

УДК 569.742.4:551.782.13(571.52)

PROMEPHITIS LARTETII GAUDRY, 1861 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) ИЗ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ТУВЫ (МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ТАРАЛЫК-ЧЕР)

© 2024 г. И. Ф. Арасланов^{а,*}, А. В. Лавров^а

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: ilnuraraslanov@gmail.com

Поступила в редакцию 30.06.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Из позднемиоценового (MN 12–13) местонахождения Таралык-Чер в Туве описаны находки *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 (Mephitidae), представленные двумя неполными деформированными черепами с нижними челюстями, фрагментами верхних и нижних челюстей, изолированными зубами. Исследована изменчивость таксономически важных признаков в строении зубов и черепа *P. lartetii*. Проведен анализ устойчивости таксономических признаков рода.

Ключевые слова: Mephitidae, Carnivora, поздний миоцен, Тува, Евразия, череп, верхние зубы, нижний хищнический зуб

DOI: 10.31857/S0031031X24020118, EDN: FGTVSZ

ВВЕДЕНИЕ

Современные Mephitidae включают в себя 11 видов в составе четырех родов: *Spilogale*, *Cooperatus*, *Mephitis*, *Mydaus*. В Азии обитает только род *Mydaus*. Он обладает рядом плезиоморфных признаков и, видимо, близок к предковым формам семейства (Radinsky, 1973; Finarelli, 2008). Первое появление представителей семейства датировано ранним миоценом (*Miomephitis pilgrimi* Dehm, 1950; MN 3, Германия). Возможно, что Юго-Восточная Азия является центром происхождения группы (Yonezawa et al., 2007).

Ископаемый род *Promephitis* известен из позднего миоцена – раннего плиоцена (MN 9–15) Евразии. Первое появление рода фиксируется по находкам *P. parvus* Wang et Qiu, 2004 (MNU 9–11, MN 9–12, провинция Шаньси, Китай; Wang, Qiu, 2004; Deng et al., 2013), *P. pristinidens* Petter, 1963 (MN 9–10, Каталония, Испания; Morales et al., 1999), *P. lartetii* Gaudry, 1861 (MNU 9–10, MN 9–12, Болгария, Греция, Китай, Турция; Gaudry, 1861; Şenyürek, 1954; Wang, Qiu, 2004; Bonis, 2005; Koufos, 2006; Deng et al., 2013; Geraads, Spassov, 2016). Самым поздним представителем является *P. maxima* He et Huang, 1991, известный из раннего плиоцена, русциний, MNU 12–13, MN 14–15 (Wang, Qiu, 2004)

местонахождения Дахейшан, провинция Цзянсу, Китай. *Promephitis* – мелкие хищники размером от горностая (*P. parvus*: L1, кондилобазальная длина черепа – 43.7 мм) до харзы (*P. maxima*: L1 – 91 мм). В составе рода последнее время принимается семь видов, которые считаются валидными (Geraads, Spassov, 2016). Представители *Promephitis* являются характерным элементом гиппарионовых фаун Евразии. В туролии (MN 11–13) отмечается увеличение их видового разнообразия (Gaudry, 1861; Алексеев, 1915; Schlosser, 1924; Pilgrim, 1933; Wang, Qiu, 2004).

Традиционно *Promephitis* рассматривался в составе Mustelidae (Gaudry, 1861, 1862; Ginsburg, 1999). С 1997 г. молекулярными исследованиями обосновано выделение Mephitinae в самостоятельное семейство Mephitidae в надсемействе Musteloidea (Dragoo, Honeycutt, 1997; Flynn et al., 2000; Sato et al., 2009; Law et al., 2018). Это подтверждается значительными отличиями в строении черепа – для всех представителей Mephitidae, включая *Mydaus*, характерно наличие надбарабанного синуса (*sinus epitympanicus*). Полость синуса по размеру близка к полости среднего уха и расположена дорсальнее нее. Они соединяются между собой небольшим отверстием. В настоящее время *Promephitis* определяется

как базальная группа по отношению к современным Mephitidae (Geraads, Spassov, 2016).

Первая находка *Promephitis* (*P. lartetii* Gaudry, 1861) была описана А. Годри из верхнего миоцена (туролий, MN 12) Пикерми в Греции (Gaudry, 1861). В 1902 г. был описан *P. gaudryi* Schlosser, 1902 по находке m1 из позднего миоцена MN 10 (Morlo, 1997) Мельхингена, Германия (Schlosser, 1902). Вскоре этот вид был переведен в *Trocharion albanense* Major, 1903 (= *Trocharion gaudryi*; см. Robles et al., 2010) (Major, 1903).

В 1915 г. А.К. Алексеевым (1915) был описан *P. maeotica* Alexejew, 1915 из мэотиса (MN 12) Новоелизовки, Украина. Это самый крупный представитель рода в Европе. В 1930 г. И. Симионеску описал *P. malustenensis* (= *P. humanus*; Simionescu, 1930) из позднего рущиния MN 15a (Radulescu et al., 2003) Малуштени, Румыния. Несколько позже г. Пилгрим (Pilgrim, 1933) описал самого мелкого представителя рода — *P. majori*. В 1939 г. были описаны новые находки *P. maeotica* из местонахождения Гребенники, Одесская обл., Украина; ранний туролий, MN 10–11b (Крокос, 1939; Вангенгейм, Тесаков, 2008; Семенов, 2018).

P. hootoni Şenyürek, 1954 был описан из верхнего миоцена (пикермий, MN 11) местонахождения Кючукйозгат (Küçükyozgat), Анатолия, Турция (Şenyürek, 1954). М. Шеньюрек полагал близкое родство *P. majori* и *P. hootoni* (Şenyürek, 1954). *P. pristinidens* Petter, 1963 был описан из позднего миоцена (валлезий, MN 10) Виладекавальс, бассейн Вальес-Пенедес, Испания (Petter, 1963).

В Восточной Азии был описан *P. alexejewi* Schlosser, 1924 из верхнего миоцена (верхний баоде, MNU 11, MN 13) Эртемте, Внутренняя Монголия, Китай (Schlosser, 1924). В 1967 г. был описан *P. brevirostris* Meladze, 1967 из позднего туролия MN 13–14 (Alberdi, Gabunia, 1985) Базалети, Грузия (Меладзе, 1967). Самый крупный представитель рода *P. maxima* описан по полному черепу из местонахождения Дахейшан (MNU 13, MN 14–15), провинция Цзянсу. Из позднего миоцена Китая описано еще два вида: *P. parvus* Wang et Qiu, 2004 (MNU 9–11, MN 9–13; провинции Ганьсу, Шаньси и Шэньси; Wang, Qiu, 2004; Deng et al., 2013) и *P. qinensis* Wang et Qiu, 2004 (MNU 9, MN 10, провинция Шаньси; Wang, Qiu, 2004); последний известен только по неполному черепу и фрагменту нижней челюсти.

Первые находки ископаемых Mephitidae в Восточной Сибири были определены из пестроцветных глин верхнего миоцена (MN 12–13) как

Promephitis sp. (местонахождение Таралык-Чер, Тува, Россия; Гимранов, Лавров, 2018).

Л. Верделин пересмотрел таксономический статус девяти известных видов *Promephitis* (Werdelin, 1996). По его мнению, в позднем миоцене Европы валидны только четыре вида: *P. pristinidens*, *P. maeotica*, *P. lartetii* и *P. brevirostris*. Л. Гинзбург (Ginsburg, 1999) признавал валидность лишь трех видов: *P. gaudryi*, *P. pristinidens* и *P. lartetii*. *P. lartetii* был признан Верделином старшим синонимом *P. majori* (включая находки с о. Самос, Греция) и *P. maeotica* (Новоелизовка, Украина; Werdelin, 1996).

В 2016 г. Д. Жераадс и Н. Спасов признали *P. hootoni* младшим синонимом *P. lartetii*, но сохранили валидность *P. maeotica* (Geraads, Spassov, 2016). По их мнению, *Promephitis* — сестринская группа для Mephitinae, включая *Mydaus* из Азии и современных и ископаемых Mephitini из Америки. В настоящее время считаются валидными виды: *P. lartetii*, *P. maeotica*, *P. majori*, *P. parvus*, *P. qinensis* и *P. maxima* (Geraads, Spassov, 2016; Tesakov et al., 2017).

Основанием для синонимизации *P. hootoni* и *P. lartetii* считалось сходство в строении зубов и черепа: вздутый профиль лобных костей; развитые надглазничные отростки; развитые сосцевидные отростки; высокая горизонтальная ветвь нижней челюсти; редуцированный P2, сдвинутый к антеролингвальному краю P3; близкие размеры P4 и M1; подобие LP4/LM1; широкий P4 со слабо развитым парастилем; увеличенный парастиль M1; наличие мелкого дистального базального бугорка на c1; наличие мелкого p2 (Şenyürek, 1954; Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016).

При описании зубов нами использовалась стандартная терминология названий морфологических структур (Van Valen, 1966; Kay, Hiiemae, 1974; Lange-Badre, 1979; Smith, Smith, 2001). Под стилирной полкой M1 (часть зуба лабиальнее паракона и метакона; рис. 1) мы подразумеваем структуру, традиционно называемую у представителей *Promephitis* лабиальным цингулюмом M1. Эта структура не имеет окклюзии с поверхностью m1. По строению и своей функции она аналогична стилирной полке *Lipotyphla*, архаичных Carnivora и Creodonta. Большой передний бугор с четко определяемым положением назван парастилем. Позади него расположен длинный продольный гребень, образующий лабиальный край стилирной полки — стилокрита. На ней размещается несколько стилоконов.

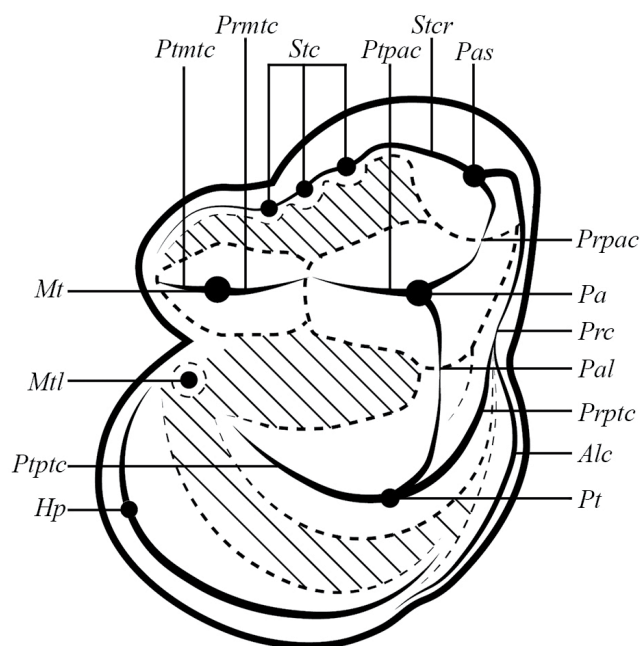


Рис. 1. Строение правого M1 *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/767, вид с окклюзионной стороны: *Alc* – антеролингвальный цингулюм; *Hr* – гипокон; *Mt* – метакон; *Mtl* – метаконуль; *Prc* – прецингулюм; *Pa* – паракон; *Pal* – паралоф; *Pas* – парастиль; *Prpac* – препаракриста; *Prmtc* – преметакриста; *Prptc* – препротокриста; *Pt* – протокон; *Ptmc* – постметакриста; *Ptpac* – постпаракриста; *Ptpc* – постпротокриста; *Stc* – стилоконы; *Ster* – стилокриста.

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

Для сравнительного анализа также были использованы визуализации компьютерной томографии находок *P. lartetii* (экз. ПИН, № 5126/767) и *P. maeotica* (экз. ПИН, № 355/1519). Сканирование проведено на микрокомпьютерном томографе NEOSCAN 80 с размером вокселя 31 мкм и шагом поворота 0.2°. Визуализация проведена в CTvox v. 3.3.0r1403.

Исследованный материал (экз. ПИН, №№ 5126/304, 464, 767, 793–808) собран в 2007–2008 гг. на местонахождении Таралык-Чер, Тува, верхний миоцен (сборы А.В. Лаврова). Местонахождение Таралык-Чер расположено вблизи г. Кызыл, на левом борту долины р. Малый Енисей. Костеносный слой находится в толще глин и алевроитов пролювиального генезиса. Наряду с остатками *Promephitis*, были найдены остатки млекопитающих *Eomellivora ursogulo* (Orlov, 1948) (Лавров, Гимранов, 2018), *Adcrocuta exi-*

mia (Roth et Wagner, 1854), *Moschus grandaevus* Schlosser, 1924 (Вислобокова, Лавров, 2009), *Cleuastochoerus tuvensis* (Вислобокова, 2009), *Tragoreas* sp., *Protoryx tuvansensis* (Дмитриева, Сердюк, 2011).

Для сравнения был использован черепной материал по *P. maeotica*: череп экз. ПИН, № 355/1519, фрагменты нижних челюстей экз. ПИН, №№ 355/17 (с альвеолой m2), 355/1521 (с c1, p3–m2), 355/1522 (с p3–m1), 355/1523 (с c1, p4, m1). Также в работе были использованы экземпляры современных представителей *Mephitidae* из колл. Зоологического музея Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова: *Mephitis mephitis* (Schreber, 1776) (экз. №№ S-29153, S-38105, S-53460, S-65664, S-69439, S-95827, S-105140, S-135740, S-182630), *M. macroura* Lichtenstein, 1832 (экз. № S-93385), *Conopatus chinga* (Molina, 1782) (экз. №№ S-159363; S-161367, S-161368), *Spilogale putorius* (Linnaeus, 1758) (экз. №№ S-105438, S-656666).

В работе приняты следующие сокращения: ЗММУ – Зоологический музей Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия; ИЭРиЖ УрО РАН – Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия; ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; AUTH – Ун-т Аристотеля в Салониках, Греция; IVPP – Ин-т палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая, Пекин, Китай; MNHN – Национальный музей естественной истории, Париж, Франция; NHMW – Венский музей естественной истории, Австрия; UADP – Отделение палеоантропологии, Ун-т Анкары, Турция.

В работе использованы следующие обозначения измерений: AP4–M1 – угол схождения линий лабиальных стенок P4 и M1; dex – правый; sin – левый; Hcor – расстояние от вентрального края углового отростка до дорсального края вентрального отростка; Hinf – высота подглазничного отверстия; Hmd – высота нижней челюсти; L – длина; L1 – кондильо-базальная длина черепа; L2 – засочленовная длина; Lcinf – длина подглазничного канала; Lmd – длина нижней челюсти; Lpro – длина предглазничного отдела; Ltdm1 – длина талонида m1; mtM1 – метакон M1; paM1 – паракон M1; tnM1 – талон M1; W – ширина; Winf – ширина подглазничного отверстия; Wpa–prp – ширина комплекса паракон–парастиль M1; Wpro – ширина заглазничного перехвата; Wtdm1 – ширина талонида m1; Wtrgm1 – ширина тригоны m1; μ – среднее значение.

ОТРЯД CARNIVORA
НАДСЕМЕЙСТВО MUSTELOIDEA
FISCHER WALDHEIM, 1817

СЕМЕЙСТВО MEPHITIDAE BONAPARTE, 1845

Род *Promephitis* Gaudry, 1861

Promephitis lartetii Gaudry, 1861

Promephitis lartetii: Gaudry, 1861, с. 46–51, табл. 6, рис. 5–7; Geraads, Spassov, 2016, с. 543–558, рис. 1–3.

Promephitis hootoni: Şenyürek, 1954, с. 279–315, рис. 1–14; Wang, Qiu, 2004, с. 721–731, рис. 1–14, табл. 1–20; Bonis, 2005, с. 567–589, рис. 14, табл. 3.

Голотип – MNHN.F.PIK3019, сильно деформированный череп, сочлененный с неполной нижней челюстью; Греция, местонахождение Пикерми; верхний миоцен (туролий, MN 11–12).

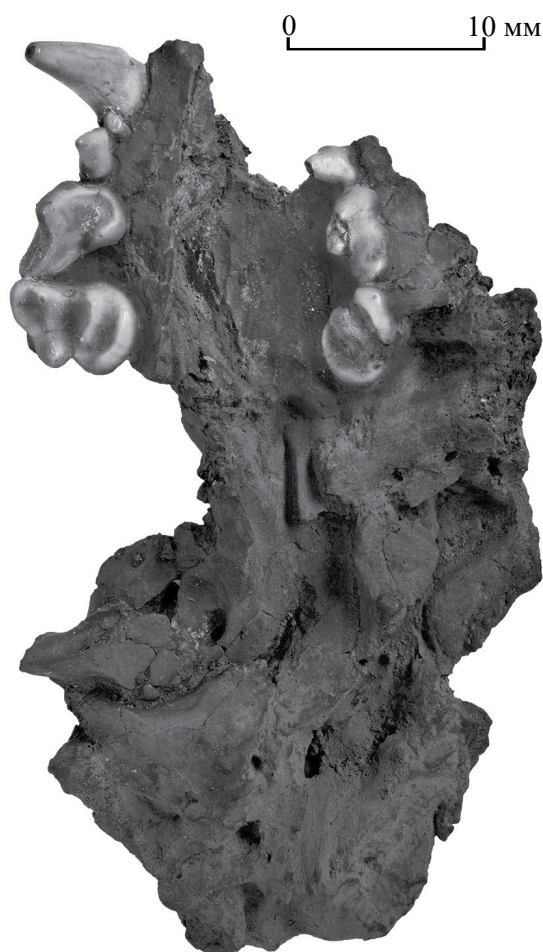


Рис. 2. *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/767, деформированный череп с правым С1–М1 и левым Р3–М1 с вентральной стороны; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

Описание (рис. 1–5). Оба черепа экз. ПИН, №№ 5126/304, 767 (рис. 2), сильно деформированы дорсо-вентрально. Предчелюстные кости (praemaxillaria) представлены только на экз. ПИН, № 5126/304. Лицевой отдел черепа укороченный; черепная коробка расширена. Основание черепа представлено почти полными правыми слуховыми пузырями (*bulla tympani*) и чешуйчатой костью (*squamosum*). Затылочная часть черепа отколота. Реконструируемая длина черепа (табл. 1) примерно равна длине черепа современного *S. putorius*.

Передний край глазницы находится над передним краем Р4. Сзади она ограничена развитым надглазничным гребнем (*crista supraorbitalis*). Подглазничное отверстие небольшого размера, эллипсовидной формы. Подглазничный канал короткий. Слезное отверстие круглой формы. Надглазничные отростки хорошо развиты. Сагиттальный гребень не развит. Теменные гребни на экз. ПИН, № 5126/304 срастаются и образуют выступ длиной 7 мм в задней части теменной кости.

Передний край вырезки хоан расположен на линии заднего края М1. Вырезки хоан имеют вид двух полукруглых выемок, идентичных форме таковых у современных *M. mephitis* и

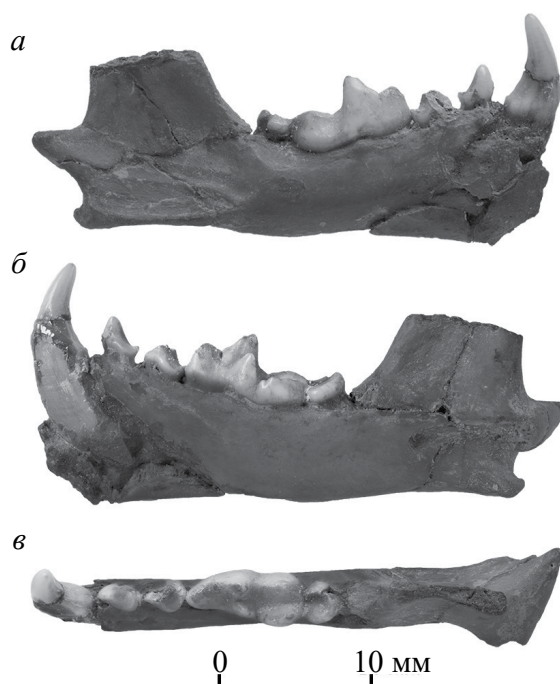


Рис. 3. *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/767, правая ветвь нижней челюсти с с1, р2–м2: а – латеральная сторона; б – медиальная сторона; в – окклюзионная сторона; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

Таблица 1. Промеры черепа *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 (MNU 10–11, MN 12–13, Таралык-Чер, Тува) и *P. maeotica* Alexejew, 1915 (MN 12, Новоелизаветовка, Украина)

Промеры	P. lartetii		P. maeotica
	ПИН, № 5126/304	ПИН, № 5125/767	ПИН, № 355/1519
Кондилобазальная длина L1	58.00 ¹	—	67.0 ¹
Засочленовная длина L2	—	18.80 ¹	24.0 ¹
Степень удлинения засочленовного отдела L2/L1	—	0.35	0.36
Ширина заглазничного перехвата Wpo	17.00 ¹	—	16.50
Длина предглазничного отдела Lpo	—	16.50 ¹	18.00 ¹
Высота подглазничного отверстия Hinf	—	2.60	2.83
Ширина подглазничного отверстия Winf	—	2.26	2.10
Длина подглазничного канала Lcinf	—	1.40	2.67

Примечание. ¹ – реконструируемая величина.

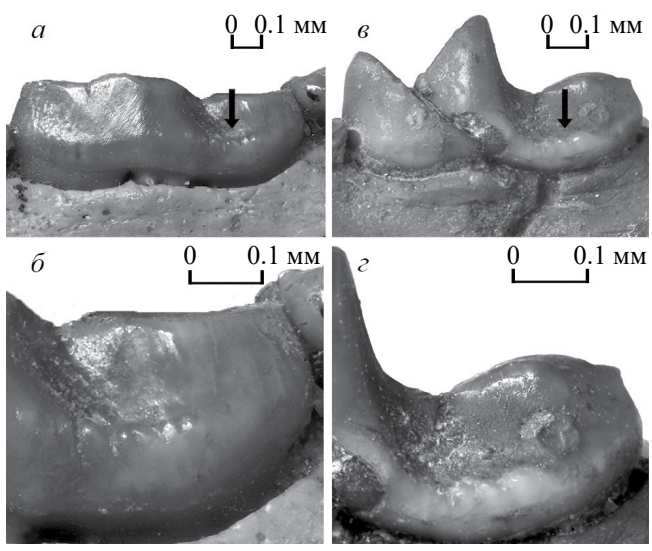


Рис. 4. Лабиальный цингулид талонида m1 *Promephitis*: а, б – *P. lartetii* Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/793; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен; в, г – *P. maeotica* Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1521; Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен.

S. putorius. Засочленовные отростки (proc. retroarticularis) сильно развиты. Засочленовное отверстие (for. retroarticularis) располагается спереди от отверстия наружного слухового прохода.

Сосцевидные отростки сильно развиты. Их вершины слегка приостренные, направлены антеролатерально. Вентральная поверхность сосцевидного отростка вплоть до яремного отростка образует позади слухового пузыря широкую плоскую площадку, характерную для всех *Mephitidae*. Яремный отросток имеет относительно широкую заднюю площадку. Латеральный край этой площадки слегка отклонен назад.

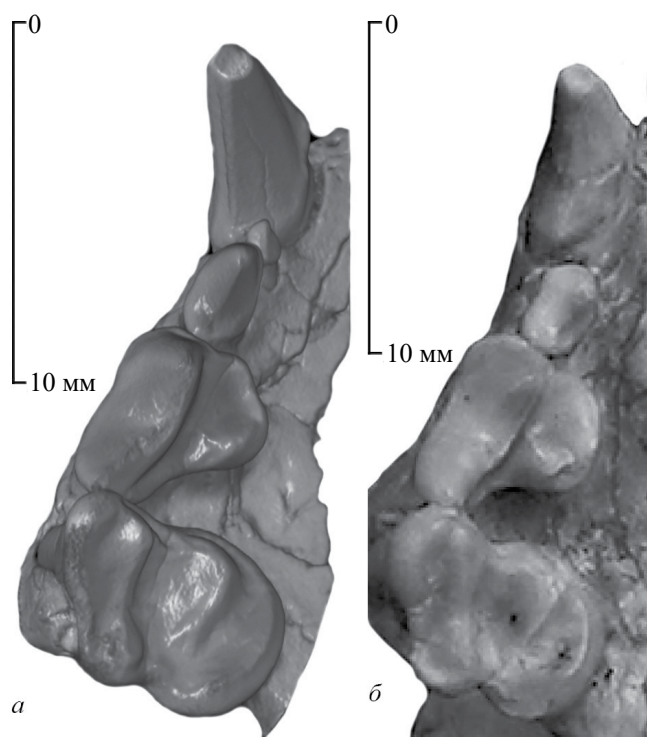


Рис. 5. *Promephitis lartetii*, верхний зубной ряд с окклюзальной стороны: а – визуализация компьютерной томографии экз. ПИН, № 5126/767, dex.; б – IVPP V13310, dex. (Wang, Qiu, 2004, рис. 1). Длина масштабной линейки 10 мм.

Шилососцевидное отверстие (for. stylomastoides) открывается на вентральной поверхности слухового пузыря между медиальным концом костной трубки наружного слухового прохода и яремным отростком. Заднее рваное отверстие (fiss. tympanooccipitalis) небольшого размера. Оно отделено от подъязычного отверстия (for. hypoglossum) низкой перегородкой, частично

погружено с ним в общий синус. Среднее рваное отверстие (for. lacerum medium) лежит посередине медиальной стенки слухового пузыря. Оно слегка удлинено продольно. Овальное отверстие (for. ovale) маленького размера.

Слуховой пузырь уплощенный, как у современного *S. chinga*. Костная трубка наружного слухового прохода относительно длинная. Ее ось составляет с сагиттальной плоскостью угол примерно 45°. Надпроходный гребень (crista suprategmentalalis) хорошо развит. Он срастается с верхним краем трубки наружного слухового прохода.

Верхние резцы у изученных образцов довольно сильно стертые. Коронка I3 экз. ПИН, № 5126/304 округлая в сечении. Диастема между I3—C1 узкая (экз. ПИН, №№ 5126/304, 767, 803). C1 длинный и массивный (табл. 2). Он уплощен с боков, слегка изогнут назад. C1 имеет хорошо выраженные передний и задний режу-

щие гребни. Лингвальная поверхность слегка уплощенная. На клыке присутствует небольшой задний базальный бугорок. Лингвальный цингулом C1 хорошо развит. Он имеет небольшой передний бугорок и несколько миниатюрных бугорков, расположенных позади первого. P2 очень мелкий, однокорневой. Он сильно смещен лингвально и плотно примыкает к дистолингвальному краю C1. P2 не препятствует контакту C1 и P3, таким образом, диастема между C1 и P3 отсутствует. P3 относительно большой: его длина равна половине P4. P2 и P3 слабо расширены дистолингвально. Передний и задний базальные бугорки P3 слабо развиты.

Верхний хищнический зуб (P4) относительно широкий (WP4/LP4 — 0.74–0.80; n = 4; табл. 2; рис. 6). P4 слегка длиннее M1 (LP4/LM1 — 1.03–1.13; n = 3). Главный бугорок P4 высокий. Его вершина слегка наклонена назад. Прецингулом

Таблица 2. Промеры верхнего зубного ряда *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 (MNU 10–11, MN 12–13, Таралык-Чер, Тува) и *P. maeotica* Alexejew, 1915 (MN 12, Новоелизаветовка, Украина).

Промеры, мм	P. lartetii					P. maeotica
	ПИН, № 5125/767	ПИН, № 5126/304, dex	ПИН, № 5126/304, sin	ПИН, № 5126/804	ПИН, № 5126/805	ПИН, № 355/1519
LC1–M1	16.90	17.02	—	—	—	21.10
LC1	4.06	3.36	—	—	—	4.50
WC1	2.60	2.44	—	—	—	3.10
HC1	6.50 ¹	8.60	—	—	—	—
LP2–M1	14.00	13.16	—	—	—	18.00
LP2–P4	8.60	8.50	—	—	—	11.4
LP2	0.70	—	—	—	—	—
WP2	0.50	—	—	—	—	—
LP3	3.00	2.70	—	—	—	—
WP3	1.72	1.50	—	—	—	—
HP3	3.00	3.14	—	—	—	—
LP4–M1	9.70	9.71	—	—	—	12.94
LP4	5.56	5.33 ¹	5.85	—	5.41	6.86
WP4	4.23	4.27	4.30	—	4.06	5.91
HP4	4.32	—	4.30	—	4.53	4.78
LM1	4.90	5.10	—	4.97	5.25	6.19
WM1	6.60	7.40	—	6.80	7.52	8.96
Wpa–prp	2.35	2.66	2.64	2.60	2.50	3.07
LpaM1	2.42	2.61	—	2.14	2.32	2.96
LmtM1	2.14	2.27	—	1.68	2.30	2.52
WtnM1	4.18	4.50	—	3.60	4.50	5.21
AP4–M1	145	145	—	—	145	138

Примечание. ¹ — реконструируемая величина; L — длина; W — ширина; Wpa–prp — ширина комплекса паракон–парастиль M1; LpaM1 — длина паракона M1; LmtM1 — длина метакона M1; WtnM1 — ширина талона M1; AP4–M1 — угол соприкосновения лабиальных стенок P4 и M1.

(спереди паракона) низкий. Длина метастилия составляет менее половины длины зуба. Хищническая вырезка отсутствует. Бугорок протокона сильно редуцирован. Его передний край расположен слегка мезиальнее переднего края паракона. На передней стороне коронки находится неглубокая выемка для плотно примыкающего заднего края РЗ. Ширина выступа гипокона Р4 составляет примерно половину ширины зуба. Бугорок гипокона невысокий: он почти вдвое ниже паракона Р4. Гипокон слегка вытянут мезиодистально. Спереди от него расположен маленький добавочный бугорок. Между гипоконном и параконном находится небольшой бассейн, окклюдирующий с параконидом m1. Лабиальные стенки Р4 и М1 в окклюзиальной плоскости образуют угол около 145° ($n = 2$).

М1 занимает почти 40% длины щечного зубного ряда ($LM1/LP2-M = 0.35-0.39$). Он широкий, его индекс массивности ($WM1/LM1$) варьирует в пределах $0.69-0.74$ ($n = 4$; рис. 7). Антеролингвальный цингулум развит умеренно (экз. ПИН, № 5126/767, рис. 1), либо слегка редуцирован (экз. ПИН, №№ 5126/304, 804, 805). Лабиальный цингулум развит хорошо. Задняя часть стилокристы слабо развита. Парастиль расширен в антеролабиальном направлении. Он слегка смещен вперед относительно паракона. Бассейн стилирной полки широкий. Метакон М1 короткий. Он слегка короче паракона, либо равен ему по длине ($LmtM1/LpaM1 = 0.79-0.99$; $n = 4$). Препаракристы низкая, но выражена хорошо. Она спускается к переднему краю зуба.

Передняя стенка бассейна тригона у экз. ПИН, №№ 5126/767, 807 образована паралофом. На экз. ПИН, №№ 5126/304б, 805 паралоф отсутствует. Постпротокристы не достигает метаконуля. На всех четырех исследованных образцах присутствует рудиментарный метаконуль, изолированный от постпротокристы (рис. 1). Гипокон представлен гребнем со слабо развитой вершиной. Выступ гипокона слегка расширен антеролингвально. Бассейн гипокона глубокий и широкий.

Степень изгиба вентрального края нижней челюсти сильно изменчива. У экз. ПИН, № 5126/795 изгиб выражен наиболее сильно. Переднее подбородочное отверстие расположено под задним краем альвеолы c1, заднее подбородочное отверстие находится под серединой р4 или его дистальной частью. Между ними имеются одно (экз. ПИН, № 5126/797) или два (экз. ПИН, №№ 5126/794, 795, 798) промежуточных отверстия. На экз. ПИН, № 5126/796 переднее и промежуточное подбородочные отверстия находятся в единой ямке.

Венечный отросток высокий. Передний край венечного отростка образует с линией щечного зубного ряда угол $60^\circ-70^\circ$ (рис. 3). Сочленовный отросток лежит на линии альвеол нижнего зубного ряда р2–m2. Массетерная ямка глубокая, треугольной формы. Нижнечелюстное отверстие находится несколько ниже линии р3–m2.

Ряд нижних резцов расположен компактно: альвеола i2 смещена назад относительно альвеол

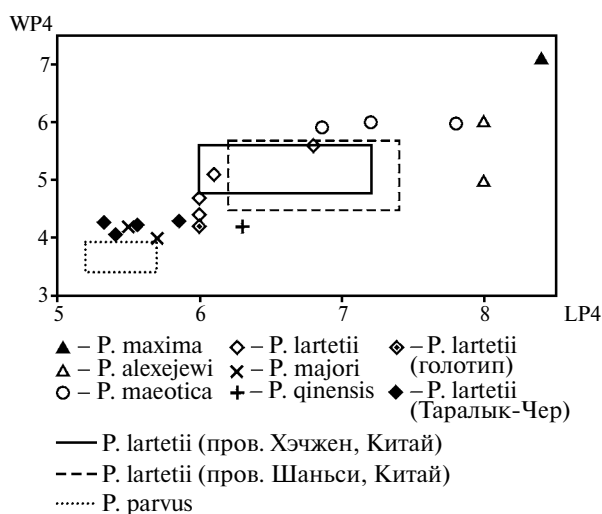


Рис. 6. Двухмерная диаграмма соотношения размеров Р4 (W/L) Promephitis. Характер полей значений *P. lartetii* из Китая и *P. parvus* определяется интервалами промеров по: Wang, Qiu, 2004.

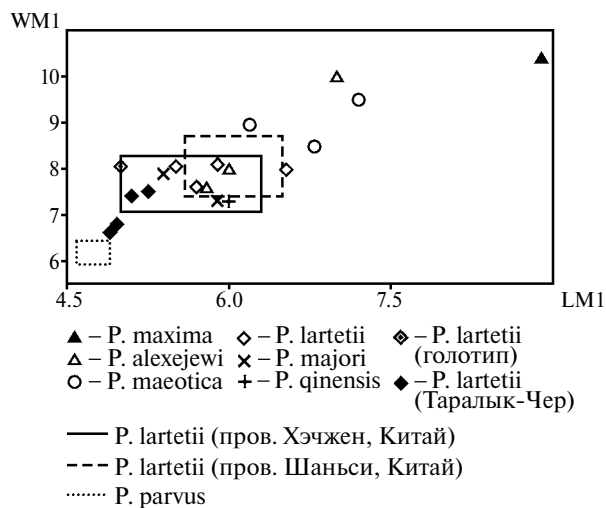


Рис. 7. Двухмерная диаграмма соотношения размеров М1 (W/L) Promephitis. Характер полей значений *P. lartetii* из Китая и *P. parvus* определяется интервалами промеров по: Wang, Qiu, 2004.

i1 и i3. Апикальная часть коронок резцов стерта. В строении резцов i1, i3 (экз. ПИН, № 5126/796) хорошо выражены мезоконид и дистоконид, а также лингвальный цингулид.

Нижний клык слабо изогнут, слегка уплощен лабиолингвально ($Wc1/Lc1 = 0.70-0.78$; $n = 7$). Задний край несет приостренный режущий гребень, у его основания находится мелкий добавочный бугорок. Лингвальный цингулид с1 хорошо развит. Буккальный цингулид выражен слабо, на нем расположено несколько мелких бугорков (до пяти).

Ряд премоляров p2–p4 сильно укорочен. Вершина p2 сильно смещена вперед. Премоляр p3 двухкорневой, он слегка короче p4. Премоляры одновёршинные. Передний и задний добавочные бугорки на p3–p4 сильно развиты. Дистальная часть лингвального цингулюма на p3–p4 сильно расширена лингвально. Длина m1 составляет около половины длины ряда щечных зубов ($Lm1/Lp2-m2$). Массивность m1 ($Wm1/Lm1$) варьирует в диапазоне 0.37–0.45 ($n = 8$; табл. 3).

Вершина паракониды m1 находится на линии переднего края зуба. Хищническая вырезка хорошо выражена. Метаконид почти равен по высоте паракониду. Метаконид сближен с протоконидом, заметно ниже его. Талонид равен по ширине тригонида, либо слегка шире его. Гипоконид и энтоконид выражены в виде длинных приостренных гребней. Гипоконид слегка выше энтокониды. В передней части энтокростида расположены два (экз. ПИН, №№ 5126/304, 767, 793, 798) или три (экз. ПИН, №№ 5126/793, 796, 797) небольших добавочных бугорка. На экз. ПИН, № 5126/304 имеется очень мелкий лабиальный цингулид талонида с несколькими небольшими бугорками, расположенными в ряд (рис. 4). Эта структура окклюдирует с постпаракристой M1 (имеются следы стирания бугорков цингулида). Единый посткристид формирует заднюю стенку талонидного бассейна m1.

Последний нижний моляр округлой формы, небольшой, однокорневой, слегка удлинён продольно. Он расположен вблизи основания переднего края веночного отростка нижней челюсти. Его коронка сильно уплощена. По периметру зуба выражен невысокий гребень, окружающий неглубокий центральный бассейн. Протоконид и метаконид мелкие, они заметны только на нестертых образцах. Протоконид и метаконид имеют вид пологих низких гребней со слабо выраженными вершинами. Гребень протокониды m2 лежит на одной линии с гребнем гипокониды m1. Они образуют функционально единый ре-

жущий гребень, окклюдирующий с бассейном тригона M1.

Размеры в мм. Размеры изолированных зубов: экз. ПИН, № 5126/799: $Lp3 = 2.67$, $Wp3 = 1.55$; экз. ПИН, № 5126/800: $Lp3 = 2.50$, $Wp3 = 1.43$; экз. ПИН, № 5126/801: $Lp3 = 2.67$, $Wp3 = 2$; экз. ПИН, № 5126/802: $Lm2 = 2.93$, $Wm2 = 2.64$; экз. ПИН, № 5126/803: L диастемы – 1.54, $LC1 = 4$, $WC1 = 2.80$, $HC1 = 6.60$; экз. ПИН, № 5126/804: $LM1 = 4.97$, $WM1 = 6.80$, $WPa-Prp = 2.50$, $LpaM1 = 2.32$, $LmtM1 = 2.30$, $WtnM1 = 4.50$; экз. ПИН, № 5126/805: $LM1 = 5.25$, $WM1 = 7.52$, $WPa-Prp = 2.60$, $LpaM1 = 2.14$, $LmtM1 = 1.68$, $WtnM1 = 3.60$; экз. ПИН, № 5126/806: $LC1 = 3.63$ мм, $WC1 = 2.26$; экз. ПИН, № 5126/807: $LC1 = 3.40$, $WC1 = 2.15$; экз. ПИН, № 5126/808: $Lc1 = 3.07$, $Wc1 = 2.40$. Остальные размеры в табл. 1–3.

Сравнение и замечания. Ряд рассматриваемых ниже признаков проявляет определенную степень изменчивости, которую мы интерпретируем как внутривидовую. Череп *P. lartetii* из Таралык-Чер экз. ПИН, № 5126/304 на 10% меньше, чем у экземпляров, описанных из Китая (табл. 1; Wang, Qiu, 2004). Небольшие различия в размерах между представителями *P. lartetii* из местонахождений Китая ($L1 = 60.20-64.50$) и Тувы (Россия; $L1 = 58$) интерпретированы как межпопуляционная (внутривидовая) изменчивость. Сагиттальный гребень *P. lartetii* из Таралык-Чер не развит, что соответствует состоянию признака у некоторых *P. lartetii* из Китая (*P. hootoni* по: Wang, Qiu, 2004). Заглазничный перехват у описываемых *P. lartetii* ($Wpo/L1 = 0.29$; $n = 1$) слегка шире, чем у *P. lartetii* из Китая ($Wpo/L1 = 0.24-0.27$; $n = 7$). Этот признак является весьма изменчивым для многих Carnivora. Степень развития сосцевидного отростка также изменчива. У *P. lartetii* известны экземпляры со слабо развитым отростком (Koufos, 2011, рис. 17, b). Сильно развитый отросток имеется у образцов из Европы и Азии (экз. ПИН, № 5126/767; Wang, Qiu, 2004, рис. 1, B–C; Koufos, 2006, табл. 2, рис. 5).

У *P. lartetii* наблюдается большая изменчивость в массивности C1: верхний клык у находок из Таралык-Чер менее массивен ($WC1/LC1 = 0.62-0.72$; $n = 5$) по сравнению с ранее описанным материалом ($WC1/LC1 = 0.78-0.86$; $n = 3$; Şenyürek, 1954; Koufos, 2006).

Парастиль M1 у находок из Таралык-Чер развит слабее, чем у *P. lartetii* из Китая (Wang, Qiu, 2004) и Греции (Koufos, 2011, рис. 17, b), но сопоставим с таким из Болгарии (Geraads, Spassov,

Таблица 3. Промеры нижней челюсти и зубного ряда *Proterphitis lartetii* Gaudry, 1861 (MNU 10–11, MN 12–13, Таралык-Чер, Тува) и *P. maenotica* Alex-
ejev, 1915 (MN 12, Новоелизаветовка, Украина).

Промеры, мм	P. lartetii								P. maeotica				
	ПИН, № 5126/304	ПИН, № 5126/464	ПИН, № 5126/767	ПИН, № 5126/793	ПИН, № 5126/794	ПИН, № 5126/795	ПИН, № 5126/796	ПИН, № 5126/797	ПИН, № 5126/798	ПИН, № 355/17	ПИН, № 355/1521	ПИН, № 355/1522	ПИН, № 355/1523
Lmd	—	—	35.70 ¹	—	36.80 ¹	30.10 ¹	—	34.00 ¹	34.00 ¹	—	—	38.40 ¹	38.40
Hmd	6.25	5.58	6.10	5.56	6.50 ¹	5.05	6.23	5.74	5.70	—	7.57	6.31	7.30
Hcor	—	—	—	—	—	14.90	—	17.00	—	18.50	—	—	—
Acor	—	—	67.00	—	—	70.00	—	66.00	60.00	57.00	50.00	56.00	57.00
Li1—m2	—	—	—	—	—	—	—	22.00 ¹	21.10 ¹	21.10 ¹	26.20	24.13	21.30 ¹
Lc1—m2	—	—	20.60	—	—	18.90	—	21.00	—	—	26.00	25.20 ¹	22.75
Hmd/ Lc1—m2	—	—	0.30	—	—	0.27	—	0.27	—	—	0.29	0.25 ¹	0.32
Lc1	—	—	3.45	—	3.60	3.15	3.83	3.55	3.75	—	4.60	—	4.00 ¹
Wc1	—	—	2.50	—	2.60	2.20	2.95	2.75	2.68	—	3.46	—	2.53
Hc1	—	—	6.62	—	—	5.20	6.00	6.00	—	—	7.60	—	—
Lp2—m2	—	—	15.40	—	—	15.10	—	15.85	16.60	—	20.50	19.60	18.60
Lp2—p4	—	—	6.00	—	7.15	5.83	6.03	5.25	6.25	—	7.40	7.40	6.27
Lm1—m2	10.80	—	10.00	—	—	9.55	—	10.20	10.40	—	13.20	12.30	11.90
Lm1	8.12	7.90	8.20	8.10	—	7.40	8.27	7.95	8.26	—	10.50	8.80	9.50
Wm1	3.04	3.16	3.63	3.49	—	3.10	3.34	3.54	3.30	—	4.67	4.00	4.12
Hm1	4.40	3.50	4.10	3.85	—	3.71	4.50	4.43	4.95	4.95	10.50	5.60	—
Wtrgm1	3.05	3.13	3.10	3.15	—	2.70	3.50	3.58	3.27	—	4.50	3.80	3.09
Ltdm1	3.32	3.40	3.90	3.65	—	3.07	3.64	3.47	3.46	—	3.50	3.38	4.05
Wtdm1	3.07	3.06	3.50	3.26	—	2.95	3.40	3.46	3.20	—	4.95	4.11	4.17
Lm2	2.87	—	2.60	—	2.60	2.30	—	2.77	2.60	—	3.50	—	—
Wm2	2.30	—	2.60	—	2.30	2.24	—	2.48	2.40	—	3.50	—	—

Примечание. ¹ – реконструируемая величина; L – длина; W – ширина; H – высота; Lmd – длина от переднего края альвеолы i1 до заднего края суставного отростка нижней челюсти; Hmd – высота нижней челюсти под серединой m1; Hcor – расстояние от нижнего края углового отростка до верхнего края венечного отростка; Acor – угол между передним краем венечного отростка и линией щечного ряда зубов; Wtrgm1 – ширина тригонида m1; Ltrgm1 – длина талонида m1; Wtdm1 – ширина талонида m1.

2016, рис. 3, D1). Антеролингвальный цингулюм M1 на экз. ПИН, № 5126/767 (рис. 1, 5), UADP Ку. Р. 1 выражен сильнее по сравнению с M1 у находок из Китая и экз. ПИН, №№ 5126/304, 804, 805. На M1 у большинства известных находок *P. lartetii*, включая материал из Тувы, развит паралоф, за исключением двух образцов ПИН, №№ 5126/3046, 805.

Степень массивности нижней челюсти *P. lartetii* из Таралык-Чер (Hmd/Lc1–m2 – 0.26–0.30; n = 3) близка к находкам вида из Китая (Hmd/Lc1–m2 – 0.29–0.30; n = 2; Wang, Qiu, 2004) и Греции (Hmd/Lc1–m2 – 0.30; n = 1; Koufos, 2006), но ниже, чем у экземпляра из Турции (Hmd/Lc1–m2 – 0.35; n = 1; Bonis, 2005, рис. 14). Число подбородочных отверстий варьирует от двух до четырех (подобно экз. *P. lartetii* из Китая; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, C). У экземпляра из Аккашдаги отмечено одно подбородочное отверстие (Bonis, 2005). В пропорциях m1 также установлена значительная вариабельность: у экземпляров из Таралык-Чер (Wm1/Lm1 – 0.37–0.45; n = 8) значение индекса отличается от такового у находок из Турции (Wm1/Lm1 – 0.46–0.49; n = 2; Şenyürek, 1954; Bonis, 2005) и Греции (Wm1/Lm1 – 0.45–0.51; n = 2; Koufos, 2006) на 10–20 %. Относительная длина талонида (Ltdm1/Lm1) у *P. lartetii* из Таралык-Чер варьирует от 0.39 до 0.48. Она подобна таковой у находок *P. lartetii* из Турции (0.42–0.43; n = 2; Şenyürek, 1954; Bonis, 2005) и Греции (0.39–0.41; n = 3; Koufos, 2006). Число добавочных бугорков гребня энтоконулида на m1 варьирует от двух до трех (Wang, Qiu, 2004; Bonis, 2005). На талониде m1 *P. lartetii* из Таралык-Чер имеется выраженный лабиальный цингулид только у одного экземпляра из восьми (экз. ПИН, № 5126/793, рис. 4). При этом данный цингулид присутствует на m1 экз. UADP Ку. Р. № 1 (Şenyürek, 1954, рис. 11).

Следует особо отметить группу признаков, имеющих минимальную изменчивость у *P. lartetii*. Форму и положение вырезки хоан мы рассматриваем как стабильный признак у ряда видов *Promephitis*. У современных *Mephitinae* форма вырезки хоан также является устойчивым родовым признаком. Подглазничный канал относительно короткий, как и у большинства представителей семейства. У находок *P. lartetii* из Тувы, Греции и Китая наблюдается продольно удлинённый клык (LC1/LC1–M2 > 0.2; Wang, Qiu, 2004, рис. 1, 2). Пропорции и размеры P4 у *P. lartetii* стабильны у всех представителей. P4 у *P. lartetii* из Таралык-Чер близок по величине (LP4/LM1 = 1.03–1.13; n = 3) с *P. lartetii* из Болгарии (0.92–1.01; n = 2; Geraads, Spassov, 2016),

Греции (1.06–1.08; n = 2; Koufos, 2006), Китая (1.14; n = 1; Schlosser, 1924) и Турции (1.07; n = 1; Şenyürek, 1954). Строение нижней челюсти характеризуется следующими признаками: венечный отросток ориентирован почти вертикально; угловой отросток слабо развит, не доходит до заднего края суставного отростка; суставной отросток находится на одной линии с линией альвеол нижнего зубного ряда.

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

Наименьшие различия наблюдаются в черепной морфологии *P. lartetii* и *P. majori*. *P. lartetii* отличается отсутствием выраженной диастемы C1–P3; слабо выраженным вздутием стилокристы M1 позади парастилия; суставным отростком, расположенным на уровне линии нижнего зубного ряда.

P. lartetii по сравнению с *P. maeotica* имеет слабо развитый прецингулюм P4; короткий выступ протокона; продольно укороченный гипокон P4. *P. lartetii* отличается вертикально ориентированным передним краем венечного отростка нижней челюсти; низким положением суставного отростка – на линии нижнего зубного ряда.

P. lartetii отличается от *P. maxima* коротким выступом гипокона P4, относительно низкой ветвью нижней челюсти, положением суставного отростка на линии нижнего зубного ряда, малым углом наклона переднего края венечного отростка нижней челюсти.

P. lartetii в строении нижней челюсти отличается от *P. alexejewi* меньшими ее размерами, малым углом наклона переднего края венечного отростка нижней челюсти. Индекс LP4/LM1 у *P. alexejewi* из Эртемте больше (LP4/LM1 – 1.31; Schlosser, 1924), чем таковой у *P. lartetii* (LP4/LM1 – 0.92–1.14; n = 8).

P. lartetii отличается от *P. pristinidens* в строении M1 коротким метаконом, сильно расширенным назад гипоконем M1, слабо развитым парастилем.

P. lartetii отличается от *P. qinensis* менее развитым прецингулюмом P4 и более широким выступом гипокона (WP4/LP4 – 0.68; Wang, Qiu, 2004), наличием заднего расширения гипокона M1. В строении нижней челюсти *P. lartetii* наблюдаются следующие отличия: вентральный край нижней челюсти имеет изгиб за m2, передний край венечного отростка нижней челюсти ориентирован почти вертикально. Угловой отросток нижней челюсти не достигает уровня

заднего края суставного отростка, суставной отросток нижней челюсти находится на линии нижнего зубного ряда.

Наиболее значимыми отличиями *P. lartetii* от *P. parvus* являются: отсутствие диастемы C1–P3; широкий P4 с длинным выступом гипокона; вырезка хоан в форме двух сведенных узких полукруглых арок (Wang, Qiu, 2004, рис. 1, G); удлиненная костная трубка наружного слухового прохода; уплощенные барабанные пузыри; низкий p4; вершина параконида m1 не отклонена вперед от переднего края основания зуба.

Материал. Из верхнего миоцена (NMU 10–11; MN 12–13) местонахождения Таралык-Чер 19 экз., в т.ч. два деформированных черепа [экз. ПИН, № 5126/767, деформированный череп (с C1, P2–M1, dex.) с фрагментом правой нижнечелюстной кости (с c1–m2); экз. ПИН, № 5126/304, деформированный череп (с I1–M1, dext, I1–I2, C1, P4, M1, sin) с фрагментом левой нижнечелюстной кости (с c1, p2–p3)], сочлененные фрагменты верхнечелюстной и предчелюстной костей с I2–C1, dex. (экз. ПИН, № 5126/802); фрагмент верхнечелюстной кости с P4, M1 (экз. ПИН, № 5126/805); фрагменты нижних челюстей (экз. ПИН, №№ 5126/464, 793, 794, 795, /796, 797); изолированные зубы: M1 (экз. ПИН, № 5126/804), c1 (экз. ПИН, №№ 5126/806, 807, 808), p3 (экз. ПИН, №№ 5126/798, 799, 800).

ОБСУЖДЕНИЕ

Promephitis отличается от современных скунсовых (*Mephitinae sensu Geraads et Spassov, 2016*) укороченными лицевым отделом и щечными зубными рядами; низким и плоским выступом протокона P4, который расширен вперед; рудиментарным протоконом P4; слабо развитым гипоконем; слезными отверстиями круглой формы. Для *Promephitis* характерно срастание дорсальной стенки костной трубки слухового прохода с надпроходным гребнем (Wang, Qiu, 2004, рис. 1). Засочленовное отверстие (*for. retroarticularis*), место выхода эмиссарной вены (*v. emissarica*), у *Promephitis* расположено под надпроходным гребнем в небольшом углублении, непосредственно спереди костной трубки наружного слухового прохода, в отличие от *Mephitinae* (засочленовное отверстие расположено над наружным отверстием слухового прохода). При этом, такое положение типично для ряда *Mustelidae* (Росcock, 1921).

В пределах рода *Promephitis* морфологические особенности видов определяются рядом признаков. Степень вздутия слуховых пузырей у *P. lar-*

tetii заметно меньше, чем у *P. parvus* и *P. majori*. Она примерно соответствует таковой у *P. maeotica* и *P. maxima*.

Для большинства *Promephitis* характерно приблизительно равное соотношение длин P4 и M1: так, у *P. lartetii* значение индекса LP4/LM1 варьирует в диапазоне 0.92–1.14 ($n = 7$; Şenyürek, 1954; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016); у *P. maeotica* – 1–1.15 ($n = 3$; Крокос, 1939); у *P. majori* – 0.97–1 ($n = 2$; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016); у *P. qinensis* – 1.05 (Wang, Qiu, 2004); *P. pristinidens* – 1.11 (Petter, 1963). Соотношение длин P4 и M1 у *P. parvus* предположительно равно (Wang, Qiu, 2004; рис. 1, G, табл. 2). По этому индексу *P. alexejewi* существенно отличается от остальных видов: длина P4 превышает M1 в 1.31 раза. Этот факт вызывает сомнения, так как описанные зубы могут не принадлежать одной особи (Schlosser, 1924).

Диагностичным признаком морфологии представителей *Promephitis* является относительная ширина P4 (WP4/LP4). Широкий P4 характерен для *P. lartetii* – 0.74–0.84 ($n = 8$), *P. maeotica* – 0.75–0.86 ($n = 3$; Крокос, 1939), *P. majori* – 0.70–0.76 ($n = 2$; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016), *P. maxima* – 0.85 ($n = 1$; He, Huang, 1991). У *P. parvus* (Wang, Qiu, 2004) и *P. pristinidens* (WP4/LP4 – 0.66; $n = 1$; Petter, 1963) наблюдается низкий индекс ширины P4.

M1 у *P. lartetii* менее массивен (LM1/WM1 – 0.69–0.80; $n = 8$; Şenyürek, 1954), чем у *P. maxima* (LM1/WM1 – 0.85; He, Huang, 1991) и *P. pristinidens* (LM1/WM1 – 0.86; Petter, 1963), но сопоставим по массивности с *P. maeotica* (LM1/WM1 – 0.69–0.75; $n = 3$; Крокос, 1939), *P. majori* (LM1/WM1 – 0.72–0.80; $n = 2$; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016) и *P. qinensis* (LM1/WM1 – 0.80; Wang, Qiu, 2004). Отсутствие параконюля характерно для всех представителей рода. У *P. lartetii* из Тувы и Китая и *P. maeotica* есть рудиментарный метаконюль. Этот элемент M1 ранее не был отмечен для представителей рода. Следует особо отметить, что метаконюль отсутствует у современных *Mephitidae*.

В строении нижней челюсти наиболее значимым отличием является степень наклона переднего края веночного отростка нижней челюсти. Этим *P. lartetii*, *P. majori* и *P. maxima* отличаются от *P. qinensis*, *P. maeotica* и *P. alexejewi*. У *P. lartetii* угол между передним краем веночного отростка и линией альвеол зубного ряда p2–m2 составляет 60°–75° ($n = 7$; $\mu = 66.85^\circ$; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, C; Bonis, 2005, рис. 14; Koufos, 2006, рис. 1a), у *P. majori* – 70° ($n = 1$; Pilgrim, 1933, рис. 6), а у

P. qinensis – 50° (n = 1; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, F), у *P. maeotica* – 50°–60° (n = 5; μ – 55.8; Крокос, 1939, рис. 6), у *P. alexejewi* – 55° (n = 1; Schlosser, 1924, табл. I, фиг. 32). У *P. maxima* венечный отросток ориентирован субвертикально (Асог – 83°, n = 1; He, Huang, 1991). Вертикальное положение переднего края венечного отростка отражает дорсо-вентральное направление движения зубов нижней челюсти относительно верхнего зубного ряда. Это было установлено методом трасологического анализа для *Carnivora* с растительноядной специализацией на примере *Ursidae* (Pinto-Llona, 2013). Положение суставного отростка нижней челюсти относительно альвеол нижнего ряда щечных зубов проявляет определенную специфичность: у *P. lartetii* он находится на одной линии; у *P. maeotica*, *P. majori* и *P. maxima* – выше линии; у *P. qinensis* – ниже линии.

Некоторые черепные признаки *Promephitis* подвержены сильной изменчивости. Диапазон индекса массивности $C1$ у *P. lartetii* ($WC1/LC1$ – 0.62–0.86; n = 8) перекрывает значения этого показателя у других видов: *P. majori* ($WC1/LC1$ – 0.69–0.77; n = 2) и *P. maeotica* ($WC1/LC1$ – 0.68–0.82; n = 4; Крокос, 1939). Однако этот признак обладает низкой таксономической значимостью, т.к. промеры клыков могут отражать половую принадлежность. Установлена существенная изменчивость в степени развития парастилия и прецингулюма $M1$ у *P. lartetii*. Использование этих признаков в видовой диагностике нерелевантно, в связи с расширением представлений об их изменчивости у *P. parvus* (Wang, Qiu, 2004) и *P. lartetii*.

Степень изгиба вентрального края нижней челюсти представителей *Promephitis* сильно изменчива. Так, среди *P. lartetii* и *P. maeotica* есть нижние челюсти как со слабо развитым изгибом, подобными таковому у *P. majori*, так и сильно развитым, как у *P. parvus*. Наименьший изгиб нижней челюсти отмечается у *P. qinensis* – вентральный край почти прямой. У представителей *Mephitis* этот признак сильно изменчив: четыре из восьми исследованных образцов имели выраженный изогнутый край.

Заметная изменчивость также отмечается для массивности горизонтальной ветви нижней челюсти ($Hmd/Lc1-m2$) внутри рода: *P. lartetii* – 0.26–0.35 (n = 7); *P. maeotica* – 0.21–0.34 (n = 5; Крокос, 1939); *P. qinensis* – 0.28 (Wang, Qiu, 2004); *P. majori*, *P. maxima* – 0.35 (Pilgrim, 1933; He, Huang, 1991).

Значение пропорций $m1$ ($Wm1/Lm1$) для видовой диагностики у *Promephitis* использовалось

для *P. alexejewi*, *P. hootoni* и *P. maeotica*. Однако результаты промеров указывают на широкий диапазон значений этого индекса (трансгрессия морфометрического признака) для большинства видов и делают его неприемлемым для сравнения. Для $m1$ *P. lartetii* был установлен широкий диапазон изменчивости ($Wm1/Lm1$ – 0.37–0.51; n = 12). Установлено подобие значений таковым у *P. cf. alexejewi* из Юйше, Китай ($Wm1/Lm1$ – 0.38; n = 1; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945), *P. alexejewi* ($Wm1/Lm1$ – 0.40–0.45; n = 4; Schlosser, 1924; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945; Montoya et al., 2011), *P. maeotica* ($Wm1/Lm1$ – 0.40–0.46; n = 8; Крокос, 1939; Zdansky, 1937), *P. majori* ($Wm1/Lm1$ – 0.42–0.44; n = 2; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016).

На $m1$ у *P. maeotica* (экз. ПИН, №№ 355/1521, 1522, 1523) наблюдается лабиальный цингулид талонида. Эта структура является таксономически значимой для вида – встречается у всех исследованных образцов (n = 3). Лабиальный цингулид талонида не обнаружен на $m1$ у других видов (Алексеев, 1915; Wang, Qiu, 2004). При этом он был обнаружен на нескольких $m1$ *P. lartetii* (экз. ПИН, № 5126/793, рис. 4; UADP Ky. P. 1).

В связи с расширением представлений об изменчивости черепных признаков у *Promephitis* возникает вопрос о таксономическом статусе некоторых находок. Так, у находки *P. cf. maeotica* из провинции Баоде, Китай (неполный череп без лицевого отдела и верхнего зубного ряда, нижняя челюсть; Zdansky, 1937) положение переднего края венечного отростка нижней челюсти относительно линии зубного ряда приблизительно равно 50°, что типично для *P. maeotica* (50°–57°, n = 5; μ – 55.5°; Крокос, 1939). Для *P. lartetii* этот показатель составляет 60°–75° (n = 7; μ – 66.85°; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, C; Bonis, 2005, рис. 14; Koufos, 2006, рис. 1a). Поэтому определение находки (Wang, Qiu, 2004) *P. cf. maeotica* как *P. hootoni* (младший синоним *P. lartetii*) является неверным. Правильнее рассматривать эту находку как *P. maeotica*.

Исследование изменчивости пропорций $P4-M1$ и элементов нижней челюсти ставит под сомнение самостоятельность *P. alexejewi*. Это было также отмечено рядом исследователей (Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Определение находки $P4-M1$ из Эртемте как *P. alexejewi* (Schlosser, 1924) вызвало дискуссию (Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Удлиненный $P4$ у поздней формы *P. alexejewi* не соответствует наблюдаемой тенденции укорочения премоляров. Поэтому принадлежность зубов этого образца одной особи крайне сомнительна (Wang,

Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Соотношение длины P4—M1 находки *P. cf. alexejewi* из Юйше (Teilhard de Chardin, Leroy, 1945, рис. 19) совпадает с диапазоном их изменчивости у *P. lartetii* и *P. maotica*. Основным отличием *P. alexejewi* от других *Promephitidae* являлся узкий m1 (Schlosser, 1924; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945; Montoya et al., 2011). Однако этот признак не является релевантным для видовой диагностики. Наше исследование показало, что пропорции m1 имеют существенную изменчивость у *P. lartetii* и *P. maotica*: промеры m1 *P. alexejewi* попадают в этот диапазон. Строение и размеры зубов P4—M1, m1, а также угол наклона венечного отростка нижней челюсти *P. alexejewi* (Schlosser, 1924, partim; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945; Montoya et al., 2011) полностью соответствуют признакам *P. maotica*. В связи с этим необходимо продолжать исследования черепной морфологии *P. alexejewi* и других представителей рода.

Мы выражаем глубокую признательность Д.О. Гимранову (ИЭРиЖ УрО РАН) и М.В. Сотниковой (ГИН РАН) за консультации и плодотворные дискуссии, г. Куфосу (G.D. Koufos, AUTH) за предоставленные фотографии материала *P. lartetii*, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в проведении КТ-анализа и С.В. Багирову (ПИН РАН) за высококачественную фотосъемку материалов, С.В. Крускопу и В.С. Лебедеву (НИИ ЗММУ) за помощь в обеспечении работ со сравнительным материалом по *Mephitidae*; акад. А.В. Лопатину (ПИН РАН) за ценные замечания и советы.

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса: Тип. Техник, 1915. 453 с.
- Вангенгейм Э.А., Тесаков А.С. Местонахождения млекопитающих мэотиса Восточного Паратетиса: их место в магнитохронологической и европейской континентальной шкалах // Стратигр. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 4. С. 95—109.
- Вислобокова И.А. Первая находка *Chleuastochoerus* (Suidae, Artiodactyla) на территории России // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 78—89.
- Вислобокова И.А., Лавров А.В. Древнейшие кабарги рода *Moschus* на территории России и их значение для уточнения эволюции и родственных отношений семейства *Moschidae* // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 87—99.
- Гимранов Д.О., Лавров А.В. Новые находки *Promephitidae* (Mephitidae, Carnivora) из верхнего миоцена Сибири (Таралык-Чер, Тыва) // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2018. С. 187—188.
- Дмитриева Е.Л., Сердюк Н.В. *Hippotraginae* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) из позднего миоцена Тувы // Палеонтол. журн. 2011. № 6. С. 66—74.
- Крокос В.И. Хижаки з меотичних відкладів с. Гребінники МАРСР // Геол. журн. 1939. Т. 6. № 1—2. С. 129—183.
- Лавров А.В., Гимранов Д.О. Первая находка представителя гигантских куньих рода *Eomellivora* (Carnivora, Mustelidae) на территории России (Тыва, верхний миоцен) // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 480. № 1. С. 125—127.
- Меладзе Г.К. Гиппарионовая фауна Аркнети и Базалети. Тбилиси: Мецниереба, 1967. 168 с.
- Семенов Ю.О. Про зникнення місцезнаходження пізньоміоценових хребетних “Гребеники” // GEO&BIO. 2018. V. 16. P. 15—19.
<https://doi.org/10.15407/gb.2018.16.01>
- Alberdi M.T., Gabunia L.K. Comparison of Georgian and Spanish hipparions // Bull. Acad. Sci. Georgian SSR. 1985. V. 118. P. 641—643.
- Bonis L. de. Carnivora (Mammalia) from the late Miocene of Akkaşdağı, Turkey // Geodiversitas. 2005. V. 27. P. 567—589.
- Dehm R. Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. N. F. 1950. Bd 58. S. 1—141.
- Deng T., Qiu Z.X., Wang B.Y. et al. Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia basin, northwestern China // Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology / Eds. Wang X.M., Flynn L.J., Fortelius M. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 243—273.
- Dragoo J.W., Honeycutt R.L. Systematics of mustelid-like carnivores // J. Mammalogy. 1997. V. 78. № 2. P. 426—443.
- Finarelli J.A. A total evidence phylogeny of the Arctoidea (Carnivora: Mammalia): relationships among basal taxa // J. Mammal. Evol. 2008. V. 15. P. 231—259.
- Flynn J.J., Nedbal M.A., Dragoo J.W. et al. Whence the red panda? // Mol. Phylog. Evol. 2000. V. 17. № 2. P. 190—199.
- Gaudry A. Résultats de la fouilles entreprises en Grèce sous les auspices de l'Académie des Sciences // C. R. Acad. Sci. Paris. 1861. V. 52. P. 722—724.
- Gaudry A. Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855-56 et en 1860, sous les auspices de l'Académie des Sciences. P.: Librairie de la Soc. Géol. de France, 1862. 474 p.
- Geraads D., Spassov N. Musteloid carnivores from the upper Miocene of South-Western Bulgaria, and the phylogeny of the Mephitidae // Geodiversitas. 2016. V. 38. № 4. P. 543—558.
- Ginsburg L. Order Carnivora // The Miocene Land Mammals of Europe / Ed. Rössner G.E., Heissig K. München: Verl. Dr. F. Pfeil, 1999. P. 109—148.

- He J., Huang W.-B. A new species of *Promephitis* from the Pliocene of Tongshan County, Jiangsu Province // *Vertebr. Palasiat.* 1991. V. 29. P. 303–313.
- Kay R.F., Hiiemae K.M. Jaw Movement Tooth Use in Recent and Fossil Primates // *Amer. J. Physical Anthropol.* 1974. V. 40. № 2. P. 227–256.
- Koufos G.D. Carnivora // The late Miocene vertebrate locality of Perivolaki, Thessaly, Greece / Ed. Koufos G.D. Schweizerbart, 2006. P. 39–74 (Palaeontogr. Abt. A. V. 276).
- Koufos G.D. The Miocene carnivore assemblage of Greece // *Estud. Geol.* 2011. V. 67. № 2. P. 291–320.
- Lange-Badre B. Les Creodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Paris. Sér. C.* 1979. V. 42. P. 1–249.
- Law C.J., Slater G.J., Mehta R.S. Lineage diversity and size disparity in Musteloidea: testing patterns of adaptive radiation using molecular and fossil-based methods // *Syst. Biol.* 2018. V. 67. № 1. P. 127–144.
- Montoya P., Morales J., Abella J. Musteloidea (Carnivora, Mammalia) from the Late Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain) // *Estud. Geol.* 2011. V. 67. P. 193–206.
- Major F. New Carnivora from the middle Miocene of La Grive Saint-Alban, Isère, France // *Geol. Mag.* 1903. V. 10. P. 534–538.
- Morales J., Nieto M., Kholer M. et al. Large mammals from the Vallesian of Spain // The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe / Ed. Agustí J., Rook L., Andrews P. Cambridge: Univ. Press, 1999. P. 113–126.
- Morlo M. Die Raubtiere (Mammalia, Carnivora) aus dem Turolium von Dorn-Dürkheim 1 (Rheinhausen). Teil 1: Mustelida, Hyaenidae, Percrocutidae, Felidae // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 1997. Bd 197. S. 11–47.
- Petter G. Contribution à l'étude des mustélidés des bassins Néogènes du Vallès-Penedès et de Calatayud-Teruel (Espagne orientale) // *Mém. Soc. Géol. France.* 1963. V. 97. P. 6–44.
- Pilgrim G.E. A fossil skunk from Samos // *Amer. Museum Novit.* 1933. № 663. P. 1–15.
- Pinto-Llona A.C. Macrowear and occlusal microwear on teeth of cave bears *Ursus spelaeus* and brown bears *Ursus arctos*: Inferences concerning diet // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2013. V. 370. P. 41–50.
- Pocock R.I. The auditory bulla and other cranial characters in the Mustelidae // *Proc. Zool. Soc. London.* 1921. Pt 3. P. 473–486.
- Radinsky L. Are stink badgers skunks? Implications of neuroanatomy for mustelid phylogeny // *J. Mammal.* 1973. V. 54. № 3. P. 585–593.
- Radulescu C., Samson P.M., Petculescu A. et al. Pliocene large mammals of Romania // *Coloquios de Paleontol.* 2003. V. 1. P. 549–558.
- Robles J.M., Alba D.M., Moyà-Solà S. et al. New craniodental remains of *Trocharion albanense* Major, 1903 (Carnivora, Mustelidae), from the Vallès-Penedès Basin (Middle to Late Miocene, Barcelona, Spain) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 30. № 2. P. 547–562.
- Sato J.J., Wolsan M., Minami S. et al. Deciphering and dating the red panda's ancestry and early adaptive radiation of Musteloidea // *Mol. Biol. Evol.* 2009. V. 53. P. 907–922.
- Schlosser M. Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den süddeutschen Böhmernden // *Geol. Paläontol. Abh.* 1902. Bd 5. P. 117–258.
- Schlosser M. Tertiary vertebrates from Mongolia // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1924. V. 1. P. 1–132.
- Şenyürek M.S. A study of a skull of *Promephitis* from the Pontian of Küçükyozgat // *Bell. Türk Tarih Kurumu.* 1954. V. 18. № 71. P. 279–315.
- Smith T., Smith R. The creodonts (Mammalia, Ferae) from the Paleocene–Eocene transition in Belgium (Tienen Formation, MP7) // *Belg. J. Zool.* 2001. V. 131. № 2. P. 117–135.
- Teilhard de Chardin P., Leroy P. Les Mustélidés de Chine. Pékin: Institut de Géobiologie, 1945. 56 p.
- Tesakov A.S., Titov V.V., Simakova A.N. et al. Late Miocene (Early Turolian) vertebrate faunas and associated biotic record of the Northern Caucasus: Geology, palaeoenvironment, biochronology // *Fossil Imprint.* 2017. V. 73. № 3–4. P. 383–444.
- Van Valen L. Deltatheridia, a new order of mammals // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1966. V. 132. P. 1–126.
- Wang X., Qiu Z. Late Miocene *Promephitis* (Carnivora, Mephitidae) from China // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. № 3. P. 721–731.
- Werdelin L. Carnivores, exclusive of Hyaenidae, from the later Miocene of Europe and western Asia // The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas / Ed. Bernor R.L., Fahlbusch V., Mittmann H.-W. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1996. P. 271–289.
- Yonezawa T., Nikaido M., Kohno N. et al. Molecular phylogenetic study on the origin and evolution of Mustelidae // *Gene.* 2007. V. 396. № 1. P. 1–12.
- Zdansky O. *Promephitis* aus dem Ponticum von China // *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala.* 1937. V. 26. P. 323–330.

Promephitis lartetii Gaudry, 1861 (Carnivora: Mephitidae) from the Late Miocene of Tuva (Taralyk-Cher Locality)

I. F. Araslanov¹, A. V. Lavrov¹

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The paper describes fossil remains of *Promephitis lartetii* (Mephitidae) from the Upper Miocene (MN 12–13) of Tuva, the Taralyk-Cher locality, presented by two nearly complete deformed skulls, mandibular rami, and maxilla, mandible fragments, and isolated teeth. The variability of taxonomically significant characters in the morphology P4–M1 and the skull of *P. lartetii* has been studied. The stability of the taxonomic characters of the genus *Promephitis* has been analyzed.

Keywords: Mephitidae, Carnivora, Late Miocene, Tuva, Eurasia, skull, upper teeth, lower carnassial tooth