

УДК 569.741.4

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ПРЕДСТАВИТЕЛЯМ МЕЛКИХ ГИЕНОДОНОВ (HYAENODONTINAE, CREODONTA) ИЗ ПАЛЕОГЕНА МОНГОЛИИ

© 2019 г. А. В. Лавров*

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

*e-mail: lavrov@paleo.ru

Поступила в редакцию 31.03.2017 г.

После доработки 30.09.2017 г.

Принята к публикации 14.02.2019 г.

По горизонтальной ветви нижней челюсти описан новый вид *hyaenodontinae*, самый мелкий азиатский вид – *hyaenodon rumilus* sp. nov. из верхнего эоцена свиты Эргилин-Дзо Юго-Восточной Монголии. Описаны новые экземпляры *H. chunkhtensis* Dashzeveg, 1985 из местонахождений Хоер-Дзан (свита Эргилин-Дзо, верхний эоцен) и Татал-гол (свита Шанд-Гол, верхний олигоцен). Экземпляры *H. chunkhtensis* могут быть разделены на два морфотипа.

DOI: 10.1134/S0031031X19040068

Гиенодонтины (*hyaenodontinae*) были широко распространены в позднем эоцене – олигоцене Северной Америки, Европы и Азии, а в Китае дожили до раннего миоцена (Wang et al., 2005). Гиенодонтины разнообразны по размерам тела и габитусу лицевого отдела. По размерам они охватывают диапазон от куницы (“*hyaenodon*” *microdon*) до медведя (“*hyaenodon*” *gigas*). Особенности строения внутреннего уха *hyaenodontinae* показывают, что они заслуживают выделения в отдельное подсемейство (Polly, 1996). Согласно Д. Поли, *hyaenodontinae* включают роды *Protohyaenodon* Stock, 1933 и *Neohyaenodon* Thorpe, 1922, а также типовой род *hyaenodon* Leidy, 1869 [типовой вид *H. leptorhynchus* (Laizer et Parieu, 1838)], объединяющий европейские виды. Вероятное обособленное систематическое положение европейских видов *hyaenodontinae* подтверждается тем, что они имеют иной порядок прорезания постоянных зубов (раннее прорезание C_1 и позднее прорезание P_3 ; Balst et al., 2011). Среди представителей *hyaenodontinae* выделяется группа карликовых видов, характеризующихся мелкими размерами: от современной куницы (*Martes martes* L., 1758) до серой лисицы (*Urocyon cinereoargenteus* Schreber, 1775). Реконструируемая кондилобазальная длина черепа мелких гиенодонтов находится в диапазоне 80–130 мм. Из Северной Америки описано три вида мелких гиенодонтов (*Protohyaenodon venturae* Mellett, 1977, *P. microdon* Mellett, 1977 и *hyaenodon raineyi* Gustafson, 1986). Один вид известен из Европы (*H. filholi* Schlosser, 1977). В Азии до настоящего времени было известно два вида мелких гиенодонтов (*H. eminus* Matthew et

Granger, 1925 и *H. chunkhtensis* Dashzeveg, 1985). Всего насчитывается шесть видов мелких гиенодонтов. При крайней фрагментарности находок морфологическое разнообразие карликовых видов высоко. Поэтому в настоящее время они не могут быть объединены в один род.

Карликовые формы традиционно относились к роду *hyaenodon*. Например, Д. Дашзевег (Dashzeveg, 1985) описал азиатского карликового гиенодона как *H. chunkhtensis*, Э. Густафсон (Gustafson, 1986) описал нового американского карликового гиенодона как *H. raineyi*. В диагнозе *Neohyaenodon* и *Protohyaenodon* было включено отношение длины M^2 к длине верхнего щечного зубного ряда P^1-M^2 . Для *Neohyaenodon* отношение LM^2/LP^1-M^2 было установлено равным около 23%, для *Protohyaenodon* – около 19% (Mellett, 1977). Для *hyaenodon raineyi* отношение LM^2/LP^1-M^2 составляет 17.4–19.4% (у *P. venturae* – 18.4%). Д. Мелле исследовал образцы *H. raineyi* и отнес его к *Protohyaenodon*, но не включил этот вид в свою монографию (Mellett, 1977). Для азиатского *H. chunkhtensis* значение отношения LM^2/LP^1-M^2 неизвестно, и мы относим его к типовому роду, согласно первоописанию (Dashzeveg, 1985). Единственный европейский представитель карликовых гиенодонтов *H. filholi* отличается от остальных карликовых форм двухкорневым P_1 (это коррелирует с его удлинённым лицевым отделом) и иным порядком прорезания постоянных зубов (Balst et al., 2011).

Первый карликовый гиенодон Азии *H. eminus* был описан по двум фрагментам нижней челюсти

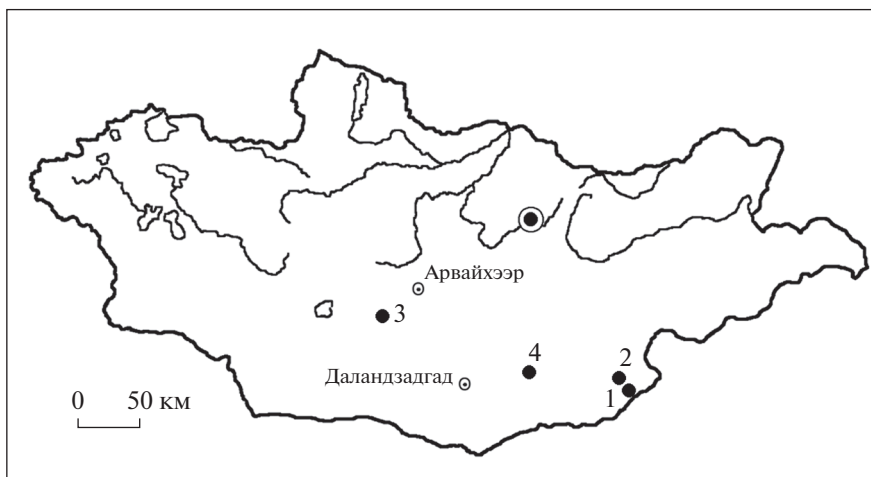


Рис. 1. Схема местонахождений находок азиатских видов мелких гиенодонов: 1 – Хоер-Дзан (верхний эоцен); 2 – Их-Дзан (верхний эоцен); 3 – Татал-Гол (олигоцен); 4 – Шункт (нижний олигоцен).

и изолированному M^2 (Matthew, Granger, 1925). В отличие от остальных карликовых форм, у этого вида P_1 не только однокорневой, но и сильно редуцирован. По размерам *H. eminus* (LM_1-M_3 – 24.2 мм; LP_1-M_3 – 58.0 мм) почти на треть крупнее, чем *H. chunkhtensis*. Позже была описана полная горизонтальная ветвь нижней челюсти *H. eminus* с сохранившейся альвеолой клыка и полным M_3 (Dashzeveg, 1964). Было установлено, что между C_1 и P_1 имеется большая диастема. Все находки вида происходят из отложений верхнего эоцена (Berkey, Grander, 1923; Dashzeveg, 1964, 1985). *H. chunkhtensis* Dashzeveg, 1985 был описан из олигоцена Монголии. Его челюсть почти вдвое массивнее (по отношению высоты горизонтальной ветви к длине щечного зубного ряда P_1-M_3), чем у *H. eminus*, а горизонтальная ветвь не имеет выраженного сужения по направлению к C_1 .

hyaenodon eminus и *Protohyaenodon venturae* – самые крупные представители карликовых гиенодонтинов. При этом *H. eminus* имеет грацильную низкую нижнюю челюсть, а нижняя челюсть *P. venturae* высокая и очень массивная. Реконструируемая нами кондилобазальная длина черепа ($L1$) у *H. eminus* – около 130 мм, у *P. venturae* – 110–120 мм. Реконструируемая $L1$ для *hyaenodon gaineyi* – около 105–110 мм. Эти размеры соответствуют длине черепа современной серой лисицы (*Urocyon cinereoargenteus*, Canidae): $L1 = 110–130$ мм (Fritzell, Haroldson, 1982). Самые мелкие гиенодоны *Protohyaenodon microdon* и *hyaenodon pumilus* sp. nov. имели размеры нижней челюсти, равные челюсти современной *Martes martes* (Mustelidae, Carnivora): у них $L1$ была около 70–80 мм. Для сравнения, у *Protohyaenodon mustelinus* Scott, 1895 – самого мелкого американского гиенодона,

не относящегося к карликовым формам – $L1$ более 157 мм.

Экземпляры, описываемые в этой статье, были собраны в ходе работ ССМПЭ в 1980-е гг. в южной части Монголии (рис. 1). Образцы из местонахождения Хоер-Дзан собраны под руководством В.Ю. Решетова. Экз. ПИН, № 3110/1217 (рис. 2) был обнаружен на местонахождении Хоер-Дзан (рис. 1) в нижней части разреза (белая толща), соответствующей по возрасту верхнему эоцену. Экз. ПИН, № 3110/618 найден автором в 1989 г. в районе северного обостоловой горы Хоер-Дзан в белой толще. На несколько лет раньше там же был обнаружен фрагмент нижней челюсти с P_3-P_4 *hyaenodon chunkhtensis* (экз. ПИН, № 3110/552). Фрагмент левой ветви нижней челюсти с P_4-M_2 и альвеолой P_3 (экз. ПИН, № 3935/538) был найден на местонахождении Татал-Гол непосредственно над вторым слоем базальтов в 1972 г. (сборы Е.Н. Курочкина, ПИН РАН). Эта находка относится к отложениям свиты Шанд-Гол, биозона С, возраст 26–27 млн лет, поздний олигоцен (Daxner-Höck et al., 2010). В данной работе приводятся описания всех этих образцов, так как материал по карликовым гиенодонам Азии исключительно редок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованный материал: *hyaenodon pumilus* sp. nov.: голотип ПИН, № 3110/1217; *H. chunkhtensis*: экз. ПИН, №№ 3110/552; 3110/618; 3935/552; экз. PST, № 21-1; *H. filholi*: экз. ГГМ, №№ X-520/17; X-520/7; X-520/8; X-520/11; № X-520/14; X-520/15; X-520/18; X-520/19; *H. venturae*: экз. USNM, № 214643; экз. CIT-LACM, № 1140 (слепок); экз. USNM, № 214643; *H. microdon*: экз. AMNH, № 9623; экз. USNM, № 187569; Neo-

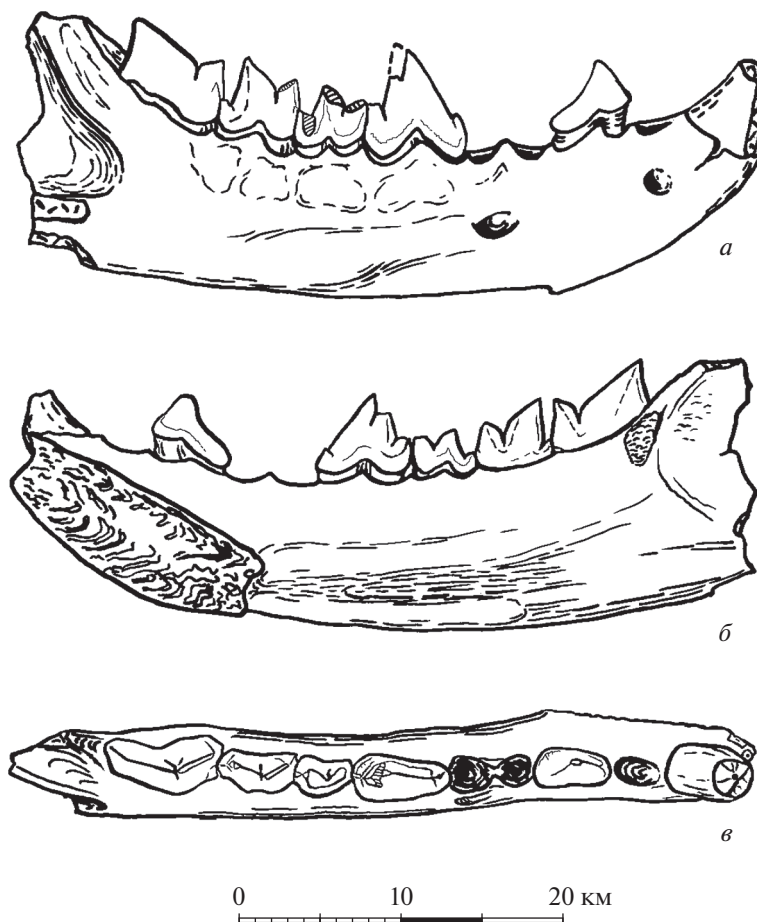


Рис. 2. *Hyaenodon pumilus* sp. nov., голотип ПИН, № 3110/1217, правая ветвь нижней челюсти с C_1 – M_3 ; Монголия, местонахождение Хоер-Дзан; верхний эоцен: *a* – с латеральной стороны; *б* – с медиальной стороны; *в* – сверху.

hyaenodon vetus: экз. LACM, № 1243; *Protohyaenodon crucians*: экз. AMNH, № 647; экз. FAM, № 75652 (слепок); экз. FAM, № 75565 (слепок); *Hyaenodon* cf. *chunkhtensis*: экз. SHG, № S/29 (слепок).

Сокращения: ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (Москва, Россия); ГГМ – Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского (Москва, Россия); FAM – коллекция Фрика, Американский музей естественной истории (Нью-Йорк, США); USNM – Национальный музей естественной истории, отдел палеобиологии (Вашингтон, США); CIT-LACM – Палеонтологическая коллекция позвоночных Калифорнийского технологического ин-та (Лос-Анджелес, США); PST – коллекция Отдела палеонтологии и стратиграфии Геологического ин-та Академии наук Монголии (Улан-Батор, Монголия); MPC-M – коллекция ископаемых млекопитающих Монгольского палеонтологического центра (Улан-Батор, Монголия); SHG – коллекция местонахождения Шанд-

Гол Центральной Монголии, Музей естественной истории, Вена, Австрия.

Обозначения измерений: L – длина; W – ширина; Ltal – длина талонида; h – высота; hml – высота M_1 ; Lm1 – длина M_1 ; lpa – длина параконида; lpr – длина протоконида; L1 – кондилобазальная длина черепа; m. – musculus; for. – foramen. Все измерения приведены в миллиметрах (мм), высота зубов измерялась с вентрального края от границы эмали до вершины самого высокого конуса. Высота M_3 измерялась по паракониду и по протокониду. KhD – коэффициент массивности нижней челюсти, где h – высота; D – dentale. KhM1 – высота нижней челюсти перед M_1 (между P_4 и M_1). В работе использованы результаты вычисления индексов моляров M_1 и M_2 , выполненные Б. Ланж-Бадре (Lange-Badre, 1979).

Автор выражает свою глубокую благодарность А.К. Агаджану (ПИН РАН) за чтение рукописи и внесенные замечания; Р. Эмри (USNM, Paleobiology Department, США) за бесценную помощь в работе; Д. Нагель (Ин-т палеонтологии, Университет Вены, Австрия) за присланные слепки об-

разцов; М.Н. Кандинову и И.А. Стародубцевой (отдел фондов ГГМ им. В.И. Вернадского) за предоставленный материал из фондов музея и консультации. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ—08-04-00483, 09-04-01303, 11-04-00933А, 11-06-12030-ОФИ-М-2011, и ОФИ 13-06-5-ОФИ-М-2013, а также программы I.21П “Биоразнообразии природных систем”, программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН “Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”.

О Т Р Я Д CREODONTA

СЕМЕЙСТВО NYAENODONTIDAE LEIDY, 1869

ПОДСЕМЕЙСТВО NYAENODONTINAE LEIDY, 1869

Т р и б а *Nyaenodontini* Leidy, 1869

Род *Nyaenodon* Leidy, 1869

Nyaenodon pumilus Lavrov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида *pumilus* лат. — карликовый.

Г о л о т и п — ПИН, № 3110/1217, правая горизонтальная ветвь нижней челюсти (венечный, угловой и сочленовный отростки отбиты), содержащая C_1 , P_2 , P_4 — M_3 , альвеолы I_2 — I_3 , P_1 и P_3 ; Монголия, Восточно-Гобийский (Дорногоби) аймак, местонахождение Хоер-Дзан (рис. 1); верхний эоцен, свита Эргилин-Дзо.

О п и с а н и е (рис. 2). Горизонтальная ветвь нижней челюсти принадлежит взрослому, но еще молодому животному: M_3 полностью прорезался, но все зубы слабо стертые, включая и M_1 (заметны следы умеренного износа). Нижняя челюсть грацильная, сжата латеромедиально, без выраженных костных валиков вдоль ее длинной оси, дорсальный и вентральный края горизонтальной ветви почти прямые (рис. 2). Горизонтальная ветвь почти прямая, она ниже, чем у *N. filholi*. Размеры горизонтальной ветви нижней челюсти описываемого образца близки к таковым у современной *Martes martes* (Mustelidae, Carnivora). Массетерный гребень хорошо выражен, в сохранившейся вентральной части венечного отростка узкий, тонкий и низкий, подобно этому гребню у *P. venturae*. Массетерная ямка глубокая, имеет типичную для гиеноносов треугольную форму. Симфиз субгоризонтальный, синдосмозный, подобно другим мелким видам гиенодонтин (за исключением *P. microdon*). Симфиз длиннее, чем у *N. filholi* и достигает середины P_3 (у *N. filholi* задний край симфиза достигает только переднего края P_3). Подбородочных отверстий два: переднее — округлой формы и расположено под альвеолой P_1 , второе отверстие овальной формы, расположено под задним корнем P_3 . Парастили-

ды моляров развернуты в лингвальном направлении. Отклонение направления парастилидов от сагиттальной оси уменьшается от M_1 к M_3 . На медиальной поверхности горизонтальной ветви под протоконидом M_3 отмечается шероховатая поверхность места прикрепления дистального апоневроза внутренней порции *m. temporalis*. Площадка прикрепления имеет форму равнобедренного треугольника, направленного вершиной вниз, шириной 2 мм и высотой около 4 мм.

C_1 массивный, он слабо наклонен вперед по сравнению с клыком *N. filholi*, по форме и степени наклона в челюсти похож на C_1 у *N. chunkhtensis*. Ряд премоляров компактный, без диастем. P_1 однокорневой (подобно P_1 большинства других мелких видов), судя по альвеоле, он ассиметричный и был сильно наклонен вперед; он плотно прилегает к C_1 и P_2 . P_2 ассиметричный, его талонид короче, чем у *N. chunkhtensis*; коронка зуба заметно расширяется каудолингвально, лингвальный цингулид хорошо развит; P_3 , судя по альвеоле, лишь немного длиннее P_2 , подобно *N. chunkhtensis*. P_4 сильно сжат лабиолингвально, его коронка слабо расширяется в заднем направлении, наибольшая ширина зуба в задней части талонида; парастилид имеет вид приостренного конуса высотой около 0.5 мм, главный конус слабо наклонен назад и имеет хорошо выраженные режущие лезвия по своему переднему и заднему краю. У M_1 протоконид выше и длиннее параконида: они разделены глубокой хищнической вырезкой; талонид короткий, режущий. Фасетка стирания от окклюзии с протоконом M^1 хорошо выражена. В отличие от *N. chunkhtensis* и *N. filholi*, тригонид M_1 низкий по отношению высоты зуба к его длине. Из-за этого M_1 по форме имеет определенное сходство с DP_4 других гиеноносов.

Талонид M_1 крупный, в отличие от других *Nyaenodontinae*. Он имеет подобие рудиментарного бассейна, ограниченного посткристидом. Длина талонида равна 1.0 мм. Его длина по отношению к длине зуба визуалью кажется существенно больше по сравнению с M_1 *N. chunkhtensis*. При том, что длина M_1 у последнего вида крупнее (табл. 1), длина талонида у него меньше ($L_{tal} = 0.8$ мм). M_2 почти повторяет форму M_1 , но крупнее его; форма зуба сходна с M_2 *Paenohyaenoides* (*Hyaenailourinae*), который также имеет ассиметричный тригонид (среди *Nyaenodontidae*, наиболее близкий по форме M_2 у *Protohyaenodon venturae*, экз. USNM, № 214643): параконид ниже и короче протоконида; высота зуба больше, чем его длина; имеется второе режущее лезвие протоконида на его задней поверхности, обращенной к талониду. Желобок на передней поверхности зуба для талонида предстоящего зуба небольшой. Наибольшая ширина зуба приходится на задний край

Таблица 1. Размеры зубов *Hyaeonodon pumilus* sp. nov. и *Hyaeonodon chunkhtensis*, в мм

Таксоны	Экземпляры	C1		P1		P2		P3		P4		M1		M2		M3	
		L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W
<i>Hyaeonodon pumilus</i> sp. nov.	ПИН, № 3110/1217 (голотип)	4.5	3.8	3.4*	2.0*	5.2	2.4	5.4*	2.6*	6.3	3.0	4.6	2.4	5.1	2.6	6.5	3.4
<i>Hyaeonodon chunkhtensis</i>	ПИН, № 3110/552	—	—	2.6*	—	5.9*	2.9*	6.3	3.2	6.8	3.2	—	—	—	—	—	—
<i>Hyaeonodon chunkhtensis</i>	ПИН, № 3935/558	—	—	—	—	—	—	—	—	8.2	4.8	5.2	3.7	7.1*	—	—	—
<i>Hyaeonodon</i> cf. <i>chunkhtensis</i>	ПИН, № 3110/618	—	—	—	—	7.1*	3.5*	9.1*	3.6*	9.1*	3.1*	—	—	—	—	—	—
<i>Hyaeonodon chunkhtensis</i>	PST, № 29-1 (голотип)	6.5	4.4	6.2*	2.7*	7.0	3.4	7.5	4.1	7.3	4.2	5.1	3.0	6.3	3.7	10.6**	4.1
<i>Hyaeonodon chunkhtensis</i>	PTS, № 29-2	—	—	—	—	6.0	3.0	7.5	3.8	7.5	4.0	5.6	3.4	—	—	—	—
<i>Hyaeonodon chunkhtensis</i>	MPC-M, № 30/51	—	—	—	—	—	—	—	—	6.9	3.2	4.6	2.4	6.1	2.8	8.4	3.6

* Измерения по альвеоле; L – длина; W – ширина.

** Реконструированный размер.

тригонид. Талонид режущий, имеет хорошо различимый посткристид. Отношение длины талонида M_2 к длине зуба у *Hyaeonodon pumilus* sp. nov. ($L_{tal}/LM_2=0.196$) близко к *H. chunkhtensis*. M_3 имеет типичную для *Hyaeodontinae* форму: параконид равен по высоте протокониду. Протоконид сильно удлиннен: соотношение длин протостилида и парастилида (l_{pr}/l_{pa}) равно 1.96, т.е. соотношение размеров составляет почти 2 : 1. У нового вида на M_3 режущее лезвие по переднему краю параконида отсутствует, талонид отсутствует (нет даже рудиментарного талонидного выступа – небольшого пологого бугорка у основания протокониды). При этом задняя поверхность протокониды имеет выраженное режущее лезвие. Желобок на передней поверхности зуба для талонида предстоящего зуба выражен хорошо, он гораздо глубже, чем на M_2 . Лезвие параконида развернуто под небольшим углом к продольной оси зуба, и вершина параконида расположена лингвальнее хищнической вырезки. Зуб размещен в челюсти наклонно: он наклонен вперед – часть протокониды находится на основании венечного отростка (рис. 2). На P_2 , P_4 и M_1 хорошо заметен лингвальный цингулид. Лабиальный цингулид хорошо развит на передней части главного конуса P_4 . Он также заметен под параконидом M_1 .

Размеры в мм. Длина щечного зубного ряда P_1-M_3 – 34.8; длина ряда премоляров P_1-P_4 – 19.4; длина M_1-M_3 – 15.4. Высота зубов (h): hM_3 (par) – 4.6; hM_3 (pr) – 3.7; hM_2 (par) – 4.1; hM_2 (pr) – 5.0; hM_1 – 3.9; hP_4 – 6.6, hP_2 – 4.9. Коэффициент

относительного размера M_1 ($Km1 = 100 \times Lm1/Lm1-m3$) равен 29.8. Коэффициент относительного размера M_3 ($Km3 = 100 \times Lm3/Lm1-m3$) составляет 42.2. Отношение длины ряда премоляров к длине моляров (LP_1-P_4/LM_1-M_3) у нового вида равно 1.26. Длина симфиза голотипа – 16.0. Высота горизонтальной ветви нижней челюсти составляет: между P_4 и M_1 – 8.3; между M_1 и M_2 – 8.9; между M_2 и M_3 – 9.1. Длина параконида M_3 равна 2.3, длина протокониды M_3 – 4.5; отношение длины протокониды M_3 к паракониду (l_{pr}/l_{pa}) равно 1.96. Отношение длины протокониды к длине M_3 (l_{pa}/LM_3) у *Hyaeonodon pumilus* – 0.692 (для сравнения у *H. chunkhtensis* оно равно 0.64; Tsubamoto et al., 2008). Отношение высоты нижней челюсти между P_4 и M_1 к длине щечного зубного ряда ($KhD = KhM1/LP_1-M_3$) составляет 0.238. Высота P_1 – 4.8 мм; высота P_4 – 7.0 мм; высота M_1 – 3.7 мм. Другие измерения приведены в табл. 1.

Сравнение. *Hyaeonodon pumilus* sp. nov. отличается от всех гиенононов Старого Света очень мелкими размерами и талонидом M_1 с хорошо развитым посткристидом. От *P. microdon* новый вид отличается синдосмозным симфизом нижней челюсти; от *P. venturae* он отличается более мелкими размерами, грациальной и более низкой, почти прямой горизонтальной ветвью нижней челюсти, слабо изогнутой вентральной линией нижнего щечного зубного ряда, отсутствием костного валика вдоль лабиовентрального края челюсти. Новый вид отличается от *Hyaeonodon chunkhtensis*

более мелкими размерами и низкой и грациальной горизонтальной ветвью (у *H. chunkhtensis* наиболее массивная нижняя челюсть среди всех карликовых видов), более компактным рядом премоляров, менее массивными зубами (в особенности P_4), удлинёнными талонидами M_1 и M_2 ; P_1 сильно удлинён и его альвеола более чем в 1.5 раза длиннее альвеолы P_2 (у *H. chunkhtensis* альвеолы этих зубов равны по длине, табл. 1). У *Hyaenodon pumilus* задний край альвеолы P_1 расположен вплотную к альвеоле P_2 , и параконид P_2 нависал над талонидом P_1 ; у *H. chunkhtensis* P_1 и P_2 разделены небольшой диастемой. Тригонид M_1 длинный и низкий, в отличие от других гиенодонов.

Протоконид M_3 у нового вида сильно удлинён относительно параконида: отношение их длины (lpr/lpa) равно 1.96. У *Neohyaenodon cguentus*, например, это отношение составляет 1.63. Горизонтальная ветвь нижней челюсти у *Hyaenodon pumilus* sp. nov. очень низкая и значение индекса KhD (0.238 — отношение высоты нижней челюсти между P_4 и M_1 к длине щечного зубного ряда: $KhD = KhM_1/LP_1-M_3$) является одним из наименьших в группе карликовых гиенодонов.

Новый вид отличается от *Protohyaenodon gaineyi* вдвое меньшими размерами, размерами талонида и формой тригониды M_1 , более высокой горизонтальной ветвью; от *H. filholi* формой тригониды M_1 , мелкими размерами, грациальной нижней челюстью, однокорневым P_1 , ассиметричным тригонидом M_2 .

Отношение длины талонида к длине зуба у нового вида ($Ltal/LM_1$) — 0.210 (у *H. chunkhtensis* $0.8/5.1 = 0.156$). В отличие от *H. pumilus* sp. nov., у *H. filholi* тригонид M_2 более симметричный: высота и длина параконида почти равны размерам протокониды; пара- и протоконид не так глубоко разделены; экз. ГГМ, № X -520/7. У *H. pumilus* sp. nov. протоконид M_3 сильно удлинён ($lpr/lpa = 1.96$). У *H. chunkhtensis* число lpr/lpa составляет 1.8 (экз. MPC-M, № 30/51), у *H. filholi* — 1.7 (экз. MNHN, № Qu 8661), у *P. crucians* — 1.5 (экз. AMNH, 647), у *Neohyaenodon horridus* — 1.5, у *Neohyaenodon* sp. из МНР (экз. ПИН, № 3110/578) — 1.37. Талонид M_2 имеет посткристид подобно талонидам M_1-M_2 *Schizophagus* (*Hyaenailouridae*; см. Lange-Badre, 1979, табл. 16). Отношение длины талонида M_2 к длине зуба у *H. pumilus* sp. nov. ($Ltal/LM_2 = 1.0/5.1 = 0.196$) близко к *H. chunkhtensis* ($1.1/6.3 = 0.174$), у нового вида относительная длина талонида немного больше (плезиоморфный признак).

М а т е р и а л. Голотип.

***Hyaenodon chunkhtensis* Dashzeveg, 1985**, голотип PST, № 29-1 (рис. 3; табл. X, фиг. 3). По сравнению с большинством других видов мелких гиенодонов, нижняя челюсть массивная и высокая. Такая же массивная челюсть среди этой группы имеется только у *Protohyaenodon venturae*. Коэффициент относительного размера M_1 ($KM_1 = 100 \times LM_1/LM_1-M_3$) равен 23.1 (реконструированное значение $LM_3 = 10.6$ мм для голотипа на основании соотношения длины параконида и протокониды для экз. MPC-M, № 30/51). Коэффициент относительного размера M_3 ($KM_3 = 100 \times LM_3/LM_1-M_3$) на экз. MPC-M, № 30/51 составляет 45.9 мм. Реконструируемая длина ряда моляров $LM_1-M_3 = 21.3$ мм, щечного ряда (LP_1-M_3) — 48.5 мм. Высота челюсти между P_4 и $M_1 = 18.0$ мм. Коэффициент массивности нижней челюсти между P_4 и M_1 к длине зубного ряда — KhM_1/LP_1-M_3 равен 0.371. Таким образом, нижняя челюсть у этого вида даже массивнее, чем у *P. venturae* ($KhM_1/LP_1-M_3 = 0.339$). У остальных пяти видов мелких *Hyaenodontinae* массивность нижней челюсти намного меньше (наибольшее значение из них у *H. eminus* — 0.282; минимальное — 0.203 у *H. filholi*). Задний край симфиза расположен на линии переднего края P_3 . Поверхность эмали сильно ругозистая (на лингвальной поверхности P_4-M_3 микрорельеф эмали хорошо сохранился).

Лингвальный цингулид очень хорошо выражен на P_2-P_3 и немного слабее на P_4 , на M_1-M_2 он развит под протоконидом и простирается назад до заднего края талонида. Лабиальный цингулид хорошо развит на P_3 и P_4 , под протоконидом M_2 и у заднего края параконида M_3 . M_1 высокий и короткий. Его тригонид длинный, талонид предельно короткий. Протоконид M_2 очень крупный, намного длиннее и выше параконида. Поэтому протостилид примерно в 2 раза длиннее парастилида. Талонид очень короткий, конический. У M_3 отношение длин лезвий протокониды и параконида (lpr/lpa) равно 1.85, что устанавливается на основании образца MPC-M, № 30/51 (Tsubamoto et al., 2008). На этом основании нами указана реконструированная длина M_3 для голотипа (табл. 1). В поперечном профиле горизонтальная ветвь имеет на лингвальной поверхности слабо выраженный продольный валик; максимальная толщина горизонтальной ветви челюсти слегка смещена в приальвеолярную часть. Под передним корнем P_4 наибольшая толщина челюсти находится на середине ее высоты и равна 6.3 мм.

Hyaenodon* cf. *chunkhtensis, экз. ПИН, № 3110/552; местонахождение Хоер-Дзан; свита Эргилин-Дзо, верхний эоцен (рис. 4, а, б; табл. X,

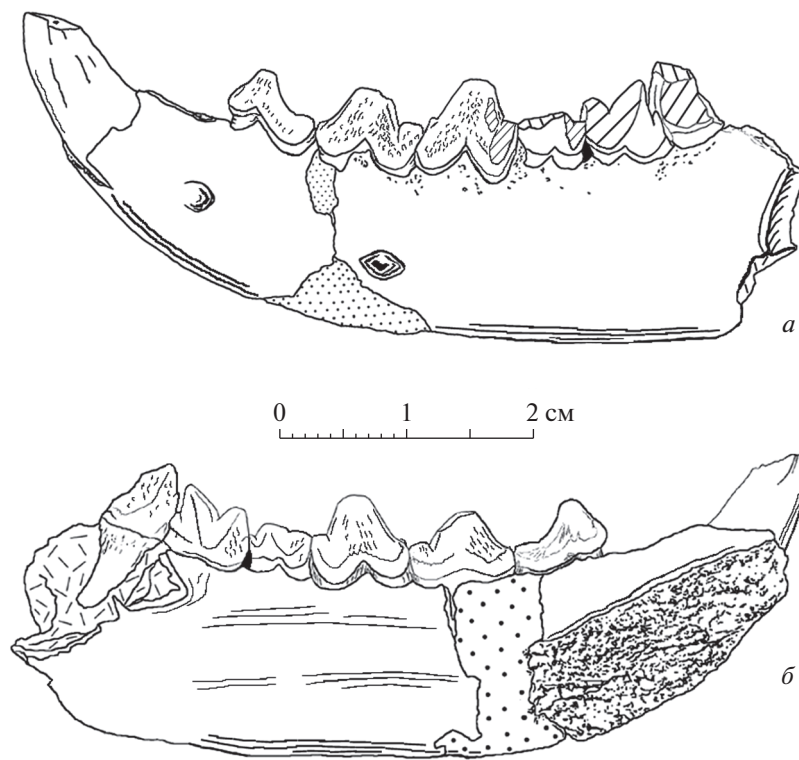


Рис. 3. *Nyaeodon chunkhtensis*, голотип PST, № 29–1, левая ветвь нижней челюсти с C_1 , альвеолой P_1 , P_2 – M_2 и фрагментом M_3 ; Монголия, местонахождение Татал-Гол; олигоцен: *a* – с латеральной стороны; *b* – с медиальной стороны. Точками показаны места, реконструированные гипсом.

фиг. 2). P_1 однокорневой и, судя по альвеоле, по длине почти в 2 раза меньше, чем P_2 ; P_2 двухкорневой, в отличие от всех остальных образцов, поперечное сечение переднего корня в 2 раза меньше, чем заднего. Этот экз. выглядит мелкозубым по сравнению с образцами из олигоцена (голотип PST, № 29-1; экз. ПИН, № 3935/538; рис. 3–5). При этом, экз. ПИН, № 3110/552 и голотип имеют практически одинаковую высоту горизонтальной ветви нижней челюсти между P_3 и P_4 (13.3 и 13.1 мм, соответственно). При этом P_4 крупнее P_3 : длина P_3 у образца из Хоер-Дзана составляет 84% длины P_3 у голотипа, а длина P_4 – 93% от длины этого зуба у голотипа. Длина ряда P_2 – P_3 (Lp_2 измерена по альвеоле) составляет у описываемого образца 19.1 мм, у голотипа – 21.6 мм (измерена также по переднему краю альвеолы P_2). Есть отличие в расположении заднего края симфизного шва: у голотипа он расположен у переднего края P_3 , а у экз. ПИН, № 3110/552 он смещен вперед и расположен практически на линии оси главного конуса P_2 (табл. X, фиг. 5б). У экз. ПИН, № 3110/552 на P_3 талонидный выступ в 1.5 раза длиннее, чем у голотипа. В строении P_4 , как и у голотипа, отмечается развитый параконид впереди от главного конуса. В отличие от голотипа,

P_4 выглядит грацильным. Талонид P_4 длиннее, чем у голотипа, и сильнее отведен назад от главного конуса за счет большой ширины хищнической вырезки. Поверхность зубов образца сильно ругозистая, особенно на P_3 . Лингвальный цингулид развит слабее лабиального, но присутствует на обоих премолярах. Лабиальный цингулид хорошо развит вдоль всей коронки на P_3 и P_4 .

Подбородочное отверстие (*for. mentalis*) у экз. ПИН, № 3110/552 одно и находится на линии между P_2 и P_3 (у голотипа имеются 2 отверстия). Задний край симфиза расположен на линии оси главного конуса P_3 . Толщина челюсти слабо увеличивается в вентральной части со стороны латеральной поверхности. Максимальная толщина челюсти, измеренная под передним корнем P_4 , – 5.6 мм. В целом, отмеченные различия в размерах, массивности зубов и челюсти, расположении подбородочного отверстия между этим образцом и голотипом могут быть признаны не выходящими за рамки внутривидовой изменчивости.

Nyaeodon chunkhtensis, экз. ПИН, № 3935/538 (рис. 5; табл. X, фиг. 5); местонахождение Татал-Гол; свита Шанд-Гол (найден над верхним слоем базальтов, верхний олигоцен). В отличие от экз. ПИН, № 3110/552 и голотипа, он заметно

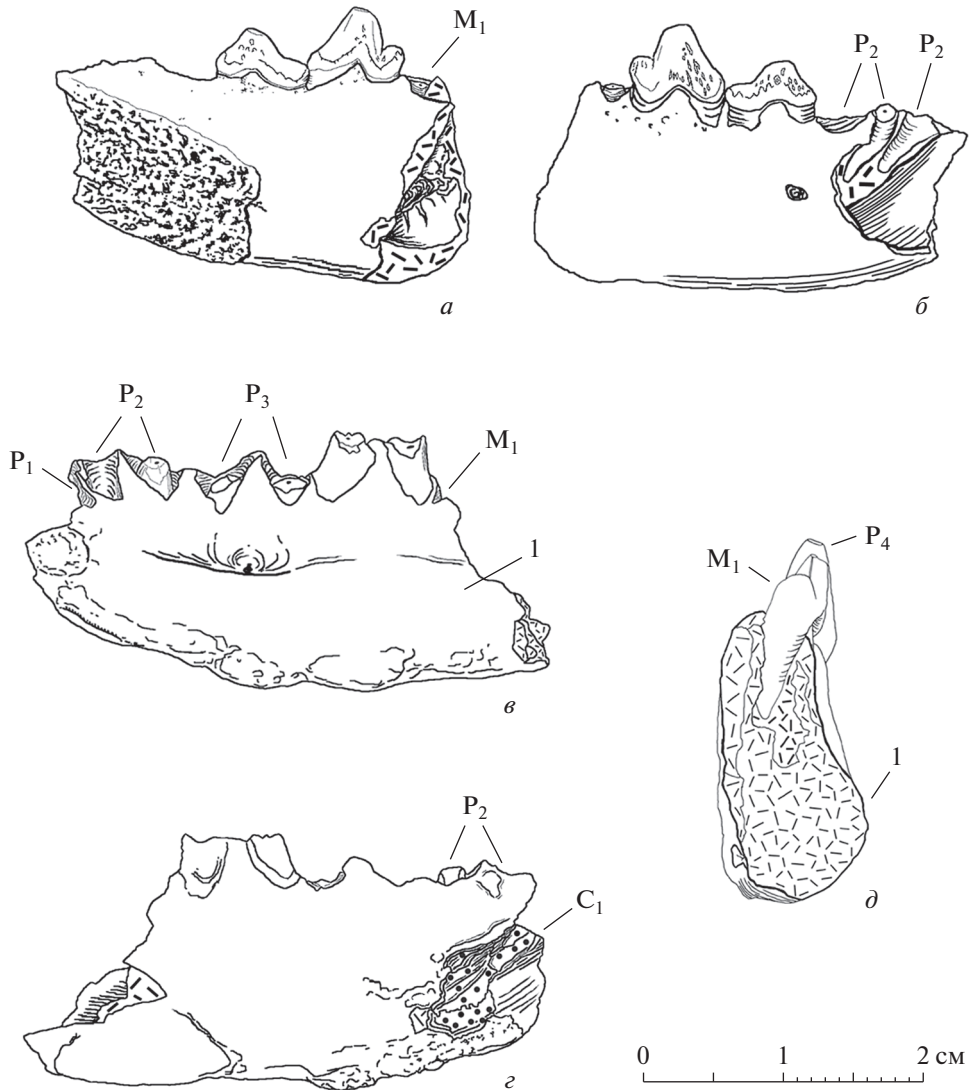


Рис. 4. Nyaeodontinae из верхнего эоцена Монголии: *a, б* – *Nyaeodon chunkhtensis*, экз. ПИН, № 3110/552, правая ветвь нижней челюсти с P_3 – P_4 и альвеолами P_1 – P_2 ; Монголия, местонахождение Хоер–Дзан; свита Эргилин–Дзо, верхний эоцен; *a* – с латеральной стороны; *б* – с медиальной стороны; *в–д* – *N. cf. chunkhtensis*: *в, г* – экз. ПИН, № 3110/618, фрагмент левой ветви нижней челюсти с альвеолами P_2 – P_4 ; Монголия, местонахождение Хоер–Дзан; свита Эргилин–Дзо, верхний эоцен; *в* – с латеральной стороны; *г* – с медиальной стороны; *д* – экз. SHG, № S/2 (слепок), схема поперечного сечения через правую горизонтальную ветвь нижней челюсти между M_1 и M_2 (вид с каудальной стороны); пунктиром показан контур M_1 . Обозначение: 1 – латероventральный костный валик.

крупнее и массивнее: длина ряда P_4 – M_1 – 13.4 мм, что составляет 109.8% (LP_4 – M_1 у голотипа – 12.2 мм). По форме P_4 экз. ПИН, № 3935/538 ближе к экз. ПИН, № 3110/552: главный конус также сильно наклонен назад, выступ талонида такой же удлинённый. В строении P_4 между этими образцами имеется различие: и зуб, и талонид у экз. ПИН, № 3935/538 массивные, подобно голотипу (талонид – самая широкая часть зуба). Отношение ширины P_4 к длине (W/L ; табл. 1) для голотипа равно 0.575, у экз. ПИН, № 3935/538 – 0.585; у экз. ПИН, № 3110/552 этот показатель составляет

0.470. Из этих цифр видно, что по строению P_4 образец из Татал–Гола ближе к голотипу, чем к образцу из Хоер–Дзана. В строении M_1 также отмечается увеличение массивности (отношение ширины зуба к длине – W/L): у экз. ПИН, № 3935/538 – 0.711. Она больше по сравнению с голотипом ($W/L=0.588$) и экз. ПИН, № 3110/552. На P_4 заметны почти уничтоженные стиранием следы микрорельефа ругозистой эмали. Можно заключить, что массивность зубов у этой формы имеет тенденцию к увеличению от находок из слоев из верхнего эоцена к находкам позднеолигоценового возраста.

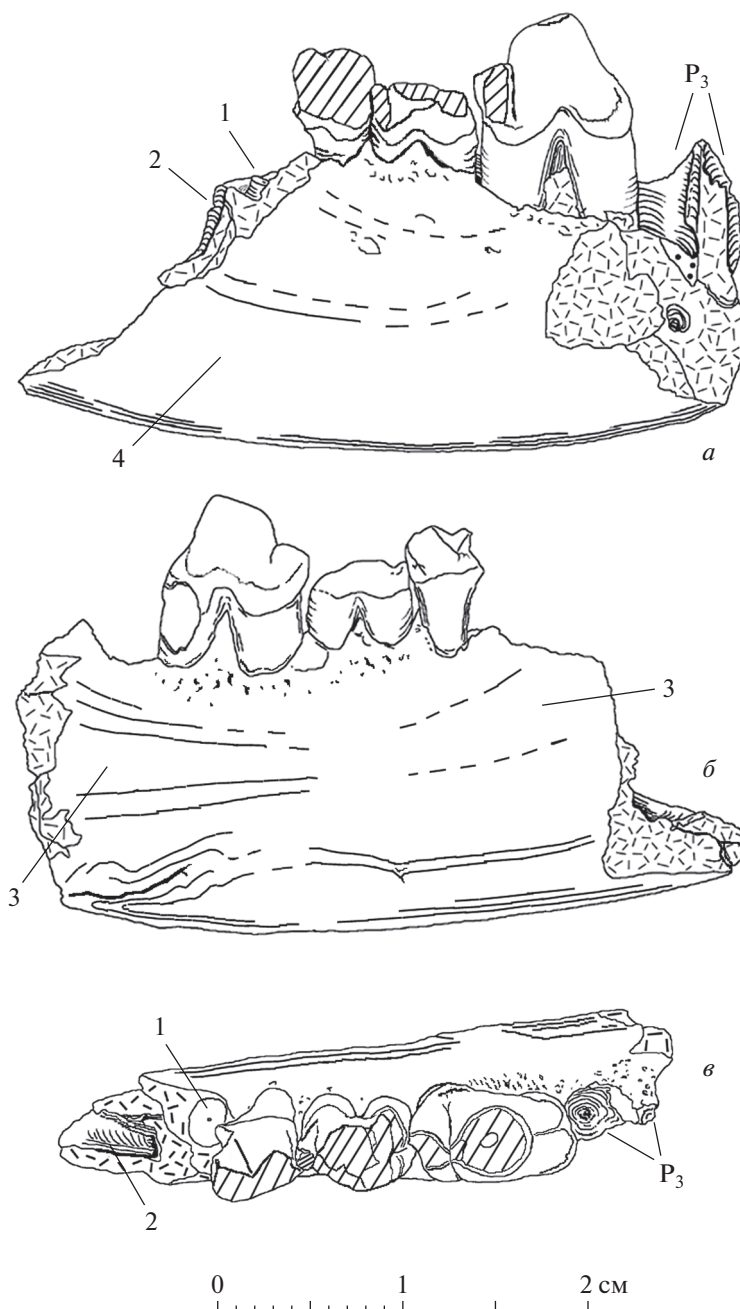


Рис. 5. *Neohyaenodon chunkhtensis*, экз. ПИН, № 3935/538, правая ветвь нижней челюсти с P_4 – M_2 и альвеолой P_3 ; Монголия, местонахождение Татал-Гол; свита Шанд-Гол, верхний олигоцен: *a* – с латеральной стороны; *б* – с медиальной стороны; *в* – сверху. Косой штриховкой показаны фасетки стирания зубов. Обозначения: 1 – anteriorный корень M_2 ; 2 – канал постериорного корня M_2 ; 3 – медиальный костный валик; 4 – латероventральное костное утолщение.

Экз. ПИН, № 3935/538 отличается массивностью как челюсти, так и зубов. Высота горизонтальной ветви между P_3 и P_4 у голотипа – 13.1 мм, у экз. ПИН, № 3935/538 – 17.0 мм, что больше почти на треть (129.8%). Увеличение высоты горизонтальной ветви челюсти на 30% не случайно. На медиальной поверхности ветви челюсти, в отличие от голотипа, хорошо выражен костный ва-

лик вдоль продольной оси челюсти (рис. 5, б). Такой продольный костный валик на медиальной поверхности ветви челюсти типичен для крупных *Neohyaenodontinae* (*Neohyaenodon*). У карликовых видов костный валик до сих пор был отмечен только у *Protohyaenodon venturae* – вдоль латероventрального края челюсти. Максимальная толщина горизонтальной ветви на линии переднего

корня P_4 – 9.1 мм. Имеется пологий валик и вдоль латероventрального края горизонтальной ветви (рис. 5, а).

Таким образом, образец *H. chunkhtensis* из верхнего олигоцена (экз. ПИН, № 3935/538) отличается от голотипа: 1) более крупными размерами (примерно на 10%); 2) большей массивностью (на 30%). Увеличение массивности челюсти проявляется не только количественно, но и в появлении костных валиков на медиальной поверхности горизонтальной ветви (укрепляют механическую конструкцию челюстного аппарата). Можно заключить, что эти две тенденции развития были ключевыми в этой линии *Hyaenodontinae* на протяжении 10 млн лет своего существования.

Hyaenodon* cf. *chunkhtensis, экз. ПИН, № 3110/618 (рис. 4, в, г; табл. X, фиг. 4) – фрагмент левой горизонтальной ветви нижней челюсти с задней частью альвеолы C_1 и альвеолами с фрагментами зубных коронок и корней P_2 – P_4 . Альвеола корня, следующая за P_4 , неглубокая т.е. принадлежала небольшому зубу – M_1 (передний корень M_1 короткий, в отличие от корней премоляров).

Дорсальная часть челюсти впереди от P_2 не сохранилась. Судя по близости заднего края альвеолы C_1 , P_1 был небольшим и однокорневым (рис. 4, в). Корень C_1 был очень слабо наклонен вперед. По видимому, коронка P_1 также имела наклон, в отличие от голотипа *H. chunkhtensis*. Длина P_2 по альвеоле – 7.1 мм, что близко к размерам голотипа, как и большинство других промеров (табл. 1). Форма альвеол P_3 идентична с голотипом и соответствует симметричной коронке зуба. Отличия состоят в том, что P_3 и P_4 почти равны по длине и крупнее, чем у голотипа, на 21–28%. Высота горизонтальной ветви между P_3 и P_4 составляет 16.6 мм, между P_4 и M_1 – 17.2 мм, что составляет 122.8% от соответствующего размера голотипа (у него последний промер равен 14.0 мм).

На латеральной поверхности горизонтальной ветви, вдоль ее вентрального края, имеется костный валик, начинающийся от переднего края P_2 , достигающий M_1 и уходящий далее в каудальном направлении (рис. 4). Дорсально костный валик достигает вентрального края ментального отверстия. Костный валик очень мощный и образует полку, ограничивающую с вентральной стороны выход *for. mentalis*: этот валик с вентральной стороны образует подобие синуса вокруг ментального отверстия. Поверхность костного валика имеет крупно-бугристую текстуру. Костные бугры развиты и на вентральной половине медиальной поверхности горизонтальной ветви (возможно, что такая текстура поверхности – проявление остеопитов, которые сформировались в результате заболевания – напр., остеомиелитом). Поверхность

симфизного шва разрушена, но, судя по ряду признаков, его каудальный край должен был располагаться на линии между P_2 и P_3 . Подбородочное отверстие одно и расположено на линии оси P_3 .

ОБСУЖДЕНИЕ

Hyaenodon pumilus sp. nov. характеризуется мелкими размерами, синдосмозным симфизом, задний край которого достигает средней оси P_3 ; горизонтальная ветвь нижней челюсти низкая, грацильная, слабо изогнута, P_1 однокорневой; тригонид M_1 необычно низкий и длинный, а талонид удлиннен, по сравнению с M_1 у других гиенодонтин (при этом он подобен талониду M_1 только у *H. chunkhtensis*). Посткристид M_1 у нового вида хорошо развит. У *H. pumilus* M_2 характеризуется коротким талонидом с выраженным посткристидом. Значение KM_1 – около 30; KM_3 – около 42, степень удлинения премоляров относительно ряда моляров (LP_1 – P_4/LM_1 – M_3) составляет около 1.25–1.26.

Исследование *H. pumilus* sp. nov. и *H. chunkhtensis* подтверждает ранее сделанное нами наблюдение, что у мелких видов гиенодонов длина M_1 относительно длины ряда моляров больше, чем у более крупных видов, а относительный размер M_3 меньше (Lavrov, Emry, 1998). У *H. pumilus* sp. nov. $KM_1=100 \times LM_1/LM_1$ – M_3 составляет 29.8, что близко к показателю у *P. venturae* (28–30). У *H. chunkhtensis* KM_1 (23.1–25.0) – как у *H. filholi* и *H. minor* (25.8 и 24.4 соответственно). Таким образом, у *H. pumilus* sp. nov. M_1 редуцирован слабее, по сравнению с *H. chunkhtensis*. При этом у *H. pumilus* sp. nov. относительные размеры M_3 в ряду моляров небольшие, и KM_3 составляет 42.2 (как у *H. filholi* – 41.0–41.5). У *H. chunkhtensis* M_3 в ряду моляров заметно увеличен (KM_3 –45.9) – почти как у крупных видов гиенодонтин (у *Neohyaenodon montanus* – 46.3; у *Hyaenodon dubius* – 47.4).

Степень удлинения ряда премоляров (отношение LP_1 – P_4/LM_1 – M_3) у *H. chunkhtensis* (голотип PST, № 29-1) равно 1.39 (LP_1 – P_4 – 28.4; реконструированные LM_3 – 10.2; LM_1 – M_3 – 20.3): это существенно больше, чем у *H. pumilus* sp. nov. (1.26). *H. filholi* обладает наиболее удлиненным лицевым отделом по сравнению с другими карликовыми видами, и наиболее низкой нижней челюстью (KhD – 0.203). Ряд премоляров у него более удлинен: соотношение LP_1 – P_4/LM_1 – M_3 равно 1.45. У *P. gaineyi* индекс KhD составляет 1.35 (экз. ТММ, № 40504-236). Следует отметить, что наиболее коротким рядом премоляров (и лицевым отделом) среди *Hyaenodontinae* обладает не крупный *H. minor*, особенно *H. cf. minor* с острова

Уайт (Cray, 1973) — у него длина ряда премоляров почти равна длине ряда моляров: значение LP_1-P_4/LM_1-M_3 близко к 1. Можно заключить, что степень удлинения лицевого отдела у *H. pumilus* sp. nov. была меньше, чем у *H. chunkhtensis*. Степень его удлинения была промежуточной между *H. minor* и *P. raineyi*. У голотипа *H. pumilus* sp. nov. M_1 оказался слабо стертым при полностью прорезавшемся M_3 . Такая хорошая сохранность M_1 не типична для гиенодонов. Из этого можно заключить, что у M_1 было позднее прорезание, и он не функционировал в составе смены молочных зубов, как это имело место у других видов *Hyaenodontinae* (Balst et al., 2011).

У *H. pumilus* sp. nov. на нижних зубах сохраняется выраженный лингвальный цингулид, как у *H. chunkhtensis* (экз. ПИН, № 3110/552), а лабиальный развит слабее (как у экз. ПИН, № 3110/552). У *H. pumilus* sp. nov. лабиальный цингулид есть только на премолярах (P_2 и P_4) и под параконидом M_1 . У всех исследованных образцов *H. chunkhtensis* лабиальный цингулид развит слабо на премолярах. У *H. filholi* лингвальный цингулид развит на премолярах в той же степени, как у азиатских форм. Следует отметить особое положение экз. ПИН, № 3110/552. С одной стороны, мы видим определенное сходство с *H. pumilus* sp. nov. (развитый лингвальный цингулид премоляров), с другой — форма P_2 у этого экз. идентична P_2 голотипа *H. chunkhtensis*. У экз. ПИН, № 3110/552 имеется фрагмент двухкорневого P_1 , что не характерно для группы карликовых гиенодонов. Только у *H. filholi* P_1 двухкорневой, что является для карликовых гиенодонов плезиоморфным признаком.

У *H. pumilus* sp. nov. отношение высоты M_1 к его длине ($hM_1/LM_1 \times 100 = 3.7/4.6$) составляет 80.4. Дашзевэг для характеристики габитуса M_1 у *H. chunkhtensis* приводит отношение 85.7 (Dashzeveg, 1985). M_1 у *H. pumilus* sp. nov. низкий по сравнению с M_1 у *H. chunkhtensis*: при близких значениях длины зуба (табл. 1) высота нестертого тригонида у *H. pumilus* sp. nov. равна высоте сильно стертого тригонида *H. chunkhtensis* (3.8 мм). Низкое значение, приведенное Дашзевэгом, объясняется сильной стертостью M_1 у голотипа *H. chunkhtensis*. Если реконструировать форму нестертого M_1 у *H. chunkhtensis*, то коэффициент габитуса должен быть близок к 100 — т.е., он значительно более компактный (короткий и высокий) по сравнению с *H. pumilus* sp. nov. Талонид M_1 у *H. pumilus* sp. nov. имеет рудиментарный посткристид. Рудиментарный посткристид талонида имеется и у *Protohyaenodon venturae*. У высокоспециализированных хищников это является архаическим признаком.

У *Protohyaenodon microdon* и *P. venturae*, как и у европейского *H. filholi*, строение талонида M_1 сходно с *H. chunkhtensis*, он короткий и режущий. Талонид M_2 у всех карликовых гиенодонов редуцирован почти так же, как у *H. chunkhtensis*. Но у последнего вида типичный короткий режущий талонид M_2 гиенодонов трансформируется в еще более короткий конический талонид колющего типа. Редукция талонидов M_1-M_2 является диагностической особенностью *H. chunkhtensis*. В строении тригонидов обращает на себя внимание значительное удлинение протостилида относительно парастилида на M_3 у мелких видов гиенодонов, что выражается в отношении lpr/lpa (степень развития протоконида этого зуба выражается также через индекс lpr/LM_3 ; Tsubamoto et al., 2008). Этот индекс отражает, насколько режущее лезвие протоконида (протостилид) длиннее режущего лезвия параконида (парастилид). У *Neohyaenodon* (*N. horridus*, *N. cruentus*) и крупных видов *Protohyaenodon* (*P. crucians*) значение lpr/lpa составляет около 1.5–1.6. У мелких видов гиенодонов протостилид значительно удлинен. Относительная длина протостилида нарастает в ряду *Hyaenodon filholi*, *H. chunkhtensis*, *H. pumilus* sp. nov. от 1.7 до 1.96. Удлинение длины режущих лезвий зубов отражает повышение секториальной специализации моляров и является проявлением гиперкарниворной специализации. *H. pumilus* sp. nov., отставая от других мелких видов в специализации M_1 (форма тригонида, размеры и наличие посткристид на талониде), заметно опережает другие виды в специализации M_3 . Специализация заключалась в удлинении протостилида M_3 и окклюдирующего с ним метастилия M^2 — за счет развития этих двух лезвий совершенствовался механизм разрезания главной пары хищнических зубов M^2/M_3 .

Hyaenodon pumilus sp. nov. имеет ряд архаичных признаков: морфология тригонида M_1 (близка к форме DP_4 большинства гиенодонов), развитый талонид, хорошее развитие цингулидов премоляров и M_1 . Эти плезиоморфные признаки позволяют предположить, что новый вид морфологически близок к предковой форме мелких гиенодонов, общей для азиатских видов карликовых гиенодонов (*H. pumilus* sp. nov., *H. chunkhtensis*, *H. eminus*).

В отличие от *P. microdon*, имеющего синостозный симфиз, *P. venturae* и азиатские формы демонстрируют другой набор апоморфных признаков, указывающих на усиление конструкции челюстного аппарата: костный валик вдоль горизонтальной ветви нижней челюсти, большая высота горизонтальной ветви. Кроме того, у *H. chunkhtensis* отмечается усиление структуры

эмали премоляров, которая внешне выражается в ругозистой поверхности эмали премоляров.

Следует обратить внимание на *H. chunkhtensis*, экз. MPC-M, № 30/51 из местонахождения Их-Дзан (рис. 1); свита Эргилин-Дзо, верхний эоцен (Tsubamoto et al., 2008). Материал представляет фрагмент левой горизонтальной ветви нижней челюсти с P_4-M_3 ; вентральная часть челюсти не сохранилась. Этот образец характеризуется меньшими размерами и менее массивными P_4-M_2 по сравнению с образцами из местонахождения Шункт (рис. 1, 4). При этом M_2 у экз. MPC-M, № 30/51 более крупный не только относительно размеров M_1 , но M_2 физически крупнее, чем у голотипа (табл. 1). Отношение W/L для M_2 у экз. MPC-M, № 30/51 составляет 0.460, у голотипа — 0.587. Отношение длины M_2 к M_1 (LM_2/LM_1) для экз. MPC-M, № 30/51 равно 1.326, у голотипа — 1.235. Таким образом, у экземпляра MPC-M, № 30/51 размеры M_1 мельче относительно M_2 , по сравнению с голотипом, что согласуется с установленными закономерностями для размеров моляров у мелких форм (Lavrov, Emry, 1998). Вентральная часть челюсти у экз. MPC-M, № 30/51 не сохранилась, и неизвестно, имелся ли костный вентролатеральный бортик на горизонтальной ветви.

Среди образцов мелких гиенодонов из Монголии обращает на себя внимание экз. ПИН, № 3110/618, определенный как *H. cf. chunkhtensis*. Для него характерны массивный продольный костный валик вдоль латероventрального края горизонтальной ветви нижней челюсти. Этот валик похож на таковой у *P. venturae*. Но у американского вида этот костный валик меньше выражен, и не достигает симфизной части челюсти в переднем направлении. Отметим, что для крупных *Huainailouridae* характерен продольный медиодорсальный костный валик, расположенный под линией альвеол и являющийся дополнительным усилителем конструкции нижней челюсти. Основную роль по усилению челюсти у *P. venturae* выполняет общая форма нижней челюсти (горизонтальная ветвь короткая, высокая и изогнутая). У *H. cf. chunkhtensis* костный валик выражен сильнее, чем у *P. venturae*, и достигает симфиза; высота горизонтальной ветви больше, чем у остальных мелких видов гиенодонов, но меньше, чем у *P. venturae*. Поэтому мощный костный валик у экз. ПИН, № 3110/618 должен рассматриваться как диагностический признак видового ранга. Такое же строение нижней челюсти отмечается и у *H. cf. chunkhtensis*, экз. SHG, № S/2 (рис. 4, d; Татал-Гол, свита Шанд-Гол, нижний олигоцен; ранее был определен как *H. eminus*; Morlo, Nagel, 2006). Челюсть имеет мощный выступ по латероventральному краю, где толщина горизонтальной ветви примерно в 1.5 раза больше, чем в средней части профиля челюсти.

Следует учесть, что от азиатских форм известны только немногочисленные фрагменты горизонтальных ветвей нижней челюсти, т.е., крайне бедный материал. Возможно, экз. ПИН, № 3110/618 и SHG, № S/2 принадлежат другому виду карликовых азиатских гиенодонов с робустной челюстью, морфологически более близкому к американскому *P. venturae*, чем к *H. chunkhtensis*. Своими низкими и прямыми нижними челюстями остальные карликовые виды сильно отличаются от *P. venturae*, у которого челюсть высокая, а изгиб горизонтальной ветви и зубного ряда ярко выражен.

Гиперкарниворная пищевая специализация *Protohyaenodon venturae* и *Hyaenodon chunkhtensis* выражена в механическом усилении челюстного аппарата. Мы можем констатировать для этих видов специализацию к макрофагии. По-видимому, мелкие гиенодоны, подобно ряду современных мелких *Carnivora* (*Mustelidae*: *Martes zibellina* L. и другие виды), были в состоянии справляться с добычей, равной себе по размерам. У *P. microdon*, несмотря на его наименьшие в подсемействе размеры, эта специализация (механическое усиление нижней челюсти) выражена в формировании синостного симфиза. Гиперкарниворная специализация среди мелких гиенодонов, как и среди крупных форм, является одной из генеральных линий направления эволюции. По сравнению с мелкими *Carnivora*, гиперкарниворная специализация у мелких *Hyaenodontinae* имеет иное морфологическое выражение. У мелких гиенодонов такая специализация в строении зубов выражена намного меньше. Эта специализация выражена в усилении конструкции челюстного аппарата. У мелких *Carnivora* (*Mustelidae*) гиперкарниворная специализация выражена, прежде всего, в сильном увеличении относительного размера M_1 по сравнению с остальными зубами (например, у *Martinogale* — см. Dunkle, 1938). Увеличение размеров хищнических зубов у креодонтов (и у мелких гиенодонтинов, в частности) было затруднено положением главного хищнического зуба в конце зубного ряда. Такое положение делает невозможным увеличить длину за счет приближения его заднего края к оси вращения челюстного сустава, так как сокращение рычага приложения силы сделает работу челюстной мускулатуры не эффективной (Greaves, 1983). Увеличению размера хищнического зуба в антериорном направлении препятствуют предстоящие зубы, и увеличение M_3 связано с редукцией M_1 . В строении зубов у мелких форм гиперкарниворная специализация выражается в развитии ругозистой эмали, что является внешним отражением усиления ее внутренней структуры для высоких нагрузок — разгрызания костей (премоляры *P. venturae*, *H. filholi*, премоляры и моляры P_2-P_4 *H. chunkhtensis*).

Признаки гиперкарниворной спрециализации среди мелких гиенодонов отмечаются у шести из семи видов. Обнаруживается параллелизм в направлении эволюции мелких форм хищников у Creodonta и Carnivora — направление на гиперкарниворную специализацию для значительной части форм. Разные стратегии достижения такой хищнической специализации у Creodonta и Carnivora обусловлены принципиальными различиями в анатомии черепа и челюстного аппарата у этих отрядов. Тип гиперкарниворной специализации мелких гиенодонов является ярким примером адаптивного компромисса (Расницын, 1987), реализуемого креодонтами. Для ряда карликовых форм характерно сохранение плезиоморфных признаков: рудиментарных бассейнов талонидов, цингулидов, параконидов премоляров и, возможно, позднее прорезание M_1 .

Анализ материала по карликовым гиенодонам Центральной Азии показывает, что в позднем палеогене существовало 4 типа этих мелких хищников. Первый тип (самый мелкий) представлен *H. pumilus* sp. nov., второй и третий типы из позднего эоцена и олигоцена объединены под видовым именем *H. chunkhtensis*. Четвертый тип — более крупный карликовый вид с грацильной низкой челюстью — *H. eminus*. Он характеризуется рудиментарным однокорневым P_1 и низкой грацильной нижней челюстью (подобно *Protohyaenodon gaineyi*). Отмеченные отличия в морфологии нижней челюсти между *H. chunkhtensis* и *H. cf. chunkhtensis* (экз. ПИН, № 3110/618 и SHG, № S/2) могут означать, что, возможно, здесь существовал другой вид мелких гиенодонов с более массивным челюстным аппаратом, чем у *H. chunkhtensis*. Для позднеэоценовых экземпляров отмечены меньшие размеры, меньшая массивность зубов и челюсти (экз. ПИН, № 3110/552), чем у олигоценовых форм. Эволюционными трендами мелких гиенодонов является гиперкарниворная специализация и формирование однокорневого P_1 . Поэтому форму из позднего эоцена (экз. ПИН, № 3110/552) с двухкорневым P_1 можно рассматривать как предковую для олигоценовых *H. chunkhtensis*, у которых P_1 однокорневой.

Фрагментарность экз. ПИН, № № 3110/552, 3935/538, 3110/618, MPC-M, № 30/51 и SHG, № S/2 не позволяет надежно произвести таксономическое разделение этих находок. В настоящее время целесообразнее все находки морфологического типа карликовых гиенодонов Азии с массивным челюстным аппаратом относить к виду *H. chunkhtensis*. Находки карликовых гиенодонов в Азии более фрагментарны и редки, чем в Северной Америке и Европе. Знания об этой азиатской группе очень малы. Новые находки должны разрешить проблемы морфологии и таксономиче-

ского разнообразия мелких креодонтов Центральной Азии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Расницын А.П.* Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46–64.
- Balst K., Morlo M., Nagel D., Heizmann E.* Differences in the tooth eruption sequence in *Hyaenodon* (Creodonta: Mammalia) and implications for the systematics of the genus // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. № 1. P. 181–192.
- Berkey C.P., Granger W.* Later sediments of the desert basins of Central Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 1923. № 77. P. 1–77.
- Cray P.E.* Marsupialia, Insectivora, Primates, Creodonta and Carnivora from Headon Beds (Upper Eocene) of Southern England // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.* 1973. V. 23. № 1. 102 p.
- Dashzeveg D.* On two Oligocene *Hyaenodontidae* from Erghilyin-dzo (Mongolian People's Republic) // *Acta Palaeontol. Pol.* 1964. V. 9. № 2. P. 263–276.
- Dashzeveg D.* Nouveaux *Hyaenodontinae*'s (Creodonta, Mammalia) du Paléogène de Mongolie // *Ann. Paléontol.* 1985. V. 71. № 4. P. 223–256.
- Daxner-Höck G., Badamgarav D., Erbaeva M.* Oligocene stratigraphy based on a sediment-basalt association in Central Mongolia (Taatsiin gol and Taatsin Tsagaan Nuur area, Valley of Lakes): review of a Mongolian-Austrian project // *Vertebr. Palasiat.* 2010. V. 48. № 4. P. 348–366.
- Dunkle D.H.* A lower jaw of *Martinogale alveodens* // *Univ. Kansas. Sci. Bull.* 1938. V. 25. № 8. P. 181–185.
- Fritzell E.K., Haroldson K.J.* *Urocyon cineaeoargentus* // *Mammal. spec.* 1982. № 189. P. 1–8.
- Greaves W. S.* A functional analysis of carnassial biting // *Biol. J. Linn. Soc.* 1983. V. 20. № 4. P. 267–274.
- Gustafson E.P.* Carnivorous mammals of the late Eocene and early Oligocene of Trans-Pecos, Texas // *Texas Mem. Mus. Bull.* 1986. V. 33. P. 1–66.
- Lange-Badre B.* Les Creodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur // *Mém. Mus. Natn. Hist. Natur.* 1979. Sér. C. V. 42. 249 p.
- Lavrov A.V., Emry R.J.* *Hyaenodon venturae* (*Hyaenodontidae*, Creodonta, Mammalia) from Early Chadronian (latest Eocene) of Wyoming // *J. Paleontol.* 1998. V. 72. № 4. P. 752–757.
- Matthew W., Granger W.* New mammals from the Irдин Manha Eocene of Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 1925. V. 198. P. 1–10.
- Mellett J.S.* Paleobiology of North American *Hyaenodon* (Mammalia, Creodonta) // *Contr. Vertebr. Evol.* 1977. V. 1. 134 p.
- Morlo M., Nagel D.* New remains of *Hyaenodontidae* (Creodonta, Mammalia) from the Oligocene of Central Mongolia // *Ann. Paléontol.* 2006. V. 92. P. 305–321.
- Polly P.D.* The skeleton of *Gazinocyon vulpeculus* gen. et comb. nov. and the cladistic relationships of *Hyaenodontidae* (Eutheria, Mammalia) // *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. V. 16. № 1. P. 303–319.

Tsubamoto T., Watabe M., Tsogtbaatar K. Hyaenodon chunkhtensis and the hyaenodontid fauna from the Upper Eocene Ergilin Dzo formation of Mongolia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. № 2. P. 559–564.

Wang X., Qui Z., Wang B. Hyaenodonts and carnivorans from the early Oligocene to early Miocene of Xianshuihe Formation, Lanzhou basin, Gansu Province, China // *Paleontol. Electron.* 2005. V. 8:6A. P. 1–14.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1. *Hyaenodon pumilus* sp. nov., голотип ПИН, № 3110/1217, правая ветвь нижней челюсти с C_1-M_3 ; Монголия, местонахождение Хоер-Дзан; свита Эргилин-Дзо, верхний эоцен: 1а – с латеральной стороны; 1б – с медиальной стороны; 1в – с окклюзиальной стороны.

Фиг. 2, 3, 5. *Hyaenodon chunkhtensis* Dashzeveg: 2 – экз. ПИН, № 3110/552, фрагмент правой ветви нижней челюсти с P_3-P_4 и альвеолами P_1-P_2 ; Монголия, местонахождение Хоер-Дзан; свита Эргилин-Дзо, верхний эоцен: 2а – с латеральной стороны; 2б – с медиальной стороны; 3 – голотип PST, № 29–1, левая ветвь нижней челюсти с C_1 , альвеолой P_1 , P_2-M_2 и фрагментом M_3 ; Монголия, местонахождение Шункт; олигоцен: 3а – с латеральной стороны; 3б – с медиальной стороны; 3в – с окклюзиальной стороны; 5 – экз. ПИН, № 3935/538, фрагмент правой ветви нижней челюсти с P_4-M_2 и альвеолой P_3 ; Монголия, местонахождение Татал-Гол; свита Шанд-Гол, верхний олигоцен: 5а – с медиальной стороны; 5б – с латеральной стороны.

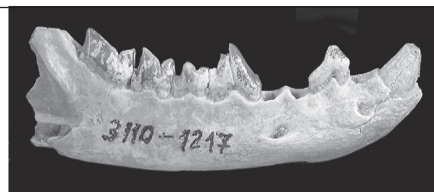
Фиг. 4. *Hyaenodon* cf. *chunkhtensis*, экз. ПИН, № 3110/618, фрагмент левой ветви нижней челюсти с альвеолами P_1-M_1 ; Монголия, местонахождение Хоер-Дзан; свита Эргилин-Дзо, верхний эоцен: 4а – с латеральной стороны; 4б – с окклюзиальной стороны.

New Materials on Representatives of Small Hyaenodontinae, Creodonta) from Paleogene of Mongolia

A. V. Lavrov

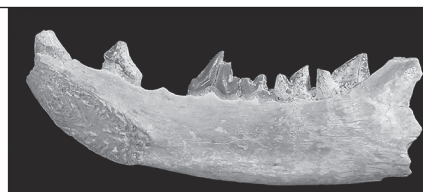
On the basis of the horizontal ramus of the lower jaw a new species of Hyaenodontinae is described – the smallest Asiatic hyaenodon *Hyaenodon pumilus* sp. nov. from the Late Eocene, svita Ergileen Dzo, South-Eastern Mongolia. New specimens of *H. chunkhtensis* from the Khoer Dzan (Late Eocene) and Tatal Gol (svita Shan Gol, Late Oligocene) localities are described. It's remarkably the specimens of *H. chunkhtensis* from Oligocene deposits are larger than those from Late Eocene. Moreover, the lower jaw and teeth of Oligocene *H. chunkhtensis* are more massive than Eocene ones. The specimens of *H. chunkhtensis* have morphological distinctions and can be divided in two morphotypes.

Keywords: Creodonta, small hyaenodonts, evolution, specialization, biodiversity, Late Eocene, Oligocene, Mongolia



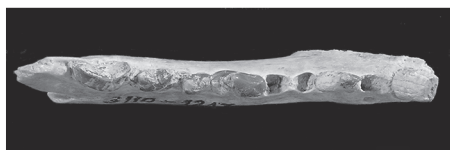
1a

1 см



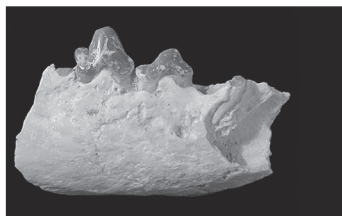
1б

1 см



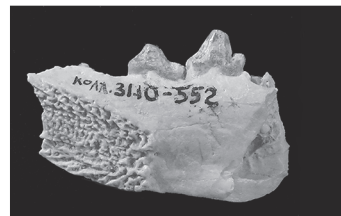
1в

1 см



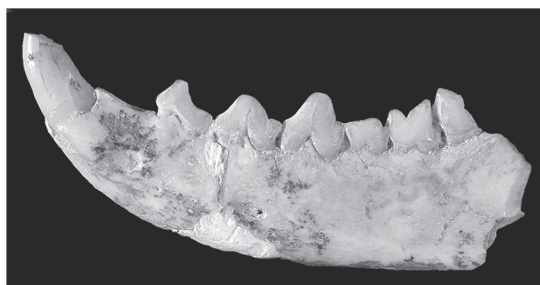
2a

1 см



2б

1 см



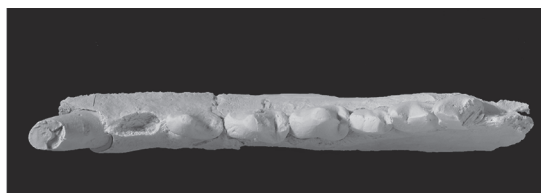
3a

1 см



3б

1 см



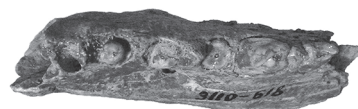
3в

1 см

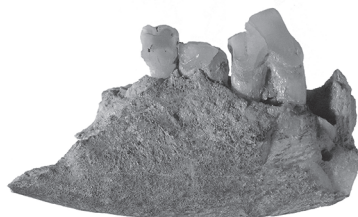


1 см

4a

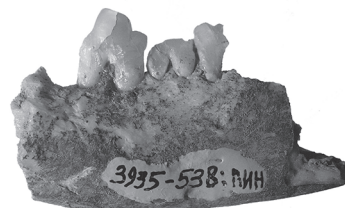


4б



5a

1 см



5б