаке, добывая преимущественно копытных животных — от газелей до гиппарионов и крупных антилоп. Функции охотников на крупных копытных, по-видимому, выполняли и два других гиенотерия, обитавших на территории Северного Причерноморья, — *H. venator* и *H. magnum*. Первый из них был обычен в позднем сармате и мэотисе указанного региона и исчез на данной территории одновременно с жирафами и некоторыми другими представителями фауны. Вероятно, этот вид был экологически связан с биотопами лесостепного (саванноидного) типа, на что указывают его относительная малочисленность в саванной фауне Западной Европы, отсутствие в конце мэотиса — начале понта в степных фаунах Черевичного и Мараги, а также присутствие в раннеплиоценовой фауне Павлодара, сохранившей саванноидный облик. От остальных гиенотериев *H. venator* отличался необычайно высоким для хищника расположением сочленовного отростка нижней челюсти. Причину такого, по-видимому, примитивного строения нижней челюсти пока трудно объяснить. Тем не менее, на основании данного признака можно заключить, что этот хищник, несмотря на высокую степень специализации зубного аппарата, был менее специализированным миофагом, чем остальные крупные гиенотерии. Сменивший его на границе мэотиса и понта *H. magnum* заметно уступал в размерах *H. venator*. Однако он выгодно отличался от своего предшественника большими стройностью и легкостью (см. рис. 43). В то же время, мощный и сильно смещенный назад стреловидный гребень, значительно укороченный лицевой отдел черепа, а

также широкая ветвь нижней челюсти с низко расположенным сочленовным и серповидно изогнутым вечным отростками указывают на относительно большую силу челюстей этого хищника. По-видимому, *H. magnum* был лучшим бегуном и, следовательно, наиболее активным охотником из всех гиенотериев, подтверждением чему может служить его появление одновременно с быстро бегающими степными видами копытных. Вероятно, в этом отношении данному виду лишь незначительно уступал *Hyaenictitherium hyaenoides orlovi* из среднего плиоцена Казахстана.

Следует также отметить, что все гиенотерии, судя по относительно небольшим глазницам, подобно большинству современных хищников были сумеречными животными, а в ночное время должны были выбирать для охоты открытые участки местности. В то же время крупные размеры и несомненная сила, а также высокая скорость передвижения и стайный образ жизни могли позволять большинству из них успешно охотиться и в дневные часы.

Резюмируя изложенное выше, можно с уверенностью констатировать, что иктитерии и гиенотерии не являлись однородной в экологическом отношении группой, все представители которой в той или иной степени специализировались в питании падалью. По-видимому, иктитерии выполняли в гиппарионовых фаунах позднего неогена приблизительно те же функции, что и современные *Viverridae*, охотясь на различных беспозвоночных и мелких, медленно бегающих позвоночных. Однако в отличие от большинства современных виверр многие из них были способны добывать довольно крупных копытных — по меньшей мере молодняк, больных или ослабленных животных. В то же время различные копытные, вероятно, составляли основу питания гиенотериев, которые были во многом сходны с крупными современными представителями семейства *Canidae* — волком, гиеновой собакой и красным волком. Нет сомнения, что среди объектов питания иктитериев и гиенотериев была разнообразная растительная пища, а также падаль. Однако на трупах животных эти хищники могли поедать лишь мясо, тогда как толстая шкура и крепкие трубчатые кости крупных травоядных едва ли были доступны их относительно слабым зубам. Для эффективной утилизации такой грубой пищи прежде всего необходимы предкоренные зубы дробящего типа, хорошо развитые у специализированных некрофагов, тогда как у иктитериев и гиенотериев отсутствуют даже тенденции к образованию подобных зубов. Следовательно, нет никаких оснований для рассмотрения указанных хищников в качестве однородной в экологическом отношении группы, занимающей промежуточное положение между "охотниками" и "специализированными некрофагами". Подобно большинству современных хищных млекопитающих они добывали себе пищу активной охотой и поедали падаль только в связи с ее большей доступностью по сравнению с живой добычей.

Разумеется, изложенные в данной главе соображения имеют во

многом предположительный характер. Более того, далеко не полностью использованы даже те признаки, которые удалось проследить на ископаемом материале. Так, остались невыясненными причины и функциональное значение различий в строении жевательного аппарата иктитериев и гиенотериев, практически неизвестны функциональные возможности конечностей указанных групп хищников, не истолковано необычайно высокое положение сочленовного отростка нижней челюсти у *H. venator*, требуют ответа и многие другие вопросы. Для их решения и более убедительного обоснования некоторых предположений необходимы привлечение большого количества дополнительных сведений по экологии и морфологии современных хищников, проведение детального морфофункционального анализа их жевательного аппарата и скелета конечностей с использованием методов математического моделирования и точных расчетов, а также множества других данных, получение которых требует специальных исследований, выходящих за рамки настоящей работы. В связи с этим при построении экологических заключений нам пришлось ограничиться лишь наиболее очевидными выводами. Тем не менее, можно надеяться, что последующие исследования, посвященные экологическим особенностям иктитериев, гиенотериев или каких-либо других близких к ним групп древних хищников и проведенные на более высоком уровне, подтвердят высказанные в данной главе предположения.

Разделение отряда Carnivora на таксоны группы семейства базируется на различиях в морфологии черепа, прежде всего его основания и слуховой области. В этом отношении не является исключением и подсемейство Ictitheriinae. Так, в свое время, одного лишь предположения о сходстве внутреннего строения слуховых пузырей иктитериев и настоящих гиен оказалось достаточно для того, чтобы большинство систематиков сочло необходимым перенести данный таксон из семейства виверровых в семейство гиеновых. Однако в действительности, в силу различных причин и главным образом из-за большей доступности для изучения, классификация этих хищников основывалась преимущественно на одонтологических признаках. В результате подсемейство Ictitheriinae превратилось в сборный таксон, объединивший неогеновых представителей двух разных семейств — крупных виверр с "гиеновым" строением плотоядных зубов и мелких гиен с "виверровой" зубной формулой и узкими, не приспособленными к дроблению костей предкоренными зубами. Сильно выраженный параллелизм, наблюдающийся в эволюционных преобразованиях жевательного аппарата этих групп хищников и являющийся результатом их специализации в направлении миофагии, сводил на нет все прежние попытки ревизии иктитериев и отрицательно сказывался на большинстве экологических и филогенетических заключений.

С целью выяснения систематической принадлежности подсемейства Ictitheriinae нами был проведен анализ морфологических признаков, применяемых для классификации представителей надсемейства Feloidae. Особое внимание уделялось признакам, играющим решающую роль при разделении данного таксона на семейства. В частности, производилось вскрытие слуховых пузырей иктитериев и исследовалось их внутреннее строение. Результаты анализа позволили установить, что группа видов, включающая типовой вид рода Ictitherium, т.е. собственно подсемейство Ictitheriinae Trouessart, 1897, принадлежит к семейству Viverridae и имеет следующий состав:

Род Ictitherium Roth et Wagner, 1854.

Подрод Ictitherium Roth et Wagner, 1854.

I.(I.) viverrinum Roth et Wagner, 1854 (=Thalassictis gracilis Hensel, 1862;= Ictitherium intuberculatum Ozansoy, 1965).

I.(I.) ibericum Meladze, 1967.

I.(I.) spelaeum Semenov, 1988.

I.(?I.) gaudryi Zdansky, 1924.

Подрод Sinictitherium Kretzoi, 1938.

I.(S.) sinense Zdansky, 1924. Подрод

Paraictitherium Semenov, subgen.n.

I.(P.) pannonicum Kretzoi, 1952 (= "Palhyaena" hungarica Kretzoi, 1952).

Род Protictitherium Kretzoi, 1938.

P.crassum (Deperet, 1892) (=Ictitherium tauricum Borissiak, 1915; =I.chakvarense Kadic et Kretzoi, 1930; =I.robustum anaticum Şenyürek, 1960; =I.laiamburgi Ozansoy, 1965; =I.prius Ozansoy, 1965).

?P.gaillardi (Major, 1903).

?P.cingulatum Schmidt-Kittier, 1976.

Род Thalassictis Nordmann, 1858.

T.robusta Nordmann, 1858 (=Progenetta incerta Deperet, 1892; =P.certa F.Major, 1903; Ictitherium sarmaticum Pavlow, 1908).

По-видимому, к этому подсемейству принадлежит также род Plioiviverrops Kretzoi, 1938, включающий P.orbigny (Gaudry et Lartet, 1856), P.guerini (Villalta et Crusafont Pairr, 1948), P.gaudryi Beaumont et Mein, 1973 и P.gervaisi Beaumont et Mein, 1973. Однако систематическая принадлежность и состав данного рода не ревизовались в связи с отсутствием его представителей в фаунах исследуемого региона. В то же время часть видов, считавшихся "наиболее продвинутыми" в эволюционном отношении представителями подсемейства, является группой мелких примитивных гиен, очень слабо отличающихся от иктитериев морфологией зубного аппарата и сходных с последними общим обликом черепа и нижней челюсти. Особенности строения слуховой области черепа, наличие вторых коренных зубов в верхней и нижней челюстях, а также отсутствие характерной для большинства Hyaeninae тенденции к увеличению массивности коронок предкоренных зубов позволяют выделить эту группу в отдельную трибу Hyaenotheriini Semenov, trib.n. (гиенотерии), имеющую следующий состав:

Род Hyaenotherium Semenov, gen.n.

H.magnum Semenov, sp.n. (=Palhyaena hipparionum sensu Kittl, 1887).

H.wongii (Zdansky, 1924) (= Ictitherium hipparionum vallesicum Schmidt-Kittler, 1976).

Род Hyaenictitherium Kretzoi, 1938.

H.hyaenoides (Zdansky, 1924).

H.hyaenoides orlovi Semenov, subsp. n.

H.venator Semenov, sp. n. (Ictitherium hipparionum sensu Gaudry, 1862).

Род Miohyaenotherium Semenov, gen.n.

M.bessarabicum Semenov, sp.n.

Не исключено, что к данному таксону следует также отнести "*Ictitherium*" *sivalense* Lydekker, 1877, "*I.*" *namaquense* (Stromer, 1931), "*I.*" *preforlex* (Hendey, 1978), "*I.*" *arkesilae* Esu et Kotsakis, 1980, "*Palhyaena*" *indica* Pilgrim, 1910 и "*Thalassictis*" *mesotes* Kurte'n, 1985. Однако по опубликованным материалам сложно не только установить родовую принадлежность этих хищников, но даже подтвердить их видовую самостоятельность. Что касается *Palinhyaena* *reperta* Qiu et al., 1979, то без ознакомления с типовыми экземплярами и коллекцией Лагрелиуса отнесение этого вида к гиенотериям, как и к настоящим гиенам, невозможно. В то же время с гиенотериями не имеет ничего общего *Palhyaena* *hipparionum* (Gervais, 1846) — примитивная гиена, с которой долгое время ошибочно идентифицировали большинство видов трибы. Кроме того, несмотря на мелкие размеры и общую зубную формулу, к гиенотериям не принадлежит и "*Ictitherium*" *montadai* Villalta et Crusafont Pairó, 1943, вероятно, являющийся примитивным представителем рода *Lycaena* Hensel, 1862 или какого-то близкого таксона трибы *Hyaenini*. Во всяком случае, вопреки распространенному в последние годы мнению, эту архаичную гиену нельзя рассматривать в составе родов *Progenetta* Depéret, 1892 и *Miohyaena* Kretzoi, 1938, тем более что указанные родовые названия являются младшими синонимами *Thalassictis* Nordmann, 1858.

Подсемейство *Ictitheriinae* представляет собой самостоятельную филогенетическую ветвь виверровых, отделившуюся от древних *Hesperestinae* не позднее начала среднего миоцена, достигшую расцвета в позднем миоцене и прекратившую свое существование, по крайней мере на территории СССР, в раннем плиоцене. Мнение о том, что данный таксон является промежуточным звеном между виверрами и гиенами, лишено оснований. Особенности морфологии черепа иктитериев позволяют утверждать, что эти хищники не могли дать начало семейству *Hyaenidae* и, следовательно, в филогенетическом отношении весьма далеки от представителей трибы *Hyaenotheriini*. Сомнительно и наличие прямой родственной связи последних с современными родами гиен. По видимому, вместе с другими *Hyaenidae* гиенотерии произошли от каких-то олигоценовых или раннемиоценовых виверровых. Судя по примитивному строению зубного аппарата, данная группа в скором времени отделилась от общего ствола гиеновых и образовала самостоятельную филогенетическую ветвь, просуществовавшую до среднего плиоцена.

Основным направлением эволюции как иктитериев, так и гиенотериев являлась специализация к питанию мясной пищей, чем и объясняется значительное сходство в морфологии жевательного аппарата этих хищников. Разумеется, подобно большинству современных представителей отряда они были способны поедать самую разнообразную животную и растительную пищу, а также падаль. Однако последняя могла входить в число объектов их питания лишь в связи с большей доступ-

ностью по сравнению с живой добычей. Ни один из видов иктитериев и гиенотериев не имеет характерных для некрофагов дробящих предкоренных зубов, необходимых для эффективной утилизации костей и, следовательно, на трупах животных они были способны поедать только мясо, тогда как остатки шкуры и крепкие трубчатые кости крупных травоядных не могли служить им доступной пищей. Иными словами, даже с точки зрения морфологии зубного аппарата, этих хищников едва ли можно рассматривать как группу, промежуточную в экологическом отношении между "охотниками" и "специализированными некрофагами". Явление параллелизма наблюдается и в эволюционных преобразованиях скелета конечностей иктитериев и гиенотериев, но, тем не менее, указанные группы хищных млекопитающих существенно различались по экстерьерным показателям. Так, в большинстве своем иктитерии были приземистыми животными, конечности которых мало подходили для быстрого и продолжительного бега. По-видимому, большинство видов этого подсемейства имело некоторое сходство с современными представителями родов *Viverra* и *Civettictis*. Вероятно, в экологическом отношении иктитерии также были близки к указанным виверам, но при этом являлись значительно более плотоядными животными, а отдельные их виды благодаря крупным размерам и стайному образу жизни представляли серьезную опасность для многих копытных неогена. В отличие от иктитериев, гиенотерии были хорошими бегунами. По основным экстерьерным показателям различные их виды приближались к волку, гиеновой собаке и койоту, но по уровню специализации зубного аппарата намного превосходили последних. Несомненно, подобно названным представителям семейства *Canidae*, гиенотерии были стайными животными и охотниками на копытных.

Среди возможных причин вымирания исследуемых групп хищных млекопитающих наиболее вероятными являются сокращение численности и видового разнообразия копытных, вызванное аридизацией климата в мессинии и раннем плиоцене, а также появление в составе фауны мелких *Canidae*, ставших конкурентами иктитериев и гиен рода *Chasmaporthetes* — более крупных и быстроногих охотников, чем гиенотерии. В гиппарионовых фаунах Украины и Молдавии обитало по меньшей мере пять видов иктитериев, принадлежавших к трем родам подсемейства, и не менее четырех видов гиенотериев, относящихся к трем родам трибы (табл. 10). Несколько меньшее разнообразие систематического состава этих групп хищников в местонахождениях Закавказья, Казахстана и Средней Азии (табл. 11), вероятно, связано лишь с более слабой палеонтологической изученностью указанных регионов.

Геологическое и географическое распространение отдельных таксонов иктитериев и гиенотериев представляет несомненный интерес для биоистратиграфии и корреляции континентальных отложений верхнего миоцена — нижнего плиоцена Евразии. Однако в настоящее время из-за недостаточной изученности западноевропейских и азиатских материа-

Таблица 10. Видовой состав иктитериев и гиенотериев в местонахождениях Украины и Молдавии

Местонахождение	Видовой состав									
	<i>Ictitherium viverrinum</i>	<i>Ictitherium spelaeum</i>	<i>Ictitherium pannonicum</i>	<i>Protictitherium crassum</i>	<i>Thalassictis robusta</i>	<i>Hyaenotherium magnum</i>	<i>Hyaenictitherium venator</i>	<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	<i>Hyaenotheriini</i> gen.	
Гришев	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Калфа	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Кюшинев	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Севастополь	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Гроссулово	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-
Новоукраинка	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чобручи	+	-	+	-	-	-	-	+	+	+
Гребеники	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Новая Эметовка-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Новая Эметовка-2	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+
Новоелизаветовка	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Белка	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Тараклия	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чимишлия	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Тудорово	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Черевичное	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 11. Видовой состав иктитериев и гиенотериев в местонахождениях Закавказья, Казахстана и Средней Азии

Местонахождение	Видовой состав									
	<i>Ictitherium ibericum</i>	<i>Ictitherium cf. sinense</i>	<i>Ictitherium sp.</i>	<i>Ictitherium gen.</i>	<i>Hyaenotherium wongii</i>	<i>Hyaenictitherium venator</i>	<i>Hyaenictitherium hyaenoides orlovi</i>	<i>Miohyaenotherium bessarabicum</i>	<i>Hyaenotheriini</i> gen.	
Удабно	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Базалети	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Бота-Мойнак	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Саты	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Павлодар	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Калмакпай	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Орток	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сор	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

лов данные по распространению представителей указанных групп хищников можно использовать преимущественно для уточнения геологического возраста некоторых местонахождений европейской части СССР и стратиграфического распределения фаунистических группировок среднего сармата — понта этого региона (табл. 12). Тем не менее, уже сейчас в число руководящих форм для среднего сармата можно включить *Ictitherium spelaeum*, *Protictitherium crassum* и *Thalassictis robusta*, а последние два вида могут оказать существенную помощь при корреляции континентальных отложений Северного Причерноморья, Западной Европы, Малой Азии и Северной Африки.

Несмотря на наличие элементов ревизии семейств *Viverridae*, *Hyaenidae* и даже надсемейства *Feloidea* в целом, настоящая работа прежде всего представляет собой региональную сводку, посвященную относительно немногочисленной группе хищных млекопитающих неогена. Соответственно в ней затронута лишь часть проблем классификации перечисленных таксонов группы семейства и далеко не окончательно решено большинство рассматривавшихся вопросов системати-

Таблица 12. Стратиграфическое распределение иктитериев и гиенотериев в местонахождениях европейской части СССР и Ирана

Региональное стратиграфическое подразделение	Ярус		Палеомагнитная шкала		Ярус континентальной шкалы	Зона MN	Фаунистическая группировка		Местонахождение	Род и вид
	Ярус	Подъярус	Эпоха	Млн лет			Комплекс	Подкомплекс		
	Понт	P ₁₋₂	Гильберт	5						
Мэотис	Поздний	V	V	5	Туролой	12	Белкинский	Черевичанский	?Базалети ↓	<i>Ibericum</i>
Сармат	Поздний	VII	VII	7	Туролой	11	Бериславский	Гребениковский	?Новая Эметовка-1, Гребеники, Чобручи, Новоукраинка, ?Гроссулово, Удабно	<i>Ictitherium viverrinum</i>
Сармат	Поздний	VIII	VIII	8	Туролой	9	Бериславский	Бериславский	Берислав	<i>Ibericum</i>

Региональное стратиграфическое подразделение		Палеомагнитная шкала		Ярус континентальной шкалы	Зона MN	Фаунистическая группировка		Местонахождение	Род и вид
Ярус	Подъярус	Эпоха	Млн лет			Комплекс	Подкомплекс		
Средний		IX	10	Валлесий	10	Калфинский (=Желтокаменский)	Севастопольский (=Варнинский)	Севастополь	 Protictitherium stassium Thalassictis robusta
						Калфинский	Калфа, ?Кишинев		
		X		9	Калфинский (=Желтокаменский)	Грицевский	?Грицев ↓	 Ispelaeum	

ки, филогении и экологии иктитериев и гиенотериев. Более того, можно сказать, что в этом плане она является предварительным исследованием, которое лишь открывает новые перспективы в изучении указанных групп хищников. Можно надеяться, что ее результаты привлекут внимание специалистов и позволят по-новому взглянуть на многие проблемы классификации как древних, так и современных представителей отряда Carnivora.

Division of the order Carnivora into the family group taxa is based on differences in the morphology of skull, especially of its base and pars tympanicum. In this respect, the subfamily Ictitheriinae is not exception as well. There was the time when a mere supposition pertaining to the similarity of internal structure of auditory bulla in ictitheres and true hyaenids was quite sufficient for most specialists to transfer this taxon from the family Viverridae into the family Hyaenidae. However, in reality, many factors, the ease of study in the first place, made the classification of these carnivores to be based mainly on odontological characters. As a result, the subfamily Ictitheriinae turned into the collective taxon involving the neogene representatives of two different families: large viverrids with "hyaenid" structure of carnassial teeth and small hyaenids with "viverrid" dental formula and narrow premolars unfit for crushing bones. Strongly pronounced parallelism, observed in evolutionary transformations of the manducatory organs in these groups of carnivores being a result of the latter's specialization to meateating brought to naught all previous attempts of the ictitheres revision and produced a negative effect on most ecological and phylogenetic conclusions.

In order to clarify the systematic appurtenance of the subfamily Ictitheriinae, the morphological characters being used for classification of the superfamily Feloidae representatives have been analyzed. Special attention has been paid to characters playing a major role in dividing this taxon into the families. In particular, auditory bullas of ictitheres were opened and their internal structure investigated. The analysis results have made it possible to determine that the group of species, involving the type species of genus Ictitherium, i.e. subfamily Ictitheriinae Trouessart, 1897 (*s. str.*), belongs to the family Viverridae and includes:

Genus *Ictitherium* Roth et Wagner, 1854.

Subgenus *Ictitherium* Roth et Wagner, 1854.

I.(I.) viverrinum Roth et Wagner, 1854 (= *Thalassictis gracilis* Hensel, 1862; = *Ictitherium intuberculatum* Ozansoy, 1965).

I.(I.) ibericum Meladze, 1967.

I.(I.) spelaeum Semenov, 1988.

I.(I.) gaudryi Zdansky, 1924.

Subgenus *Sinictitherium* Kretzoi, 1938.

I.(S.) sinense Zdansky, 1924.

Subgenus *Paraictitherium* Semenov, subgen.n.

I.(P.) pannonicum Kretzoi, 1952 (= "*Palhyaena*" *hungarica* Kretzoi 1952).

Subgenus *Protictitherium* Kretzoi, 1938.

P.crassum (Depéret, 1892) (= *Ictitherium tauricum* Borissiak, 1915; = *I.chakvarensis* Kadic et Kretzoi, 1930; = *I.robustum anatolicum* Şenyürek, 1960; = *I.arambourgi* Ozansoy, 1965; = *I.prius* Ozansoy, 1965)

?*P.gaillardii* (F.Major, 1903).

?*P.cingulatum* Schmidt-Kittler, 1976.

Genus *Thalassictis* Nordmann, 1858.

T.robusta Nordmann, 1858 (= *Progenetta incerta* Depéret, 1892; = *P.certa* F.Major, 1903; = *Ictitherium sarmaticum* Pavlow, 1908).

Probably, this subfamily also incorporates the genus *Plioviverrops* Kretzoi, 1938, which includes *P.orbigny* (Gaudry et Lartet, 1856), *P.guerini* (Villalta et Crusafont Pairó, 1948), *P.gaudryi* Beaumont et Mein, 1973 and *P.gervaisi* Beaumont et Mein, 1973. However, systematic attribution and composition of the given genus were not revised since its representatives were absent in faunas of the region under study. At the same time, some species, considered as the most evolutionary advanced representatives of the subfamily, are actually a group of small primitive hyaenids only slightly differing from icitheres by the dentition morphology and similar to the latter by the general shape of the skull and mandible. Peculiarities of the pars tympanicum structure, presence of second molars in the upper and lower jaws as well as absence of the trend to the increase in the size of premolar crowns characteristic for the most Hyaeninae permit distinguishing this group as isolated tribe *Hyaenotheriini* Semenov, trib.n. (hyaenotheres) having the following content:

Genus *Hyaenotherium* Semenov, gen.n.

H.magnum Semenov, sp.n. (= *Palhyaena hipparionum* sensu Kittl, 1887).

H.wongii (Zdansky, 1924) (= *Ictitherium hipparionum vallesicum* Schmidt-Kittler, 1976).

Genus *Hyaenictitherium* Kretzoi, 1938.

H.hyaenoides (Zdansky, 1924).

H.hyaenoides orlovi Semenov, subsp.n.

H.venator Semenov, sp.n. (= *Ictitherium hipparionum* sensu Gaudry 1862).

Genus *Miohyaenotherium* Semenov, gen.n.

M.bessarabicum Semenov, sp.n.

It is also possible that the given taxon also involves "*Ictitherium*" *sivalense* Lydekker, 1877, "*I.*" *namaquense* (Stromer, 1931), "*I.*" *preforlex* (Hendey, 1978), "*I.*" *arkesilae* Esu et Kotsakis, 1980, "*Palhyaena*" *indica* Pilgrim, 1910 and "*Thalassictis*" *mesotes* Kurtén, 1985. However, the published data make it rather difficult not only to establish the generic attribution of these carnivores but even to prove their specificity. As far as *Palinhyaena reperta* Qiu et al., 1979 is concerned, it is practically impossible to classify this species among both hyaenotheres and true hyaenids without studying the type

specimens and the Lagrelius collection. At the same time, *Palhyaena hipparionum* (Gervais, 1846), being a primitive hyaenid with which most species of the tribe were erroneously identified, has nothing in common with hyaenotheres. Moreover, "*Ictitherium*" *montadai* Villalta et Crusafont Pairó, 1943, being probably a primitive representative of the genus *Lycyaena* Hensel, 1862 or some closely related taxon of the tribe Hyaenini, also does not belong to hyaenotheres, regardless of its small size and common dental formula. At any rate, in contrast to the widely supported opinion, this archaic hyaenid cannot be studied within the genera *Progenetta* Depéret, 1892 and *Miohyaena* Kretzoi, 1938, all the more that the mentioned generic names are actually the junior synonyms of *Thalassictis* Nordmann, 1858.

Subfamily Ictitheriinae is an independent phylogenetic branch of Viverridae which separated from fossil Herpestinae not later than the beginning of middle Miocene, then reached its flourishing in later Miocene, and ceased its existence (at least in the territory of the USSR) in early Pliocene. Lacking any grounds is the opinion that this taxon is an intermediate link between viverrids and hyaenids. Peculiarities of the skull morphology in icitheres serve as a proof that these carnivores could not initiate the family Hyaenidae, and therefore, they are rather remote in phylogenetic respect from representatives of the tribe Hyaenotheriini. Also doubtful is the direct affinity of the latter with the recent genera of hyaenids. It seems that together with other Hyaenidae, hyaenotheres originated from some oligocene or early miocene Viverridae. Primitive structure of the dentition testifies to the fact that this group soon separated from the common trunk of Hyaenidae and formed an isolated phylogenetic branch which existed till middle Pliocene.

The chief direction in evolution of both icitheres and hyaenotheres was their specialization to meat-eating which explains a strong similarity in the manducatory organs of these carnivores. It is evident that likely the recent representatives of the order they were able of eating various vegetables and animal food as well as carrion. The latter, however, could be found among the objects of their nutrition only due to the simplicity of its acquisition compared to live prey. Not a single species of icitheres and hyaenotheres possesses the crushing premolars characteristic of necrophages which are required for efficient utilization of bones. Therefore, these carnivores were able of eating only meat on the cadavers of animals, while the remnants of skin and strong tubular bones of big herbivorous animals could not serve as an accessible food for them. In other words, even allowing the dentition morphology, the named carnivores cannot be classified as the group which is ecologically intermediate between "hunters" and "specialized necrophages". The phenomenon of parallelism is observed also in evolutionary transformations in the skeleton of limbs of icitheres and hyaenotheres. However, these groups of carnivores considerably differed in their exterior indices. Most icitheres were squat animals whose limbs were chiefly unfit for fast and prolonged running. It seems that most species of this subfamily were somewhat similar to recent representatives of the genera *Viverra* and *Civettictis*. Prob-

ly, in ecological respects *ictitheres* were also close to these viverrids, but at the same time, they were far more carnivorous animals while some of their species presented a serious threat for many ungulates of neogene due to their big size and packing way of life. In contrast to *ictitheres*, *hyaenotheres* were good runners. As regards the main exterior indices, various species of *hyaenotheres* came close to wolf, hunting dog and coyote but in the dentition specialization they greatly surpassed the latter. It is no doubt that similar to the mentioned representatives of the family *Canidae*, *hyaenotheres* were packing animals and hunters for the ungulates.

Most probable among the possible reasons for extinction of the carnivores' groups under study are the reduction in the number and species variety of the ungulates caused by aridisation of the climate in Messinian and early Pliocene as well as the emergence of small *Canidae* in fauna which became the competitors of *ictitheres* and *hyaenids* of the genus *Chasmaporthetes* and were larger and more swift-footed hunters than *hyaenotheres*.

In hipparion faunas of Ukraine and Moldavia there lived at least five species of *ictitheres* belonging to three genera of the subfamily and not less than four species of *hyaenotheres* relating to three species of the tribe (Table 10). A somewhat smaller variety of systematic composition in these groups of carnivores in Transcaucasia, Kazakhstan and Central Asia (Table 11) can be probably explained by insufficient paleontologic information about these regions. Geological and geographical distribution of isolated taxa of *ictitheres* and *hyaenotheres* presents a great interest for biostratigraphy and correlation of continental deposits from upper Miocene to lower Pliocene of Eurasia. However, at present, as a result of insufficient study of the materials pertaining to Europe and Asia, the data on distribution of these groups of carnivores may be used mainly for specifying the geological age of some localities in the European part of the USSR and stratigraphic distribution of faunistic associations ranging from middle Sarmatian to Pontian of this region (Table 12). Nevertheless, *Ictitherium spelaeum*, *Protictitherium crassum* and *Thalassictis robusta* even now can be classified among the indicative forms for middle Sarmatian whereas the last two species may render a great help for correlating the continental deposits in the North Black Sea area, Western Europe, Asia Minor and Northern Africa. Despite the fact that the present work involves some revision elements concerning the families Viverridae, Hyaenidae and even the superfamily Feloidae as a whole, it is actually the regional report devoted to relatively small group of extinct animals. The work correspondingly deals with only some problems of classification of the listed family group taxa while additional effort is required to study in details the aspects of systematics, phylogeny and ecology of *ictitheres* and *hyaenotheres*. Moreover, the present work is actually a preliminary study aimed at offering the new opportunities for investigation of mentioned groups of carnivores. We hope that the results of the work will attract the interest of specialists and help take a new approach to tackling the issues of classification of both the fossil and recent representatives of the order Carnivora.

1. Алексеев А.К. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. — Одесса : Изд. авт., 1915. — 451 с.
2. Божалов П., Николов И. Терциерни бозайници. — София : Науките, 1962. — 162 с. — (Фосилите на България; Т. 10).
3. Барышников Г.Ф., Гаррут В.Е., Громов И.М. и др. Каталог млекопитающих СССР : Плиоцен — современность. — Л.: Наука, 1981. — 456 с.
4. Борисяк А.А. Севастопольская фауна млекопитающих. Вып. 2. — Пг., — 1915. — 47 с. — (Тр. Геол. ком., Н.С.; Вып. 137).
5. Борисяк А.А., Беляева Е.М. Местонахождение третичных наземных млекопитающих на территории СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — 114 с. — (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 15, вып. 3).
6. Габашвили Е.Г. История изучения гиппарионовой фауны Грузии // Изв. Геол. о-ва Грузии. — 1970. — 6, вып. 1/2. — С. 88-99.
7. Габашвили Е.Г. К изучению верхнетретичных хищников (*Carnivora*) из фондов геологического отдела Гос. музея Грузии // Вестн. Гос. музея Грузии. — 1973. — 24/25-А. — С. 5-19.
8. Габуния Л.К. К истории гиппарионов. — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — Гл. 5: Важнейшие местонахождения гиппарионовой фауны в Советском Союзе. — С. 198-289.
9. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 6. Морские коровы и хищные. — М.: Высш. шк., 1967. — 1004 с.
10. Гептнер В.Г., Слудский А.А. Млекопитающие Советского Союза : Хищные (гиены и кошки). — М.: Высш. шк., 1972. — 551 с.
11. Година А.Я., Давид А.И. Неогеновые местонахождения позвоночных на территории Молдавской ССР. — Кишинев : Штиинца, 1973. — 107 с.
12. Громова В.И., Дуброво И.А., Яновская Н.М. Отряд *Carnivora* : Хищные // Основы палеонтологии : Млекопитающие. — М., 1962. — С.182-230.
13. Дмитриева Е.Л., Несмеянов С.А. Млекопитающие и стратиграфия континентальных третичных отложений юго-востока Средней Азии. — М.: Наука, 1982. — 140 с. — (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 193).
14. Дуброво И.А., Канелист К.В. Каталог местонаждений третичных позвоночных УССР. — М.: Наука, 1979. — 159 с.
15. Жезалю В.И. Гиппарионы Центральной Азии. — М.: Наука, 1978. — 155 с. — (Тр. совместн. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции; Вып. 7).
16. Короткевич Е.Л. Основные этапы развития позднемiocеновой фауны копытных и хоботных Северного Причерноморья // Вестн. зоологии. — 1972. — №4. — С. 7-13.
17. Короткевич Е.Л. Поздненеогеновые газели Северного Причерноморья. — Киев : Наук. думка, 1976. — Гл. 2: Основные местонахождения гиппарионовой фауны Северного Причерноморья. — С. 212-233.
18. Короткевич Е.Л. Важнейшие местонахождения гиппарионовой фауны на территории УССР // Вестн. зоологии. — 1976. — № 6. — С. 65-72.

19. *Короткевич Е.Л.* Состояние изученности млекопитающих позднего неогена УССР // Палеонтологические исследования на Украине: Материалы I годич. сес. Укр. палеонтол. о-ва. — Киев : Наук. думка, 1980. — С. 207-216.
20. *Короткевич Е.Л.* Стратиграфическое значение позднемиоценовых млекопитающих Северного Причерноморья // Современное значение палеонтологии для стратиграфии : Тр. 24-й сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. — Л.: Наука, 1982. — С.117-123.
21. *Короткевич Е.Л., Куцинурук В.Н., Семенов Ю.А., Чепальга А.Л.* Новое местонахождение среднесарматских позвоночных на Украине // Вести, зоологии. — 1985. — №3. — С.81-82.
22. *Кронос В.И.* Хижаки з мезогічних відкладів с. Гребінники МАРСР // Геол. журн. — 1939. — 6, вип. 1/2. — С.129-183.
23. *Лунгу А.Н.* Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии: Хищ. млекопитающие. — Кишинев : Штиинца, 1978. — 132 с.
24. *Меладзе Г.К.* Гиппарионовая фауна Аркнети и Базалети. — Тбилиси : Мецниереба, 1967. — 160 с.
25. *Новиков Г.А.* Хищные млекопитающие фауны СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. — 293 с.
26. *Огнев С.И.* Звери Восточной Европы и Северной Азии. — М.; Л. : Госиздат, 1931. — Т. 2. — 776 с.
27. *Орлов Ю.А.* Некоторые данные о строении зубов и конечностей *Ictitherium hipparionum* Gervais : К филогении *Ictitheriinae* // Докл. АН СССР. — 1939. — 22, №8. — С.535-537.
28. *Орлов Ю.А.* Третичные млекопитающие и местонахождения их остатков. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. — 101 с. — (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 8, вып. 3).
29. *Підоплічко І.Г.* Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР. — К.: Наук. думка, 1956. — Вип. 2. — 225 с.
30. *Рябинин А.М.* Тараклийская фауна млекопитающих. 1. *Camivora vera*, *Rodentia*, *Subungulata* // Тр. Геол. музея АН СССР. — 1929. — 5. — С.73-134.
31. *Семенов Ю.А.* О современном состоянии систематики семейства гиеновых (*Hyaenidae*) // Некоторые вопросы экологии и морфологии животных : Материалы VIII науч. конф. — Киев : Наук. думка, 1973. — С.49-51.
32. *Семенов Ю.А.* К методике определения краниологических остатков иктитериев // Некоторые вопросы экологии и морфологии животных : Материалы IX науч. конф. — Киев : Наук. думка, 1975. — С. 41-43.
33. *Семенов Ю.А.* Иктитерий гиппарионовый (*Ictitherium hipparionum*) из эоцистических отложений села Черевичного Одесской области // Вестн. зоологии. — 1975. — №2. — С. 34-38.
34. *Семенов Ю.А.* К вопросу о систематическом положении рода *Palhyaena* Gervais, 1859 (*Carnivora*, *Hyaenidae*) // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания: Сб. науч. тр. — Киев : Наук. думка, 1981. — С. 58-61.
35. *Семенов Ю.А.* Новые данные о систематическом положении подсемейства *Ictitheriinae* Trouessart, 1897 // Млекопитающие СССР : III Съезд Всесоюз. териолог. о-ва (Москва, 1-5 февр. 1982 г.) : Тез. докл. — М., 1982. — Т. 1. — С. 73-74.
36. *Семенов Ю.А.* *Ictitherium pannonicum* (*Carnivora*, *Viverridae*) из эоцистических отложений Северного Причерноморья // Вестн. зоологии. — 1985. — № 6. — С. 23-27.
37. *Семенов Ю.А.* *Ictitherium spelaeum* — новый вид иктитерия (*Carnivora*, *Viverridae*) из среднего сармата Украины // Там же. — 1988. — С. 45-49.
38. *Серебровский П.В.* Очерк третичной истории наземной фауны СССР // Животный мир СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. — Т. 1. — С. 11-78.
39. *Соколов В.Е.* Систематика млекопитающих : Китообразные, хищные, ластоногие, трубкозубые, хоботные, даманы, сирены, парнокопытные, мозолоногие, непарнокопытные. — М. : Высш. шк., 1979. — 528 с.
40. *Хоменко И.П.* Мезогическая фауна с. Тараклии Бендерского уезда: *Fissipedia*, *Rodentia*, *Rhinocerotinae*, *Equinae*, *Suidae*, *Proboscidae* // Тр. Бессараб. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. — 1914. — Т. 5. — С. 3-55.
41. *Abel O.* Lebensbilder aus der Teirwelt der Vorzeit. — Jena : Fischer, 1922. — VII + 643 S.
42. *Aguirre E., Robles F., Thaler L. et al.* Venta del Moro, nueva fauna finimiocena de Molurus y Vertebrados // Estud. geol. — 1973. — 29. — P. 569-578.
43. *Aguirre E.* División estratigrafica del Neógeno continental // Ibid. — 1975. — 31. — P. 587-595.
44. *Azzaroli A.* Late Miocene interchange of terrestrial faunas across the Mediterranean // Mem. Soc. geol. ital. — 1974. — 13, suppl. 2. — P. 261-265.
45. *Beaumont G., Mein P.* Recherches sur le genre *Plioviverrops* Kretzoi (*Camivora*, *Hyaenidae*) // Arc. Sci. — 1973. — 25, fasc. 3. — P. 383-393.
46. *Benda L., Meulenkamp J.E.* Discussion on Biostratigraphic in the Eastern Mediterranean Neogene // Z.Ditsch. geol. ges. — 1972. — 123. — S. 559-564.
47. *Crusafont Pairó M., Truyols Santonja J.* Un ensayo gonimetrico sobre la Carnicera inferior de los Fispipedos // Estud. geol. — 1953. — 9, N 18. — P. 224-256.
48. *Crusafont Pairó M., Petter G.* Contribution a l'etude des Hyaenidae. La sous-famille des *Ictitheriinae* // Ann. paléont. Vertébr. — 1969. — 55, fasc. 1. — P. 89-127.
49. *Depéret Ch.* La faune de Mammifères de la Grive-Saint-Alban (Isere) et de Quelques autreslocalités du bassin du Rhone // Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. Lyon. — 1892. — 5. — P. 1-93.
50. *Esu D., Kotsakis T.* *Ictitherium arkesilai* sp.n. (*Hyaenidae*, *Carnivora*) del Terziario superiore di Sahabi (Cirenaica, Libia) // Riv. ital. paleontol. e stratigr. — 1980. — 86, N 1. — P. 241-255.
51. *Ficcarelli G., Torre D.* Remarks of the taxonomy of hyaenids // Palaontogr. Italica. — 1970. — 46. — P. 11-33.
52. *Flower W.H., Lydekker R.* An introduction to the study of mammals living and extinct. — London : Black, 1881. — XVI + 763 p.
53. *Galiano H., Frailey D.* *Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the *Hyaenidae* (*Mammalia*, *Camivora*) // Amer. Mus. Novit. — 1977. — N 2632. — P. 1-16.
54. *Gaudry A.* Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. — Paris : Savy, 1862. — 476 P.
55. *Gaudry A.* Animaux fossiles du Mont Léberon. — Paris : Savy, 1873. — 180 p.
56. *Gervais P.* Zoologie et Paléontologie Francaises. — Paris : Bertrand, 1859. — 544 p.
57. *Ginsburg L., Morales J., Soria D.* Nuevos datos sobre los Carnivoros de Los Valles de Fuentidueña (Segovia) // Estud. geol. — 1981. — 37. — P. 383-415.
58. *Greaves W.S.* Functional implications of mammalian jaw joint position // Forma et functio. — 1974. — I, N 4. — P. 363-376.
59. *Guanfang Ch., Schmidt-Kittler N.* The deciduous dentition of *Percrocuta* Kretzoi and diphyletic origin of the hyaenas (*Carnivora*, *Mammalia*) // Palaontol. Z. — 1938. — 57. — P.159-169.
60. *Howell F.C., Petter G.* The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the *Hyaenidae*). Their relationships with Miocene *Ictitheres*: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium* // Geobios. — 1980. — N 13, fasc. 4. — P. 579-623.
61. *Kittl E.* Beiträge zur Kenntniss der fossilen Säügethiere von Maragha in Persien, 1. *Camivoren* // Ann. Nat. Hofmus., Wien. — 1887. — 2. — S. 317-338.
62. *Kretzoi M.* Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfau-na // Ana Mus. Nat. Hung. — 1938. — 31. — S. 88-157.
63. *Kretzoi M.* Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgardi // Ann. Inst. geol. publ. Hung. — 1952. — 40, fasc. 3. — P. 3-35.

64. *Kretzoi M.* Nochmals über *Thalassictis* und *Ictitherium* // Z. geol. Wiss. — 1986. — **14**, N3. — S. 367-370.
65. *Kurten B.* On the variation and population dynamic of fossil and recent Mammal populations // Acta zool. fenn. — 1953. — N 76. — P. 1-122.
66. *Kurten B.* The type collection of *Ictitherium robustum* (Gervais, ex Nordmann) and the radiation of the Ictitheres // Ibid. — 1954. — N 86. — P. 1-26.
67. *Kurten B.* Status of the fossil hyaenids *Ictitherium viverrinum* and *Thalassictis robusta* (Mammalia) // Z. geol. Wiss. - 1982. - N 10. - S. 1009-1018.
68. *Kurten B.* *Thalassictis wongii* (Mammalia, Hyaenidae) and related forms from China and Europe // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, N. S. — 1985. — N 11. — P. 79-89.
69. *Lydekker R.* Indian tertiary and post-tertiary vertebrata // Siwalik and Narbada Carnivora. — Calcutta, 1884. — P. 178-351. — (Paleontol. Indica. Ser. 10; Vol. 2).
70. *Macarovici N.* Mammifères fossiles du Sarmatien de Păun (Jassy) // An. şti. Univ. Iaşi Sect II B. — 1958. — **4**, fasc. 1. — P. 143-154.
71. *Mequenem R.* Contribution l' Etude des Fossiles de Maragha // Ann. paléontol. Vertébr. — 1925. — **14**. — P. 1-36.
72. *Nordmann A.* Palaeontologie Süd-Russlands. — Helsingfors, 1858. — 360 s.
73. *Ozansoy F.* Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie // Mém. Soc. géol. France, N. S. — 1965. — **44**, fasc. 1, N 102. — P. 1-92.
74. *Pavlov M.* Quelques carnivores fossiles du gouvernement de Kherson et de Bessarabie // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. — 1908. — **32**. — С. 27-48.
75. *Pavlov M.* Mammifères tertiaires de la Nouvelle Russie. Part 2 // Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou. — 1915. — **17**, livr. 4. — P. 1-78.
76. *Pilgrim G.E.* Notices of new Mammalian genera and species from the Tertiaries of India // Rec. Geol. Surv. India. — 1910. — **40**. — P.63-71.
77. *Pilgrim G.E.* Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the Department of Geology. — London : Brit. Mus. Nat. Hist., 1931. — 174 p.
78. *Pilgrim G.E.* The fossil Carnivora of India // Palaeontol. Indica. N.S. — 1932. — **18**. — P. 1-232.
79. *Qiu Zhan-xiang.* Restudy of "*Ictitherium hyaenoides*" in the Lagrelus Collection // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. N.S. — 1985. — N 11. — P. 91-111.
80. *Rosevear D.R.* The Carnivores of West Africa. — London : Brit. Mus. Nat. Hist., 1974. — 548 p.
81. *Roth J., Wagner A.* Die fossilen Knochenüberreste von Piacermi // Abh. Bayer. Akad. Wiss. München. — 1854. — **1**. — S. 371-464.
82. *Savage D.E., Rassel D.E.* Mammalian Paleofaunas of the World. — London, etc.: Addison-Wesley Publ. Co., 1983. — 432 p.
83. *Schlosser M.* Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recent Antilopen // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl. — 1903. — **22**. — S. 1-221.
84. *Schlosser M.* Die Hipparionenfauna von Veles in Mazedonien // Ibid. — 1921. — **29**, Abt. 4. — S. 1-55.
85. *Schmidt-Kittler N.* Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens // Palaeontographica A. — 1976. — **155**, Lfg. 1/4. — S. 1-131.
86. *Schwarz E.* Über einem Schadel von *Palhyaena hipparionum* (Gervais) nebst Bemerkungen über die systematische Stellung von *Ictitherium* und *Palhyaena* // Arch. Naturgesch. A. — 1912. — **78**, H. 11. — S. 69-75.
87. *Şenyürek M.* The Pontian Ictitheres from the Elmadağ district. — Ankara : Türk Tarih Kurumu Basimevi, 1960. — 223 p. — (Publ. Fac. lang. hist, géogr. Univ. Ankara, Anatolia; Vol. 1, suppl. 1).
88. *Simionescu I.* Mamiferele pliocene de la Cimişlia, Romania. 1. Carnivore. — Bucuresti : Cartea Românească, 1938. — 30 p. — (Publ. Fond. Vasile Adamachi / Acad. Română; 9, N 50).
89. *Simpson G.G.* The principles of classification and a classification of Mammals // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1945. — **85**. — P. 1-350.
90. *Sinzow I.* Geologische und Paläontologische Beobachtungen in Süd-Russland // Bull. Univ. Nouv. Russ. — 1900. — **79**. — P. 347-412.
91. *Solounias N., Beaumont G.* Brief remarks on certain largesized Turolian hyaenids (Mammals, Carnivores) from Picermi and Samos, Greece // Arch. sci. — 1981. — **34**, N 3. — P. 293-304.
92. *Storch G.* Funktionstypen des Kiefergelenks bei Säugetieren // Natur. und Mus. (BRD). — 1968. — **98**, H.2. — S. 42-46.
93. *Trouessart E.L.* Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquenna-le suppl. — Berlini : Friedlander, 1905. — 929 p.
94. *Viret J.* Catalogue critique de la faune de mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) : Chiroptères, Carnivores, Edentès, Pholidotes // Nouv. Aroh. Mus. d'hist. nat. Lyon. — 1951. — **3**. — P. 1-104.
95. *Wagner A.* Fossile Überreste von einem Affen und anderen Säugetieren aus Griechenland // Abh. Baer. Akad. Wiss. München. — 1840. — **3**. — S. 153-170.
96. *Wagner A.* Urweltliche Säugethierreste aus Griechenland // Ibid. — 1848. — **5**. — S. 333-378.
97. *Weber M.* Die Säugetiere. — Jena : Fischer, 1927. — Bd. 1. — 444 S.
98. *Weber M.* Die Säugetiere. — Jena : Fischer, 1928. — Bd. 2. — 898 S.
99. *Zdansky O.* Jungtertiäre Camivoren Chinas // Palaeontol. sin., C. — 1924. — **2**, fasc. 1. — P. 1-149.
100. *Zdansky O.* Weitere Bemerkungen über fossile Camivoren aus China // Ibid. — 1927. — **4**, fasc. 4. — P. 1-33.

Adcrocuta
 - eximia 33
 Canidae 156, 161, 168
 Caninae 146
 Canis 146, 153
 Carnivora 3, 23, 40, 164, 165, 168
 Cephalogale 82
 Chasmaporthetes 144, 161, 168
 - kani 144
 Cinictis
 - penicillata 26
 Civettictis 161, 168
 - civetta 26, 27
 Cryptoproctinae 40
 Crocuta
 - crocuta 26
 Euriboas 15, 136, 144
 Felidae 40, 80, 149
 Felis 26
 Feloidea 17, 18, 19, 22, 23, 25, 26, 40, 89, 162, 165, 168
 Galeotherium 43, 46
 Galidiinae 40
 Hemigalinae 40
 Herpestes 26
 - antiquus 89, 137
 - crassus 75, 78
 Herpestinae 32, 40, 42, 89, 136, 137, 138, 160, 167
 Hyaena 15, 26, 89, 120, 135, 140
 - hyaena 26, 27
 - eximia 120
 - hipparionum 119, 120
 Hyaenalopex 70
 Hyaenictis 15, 91, 136
 Hyaenidae 19, 22, 23, 25, 28, 30, 34, 40, 89, 90, 130, 138, 160, 162, 165, 167, 168
 Hyaeninae 15, 22, 89, 136, 159, 166
 Hyaenictitherium 14, 15, 39, 91, 93, 95, 98, 118, 119, 122, 123, 127, 133, 134,
 139, 140, 144, 145, 159, 166
 - hyaenoides 101, 106, 108, 113, 117, 118, 119, 123, 126, 139, 144, 155, 159,
 166

- hyaenoides orlovi 100, 102, 103, 106, 108, 109, 113, 118, 122, 123, 124, 125,
 156, 159, 162, 166
 - venator 26, 31, 101, 102, 103, 107, 108, 109, 114, 115, 116, 117, 118, 121, 122,
 123, 126, 127, 128, 129, 133, 142, 143, 144, 145, 153, 154, 155, 157, 159,
 162, 163, 166
 Hyaeninae 15, 90, 91, 120, 135, 160
 Hyaenini 160, 167
 Hyaenotheriini 23, 90, 91, 92, 93, 94, 147, 155, 159, 160, 166, 167
 Hyaenotherium 39, 91, 94, 95, 96, 105, 133, 139, 159, 166
 - magnum 26, 27, 31, 33, 94, 95, 96, 97, 98, 100, 101, 102, 103, 104, 104, 106,
 107, 110, 111, 112, 113, 140, 154, 155, 159, 162, 163, 166
 - wongii 94, 101, 104, 105, 107, 112, 117, 133, 140, 144, 155, 159, 162, 166
 Ictitheriinae 4, 12, 13, 15, 18, 19, 22, 28, 29, 40, 41, 69, 70, 74, 75, 81, 89, 92, 135,
 136, 138, 141, 147, 148, 158, 160, 165, 167
 Ictitherium 11, 12, 13, 14, 16, 23, 29, 36, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 50, 51, 66, 68, 70,
 74, 76, 78, 79, 81, 82, 83, 85, 88, 93, 120, 135, 136, 137, 138, 141, 142,
 151, 152, 153, 158, 165
 - adroveri 68
 - arambourgi 77, 78, 159, 166
 - arkesilae 93, 160, 166
 - chakvarensis 77, 159, 166
 - gaudryi 49, 50, 56, 58, 61, 63, 65, 68, 69, 152, 159, 165
 - hipparionum 11, 12, 14, 15, 46, 95, 118, 119, 120, 121, 122, 126, 130, 135,
 141, 142, 159, 166
 - hipparionum vallesicum 105, 159, 166
 - hyaenoides 93, 118, 122
 - ibericum 12, 45, 49, 50, 51, 53, 54, 57, 61, 64, 65, 68, 138, 152, 159, 162, 163,
 165
 - intuberculatum 46, 51, 68, 158, 165
 - montadai 93, 160, 167
 - namaquense 93, 160, 166
 - orbigny 14, 45, 88, 135, 136, 141
 - pannonicum 53, 55, 57, 59, 61, 62, 63, 69, 70, 71, 72, 73, 153, 159, 162, 163,
 166
 - preforfex 93, 160, 166
 - prius 77, 78, 159, 166
 - robustum 11, 14, 18, 43, 44, 46, 73, 85, 135, 141
 - robustum anatolicum 77, 78, 159, 166
 - sarmaticum 11, 83, 85, 159, 166
 - sinense 46, 56, 58, 73, 74, 75, 138, 152, 159, 165
 - sivalense 92, 93, 160, 166
 - spelaeum 49, 50, 53, 54, 57, 60, 62, 65, 66, 67, 68, 137, 138, 153, 159, 162,
 163, 165, 168
 - tauricum 77, 78, 159, 166
 - viverrinum 26, 27, 28, 31, 33, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54,
 55, 56, 60, 61, 64, 65, 66, 67, 68, 71, 73, 74, 79, 80, 82, 83, 138, 150,
 151, 152, 153, 158, 162, 163, 165
 - wongii 105
 Lepthyaena 92, 93
 Lophocyoninae 40
 Lycyaena 13, 15, 16, 36, 85, 91, 92, 94, 119, 135, 136, 144, 145, 160, 167
 - chaeretis 147
 - dubia 122, 123
 - parva 130

Melinae 51
 Mesoviverrops 87
 Miohyaena 14, 82, 83, 85, 94, 160, 167
 - montadai 92, 147
 Miohyaenotherium 91, 94, 95, 118, 129, 139, 159, 166
 - bessarabicum 103, 110, 111, 115, 117, 129, 130, 131, 132, 154, 159, 162, 163, 166
 Mustela 12
 - incerta 82
 Mustelidae 12

 Nandinia 40
 - binotata 26

 Pachycrocuta
 - brevisrostris 25
 Palhyaena 13, 14, 15, 16, 35, 36, 85, 91, 92, 119, 120, 136, 144, 145
 - hipparionum 12, 45, 93, 121, 147, 159, 160, 166, 167
 - hungarica 70, 159, 166
 Palinhyaena 91
 - reperta 92, 122, 160, 166
 Paradoxurinae 19, 22, 40
 Paradoxurus
 - hermaphroditus 26
 Paraictitherium 42, 46, 69, 76, 138, 159, 166
 Pinnipedia 23
 Plioviverrops 14, 15, 36, 41, 43, 76, 81, 87, 89, 135, 136, 145, 148, 149, 159, 166
 - gaudryi 159, 166
 - gervaisi 159, 166
 - guerini 137, 159, 166
 - orbigny 26, 88, 89, 137, 148, 159, 166
 Progenetta 13, 14, 15, 16, 76, 77, 82, 83, 84, 85, 93, 135, 136, 160, 167
 - certa 82, 83, 84, 85, 135, 159, 166
 - crassa 78
 - crassa Ilopisi 77
 - gaillardi 77
 - incerta 82, 85, 159, 166
 - montadai 77
 - taurica 78
 Proteles
 - cristatus 19, 90
 Protelidae 90
 Protelinae 89, 90
 Protictitherium 14, 15, 39, 41, 43, 75, 76, 77, 78, 81, 88, 136, 142, 149, 159, 166
 - cingulatum 76, 77, 80, 159, 166
 - crassum 53, 55, 58, 59, 63, 69, 76, 77, 78, 79, 80, 149, 150, 159, 162, 163, 166, 168
 - crassum Ilopisi 80
 - gaillardi 76, 77, 80, 149, 159, 166
 - intermedium 77
 Protoviverrops 87

 Sinictitherium 14, 42, 46, 73, 74, 138, 159, 165
 Stenoplesictinae 40

Thalassictis 12, 13, 14, 16, 41, 43, 45, 76, 81, 82, 83, 84, 88, 92, 93, 94, 119, 136, 138, 142, 149, 159, 160, 166, 167
 - chaeretis 119
 - gracilis 43, 158, 165
 - hyaenoides 119, 122
 - mesotes 160, 166
 - robusta 11, 16, 26, 43, 44, 53, 55, 59, 64, 81, 83, 83, 84, 85, 86, 87, 93, 119, 149, 150, 151, 159, 162, 163, 166, 168
 - wongii 119, 122

 Viverra 40, 161, 168
 - orbigny 87

 Viverridae 16, 19, 22, 25, 28, 30, 34, 40, 41, 156, 158, 162, 165, 167, 168

 Viverrinae 13, 40, 41, 141, 148

 Wagneria 12, 15, 88
 Xenogale
 - naso 26

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	7
МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ОСТАТКОВ ИКТИТЕРИЕВ И ГИЕНОТЕРИЕВ НА ТЕРРИТОРИИ СССР.....	8
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИС- ТЕМАТИКИ ИКТИТЕРИЕВ.....	11
ГЛАВА 2. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ИКТИТЕРИЕВ, ВИВЕРР И ГИЕН. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ВЕС ОТДЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ И ОБОСНОВАНИЕ РЕВИЗИИ ИССЛЕДУЕМОЙ ГРУППЫ.....	17
ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	40
Семейство Viverridae Gray, 1821.....	40
Подсемейство Ictitheriinae Trouessart, 1897.....	41
Род Ictitherium Roth et Wagner, 1854.....	42
Вод Protictitherium Kretzoi, 1958.....	75
Род Thalassictis Nordmann, 1858.....	81
Род Plioviverrops Kretzoi, 1938.....	87
Семейство Nyaeidae Gray, 1869.....	89
Триба Nyaeotheriini Semenov, trib. n. — гиенотерии	91
Род Nyaeotherium Semenov, gen.n.	94
Род Nyaeictitherium Kretzoi, 1938.....	118
Род Miohyaenotherium Semenov, gen.n.	129
ГЛАВА 4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ	135
ГЛАВА 5. ОЧЕРК ЭКОЛОГИИ ИКТИТЕРИЕВ И ГИЕНОТЕРИЕВ	141
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	158
CONCLUSION	165
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	169
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ.....	174

Семенов *Юрий Алексеевич*

**ИКТИТЕРИИ
И МОРФОЛОГИЧЕСКИ СХОДНЫЕ ГИЕНЫ
НЕОГЕНА СССР**

Художник *В.А.Яцьшина*
Художественный редактор *Л.А.Комяхова*
Технический редактор *С.С.Хаца*
Оператор *А.Н.Матюрина*
Корректоры *С.И.Колесник, Н.А.Стрелец*

Сдано в набор 22.02.89. Подп. в печ. 06.07.89. Формат 60x84/16. Бум. офс. №1
Гарн. Пресс Роман. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,46. Усл. кр.-отт. 10,69.
Уч.-из. л. 13,74. Тираж 300 экз. Заказ 9.750 Цена 2 р. 80 к.

Оригинал-макет подготовлен в издательстве "Наукова думка".
252601 Киев 4, ул. Репина, 3.
Киевская книжно-журнальная типография научной книги.
252004 Киев 4, ул. Репина, 4.