

O ssakach drapieżnych

- część 2 -

kotokształtne

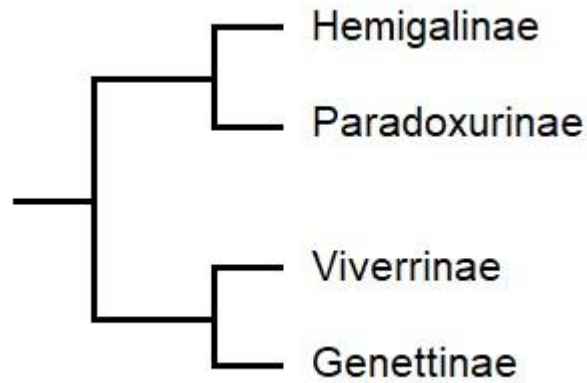
Kontynuacja tekstu z pliku „O ssakach drapieżnych 2.1”

4. Wiwerowate (*Viverridae*)

Pierwotnie, wiwerowate (*Viverridae*; inna nazwa zwyczajowa to łaszowate) obejmowały niemalże wszystkie kotokształtne o relatywnie krótkich kończynach, raczej spiczastym kształcie pyska i długim, często pręgowanym ogonie. Tak rozumiane wiwerowate łączyła też budowa komory ucha środkowego (*bulla tympanica*, łac.). Jest ona typowo „kociokształtna”, tj. składa się z dwóch jam tworzonych przez kość ektotympaniczną i tylną kaudalną kość entotympaniczną, które są od siebie rozdzielone przegrodą. Przy tym ostatnia z kości jest mocno „rozdęta” i wyciągnięta do tyłu, zajmując sporą część mózgowcaszki. Wyraźnie różni się wyglądem od „rozdętego”, ale raczej krótkiego odpowiednika u kotowatych.

Dokładniejsze badania anatomiczne, a przede wszystkim badania genetyczne wykazały, że wiele z taksonów zaliczanych do tej pory do wiwerowatych w rzeczywistości wcale do nich nie należy. *Nandinia binotata* ze swoją nietypową komorą ucha środkowego od początku tu nie pasowała i okazała się ostatecznie taksonem bazalnym w stosunku do pozostałych współczesnych rodzin. Mangusty (*Herpestidae*) wraz z madagaskimi drapieżnikami (*Eupleridae*) okazały się bliższymi kuzynkami hien (*Hyaenidae*), a linzangi (*Prionodontidae*, ryc. 39) okazały się w istocie bliżej spokrewnione z kotowatymi (*Felidae*).

W świetle takich faktów, wiele spośród cech, które uważano za diagnostyczne dla wiwerowatych okazało się bądź pierwotnymi dla wszystkich kotokształtnych, bądź cechami konwergentnymi, wykształconymi niezależnie w różnych grupach. Na przykład budowa komory ucha środkowego wiwerowatych (ryc. 2 B) reprezentuje prawdopodobnie bardzo pierwotny stan, który był potem modyfikowany w różnych liniach rozwojowych kotokształtnych (aczkolwiek komora nandinii wydaje się prezentować jeszcze pierwotniejszą konstrukcję; ryc. 38 B). Wiwerowate są najwyraźniej konserwatywne ewolucyjnie pod tym względem –



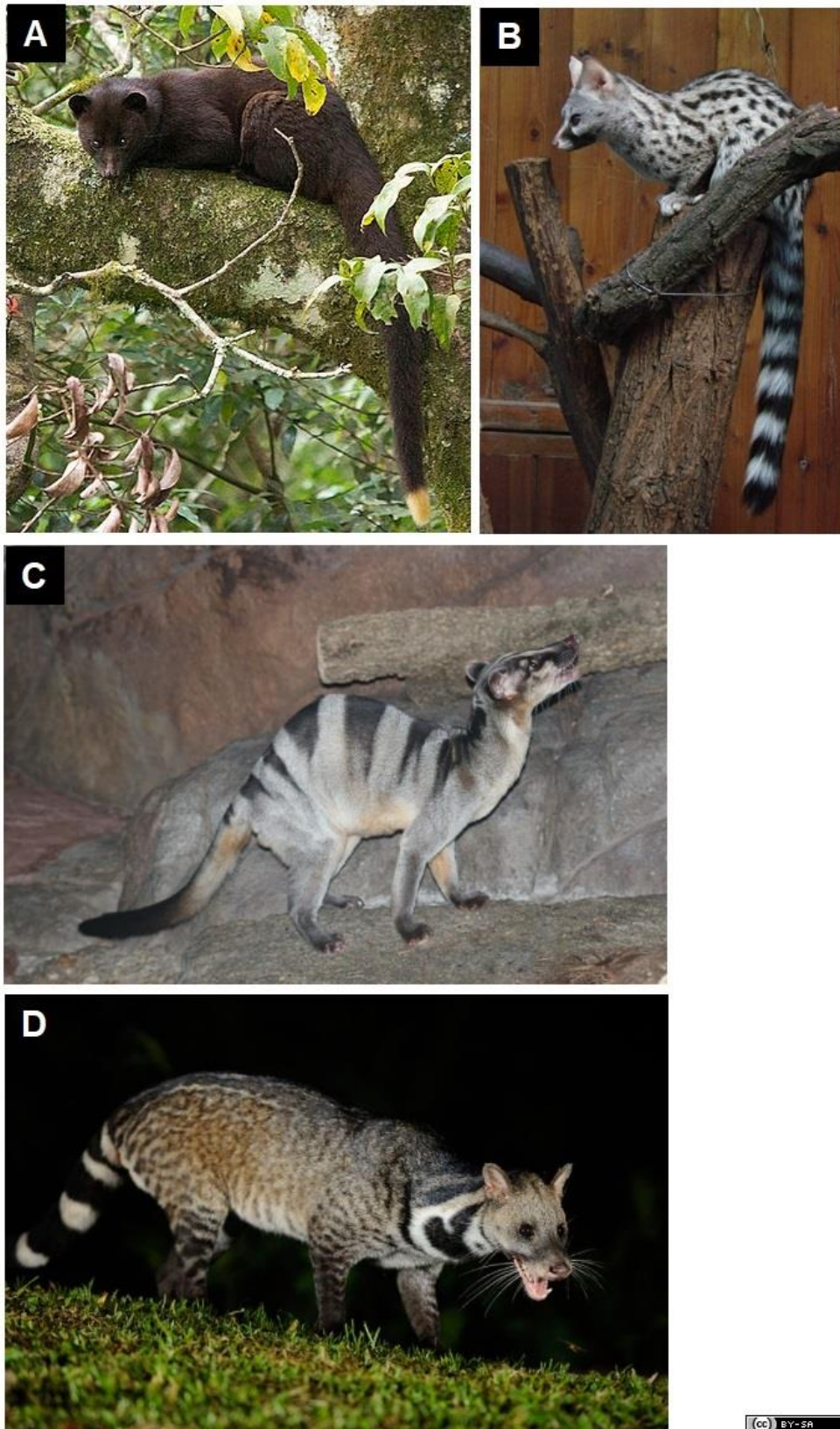
Ryc. 40. Uproszczone drzewo pokrewieństw ewolucyjnych współczesnych wiwerowatych (Viverridae, Feliformia). Na podstawie Veron (2010). Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/)).

mimo że nie są najwcześniejszym odgałęzieniem drzewa rodowego, bardzo niewiele zmieniły się w stosunku do przodków wszystkich kotokształtnych.

Uwzględnivszy te wszystkie problemy, okazuje się, że istnieje tylko jedna znacząca cecha zaawansowana (synapomorfia) łącząca ze sobą przedstawicieli rodziny – obecność gruczołu krokowego. Jest to gruczoł zapachowy mieszczący się pomiędzy odbytem a genitaliami. Warto jednak zauważyć, że nie występuje on u samców łaskunga trójpręgiego (*Arctogalidia trivirgata*) i prawdopodobnie również u samców łaskuniaka brązowego (*Macrogalidia musschenbroekii*). Posiadają go jednak samice obydwu tych gatunków. Gruczoł ten uległ też prawdopodobnie zanikowi (lub występuje w formie rudymentarnej) u obydwu płci w obrębie pojan (rodzaj *Poiana*). Możliwe, że ma to związek z przystosowaniami do nadrzewnego trybu życia.

Struktura i kształt gruczołu krokowego, a także sposób wykształcenia poduszczyków na łapach, wydają się obiektywnymi cechami pozwalającymi na identyfikowanie podrodzin i mniejszych kładów w obrębie wiwerowatych. Warto zauważyć, że żadna z tych cech nie dotyczy szkieletu. Identyfikowanie kopalnych przedstawicieli jest więc obarczone dużym prawdopodobieństwem błędu.

W dużym stopniu jesteśmy więc zdani na szacunki oparte na badaniach genetycznych. Te sugerują, że rodzina Viverridae wyodrębniła się w Eurazji pomiędzy 35, a 25 mln lat temu. Stanowi ona grupę siostrzaną w stosunku do kladu łączącego hienowate, mangustowate



Ryc. 41. Współcześni reprezentanci wiwerowatych (Viverridae, Feliformia).

A. Łaskun czarnonogi (*Paradoxurus jerdoni*, Paradoxurinae), [zdj.](#) Neelakandan Madavana ([CC BY-SA 3.0](#)). B. Żeneta zwyczajna (*Genetta genetta*, Genettinae), [zdj.](#) Guérin Nicolas ([CC BY-SA 3.0](#)). C. Kunołaz pręgowany (*Hemigalus derbyanus*, Hemigalinae), [zdj.](#) Greg Hume ([CC BY-SA 4.0](#)). D. Wiwera indyjska (*Viverra zibetha*, Viverrinae), [zdj.](#) tontantravel ([CC BY-SA 2.0](#)). Ilustracje przyciął i skompilował Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](#)).

CC BY-SA

i falanrukowate. Najstarsze znane skamieniałości, które traktuje się jako reprezentujące wiwerowate zaliczane są do rodzajów *Herpestides* i *Semigenetta* i mają około 23 mln lat.

Koronne (istniejące do dzisiaj; ryc. 40) wiwerowate dzielą się na dwa klady. Jeden z nich obejmuje dwie azjatyckie podrodziny – kunołazy (Hemigalinae, ryc. 41 C) i łaskuny (Paradoxurinae, ryc. 41 A). Wyodrębniły się one około 29 – 20 mln lat temu i mają bardzo ubogi zapis kopalny. W obrębie podrodziny Hemigalinae, mampalon wydrowaty (*Cynogale bennettii*) stanowi takson siostrzany do wszystkich pozostałych gatunków i wyróżnia się specyficzną budową, związaną z półwodnym trybem życia. Zwierzę ma palce częściowo spięte błoną pławną, krótki ogoni skierowane ku górze nozdrza. W szczękach tkwią stosunkowo duże i długie zęby przedtrzonowe, które mampalon wykorzystuje do chwytania ryb. Poza genetyką, jego przynależność do Hemigalinae potwierdza również budowa gruczołu krokowego i poduszczek łap. Pozostałe rodzaje należące do podrodziny to *Hemigalus*, *Chrotogale* i *Diplogale*. Każdy z tych rodzajów jest jednogatunkowy. Różnią się one od siebie głównie umaszczeniem i detalami anatomii. Poza tym wyglądają wszystkie bardzo podobnie. Mają bardzo długie, smukłe ciała, z krótkimi kończynami, długimi ogonami i długą szyją. Są wszystkożerne, ale odżywiają się głównie pokarmem pochodzenia zwierzęcego. Znaczącą część diety stanowią świerszcze i dżdżownice. Kunołaziec czarno-biały (*Diplogale hosei*), endemiczny dla Borneo, prawdopodobnie chętnie żywi się rybami, płazami i drobnymi słodkowodnymi skorupiakami, jednak informacje te są oparte głównie na obserwacji zwierząt trzymanyh w niewoli.

Siostrzana dla Hemigalinae, rodzina łaskunów (Paradoxurinae) łączy w sobie pięć rodzajów: *Arctogalidia*, *Paguma*, *Arctictis*, *Macrogalidia* i *Paradoxurus*. Wszystkie poza ostatnim są jednogatunkowe i prowadzą przede wszystkim nadrzewny tryb życia – jedynie łaskuniak brązowy (*Macrogalidia musschenbroekii*) spędza też sporo czasu na ziemi. Łaskuny różnią się między sobą nieco bardziej niż kunołazy, ale ogólnie są do nich podobne. Można powiedzieć, że przeciętnie mają krótsze szyje i nieco bardziej zwartą sylwetkę. Modyfikacje uzębienia ukierunkowane na „hipo-mięsożerną” dietę (czyli gł. roślinożerną) wydają się być obiektywną synapomorfią grupy (czyli wspólną zaawansowaną cechą ewolucyjną). Dodatkowo, wewnątrz grupy, rodzaje *Arctictis*, *Paguma* i *Paradoxurus* łączy zrośnięcie się poduszczek palcowych trzeciego i czwartego palca tylnej kończyny.

Należący tutaj binturong (*Arctictis binturong*, ryc. 42) osiąga największe rozmiary pośród wiwerowatych. Może ważyć do 20 kg i mierzyć 96 cm długości (bez ogona, który może mieć



Ryc. 42. Binturong (*Arctictis binturong*, Paradoxurinae, Viverridae, Feliformia). Jest to największy spośród wiwerowatych i prowadzi przede wszystkim nadrzewny tryb życia. Jako jedyny w rodzinie i nieliczny pośród drapieżnych, wykształcił w związku z tym chwytny ogon.

[Zdj.](#) Joachim S. Müller ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

blisko drugie tyle). Ogon binturonga ma właściwości chwytny i pomaga zwierzęciu w trakcie poruszania się po drzewach. Jest to nietypowa cecha wśród drapieżnych, która niezależnie wyewoluowała jeszcze tylko u kinkażu żółtego – przedstawiciela szopowatych (Procyonidae, Caniformia). Binturong jest wszystkożercą, ale najbardziej gustuje w owocach, np. figach. Poza tym poluje na małe ssaki oraz owady. Podobną dietę można przypisać również pozostałym członkom podrodziny.

Podrodziny Hemigalinae i Paradoxurinae tworzą razem kład siostrzany względem drugiego, łączącego podrodziny Viverrinae (ryc. 41 D) i Genettinae (ryc. 41 B). Dane genetyczne sugerują, że linie ewolucyjne tych dwóch ostatnich podrodziny rozdzieliły się od siebie około 16 mln lat temu, a przodkowie współczesnych wiwer (Viverrinae) przedostali się z Eurazji do Afryki ok. 12 mln lat temu. Niedługo później, ok. 11,5 mln lat temu, miała miejsce druga fala migracyjna, tym razem żenet (Genettinae). Najstarsze skamieniałości zaliczane do rodzaju *Viverra* pochodzą z Azji i mają przynajmniej 8,5 mln lat. Najstarsze szczątki rodzaju *Genetta* są Afrykańskie i liczą sobie ok. 7,4 mln lat.

Współczesne wiwery (Viverrinae, ryc. 41 D) reprezentuje sześć gatunków dużych, relatywnie masywnie zbudowanych (w stosunku do innych wiwerowatych) zwierząt, które są palcochodne lub częściowo palcochodne i prowadzą naziemny tryb życia. W Afryce, podrodzina jest obecnie



Ryc. 43. Cyweta afrykańska (*Civettictis civetta*, Viverrinae, Viverridae, Feliformia), jest największa spośród wiwer właściwych. To jedyny reprezentant podrodziny występujący w Afryce. Wszystkie pozostałe wiwery występują w Azji.

[Zdj.](#) Wild in Africa ([CC BY-NC-ND 2.0](#)).

reprezentowana tylko przez cywetę afrykańską (*Civettictis civetta*, ryc. 43), największą spośród wszystkich wiwer. W czasie pobudzenia lub stresu, włosy na grzbiecie i ogonie tego zwierzęcia unoszą się ku górze, tworząc charakterystyczną grzywę. Przypuszczalnie jej zadaniem jest sprawiać wrażenie, że właściciel jest większy i groźniejszy niż w rzeczywistości. Cyweta afrykańska jest wszystkożercą, nie gardzącym owocami, ale zdradza też daleko idące przystosowania do padlinożerności. Najwyraźniej bez żadnych skutków ubocznych może zjadać mięso w zaawansowanym stanie rozkładu. Niestraszne są jej też trujące rośliny (np. owoce kulczyby zawierające strychninę) i zwierzęta, takie jak krocionogi. Zjada też całe spektrum innych stworzeń – małych ssaków, owadów, ptaków i gadów.

Wszystkie pozostałe gatunki występują w Azji, przy tym wiwerka malajska (*Viverricula indica*) stanowi takson siostrzany w stosunku do całej reszty. Jest to jednocześnie najmniejsza współczesna wiwera. Wiwerka malajska zdecydowanie lubi mięso i niestrudzenie poluje na gryzonie. Pozostaje jednak wszystkożernym oportunistą i zje wszystko, co się do tego nadaje (owady, ptaki, jaszczurki, jaja, owoce itp.). Nie ma ona grzywy charakterystycznej dla pozostałych wiwer i posiada jeszcze parę, unikatowych dla niej detali anatomii. Pozostałe azjatyckie gatunki zalicza się do rodzaju *Viverra*. Ich wzajemna odrębność i związki ewolucyjne wciąż są przedmiotem sporów.

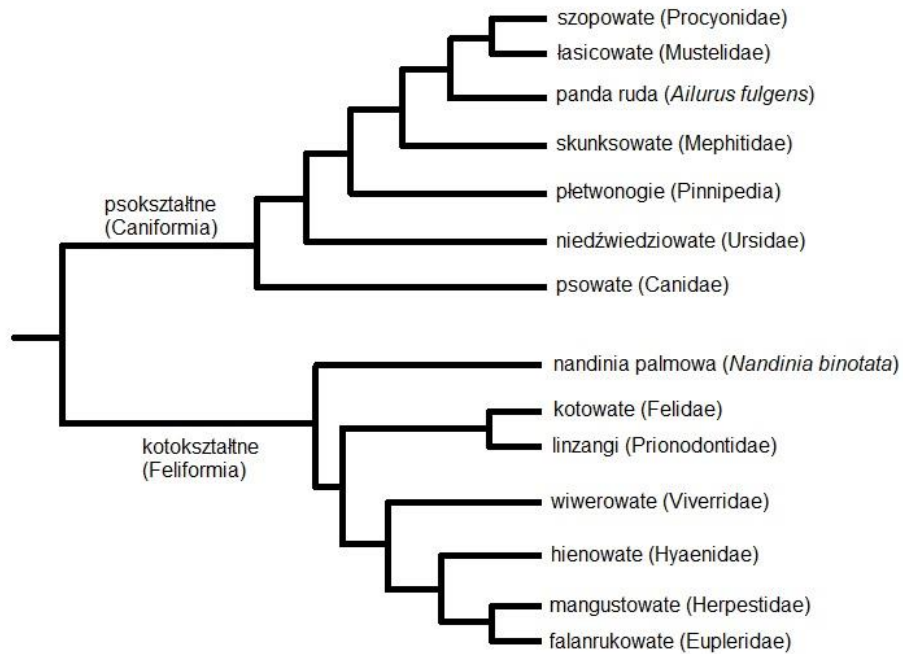
Żenety (Genettinae, ryc. 41B) obejmują mniejsze formy o bardziej smukłej budowie. Zalicza się je do dwóch rodzajów: *Poiana* i *Genetta*. Pojany (rodzaj *Poiana*), ujmując to najprościej,

wyglądają jak linzangi (Prionodontidae, ryc. 39). Nie chodzi tu tylko o ogólną budowę ciała, bo to można powiedzieć o większości Genettinae. Tak, jak linzangi, pojany utracił drugi górny ząb trzonowy, a ich gruczoł krokowy uległ zanikowi (istnieje możliwość, że występuje on w formie rudymentarnej). Nie dziwi więc, że zwierzęta te były bardzo długo klasyfikowane wspólnie w obrębie wiwerowatych. Dzięki badaniom genetycznym obecnie wiemy, że azjatyckie linzangi są bliżej spokrewnione z kotowatymi. Afrykańskie pojany zdradzają swoje bliskie pokrewieństwo z rodzajem *Genetta* poprzez wykształcenie poduszczek łap, które jest bardzo podobne w obydwu rodzajach. Pojany prowadzi nadrzewny tryb życia. Są wszystkożerne – jedzą owoce, ptaki i owady. Małe ssaki natomiast padają ich ofiarą stosunkowo rzadko.

Zwierzęta z rodzaju *Genetta* (ryc. 41, B) posiadają normalnie wykształcony gruczoł krokowy i obydwa zęby trzonowe w górnej szczęce. Potrafią się dobrze wspinać, ale nie prowadzą ściśle nadrzewnego trybu życia i polują też na ziemi – stąd w ich diecie nie brakuje małych ssaków. Poza tym są wszystkożerne, tak jak pojany. Wszystkie współczesne Genettinae występują wyłącznie w Afryce. Wyjątkiem jest żeneta zwyczajna (*Genetta genetta*), która jest obecna też na Półwyspie Iberyjskim i w południowej części Francji. Jest to jednak wynik introdukcji dokonanej przez człowieka. Żeneta rybożerna (*Genetta piscivora*) jest kolejnym przedstawicielem kotokształtnych, który przystosował się do rybożerności. Zwierzę ma długie zęby przedtrzonowe, nagie łapy i skierowane ku górze nozdrza. Jest to jednak rzadko obserwowane zwierzę, zamieszkujące tereny na wschód od rzeki Kongo, głównie w prowincji Tshopo w Demokratycznej Republice Kongo.

5. Hienowate (Hyaenidae)

Zgodnie z danymi genetycznymi (ryc. 44), współczesne hienowate (Hyaenidae) stanowią grupę siostrzaną w stosunku do kladu łączącego razem mangustowate (Herpestidae) i falanrukowate (Eupleridae). Wszystkie trzy rodziny razem stanowią z kolei kład siostrzany względem wiwerowatych (Viverridae). Anatomicznie, o bliskim pokrewieństwie pomiędzy hienowatymi, a kladem mangustowate/falanrukowate świadczy obecność gruczołu odbytowego – w przeciwieństwie do gruczołu krokowego, występującego u wiwerowatych. Gruczoł

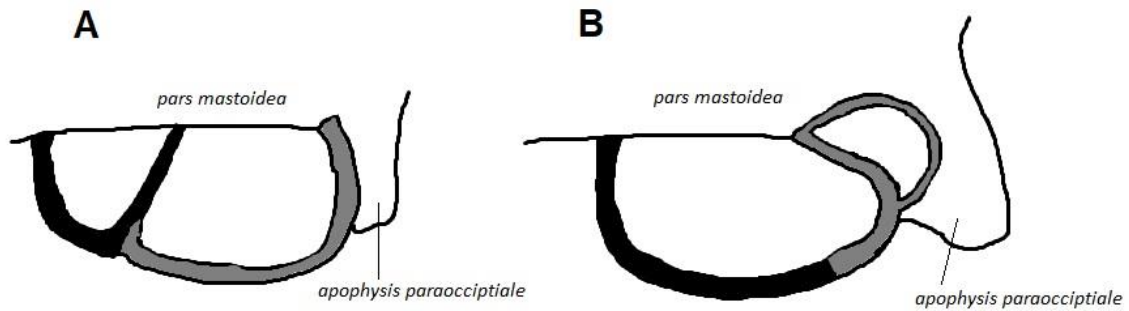


Ryc. 44. Uproszczone drzewo pokrewieństw ewolucyjnych współczesnych grup drapieżnych (Carnivora). Ryc. Michał Loba, na podstawie Nyakatura i Bininda-Emonds, 2012.

odbytowy produkuje maź o intensywnym zapachu, którą hieny znakują swoje terytoria. W tym celu koniec odbytu jest częściowo wysuwany na zewnątrz ciała.

Jaka hiena jest, każdy widzi. Czy aby na pewno? Współczesne hienowate obejmują raptem cztery różne gatunki, każdy zaliczamy do innego rodzaju. Każdy z tych gatunków różni się od pozostałych dietą, sposobem zdobywania pożywienia i/lub zachowaniami społecznymi. W tym sensie, jest to dość zróżnicowana grupa, w porównaniu z o wiele liczniejszymi kuzynami, chociażby wśród kotowatych. Współczesne hieny są w rzeczywistości ostatnimi reprezentantami dawniej bardzo licznej rodziny. Opisano przynajmniej 70 gatunków kopalnych hienowatych. U szczytu ich zróżnicowania, ok. 11,6 – 5,3 mln lat temu (późny miocen), równoległe występowało przynajmniej 20 różnych taksonów rozproszonych po Eurazji i Afryce. Wiele z nich prawdopodobnie nie przypominało zwierząt, które znamy dzisiaj.

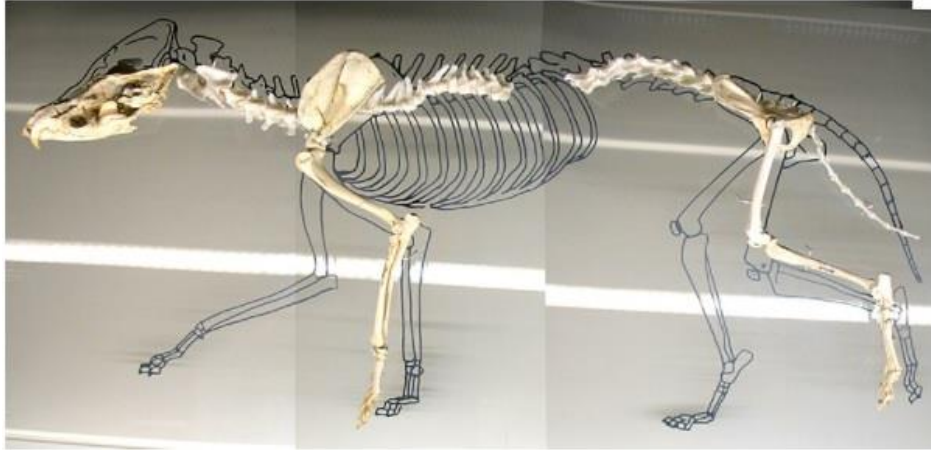
Co zatem czyni hienę hieną? Trzy spośród współcześnie żyjących gatunków niewątpliwie łączy szczególna dla nich budowa komory ucha środkowego (*bulla tympanica*, łac.). Różni się ona wyraźnie od pozostałych Feliformia (ryc. 45). U tych ostatnich, większemu „rozdęciu” ulega zwykle tylna kaudalna kość entotympaniczna. U hien, „rozdęciu” ulega przede wszystkim kość ektotympaniczna, w dużym stopniu przysłaniając tylną kaudalną kość entotympaniczną.



Ryc. 45. Uproszczony przekrój podłużny przez typową u kotokształtnych komorę ucha środkowego (A) oraz komorę występującą u zaawansowanych hienowatych (B). Przód znajduje się z lewej strony schematów. Kolorem czarnym zaznaczono kość ektotympaniczną, kolorem szarym tylną kaudalną kość entotympaniczną. *Apophysis paraoccipitale* – wyrostek bocznej części kości potylicznej; *pars mastoidea* – część sutkowa kości skroniowej. Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/)). Na podstawie Ivanoff (2001) oraz Semenov (1996).

Co więcej, brak jest pomiędzy nimi przegrody, typowej dla pozostałych kotokształtnych. Długo uważano, że hieny mają wobec tego pojedynczą jamę ucha środkowego. Dokładniejsze badania ujawniły jednak, że druga jama też istnieje. Jest jednak schowana wewnątrz czaszki, pomiędzy dużym u hienowatych wyrostkiem bocznej części kości potylicznej (*apophysis paraoccipitale*, łac.) i częścią sutkową kości skroniowej (*pars mastoidea*, łac.). Jama ta jest oddzielona od głównej jamy tympanicznej przegrodą, która najprawdopodobniej jest tworzona w całości przez tylną kaudalną kość entotympaniczną.

Budowa i relacje między kośćmi komory ucha środkowego hien pozostają wciąż słabo zrozumiane. Wydaje się jednak, że występująca tu przegroda nie jest ewolucyjnym odpowiednikiem (homologiem) przegrody u pozostałych Feliformia. Jeśli tak, to byłaby to istotna wspólna cecha zaawansowana grupy (synapomorfia). Taką budowę komory słuchowej posiada hiena cętkowana (*Crocuta crocuta*), hiena brunatna (*Parahyaena brunnea*) i hiena pręgowana (*Hyaena hyaena*). Jest jednak pewien problem. Czwarty z gatunków, protel grzywiasty (*Proteles cristata*) ma komorę słuchową z grubsza taką, jak inne feliformia. Kość ektotympaniczna protela jest bardziej rozwinięta niż tylna kaudalna entotympaniczna, co zbliża go do pozostałych hien. Niemniej, taka konstrukcja zdarza się u niektórych wiwerowatych, mangustowatych, a nawet kotowatych (pantera śnieżna – *Panthera uncia*). Przegroda pomiędzy kośćmi ektotympaniczną, a tylną kaudalną entotympaniczną jest



Ryc. 46. *Protictitherium crassum* (Hyaenidae, Feliformia). Ten mały drapieżnik, zbliżony rozmiarami do lisa, należy do jednych z najpierwotniejszych znanych nam hienowatych. [Zdj.](#) PePeEfe (Wikimedia Commons), ([CC BY-SA 4.0](#)).

u protela może nieco bardziej połoga (ustawiona bardziej poziomo), ale ogólna konstrukcja nie różni się bardzo od wiwerowatych, mangustowatych, czy kotowatych. Badania genetyczne są jednak zgodne, co do tego, że protel jest bliżej spokrewniony z pozostałymi trzema hienami, niż z resztą kotokształtnych. Jeśli jednak tak, to budowa komory słuchowej niestety nie może być synapomorfią całej rodziny hienowatych.

Sęk w tym, że nie bardzo można znaleźć inną taką cechę. Stwarza to oczywisty problem w kontekście rozpoznawania taksonów kopalnych. W praktyce, szczególnie najwcześniejszych, domniemanych przedstawicieli grupy identyfikuje się po budowie komory słuchowej „zbliżającej się” do stanu obserwowanego u form zaawansowanych. Innymi słowy, cechują się one komorą słuchową, w której przegroda jest wykształcona bardziej poziomo niż u wiwerowatych i mangustowatych, tak jak ma to miejsce u współczesnego protela. Dotychczasowe przesłanki wskazują jednak na to, że typowa przegroda kotokształtnych i przegroda u zaawansowanych hien nie są tożsame. W związku z tym, realne pokrewieństwa przynajmniej najwcześniejszych form kopalnych stają pod znakiem zapytania. Z drugiej strony, o wiele łatwiej połączyć te kopalne gatunki ze współczesnym protelem, a związki tego ostatniego z pozostałymi hienami potwierdzają geny. Skoro więc protel jest niewątpliwie hieną, to być może te kopalne formy również.

5. 1. Ewolucja hienowatych

Hienowate (Hyaenidae) oddzieliły się od linii wiodącej do kladu Herpestidae-Eupleridae prawdopodobnie około 25 mln lat temu, w późnym oligocenie. W ciągu milionów lat swojej

historii zrodziły ponad 70 różnych gatunków. My skupimy się na wybranych, które reprezentują poszczególne klady, jakie wyodrębniały się w trakcie ewolucji hienowatych.

Najstarsze skamieniałości, jakie zwykle się zalicza do tej rodziny należą do *Protictitherium gaillardi*. Są one znajdowane w skałach o wieku ok. 16 – 9,7 mln lat (środkowy i późny miocen). Zwierzęta zaliczane do rodzaju *Protictitherium* są znane głównie z zębów i fragmentów szczęk i żuchw. Najlepiej w tej chwili poznany gatunkiem jest prawdopodobnie *P. crassum* (ryc. 46; niektórzy autorzy uważają, że *P. gaillardi* powinno się uznać za synonim *P. crassum*). Ponad 700 kości tego zwierzęcia zostało niedawno zidentyfikowanych na stanowisku Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, ok. 35 km na południe od centrum Madrytu, Hiszpania). W zbiorze tym znajduje się również niemal kompletny szkielet. *Protictitherium crassum* było zwierzęciem mniej więcej rozmiarów lisa. Posiadało pierwotne uzębienie, podobne do tego, jakie i dzisiaj mają wiwerowate. Sugeruje to podobną, wszystkożerną dietę. Szkielet pozaczaszkowy wykazuje cechy świadczące o naziemnym trybie życia i przystosowaniach do biegania porównywalnych do mniejszych psowatych (np. lisy) i niektórych spośród wiwerowatych i mangustowatych (np. cyweta afrykańska i ichneumonka białoogonowa).

Główną cechą łączącą *Protictitherium* z hienowatymi jest zbliżona do hieniej, budowa komory słuchowej, tj. z „rozdętą” kością ektotympaniczną i bardziej poziomo przebiegającą przegrodą oddzielającą jamę ektotympaniczną od entotympanicznej (podobnie, jak u współczesnego protela). Przyjąwszy ten podstawowy argument, dodatkowych przesłanek dostarcza szczegółowa budowa zębów (wykształcenie poszczególnych guzków i powierzchni). Biorąc pod uwagę wszystkie gatunki zaliczane do *Protictitherium*, rodzaj ten tworzy najprawdopodobniej polifiletyczny zbiór taksonów, które wykazują zbliżony „poziom ewolucyjny” (*grade*, ang.), ale reprezentują w rzeczywistości kilka odrębnych linii ewolucyjnych.

W ten sam wzór stosunkowo małego, „lisiego” wszystkożercy wpisuje się też rodzaj *Plioviverrops*, znany z utworów o podobnym wieku. W obrębie tego rodzaju da się zaobserwować trend w kierunku owadożerności, który uwidacznia się w wykształceniu uzębienia. Z powodu pierwotnej anatomii *Plioviverrops* połączonej z owadożernością, niektórzy badacze dopatrują się początków współczesnego protela grzywiastego (*Proteles cristatus*) gdzieś w obrębie tej linii ewolucyjnej. Protel ma silnie zredukowane całe uzębienie policzkowe – włącznie z łamaczami. Jest to związane ze skrajną specjalizacją tej małej



Ryc. 47. *Ictitherium* sp. (Hyaenidae, Feliformia). Ten rodzaj hien, w przeciwieństwie do pierwotniejszych kuzynów, osiągał już rozmiary porównywalne ze współczesnymi szakalami i być może prowadził analogiczny do nich tryb życia. [Zdj.](#) Jonathan Chen ([CC BY-SA 4.0](#)).

hieny, polegającej na żywieniu się właściwie wyłącznie termitami. Rzeczywiście, badania genetyczne sugerują, że linia ewolucyjna protela oddzieliła się od pozostałych współczesnych hien pomiędzy 13 a 10 mln lat temu. Najmłodszym (poza protelem) kopalnym przedstawicielem tej gałęzi byłby jednak *Plioviverrops orbignyi*, znany z późnego miocenu (ok. 11 – 5,3 mln lat temu). Najstarsze skamieniałości rodzaju *Proteles* mają z kolei nie więcej niż ok. 2 mln lat. Oznaczałoby to (licząc sobie przynajmniej 3 mln lat) dziurę w zapisie kopalnym gałęzi ewolucyjnej protela.

Rodzaje *Protictitherium* i *Plioviverrops* są znane z Europy i zachodniej części Azji. Kolejnym taksonem o którym warto krótko wspomnieć był chiński *Tungurictis*. Był to kolejny mały rodzaj znany właściwie tylko z zębów i fragmentów żuchw i szczęk. Zdradzają one dietę nieznacznie przesuniętą w stronę „hiper-mięsożerności” (*hypercarnivory*, ang.), czyli większego udziału mięsa kręgowców. Znaleziono też jednak fragmentarycznie zachowaną czaszkę, która ujawniła, że zwierzę miało już budowę komory słuchowej taką, jak zaawansowane hieny współczesne. Wszystkie kolejne taksony cechowały się już taką budową. Wymienić tu należy również rodzaj *Ictitherium*. Najlepiej poznanym gatunkiem tego rodzaju jest *I. viverrinum* (ok. 8,7 – 7 mln lat temu). Zwierzęta te różniły się od wyżej opisanych przede wszystkim rozmiarami. W przeciwieństwie do mniejszych kuzynów, którzy wciąż mogli przypominać mangustowate lub wiwerowate, *Ictitherium* miało już rozmiary i proporcje ciała zbliżone do współczesnych szakali i być może prowadziło podobny do nich tryb życia. Zwierzęta wciąż posiadały raczej wszystkożerną dietę, ale niektóre ich przystosowania zdradzają rosnący



Ryc. 48. *Dinocrocuta gigantea* (Percrocutidae, Feliformia). To olbrzymie (1,3 m w kłębie, 300 kg wagi), hieno-podobne zwierzę należało do kladu, który być może był siostrzany względem prawdziwych hienowatych i niezależnie wykształcił konwergentne adaptacje do padlinożerności (w tym do łamania kości). [Zdj.](#) Dzięki uprzejmości ©Mauricio Antón.

udział mięsa, a także pojawienie się początkowych przystosowań do jedzenia kości. Objawiało się to wzmocnieniem szklawa ich zębów przedtrzonowych, które były już stosunkowo duże. Zęby te zaczęły też już przybierać bardziej regularny, a nie tak jak wcześniej, wąski, podłużny kształt. Do zaawansowanych form było im jednak jeszcze daleko. Czaszka była zbudowana bardziej masywnie, a zatoki czołowe zaczęły rozrastać się do tyłu. Te puste przestrzenie odpowiadały za wysklepienie powierzchni mózgowiczaszki, która tworzyła w ten sposób większe pola przyczepu dla mięśni żuchwy, a zaraz nabierała większej wytrzymałości mechanicznej.

Dalsza ewolucja hienowatych (pomiędzy ok. 9 – 3,4 mln lat temu) przebiegała w kierunku stopniowego powiększania rozmiarów ciała, zwiększania szkieletowych adaptacji do biegania i większej „hiper-mięsożerności”, w tym również zdolności do łamania kości. Do tego „poziomu ewolucyjnego” można zaliczyć takie rodzaje, jak *Thalassictis*, *Hyaenotherium*, czy *Hyaenictitherium* (monofiletyczność ich wszystkich jest dość niepewna). Najpóźniejszym (5,3 – 3,4 mln lat temu, pliocen) przedstawicielem tej grupy taksonów było *Hyaenictitherium namaquensis*, osiągające już rozmiary współczesnej hieny brunatnej. Były to drapieżniki, które swoimi adaptacjami upodabniały się do „hiper-mięsożernych” psowatych, takich jak współczesne wilki i likaony. Na czas ich rozwoju przypada również okres największego

zróżnicowania wśród hienowatych (ok. 9 – 5,3 mln lat temu). Razem z nimi, w Azji i Afryce współwystępowały też pierwotniejsze rodzaje, tak że hienowate zajmowały większość tych nisz ekologicznych, które obecnie przypadają psowatym.



Ryc. 49. *Dinocrocuta gigantea* (Percrocutidae, Feliformia). Rekonstrukcja artystyczna wyglądu zwierzęcia. [Ryc.](#) Dzięki uprzejmości ©Mauricio Antón.

5. 1. 1. Percrocutidae.

Należy krótko wspomnieć o pewnej szczególnej grupie taksonów, które swoimi adaptacjami bardzo przypominały zaawansowane hienowate z podrodziny Hyaeninae, o których jeszcze sobie opowiemy. Sęk w tym, że są one wyraźnie starsze niż najstarsze znane Hyaeninae. Wydają się też różnić od prawdziwych hienowatych budową podstawy czaszki (w tym komory słuchowej), a także odmienną morfologią mlecznych dolnych łamaczy. W związku z tymi zastrzeżeniami, wielu badaczy traktuje te zwierzęta, jako grupę siostrzaną względem prawdziwych hienowatych i włącza do samodzielnej, wyłącznie kopalnej rodziny Percrocutidae. Grupa pojawiła się już we wczesnym miocenie (ok. 23 mln lat temu) i w środkowym miocenie cechowała się już bardzo zaawansowanym uzębieniem. Rodzina zawiera dwa pewne rodzaje – *Percrocuta* i *Dinocrocuta* (ryc. 48). Zwierzęta były dość szeroko rozpowszechnione w całej Eurazji, a także w Afryce, jednak ich skamieniałości są dużo rzadsze niż hienowatych i w większości mocno fragmentaryczne. Jedynie chińskie znaleziska *Dinocrocuta gigantea* (ryc. 48) obejmują dobrze zachowane czaszki, które pozwalają na dokładniejsze badania tych zwierząt. *Dinocrocuta gigantea* była niewątpliwie potężnym zwierzęciem. Największe osobniki



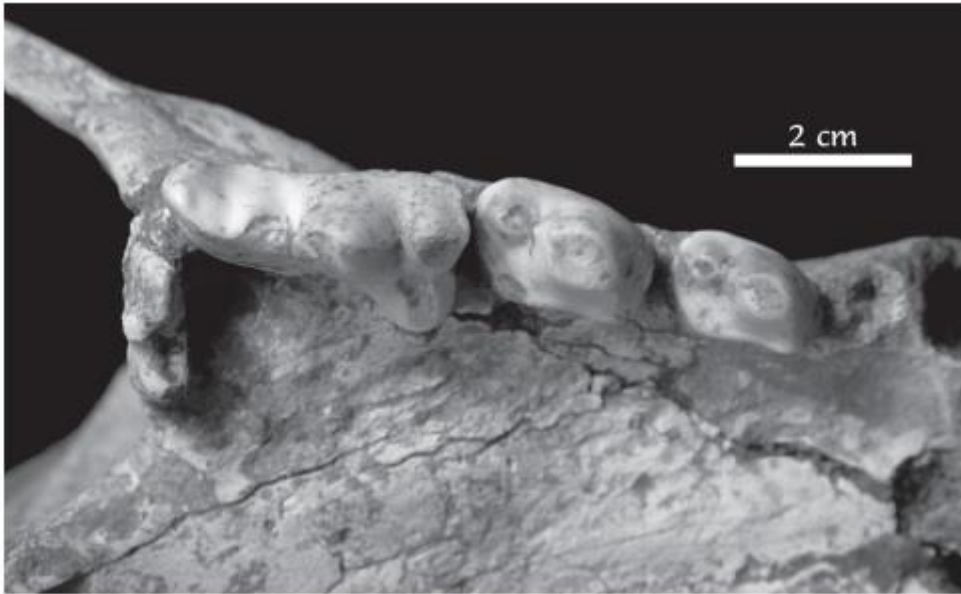
Ryc. 50. *Chasmaporthetes lunensis* (Hyaenidae, Feliformia). Czaszka zwierzęcia widziana z boku. [Zdj.](#) Antón i wsp., 2006 (© Consejo Superior de Investigaciones Científicas), ([CC BY 4.0](#)). Zmieniono.

mogły osiągać 1,0-1,3 m w kłębie i ważyć około 300 kg, ustępując jedynie największym spośród kotowatych i niedźwiedziowatych, jakie pojawiły się na Ziemi. Grupa znika ostatecznie z zapisu kopalnego dopiero w pliocenie, ok. 3,6 mln lat temu.

5. 1. 2. Hieny aktywnie polujące

Bardziej zaawansowane ewolucyjnie hienowate można podzielić na dwa kłady. Jeden z nich obejmował formy, które jeszcze bardziej rozwinęły adaptacje do sprawnego biegania, a w rozwoju czaszki i uzębienia postawiły na konsumpcję mięsa samodzielnie upolowanej zdobyczy. Zwierzęta te są reprezentowane m.in. przez takie gatunki, jak *Lycaena chaereticis* (ok. 10 – 4,9 mln lat temu) i *Chasmaporthetes lunensis* (ok. 8 – 2 mln lat temu, ryc. 50 – 52). Adaptacje do sprawnego biegania obejmowały dalsze wydłużenie się kończyn – zwłaszcza śródstopia i śródreżca. Zatoki czołowe *Chasmaporthetes lunensis* były już silnie rozrośnięte do tyłu, obejmując dookoła niemal całą puszkę mózgową, a cała mózgowca stała się wyraźnie wysklepiona. Razem z masywną żuchwą, tworzyło to mechanizm do generowania dużego nacisku szczęk. Zęby trzonowe położone za łamaczami uległy znaczącej redukcji. Łamacze z kolei były duże, długie, wysokie i tnące (ryc. 51). Zęby te były ułożone w jednej linii z zębami przedtrzonowymi. W porównaniu ze współczesnymi gatunkami (z wyłączeniem protela), zęby przedtrzonowe *C. lunensis* były stosunkowo wąskie (ryc. 51).

Wszystkie te cechy wskazują na sprawnego myśliwego, samodzielnie zabijającego swoje ofiary. Gdybyśmy chcieli porównać *Chasmaporthetes lunensis* do jakiegoś współczesnego zwierzęcia, najbliższym odpowiednikiem byłby pewnie likaon (*Lycaon pictus*, Canidae, Caniformia).



Ryc. 51. *Chasmaporthetes lunensis* (Hyaenidae, Feliformia). Część szczękowa prawej strony czaszki widziana od spodu. Widoczne zęby od lewej: pierwszy ząb trzonowy, czwarty przedtrzonowy (łamacz), trzeci przedtrzonowy i drugi przedtrzonowy.

[Zdj.](#) Antón i wsp., 2006 (© Consejo Superior de Investigaciones Científicas), [CC BY 4.0](#).

Istniały też jednak ważne różnice. W porównaniu z likaonem, zęby przedtrzonowe *C. lunensis* (ryc. 51) były jednak duże i masywne, a stępione wierzchołki świadczą o tym, że zwierzęta stosunkowo często musiały gryźć jakieś twarde obiekty – najpewniej kości. Mimo wszystko, hiena ta miała więc zachowane adaptacje do żywienia się kośćmi. Skąd w ogóle takie przystosowania wśród hienowatych? Szczególnie kości długie kręgowców skrywają w sobie bardzo pożywny szpik kostny, a adaptacje hien pomagają im się do niego dostać. Co więcej, zamknięty w kościach szpik potrafi pozostawać świeży na długo po tym, jak tkanki miękkie osiągnęły już zaawansowany stan rozkładu. Możliwość łamania kości jest zatem oczywistą zaletą, kiedy na swojej drodze natrafia się na resztki po uczcie innych drapieżników – zdolność do łamania kości jest więc częstą adaptacją u padlinożerców.

Wszystko jednak wskazuje na to, że *Chasmaporthetes lunensis* i inne blisko z nim spokrewnione formy były aktywnymi drapieżnikami, a swoje przedtrzonowce wykorzystywały głównie do pełniejszego wykorzystania własnej zdobyczy. Nie wiemy do końca po co. Nie wiemy też, czy zwierzęta te żyły samotnie, czy też może w grupach. Silna konkurencja między wieloma osobnikami przy posiłku mogłaby tłumaczyć presję doboru naturalnego w kierunku wykorzystania każdej możliwej części zdobyczy. W przypadku samotnego myśliwego, korzyści płynące z takich przystosowań nie są już tak przekonujące. Przynajmniej do puki ktoś nie wykradnie zdobyczy, całe mięso przypada przecież na jednego drapieżnika. Do pewnego

stopnia, *C. lunensis* dostał swoje przedtrzonowce w spadku po przodkach – ich stopniowy rozrost i wzmacnianie można zaobserwować już u pierwotniejszych ewolucyjnie hienowatych. Swoją drogą, współczesne likaony do pewnego stopnia też są zdolne do łamania kości – jako psowate, mają zachowane w swoim uzębieniu całkiem solidne trzonowce (które uległy redukcji u hienowatych). Mimo to, zazwyczaj konsumują jedynie części miękkie swoich ofiar.

Chasmaporthetes jest też jedyną hieną, która przewędrowała poprzez Beringię do Ameryki Północnej i rozprzestrzeniła się na obszarach Teksasu, Florydy i Meksyku. Amerykańskie skamieniałości zalicza się do gatunku *C. ossifragus* (ok. 4,7 – 1,4 mln lat temu). W porównaniu z innymi amerykańskimi drapieżnikami, szczątki tej hieny nie są jednak zbyt częste. Ostatnio w Jukonie (Kanada) odkryto zęby (ok. 1,2 mln lat temu), które również mogły należeć do tego gatunku, co sugeruje dużo większy zasięg występowania, niż do tej pory zakładano.

5. 1. 3. Hieny padlinożerne (Hyaeninae)

Grupą siostrzaną dla kladu *Chasmaporthetes* stanowią hieny, które kontynuowały trend swoich przodków w kierunku zwiększania rozmiarów i przede wszystkim adaptacji do łamania kości – podrodzina Hyaeninae. Adaptacje te objawiają się (ryc. 53) w dalszym rozroście drugiego i trzeciego zęba przedtrzonowego górnej szczęki i odpowiednio czwartego i trzeciego w żuchwie (górny pierwszy przedtrzonowiec został z kolei silnie zredukowany, a dolny zanikł całkowicie). Prócz wzrostu relatywnych rozmiarów, przedtrzonowce hien uległy też wyraźnemu poszerzeniu u podstawy, tak że mają niemal piramidalny kształt. Są to oczywiście zmiany nastawione na maksymalne zwiększenie mechanicznej wytrzymałości tych zębów, wykorzystywanych przez zwierzęta do kruczenia kości. Nie stało się to też nagle. Trend ten był przecież obecny od dawna. O ile jednak pierwotniejsze hieny balansowały pomiędzy rolą



Ryc. 52. *Chasmaporthetes lunensis* (Hyaenidae, Feliformia). Rekonstrukcja czaszki (wyżej) i wyglądu zwierzęcia (niżej). [Ryc.](#) Mauricio Antón w Antón i wsp., 2006 (© Consejo Superior de Investigaciones Científicas), [\(CC BY 4.0\)](#). Zmieniono.



Ryc. 53. Część szczękowa czaszki zaawansowanej hieny (Hyaeninae, Hyainidae, Feliformia) widziana od spodu, na przykładzie współczesnej hieny cętkowanej (*Crocuta crocuta*). Warto zwrócić uwagę na bardzo masywny i duży trzeci przetrzonowiec o niemal kwadratowej podstawie, a także na długie, ostre łamacze, które są ustawione pod kątem do pozostałych zębów. W łamaniu kości uczestniczą też trzecie siekacze, które są wyraźnie powiększone względem pierwszych dwóch. [Zdj.](#) Phil Myers, Animals Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)).

myśliwego, a padlinożercy, wśród Hyaeninae ewolucja zaczęła wyraźnie preferować ten ostatni wariant zdobywania pokarmu. W związku z priorytetową rolą przedtrzonowców, łamacze są proporcjonalnie mniejsze. Zachowują one jednak swoje tnące właściwości. U najbardziej zaawansowanych form są ustawione pod kątem do głównej linii zębów – jak się uważa, po to, żeby nie uczestniczyły w kruszeniu kości i ich krawędzie pozostawały ostre. W pewnym stopniu również kły hien biorą udział w kruszeniu kości. W tym celu również trzecie górne siekacze przybrały formę podobną do kłów i znacznie urosły.

Czaszki uległy dalszemu wysklepieniu. Widziane z boku mają wyraźnie wypukły profil, a zatoki czołowe są ekstremalnie rozrośnięte na boki i do tyłu, ciągnąc się przez większą część mózgowcaszki. Hyaeninae są niewątpliwie „kursorialnymi” zwierzętami, tj. dobrze przystosowanymi do biegania. Pod tym względem ustępują jednak wyraźnie zarówno psowatym, jaki i swoim kopalnym kuzynom z kladu *Chasmaporthetes*. Przyczynia się do tego



Ryc. 54. *Pachycrocuta brevirostris* (Hyaeninae, Hyaenidae, Feliformia) jest największą znaną nauce prawdziwą hieną. [Ryc.](#) Dzięki uprzejmości ©Mauricio Antón.

wyraźna dysproporcja między długością kończyn na korzyść przednich. Uważa się, że rozbudowa przednich kończyn była adaptacją do przenoszenia dużych fragmentów padliny, tak, żeby nie ciągnąć ich po ziemi. W parze z tym idzie stosunkowo długa i dobrze umięśniona szyja. „Kursorialne” adaptacje hien pozwalają im na bycie wytrwałymi wędrowcami, sprawnie i szybko przemierzającymi znaczne dystanse w poszukiwaniu padliny. Adaptacje te mają też jednak swoje wady. Podobnie jak psowate, hieny w znacznym stopniu utraciły zdolności manipulacyjne swoich kończyn przednich, tak że nie nadają się one do chwytania zdobyczy i zwierzęta polegają całkowicie na swoich szczękach. Pomimo tego, że większość hien to przede wszystkim padlinożercy, zwierzęta te jednak polują i zdobywają w ten sposób część swojego pożywienia (nie było chyba w historii jeszcze takiej hieny, która wyżyłaby z samej tylko padliny). Ponieważ poświęciły one swoje uzębienie dla zdolności łamania kości, ich ofiarą padają przede wszystkim zwierzęta mniejsze od nich samych, które mogą zabić samą tylko siłą szczęk. W przypadku większych ofiar opłaca się praca zespołowa (do tego zagadnienia wrócimy jeszcze przy okazji gatunków współczesnych). Znowu podobnie jak psowate, hieny zabijają duże zwierzęta gryząc i szarpiąc, zadając w ten sposób krwawiące rany szarpane. Krwawienie i przeciągająca się ucieczka doprowadzają w końcu ofiarę do wycieńczenia i śmierci.

Najpierwotniejszą Hyaeninae była przypuszczalnie chińska *Palinhyena reperta* (ok. 8 – 7 mln lat temu). Dalsza ewolucja tej grupy zrodziła jednak kilka kopalnych rodzajów, rozpowszechnionych po Eurazji i Afryce. W tym gronie znajduje się też największa hiena, jaka kiedykolwiek została odkryta – *Pachycrocuta brevirostris* (ok. 6 – 0,4 mln lat temu, ryc. 54).

Zwierzę to osiągało 90 – 100 cm w kłębie i przeciętnie mogło ważyć ok. 110 kg. Są to rozmiary i waga porównywalne ze współczesnymi lwicami. Hiena ta występowała w całej Eurazji, gdzie pełniła zapewne rolę szczytowego padlinożercy. Jej rozmiary pozwalały jej przeganiać mniejsze drapieżniki od ich zdobyczy.

Zapis kopalny współczesnych rodzajów sięga około 4,11 mln lat (*Parahyaena howelli*, Tanzania i Kenia, Afryka) i jest związany głównie z Afryką. Tym niemniej, kopalny rodzaj *Adcrocuta* uważa się najczęściej za siostrzany względem rodzaju *Crocota* (do którego należy współczesna hiena cętkowana). Skamieniałości *Adcrocuta* znane są z osadów o wieku ok. 9,2 – 4,9 mln lat. Rodzaj został rozpoznany zarówno w Europie, jak i Azji. Sugeruje to znacznie starsze i być może euroazjatyckie początki linii ewolucyjnych prowadzących do współczesnych form. W większości przypadków, dane genetyczne wspierają taką interpretację, sugerując, że oddzielenie się gałęzi ewolucyjnej rodzaju *Crocota* od tej prowadzącej do kladu *Hyaena-Parahyaena* nastąpiło około 11,2 mln lat temu. Trzeba jednak zauważyć, że jedno z najnowszych badań, opartych na całościowym genomie (Westbury i wsp., w druku, dostęp online 2021) wskazały młodszy wiek tego wydarzenia, przypadający na ok. 6 mln lat temu.

Nawet jeśli rodzaje *Parahyaena* i *Hyaena* wyodrębniły się jeszcze w Eurazji, to ich dalsza ewolucja była dość mocno związana z Afryką. Współcześnie, hiena brunatna (*Parahyaena brunnea*) występuje tylko w najbardziej południowej części Afryki. Hiena pręgowana (*Hyaena hyaena*) ma wyraźnie większy zasięg. Występuje niemal w całej północnej Afryce (łącznie z Saharą), w Afryce wschodniej aż po równik, a także na Bliskim Wschodzie i dalej aż do Indii włącznie. Dane genetyczne wskazują jednak, że hiena pręgowana rozprzestrzeniła się poza Afrykę nie wcześniej, niż ok. 100 tys. lat temu. Fragmentaryczne skamieniałości z Europejskiej części basenu Morza Śródziemnego bywają przypisywane bądź jednemu, bądź drugiemu rodzajowi, ale ich status taksonomiczny jest bardzo niepewny. Część badaczy synonimizuje obydwa rodzaje jako *Hyaena*.

Hiena cętkowana (*Crocota crocuta*) występuje obecnie wyłącznie w subsaharyjskiej części Afryki, z wyłączeniem tropikalnych lasów równikowych. W przeszłości geologicznej rodzaj *Crocota* był jednak o wiele szerzej rozpowszechniony. Najstarszym znanym przedstawicielem rodzaju jest afrykańska *Crocota dietrichi* (ok. 3,83 – 3,63 mln lat temu). Z kolei najstarsze skamieniałości spoza Europy należą do chińskiej *Crocota honanensis* (ok. 2 mln lat temu). Do rozdzielenia się afrykańskiej i euroazjatyckiej gałęzi ewolucyjnej doszło prawdopodobnie



Ryc. 55. Fragment żuchwy hieny jaskiniowej (*Crocuteoictops sp. 1*, Hyaeninae, Hyaenidae, Feliformia) na wystawie w PAN Muzeum Ziemi w Warszawie. Zdj. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/)).

gdzieś pomiędzy 3,5 i 2,5 mln lat temu. Historia rozprzestrzeniania się rodzaju *Crocuteoictops* jest wciąż pełna znaków zapytania. Niektóre analizy sugerują trzy kolejne fale migracji z Afryki do Eurazji, inne z kolei wskazują raczej na jednorazowe rozdzielenie się obydwu gałęzi ewolucyjnych z późniejszymi epizodami hybrydyzacji.

Jeszcze inni badacze proponują, że wciąż istniejący gatunek, *Crocuteoictops crocuta*, miał nie afrykańskie, a euroazjatyckie korzenie. Jego pierwotna populacja miała początkowo zasiedlać całą Eurazję, ale potem podzieliła się na izolowane populacje potomne, dające początek regionalnym formom. W tym ujęciu, współczesne hieny cętkowane są przybyszami w Afryce i miały się tam pojawić nie wcześniej, niż ok. 1 mln lat temu. Zgadza się to z zapisem kopalnym – najstarsze skamieniałości, które są anatomicznie zgodne ze współczesną hieną cętkowaną (*Crocuteoictops crocuta crocuta*) pochodzą sprzed około 1,5 - 1,2 mln lat i zostały znalezione w północnym Izraelu (gdzie współcześnie nie występują). Z kolei najstarsze afrykańskie skamieniałości pochodzą z Kenii i mają około 990 tys. lat.

Jak by nie było, euroazjatycka ekspansja doprowadziła do wyodrębnienia się najlepiej chyba znanych hien kopalnych, tj. hien jaskiniowych – *Crocuteoictops sp. 1* w Europie i zachodniej Azji oraz *Crocuteoictops ultima* w Azji Wschodniej. Najstarsze skamieniałości azjatyckiej hieny jaskiniowej liczą sobie ok. 400 – 230 tys. lat. Najwcześniejsze szczątki formy europejskiej nie są starsze niż ok. 300 tys. lat. Różnią się one anatomicznie między sobą, ale w głównej mierze od formy afrykańskiej. Hieny jaskiniowe były przede wszystkim większe i masywniej zbudowane. Szacuje się, że europejskie osobniki mogły regularnie przekraczać 100 kg wagi. Cechy uzębienia i szkieletu pozaczaszkowego sugerują słabsze przystosowania do biegania niż u współczesnej hieny cętkowanej, a także dalej posunięte przystosowania do łamania kości. Mimo to, wydaje

się że pełniły one rolę szczytowych drapieżników, polując (przypuszczalnie zespołowo) na największe ssaki kopytne ówczesnej Eurazji. Ich ofiarą padały m.in. konie i bizona stepowe (inaczej prażubry – *Bison priscus*).

Z drugiej strony, różnice między hienami jaskiniowymi, a współczesną hieną cętkowaną nie były na tyle duże, żeby badacze mieli pewność, co do ich odrębności gatunkowej. Badania genetyczne również dają bardzo niejasny obraz. Stąd najczęściej wszystkie trzy formy traktuje się jako podgatunki *Crocota crocuta*. Europejska populacja tych zwierząt zaczęła spadać około 20 tys. lat temu, w okolicach maksimum ostatniego zlodowacenia. Ich domniemywaną niszę ekologiczną zaczęły wówczas stopniowo przejmować wilki. Ostatecznie, tak europejskie, jak i azjatyckie hieny jaskiniowe wymarły z końcem plejstocenu, ok. 12 tys. lat temu. Skamieniałości hieny jaskiniowej (*Crocota crocuta spelaea*) można podziwiać w PAN Muzeum Ziemi w Warszawie (ryc. 55).

5. 2. Upadek dynastii

Jak wspominaliśmy już wcześniej, hieny przeżywały szczyt swojego zróżnicowania w późnym miocenie, ok. 9 – 5,3 mln lat temu. W owym czasie, jednocześnie występowały naraz nawet 23 różne gatunki tych drapieżników (rozprzestrzenione po całej Eurazji i w Afryce). Znaczącą część z nich stanowiły bądź stosunkowo małe, wszystkożerne zwierzęta, gustujące w małych kręgowcach i owadach, a także więksi, aktywni myśliwi, w tym wyspecjalizowani „hiper-mięsożercy”, tacy jak *Lycyaena* i *Chasmaporthetes*, potrafiący szybko biegać i śmiertelnie skutecznie zabijać swoje ofiary. Jednak zaraz po tym złotym okresie, zarówno zróżnicowanie, jak i ogólna liczba tego typu hien zaczęła dość gwałtownie spadać. W to miejsce zaczęło przybywać przedstawicieli podrodziny Hyaeninae, najlepiej przystosowanych do kruszenia kości, a zatem też do padlinożerności. Dawnego bogactwa nigdy jednak nie udało się odbudować.

Nie wiemy dokładnie, co napędzało ten upadek. Nie można jednak nie zauważyć, że pokrywa się on z pojawieniem się nowych gości w Starym Świecie. Około 8 mln lat temu w Eurazji pojawiły się pierwsze psowate, które około 5 mln lat temu zaczęły szybko się tam różnicować (lisy, czyli plemię Vulpini). Około 6 mln lat temu tą samą drogą poszedł *Eucyon*, pierwotny przedstawiciel plemienia Canini. W oczywisty sposób, psowate zaczęły zajmować nisze ekologiczne do tej pory okupowane przez hieny. Nie wiemy, czy były to miejsca zwolnione po wcześniej wymarłych poprzednikach, czy raczej zostały przejęte w wyniku konkurencji.



Ryc. 56. Protel grzywiasty (*Proteles cristata*, Hyaenidae, Feliformia) jest małą hieną, skrajnie wyspecjalizowaną w kierunku odżywiania się termitami. Możliwe, że protel jest ostatnim żyjącym reprezentantem pierwotnych „biegających” hien, które przeżywały szczyt zróżnicowania w późnym miocenie (ok. 11 – 5,3 mln lat temu). Zwierzę cechuje się pierwotniejszą niż u pozostałych współczesnych hienowatych budową komory ucha środkowego (bardziej zbliżoną do wiwerowatych i mangustowatych). [Zdj.](#) Dominik Käuferle (CC BY-SA 3.0).

Na niektórych stanowiskach paleontologicznych występują skamieniałości obydwu tych grup jednocześnie, co może sugerować drugą z tych opcji. Być może, na dłuższą metę, hieny nie sprostały wyzwaniu. Spośród „biegających” hien, ostatecznie przetrwał tylko protel, dzięki swojemu skrajnemu przystosowaniu do żywienia się termitami. „Kościożerne” Hyaeninae w dużym stopniu ograniczyły się do roli padlinożerców, schodząc w ten sposób z drogi psowatym. Niektórym wyspecjalizowanym gatunkom „biegaczy” udało się mimo wszystko przetrwać dość długo, np. *Chasmaporthetes*. Rodzaj ten nie tylko współistniał z psowatymi, ale i „wypowiedział im wojnę” na ich własnej ziemi – przedostając się przez Beringię do Ameryki Północnej. Kiedy jednak na początku holocenu, tak w Eurazji, jaki i w Ameryce, otwarte przestrzenie mamuciego stepu ustąpiły lasom, większość hienowatych wyginęła. Bardziej od nich plastyczne psowate dostosowały się do zmian i pozostają głównymi drapieżnikami średnich i wyższych szerokości geograficznych (w bardziej południowych rejonach oddając palmę pierwszeństwa kotowatym).



Ryc. 57. Protel grzywiasty (*Proteles cristata*, Hyaenidae, Feliformia). Czaszka zwierzęcia widziana od spodu. Warto zwrócić uwagę na silnie zredukowane zęby policzkowe protela. Cecha ta ma związek ze skrajną specjalizacją w kierunku żywienia się termitami. [Zdj.](#) Phil Myers, Animals Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)).

5. 3. Hieny współczesne

Przyglądając się współczesnym gatunkom hien łatwo zauważyć odrębność protela grzywiastego (*Proteles cristata* ryc. 56, 57). Jest on najmniejszą współczesną hieną. Obydwie płcie ważą przeciętnie około 10 kg. Gatunek ten jest skrajnie przystosowany do żywienia się termitami, co objawia się w jego zredukowanym uzębieniu (ryc. 57). Zwierzęta te żyją w monogamicznych parach, które wspólnie bronią swoich legowisk i terytorium. Tak samica, jak i samiec biorą udział w odchowaniu potomstwa. Każde zwierzę zdobywa jednak pokarm samodzielnie. Obecnie gatunek występuje w dwóch izolowanych populacjach – w Afryce Wschodniej (na Półwyspie Somalijskim i dalej na południe, aż po rejon na południe od jeziora Wiktorii) i w Afryce Południowej.

Zarówno hiena brunatna (*Parahyaena brunnea*, ryc. 58), jak i hiena pręgowana (*Hyaena hyaena*, ryc. 59) są przede wszystkim padlinożercami. Resztki pozostawione przez inne drapieżniki, bądź odebrane im siłą (kleptopasożytnictwo), stanowią znaczącą część diety tych zwierząt. Oprócz tego, obydwa gatunki polują na małe kręgowce, a także uzupełniają dietę owocami i owadami (przy tym hiena brunatna poluje częściej niż pręgowana). Obydwa gatunki różnią się jednak stopniem zachowań społecznych. Hieny brunatne żyją w niewielkich klanach, składających się zazwyczaj z samicy i jej potomstwa oraz dorosłego samca. Niektóre grupy są większe i obejmują parę, zwykle spokrewnionych ze sobą samic wraz z ich potomstwem,



Ryc. 58. Współczesna hiena brunatna (*Parahyaena brunnea*, Hyaeninae, Hyaenidae, Feliformia). [Zdj.](#) Alison Buttigieg ([CC BY-NC-ND 2.0](#)).

którym towarzyszy jeden lub parę dorosłych samców. Zwierzęta wspólnie bronią terytorium i legowiska ze szczeniętami. Samice opiekują się potomstwem swoich konfraterek z klanu, aczkolwiek pierwszeństwo zawsze mają ich własne młode. Mimo to, na poszukiwanie pożywienia zwierzęta zwykle wyruszają samotnie. Członkowie klanu mogą się jednak spotkać ponownie przy jednej padlinie. Po osiągnięciu dojrzałości, samce zwykle opuszczają klan i zaczynają prowadzić nomadyczny styl życia, dopóki nie znajdą nowej grupy, która będzie skłonna zaakceptować je na stałe. Samice o wiele częściej pozostają w swojej grupie matczynej. Życie społeczne hien pręgowanych (*Hyaena hyaena*, ryc. 59) jest jeszcze niedostatecznie zbadane. Istnieje tu prawdopodobnie znaczne zróżnicowanie, w zależności od obszaru



Ryc. 59. Współczesna hiena pręgowana (*Hyaena hyaena*, Hyaeninae, Hyaenidae, Feliformia). [Zdj.](#) Zweer de Bruin ([CC BY-NC-ND 2.0](#)).



Ryc. 60. Współczesna hiena cętkowana (*Crocota crocuta*, Hyaeninae, Hyaenidae, Feliformia). W przeciwieństwie do swoich dwóch mniejszych siostr, które są przede wszystkim padlinożerne, hiena cętkowana samodzielnie zabija przynajmniej 50% zwierząt, którymi się żywi.

[Zdj.](#) Charles J. Sharp ([CC BY-SA 4.0](#)).

bytowania i zasobności środowiska. Wydaje się jednak, że zazwyczaj zwierzęta te prowadzą samotniczy tryb życia (poza okresem rozrodu). Czasami hieny te łączą się w grupy składające się z paru samców, które wspólnie próbują zmonopolizować dostęp do pojedynczej samicy. Taka grupa wspólnie broni swojego terytorium, ale poza tym każde zwierzę żyje na własną rękę. Samice najprawdopodobniej wychowują młode samodzielnie, bez pomocy partnerów.

Hiena cętkowana (*Crocota crocuta*) wyraźnie różni się od swoich kuzynek. W przeciwieństwie do hien brunatnych i pręgowanych, które są przede wszystkim padlinożercami, hieny cętkowane samodzielnie zabijają przynajmniej 50% zwierząt, którymi się żywią – a w wielu populacjach jest to nawet wyraźnie wyższy odsetek. Gatunek ten tworzy duże stada, zwane klanami. Liczebność klanu może być bardzo różna, w zależności od zamieszkiwanego obszaru i zasobności środowiska. Tym niemniej, największe klany ze wschodniej Afryki mogą liczyć nawet 130 osobników. Żaden inny drapieżnik na ziemi nie tworzy tak dużych stad – nawet wśród psowatych. Klany składają się z kilku, kilkunastu niespokrewnionych ze sobą samic wraz z ich potomstwem i wnuczętami (do kilku pokoleń) oraz kilku, kilkunastu dorosłych samców-imigrantów. W klanie obowiązuje ścisła hierarchia, która objawia się przede wszystkim przy wspólnym biesiadowaniu. Status społeczny decyduje o tym, komu i w jakiej kolejności przypadają najlepsze kąski. Przy „stole” każde zwierzę próbuje zjeść jak najwięcej i jak najszybciej. Każde sprzeniewierzenie się hierarchii jest surowo karane przez współbiesiadników. Tym niemniej, dzięki istnieniu hierarchii, do ostrych sporów nad zdobyczą dochodzi żadko, ponieważ każde zwierzę z góry wie, kiedy przypada jego kolej.



Ryc. 61. Hieny cętkowane (*Crocuta crocuta*, Hyaeninae, Hyaenidae, Feliformia) żyją w dużych, wielorodzinnych i wielopokoleniowych klanach. Klanem rządzi matrona posiadająca największą rodzinę, a zatem największe poparcie społeczne. Młode hieny dziedziczą pozycję w hierarchii po matce, a dorosłe samce, które są imigrantami z innych klanów, zajmują najniższą pozycję w grupie.

[Zdj.](#) Charles (Chuck) Peterson ([CC BY-NC-ND 2.0](#)).

Na czele klanu stoi „najsilniejsza” matrona. Jej „siła” nie bierze się jednak z jej indywidualnych walorów, jak np. rozmiary, czy waleczność, ale wynika z „poparcia społecznego”, jakie jest ona w stanie dla siebie pozyskać. Hieny są bardziej skłonne zawierać koalicje ze swoimi krewnymi, niż z niespokrewnionymi członkami klanu. W praktyce więc, matrona, która ma największą „rodzinę”, rządzi. Jest to do pewnego stopnia samonapędzający się mechanizm. Najwyżej stojące w hierarchii „rodziny”, czy też „koalicje”, mają dostęp do lepszych zasobów pokarmowych, niż te usytuowane niżej. Ma to bezpośredni wpływ na częstość, z jaką samice mogą zachodzić w ciążę, a także zwiększa szanse na odchowanie zdrowego potomstwa. W związku z tym, rządząca koalicja zwykle dalej rośnie kosztem grup podporządkowanych, a hierarchia całego klanu jest dość stabilna. Mniejsze lub większe rozszady się zdarzają. Bywa, że np. jedna z córek zdetronizuje starzejącą się matkę. Bywa też, że podporządkowana do tej pory koalicja przejmie władzę, jeśli pomimo przeciwności losu udało się jej wystarczająco urosnąć. Na ogół jednak, raz ustalona hierarchia trwa latami.

Nowonarodzone hieny cętkowane, niezależnie od swojej płci, dziedziczą status społeczny po matce, tj. zajmują pozycję o jeden poziom niższą od niej. Samice zwykle zostają w swoim matczynym klanie całe swoje życie. Samce jednak dobrowolnie (nikt ich nie wygania) opuszczają klan niedługo po osiągnięciu dojrzałości płciowej, szukając nowej grupy, do której

mogłyby się przyłączyć. Niezależnie od tego, jaką pozycję zajmowały w swoim matczynym klanie, w nowej grupie lądują na samym dnie hierarchii. Między dorosłymi samcami-imigrantami również panuje hierarchia – ten, który przybył do danego klanu najwcześniej, jest w niej najwyżej, ten zaś, który przybył jako ostatni, najniżej. Wszystkie przybyte samce podlegają jednak wszystkim samicom w klanie i ich potomstwu – włącznie z najmniejszymi szczeniakami.

Można by się zastanawiać, dlaczego w ogóle samce opuszczają swój matczyny klan, skoro nikt ich z niego nie wygania, a ostatecznie zawsze lądują na dnie hierarchii w nowej grupie – nawet synowie dominującej matrony. Wiąże się z tym jednak pewien plus. Samice zdecydowanie preferują imigrantów, jako partnerów seksualnych. Co więcej, rzadko wybierają ponownie tego samego samca, z którym już raz kiedyś kopulowały. Jeśli samce chcą mieć szansę na spłodzenie własnego potomstwa, nie mają wyboru – muszą szukać szczęścia poza swoim rodzimym klanem. Zdarza się też, że emigrują więcej niż jeden raz – nie wiadomo jednak, jak częste są takie przypadki.

Członkowie danego klanu dzielą ze sobą wspólne terytorium i komunalne leże, gdzie odchowywane są szczenięta. Wszystkie zwierzęta znają się nawzajem i najwyraźniej potrafią zapamiętać, kto, jaką pozycję zajmuje w hierarchii. Klan wspólnymi siłami broni terytorium i zdobyczy przed obcymi hienami lub innymi drapieżnikami (np. lwami). Poza tymi specjalnymi zadaniami, zwierzęta poruszają się jednak w mniejszych grupach, rekrutujących się z członków ich „koalicji” lub wręcz wędrują samotnie i tak też najczęściej polują. Hiena cętkowana potrafi samodzielnie zabić tak duże zwierzęta, jak antylopy gnu – trzy, cztery razy cięższe, niż ona sama. Na naprawdę grubą zwierzynę, jak zebry i bawoły, hieny polują jednak grupowo.

Hiena cętkowana jest najbardziej „kursorialna” ze wszystkich Hyaeninae. Podobnie, jak „hiper-mięsożerne” psowate (np. likaony), hieny są maratończykami – potrafią biec bez ustanku na długich dystansach i w ten właśnie sposób polują. Gonią wybraną ofiarę tak długo, że nie ma ona już siły dalej uciekać. Taka wycieńczona ofiara jest w końcu doganiana i rozszarpywana – podobnie jak psowate, hieny nie mają bowiem do dyspozycji „narzędzi”, by zadać ofierze pojedynczy, zabójczy cios, tak jak robią to koty. Statystycznie, hieny są jednak skuteczniejszymi myśliwymi niż np. lwy. Co również ciekawe, to lwy częściej wykradają zdobycz hienom, niż one lwom. Łatka „tchórzliwego złodzieja i ścierwojada” zupełnie nie pasuje do hieny cętkowanej.

Z gatunkiem tym wiąże się jeszcze jedna osobliwość. Otóż samice posiadają bardzo wydłużoną, rozbudowaną łechtaczkę, która do złudzenia przypomina członek samców i tak jak tenże, może ulegać wzwodowi. Co więcej, organ ten stanowi wspólne ujście układu moczowego i płciowego, czyniąc z samic hien cętkowanych jedyne ssaki pozbawione zewnętrznego otworu waginalnego. Jednocześnie, wargi zewnętrzne są powiększone i zrosnięte tak, że przypominają samczą mosznę i zajmują podobną do niej pozycję. Nikt nie wie, dlaczego te organy płciowe uległy takiej modyfikacji, zwłaszcza że są dla samic bardzo kosztowne. Tzw. „pseudo-penis” jest stosunkowo mało elastyczny, co sprawia ogromne trudności w czasie porodu. Zdarza się, że albo matki giną w czasie tego procesu, albo szczenięta duszą się, zanim zdążą przyjść na świat. Mimo to, dobór naturalny musiał wywierać presję faworyzującą takie rozwiązanie. Przypuszczalną zaletą jest być może to, że taka budowa organów płciowych pozwala samicom w stu procentach kontrolować, z którymi samcami chcą kopulować. Te ostatnie nie są w stanie tego zrobić „na siłę”, bez współpracy ze strony samicy. O ile może to być jakiś profit, to hipoteza ta nie wyjaśnia, dlaczego organy płciowe samic tak wiernie naśladują swoim wyglądem te męskie. Zagadka pozostaje więc nierozwiązana.

6. Mangustowate (Herpestidae)

Mangustowate (Herpestidae) stanowią grupę siostrzaną wobec malgaskich falanrukowatych (Eupleridae), z którymi tworzą razem kład siostrzany w stosunku do hienowatych (Hyaenidae). Tak, jak te ostatnie, mangustowate posiadają gruczoł odbytowy – którego ujście rzeczywiście znajduje się w odbycie. Odróżnia to mangustowate i hienowate od wiwerowatych (Viverridae), które posiadają gruczoł krokowy – położony pomiędzy odbytem, a genitaliami.

Komora ucha środkowego (*bulla tympanica*, ang.) mangustowatych ma formę typową dla kotokształtnych (ryc. 62). Miejsce występowania przegrody między jamami ektotympaniczną i entotympaniczną zaznacza się dość dobrze również w zewnętrznej morfologii komory. W porównaniu z wiwerowatymi, przegroda u mangustowatych ma zwykle przebieg bardziej prostopadły w stosunku do podłużnej osi czaszki. Podczas gdy u wiwerowatych część entotympaniczna komory słuchowej często wyraźnie dominuje nad ektotympaniczną, to u mangustowatych obydwie te kości są zwykle wykształcone bardziej równomiernie. Mimo wszystko, część entotympaniczna jest zwykle większa od ektotympanicznej i w obrębie



Ryc. 62. Surykatka (*Suricata suricatta*, Mungotinae, Herpestidae, Feliformia). Czaszka widziana od spodu. Mangustowate mają komorę ucha środkowego wykształconą typowo dla kotokształtnych. W porównaniu z wiwerowatymi, przegroda między wewnętrznymi jamami komory ma często bardziej prostopadły przebieg (w stosunku do osi podłużnej czaszki), a jamy są wykształcone bardziej równomiernie (entotympaniczna nie dominuje tak wyraźnie nad ektotympaniczną). [Zdj.](#) Phil Myers, Animals Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)).

rodziny występuje względnie duży zakres zmienności. Przedstawiciele rodziny łączą też charakter i układ otworów w podstawie mózgowcaszki. Większość mangustowatych występuje w Afryce, a mniejsza grupa taksonów zamieszkuje również Azję. Pojedyncze gatunki występują też w południowej i południowo-wschodniej Europie, ale jest to wynik introdukcji dokonanej przez człowieka i zwierzęta te mają tam obecnie charakter taksonów inwazyjnych.

Rodzina mangustowatych łączy w sobie stosunkowo niewielkie zwierzęta o wydłużonym ciałach i stosunkowo krótkich kończynach, które prowadzą głównie naziemny tryb życia (niektóre gatunki potrafią wspinać się na drzewa poszukując pokarmu). Konwergentnie, mangustowate są dość podobne pod tym względem do łasicowatych (Mustelidae, Caniformia). Od wiwerowatych (Viverridae) można je odróżnić po małych, zaokrąglonych małżowinach usznych, umieszczonych raczej po bokach głowy. Pazury mangustowatych zatraciły zdolność do chowania się i u większości gatunków są wykorzystywane do kopania. Zwierzęta kopią zarówno w poszukiwaniu jedzenia, jak i drążąc tunele mieszkalne (wiele gatunków woli jednak wykorzystywać już gotowe konstrukcje, wykopane przez innych). W rodzinie występuje (bardzo rzadka poza tym u ssaków) mutacja, która uodparnia zwierzęta na działanie jadu węży. Mangustowate można traktować jako zwierzęta wszystkożerne, ale skoncentrowane raczej na



Ryc. 63. Galerelka smukła (*Galerella sanguinea*, Herpestinae, Herpestidae, Feliformia). Zaliczane do rodzaju *Galerella*, skamieniałości z Czadu (ok. 7 mln lat temu) należą do najstarszych znanych przedstawicieli koronnych mangustowatych. [Zdj.](#) Karelj (Wikimedia Commons), ([CC BY-SA 3.0](#)).

zdobywaniu pokarmu pochodzenia zwierzęcego. Polują na owady, gady (w tym węże) i drobne ssaki.

Niestety, mangustowate posiadają dość ubogi i fragmentaryczny zapis kopalny. Najstarsze skamieniałości przypisywane rodzinie należą do rodzaju *Leptoplesictis*, z wczesnego miocenu Europy (ok. 18 mln lat temu). Początki rodziny były jednak najprawdopodobniej afrykańskie i stamtąd pochodzi najwięcej skamieniałości. Najstarsze skamieniałości reprezentujące współczesne formy (ok. 7 mln lat temu, późny miocen), należą do rodzaju *Galerella* (ryc. 63) i zostały znalezione w Czadzie (Afryka). Kolejne zostały zaliczone do rodzajów *Atilax*, *Ichneumonia* i *Herpestes* (Kenia, ok. 6 – 5,7 mln lat temu). Inne afrykańskie rodzaje mają fragmentaryczny zapis kopalny pochodzący głównie z plejstocenu. Najstarsze skamieniałości z Azji (Pakistan) mają około 9 – 7 mln lat i zostały zaliczone do rodzaju „*Herpestes*”. Dane genetyczne sugerują jednak, że rodzaj ten jest parafiletyczny, a więc do oznaczenia azjatyckich skamieniałości należy podchodzić z ostrożnością.

W związku z ubogim zapisem kopalnym, odcyfrowując ewolucję mangustowatych jesteśmy zdani głównie na badania molekularne. Zgodnie z nimi, grupa koronna musiała się wyodrębnić około 22 mln lat temu (wczesny miocen). Pozostaje to w zgodzie z analogicznymi badaniami dla hienowatych, które wyodrębniły się najprawdopodobniej ok. 25 mln lat temu. Dość szybko



Ryc. 64. Uproszczone drzewo pokrewieństw ewolucyjnych koronnych mangustowatych (Herpestidae).
Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie. Na podstawie Patou i wsp., 2009.

(ok. 18-19 mln lat temu) zwierzęta podzieliły się ewolucyjnie na dwie grupy (ryc. 64). Jedną z nich, podrodzina Mungotinae, obejmuje wszystkie współczesne rodzaje cechujące się społecznym trybem życia. Najlepiej rozpoznawalnym przedstawicielem tego kladu jest chyba surykatka (*Suricata suricatta*, ryc. 62, 65). Społeczność w tym wypadku oznacza obecność podziału pracy pomiędzy członkami kolonii (np. część osobników zbiera pokarm, a część w tym czasie wypatruje drapieżników), jak również wspólną opiekę nad potomstwem rozmnażającej się, dominującej pary. Zależnie od gatunku, jak i liczebności stada, może występować więcej niż jedna taka para, niemniej pozostali członkowie stada nie mogą się swobodnie rozmnażać. To nie znaczy, że nie próbują. Nawet jeśli takie próby zakończą się sukcesem, przeżywalność młodych jest niska. Czasami są zabijane przez dominującą parę.

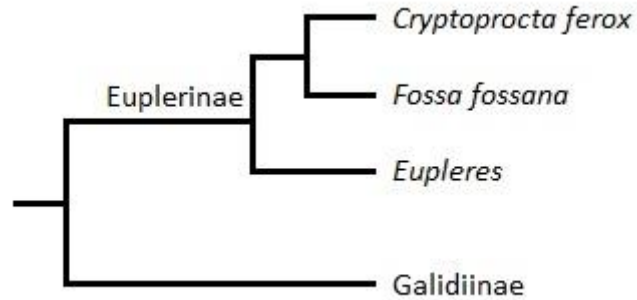
Podział pracy nie jest tak ścisły, jak np. w koloniach owadów społecznych. Osobnik, który wcześniej pełnił rolę, jest w końcu zastępowany przez innego członka kolonii i może się wówczas zająć szukaniem pokarmu. W obrębie danej płci obowiązuje hierarchia uzależniona od wieku. Tym niemniej walki o pozycję mają miejsce – szczególnie o rolę dominującej samicy bądź dominującego samca. Samice najczęściej żyją w swoich matczynych koloniach, niemniej te zajmujące najniższą pozycję w hierarchii mogą same odchodzić, bądź być przeganiane w sytuacjach, kiedy grupa staje się zbyt duża w stosunku do zasobności zajmowanego terytorium. Podporządkowane samce o wiele częściej opuszczają swoją matczyną kolonię, szukając szansy na znalezienie wyższego statusu społecznego i własnej parterki. Szczegóły życia społecznego różnią się pomiędzy gatunkami i surykatki cechują się



Ryc. 65. Surykatka (*Suricata suricatta*, Mungotinae, Herpestidae, Feliformia). [Zdj.](#) Tambako The Jaguar (Flickr). ([CC BY-ND 2.0](#)).

akurat względnie niską stabilnością hierarchii. Stanowią one takson siostrzany w stosunku do wszystkich pozostałych Mungotinae. Poszczególne kolonie mangustowatych są silnie terytorialne i pomiędzy sąsiadującymi grupami potrafią wybuchać bardzo agresywne konflikty o dostęp do surowców. Wszystkie społeczne mangustowate żyją w Afryce.

Drugi kład, podrodzina Herpestinae, obejmuje zwierzęta prowadzące samotniczy tryb życia. Wyjątkiem jest mangustolisek afrykański (*Cynictis penicillata*), którego przedstawiciele żyją w małych grupach rodzinnych. Zachowanie społeczne tego gatunku wyewoluowały najprawdopodobniej niezależnie i nie są tak daleko posunięte, jak w obrębie Mungotinae. Ewolucyjnie, podrodzina ta szybko podzieliła się (ok. 17 – 18 mln lat temu) na kład czysto afrykański i kład afro-azjatycki. Ten ostatni obejmuje azjatycki rodzaj „*Herpestes*” oraz afrykańskie rodzaje *Atilax* i *Xegonale*, przy czym „*Herpestes*” oddzielił się od dwóch pozostałych około 15 mln lat temu. Jak już wspominaliśmy, rodzaj *Herpestes* jest parafiletyczny. Afrykańska mangusta długonosa (*Xenogale naso*) była (często wciąż jest) tradycyjnie zaliczana do tego rodzaju, ale okazała się bliżej spokrewniona z wazyrem błotnym (*Atilax paludinosus*). Ponadto, jeden przedstawiciel rodzaju *Herpestes* należy do afrykańskiego, a nie afro-azjatyckiego kładu w obrębie Herpestinae. Jest to mangusta egipska (*Herpestes ichneumon*), która jest najbliższej spokrewniona z przedstawicielami rodzaju galerelka (*Galerella*). Co ciekawe, mangusta egipska jest gatunkiem typowym rodzaju, wobec czego nosicielem nazwy naukowej. W związku z powyższym, wszyscy azjatyccy przedstawiciele Herpestinae powinni zostać zakwalifikowani do nowego, wciąż jeszcze nie nazwanego rodzaju.



Ryc. 66. Uproszczone drzewo pokrewieństw ewolucyjnych koronnych falanrukowatych (Eupleridae). Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie. Na podstawie Yoder i wsp., 2003 oraz Veron, 2010.

7. Falanrukowate (Eupleridae)

Falanrukowate (Eupleridae) stanowią kład siostrzany wobec mangustowatych (Herpestidae). Tak jak te ostatnie oraz hienowate (Hyaenidae), posiadają one gruczoł odbytowy (nie wszystkie). Wszystkie współczesne gatunki falanrukowatych są endemiczne dla Madagaskaru. Anatomicznie bardzo trudno jest znaleźć wspólne cechy zaawansowane (synapomorfie), które rzeczywiście łączyłyby członków tej rodziny. Sprawy nie ułatwia fakt, że zapis kopalny neogenu na Madagaskarze praktycznie nie istnieje. O wzajemnym bliskim pokrewieństwie członków rodziny informuje nas dopiero genetyka.

Wspólny przodek wszystkich falanrukowatych przybył na Madagaskar najprawdopodobniej z Afryki, około 24 – 18 mln lat temu (najpóźniejszy oligocen i wczesny miocen). Po dotarciu na miejsce, okazało się, że jest on tam jedynym ssaczym drapieżnikiem. Oznaczało to wiele wolnych nisz ekologicznych do wypełnienia. Falanrukowate poczęły się więc różnicować w bardzo różnych kierunkach, zwołując na manowce badaczy, którzy później próbowali odcyfrowywać ich pokrewieństwa.

Rodzina podzieliła się na dwa główne klady – podrodziny Euplerinae i Galidiinae (ryc. 66, 67). Pierwsza z nich obejmuje współczesnego falanruka (rodzaj *Eupleres*), który stanowi takson siostrzany dla fossy (*Cryptoprocta ferox*) i fanaloki (*Fossa fossana*). Falanruk (ryc. 67, środek po prawej) jest dość specyficznym zwierzęciem. Nie posiada on ani gruczołu odbyowego, jak jego kuzyni, ani krokowego (jak wiwerowate). Zwierzę posiada delikatny, wąski pysk. Ma też bardzo wyspecjalizowane uzębienie, jak się uważa, przystosowane do diety składającej się głównie



Ryc. 67. Przedstawiciele współczesnych falanrukowatych (Eupleridae, Feliformia). **U góry po lewej:** fossa (*Cryptoprocta ferox*, Euplerinae). [Zdj.](#) Ran Kirlian ([CC BY-SA 4.0](#)). **U góry po prawej:** galidia kasztanowata (*Galidia elegans*, Galidiinae). [Zdj.](#) Charles J. Sharp ([CC BY-SA 4.0](#)). **Środek po lewej:** fanaloka (*Fossa fossana*, Euplerinae). [Zdj.](#) Bernard Dupont ([CC BY-SA 2.0](#)). **Środek po prawej:** falanruk wschodni (*Eupleres goudotii*, Euplerinae). [Zdj.](#) Daderot ([CC BY-SA CC0 1.0](#)). **Na dole po lewej:** pasówka kolczasta (*Galidictis grandidieri*, Galidiinae). [Zdj.](#) Grigory Morozov ([CC BY 3.0](#)). **Na dole po prawej:** kuman wąskosmugi (*Mungotictis decemlineata*, Galidiinae) [Zdj.](#) Heinonlein ([CC BY-SA 4.0](#)). [Ilustracje](#) skompilował The Explainer (Wikimedia Commons), ([CC BY-SA 3.0](#)).

z drobnych bezkręgowców (dżdżownic, ślimaków itp.). Z powodu takiego uzębienia, falanruk bywał klasyfikowany wśród owadożernych (Insectivora) – zupełnie odrębnej od drapieżnych grupie filogenetycznej. Dla odmiany, fanaloka do złudzenia przypomina wiwerkę malajską i inne żenety (Viverridae). Jest wszystkożerna – poluje na małe kręgowce, żaby, gady i owady.

Fossa (*Cryptoprocta ferox*; ryc. 67, góra po lewej) jest szczytowym drapieżnikiem Madagaskaru, polującym na lemury i inne zwierzęta zamieszkujące wyspę. Fossa osiąga około 37 cm wysokości w kłębie i masę do 12 kg. Wyewoluowała w kierunku „hiper-mięsożerności”,

nabierając cech upodabniających ją do kotowatych (z którymi bywała w przeszłości klasyfikowana). Zwierzę to ma duże, ostre łamacze i sylwetkę pumy, połączoną ze stopochodnością oraz chowanymi pazurami. Na Madagaskarze żyła również jej większa kuzynka, która jest znana z subfosalnych (holoceńskich) szczątków – fossa jaskiniowa (*Cryptoprocta spelaea*). Jak to jest w zwyczaju z „jaskiniowymi” przedstawicielami współczesnych rodzajów, zwierzę to było wyraźnie większe od obecnej fossy. Fossa jaskiniowa osiągała rozmiary wilka i przypuszczalnie polowała m.in. na również już wymarłe lemury olbrzymie (mogące ważyć nawet 90 kg).

Druga z podrodzin, Galidiinae, obejmuje formy, które swoim ogólnym wyglądem przypominają mangusty (ryc. 67, u góry po prawej, na dole po lewej i na dole po prawej). Zaliczane tu rodzaje różnią się od siebie wyraźnie umaszczeniem. Tryb życia tych zwierząt jest również zbliżony do mangust. Tak jak one, kopią nory lub zajmują opuszczone korytarze bądź dziuple. Żyją i polują głównie na ziemi, ale potrafią się też wspinać. Wszystkie można określić jako wszystkożerne, a szczegóły diety różnią się między gatunkami. Część preferuje raczej drobne kręgowce, inne gustują raczej w owadach.

W ten sposób wyczerpaliśmy temat kotokształtnych (Feliformia). W kolejnej części artykułu wrócimy do psokształtnych, aby przyjrzeć się bliżej płetwonogim (Pinnipedia).

Dr Michał Loba

Literatura źródłowa i ilustracje:

Strony internetowe:

[Creative Commons Search](#)

[Chasing sabretooths](#)

[Flickr](#)

[Hyena Project](#)

[Stowarzyszenie dla Natury „Wilk”](#)

[The educational blog – did the cave lion live in prides?](#)

[The educational blog – The dietary ecology of the carnivores of the mammoth steppe](#)

[Wikipedia](#)

Literatura naukowa:

Anderson M. D., 2004. Aardwolf adaptations – a review. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, tom 59, nr 2, str. 99 – 104. [DOI: 10.1080/00359190409519168](https://doi.org/10.1080/00359190409519168)

Antón M., 2013. Walking with sabertooths: Using science and art to shed light on the ultimate predators. *Cranium*, tom 30, nr 2, str. 36 – 43. ([link](#))

Antón M., Salesa M. J. i Siliceo G., 2013. Machairodont adaptations and affinities of the Holarctic late Miocene homotherin *Machairodus* (Mammalia, Carnivora, Felidae): the case of *Machairodus catocopsis* Cope, 1887. *Journal of Vertebrate Paleontology*, tom 33, nr 5, str. 1202 – 1213. [DOI: 10.1080/02724634.2013.760468](https://doi.org/10.1080/02724634.2013.760468)

Antón M., Salesa M. J., Pastor J. F., Sánchez I. M., Fraile S. i Morales J., 2004. Implications of the mastoid anatomy of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, tom 140, nr 2, str. 207 – 221. [DOI: 10.1111/j.1096-3642.2003.00093.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2003.00093.x)

Antón M., Turner A., Salesa M. J. i Morales J., 2006. A complete skull of *Chasmaporthetes lunensis* (Carnivora, Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde (Teruel). *Estudios Geológicos*, tom 62, nr 1, str. 375 – 388. [DOI: 10.3989/egeol.0662132](https://doi.org/10.3989/egeol.0662132)

Averianov A., Obraztsova E., Danilov I., Skutschas P. i Jin J., 2016. First nimravid skull from Asia. *Scientific Reports*, tom 6, artykuł nr 25812 (8 stron). [DOI: 10.1038/srep25812](https://doi.org/10.1038/srep25812)

Barnett R., Westbury M. V., Sandoval-Velasco M., Garrett Vieira F., Jeon S., Zazula G., Martin M. D., Ho S. Y. W., Mather N., Gopalakrishnan Sh., Ramos-Madrigal J., de Manuel M., Zepeda-Mendoza M. L., Antunes A., Carmona Baez A., De Cahsan B., Larson G., O'Brien S. J. i Eizirik E., 2020. Genomic Adaptations and Evolutionary History of the Extinct Scimitar-Toothed Cat, *Homotherium latidens*. *Current Biology*, tom 30, nr 24, str. 5018 – 5025. [DOI: 10.1016/j.cub.2020.09.051](https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.051)

Boscaini A., Alba D. M., Beltrán J. F., Moyà-Solà S. i Madurell-Malapeira J., 2016. Latest Early Pleistocene remains of *Lynx pardinus* (Carnivora, Felidae) from the Iberian Peninsula: Taxonomy and evolutionary implications. *Quaternary Science Reviews*, tom 143, str. 96 – 106. [DOI: 10.1016/j.quascirev.2016.05.015](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.05.015)

Christiansen P., 2008. Evolution of Skull and Mandible Shape in Cats (Carnivora: Felidae). *PLoS ONE*, tom 3, nr 7, artykuł nr e2807 (8 stron). [DOI: 10.1371/journal.pone.0002807](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002807)

Christiansen P., 2013. Phylogeny of the sabertoothed felids (Carnivora: Felidae: Machairodontinae). *Cladistics*, tom 29, nr 5, str. 543 – 559. [DOI: 10.1111/cla.12008](https://doi.org/10.1111/cla.12008)

Coca-Ortega C. i Pérez-Claros J. A., 2019. Characterizing ecomorphological patterns in hyenids: a multivariate approach using postcanine dentition. *PeerJ*, nr 6, artykuł nr e6238 (25 stron). [DOI: 10.7717/peerj.6238](https://doi.org/10.7717/peerj.6238)

Cohen B. F., O'Regan H. J. i Steininger Ch. M., 2019. Mongoose Manor: Herpestidae remains from the Early Pleistocene Cooper's D locality in the Cradle of Humankind, Gauteng, South Africa. *Palaeontologica Africana*, nr 53, str. 97 – 113. ([link](#)).

DeSantis L. R. G., Crites J. M., Feranec R. S., Fox-Dobbs K., Farrell A. B., Harris J. M., Takeuchi G. T. i Cerling T. E., 2019. Causes and Consequences of Pleistocene Megafaunal Extinctions as Revealed from Rancho La Brea Mammals. *Current Biology*, tom 29, nr 15, str. 2488 – 2495. [DOI: 10.1016/j.cub.2019.06.059](https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.059)

Diedrich C. G., 2013. Late Pleistocene leopards across Europe – northernmost European German population, highest elevated records in the Swiss Alps, complete skeletons in the Bosnia Herzegovina Dinarids and comparison to the Ice Age cave art. *Quaternary Science Reviews*, tom 76, str. 167 – 193. DOI:

[10.1016/j.quascirev.2013.05.009](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.05.009)

Domingo M. S., Alberdi M. T., Azanza B., Silva P. G. i Morales J., 2013. Origin of an Assemblage Massively Dominated by Carnivorans from the Miocene of Spain. *PLoS ONE*, tom 8, nr 5, artykuł nr e63046 (14 stron). DOI: [10.1371/journal.pone.0063046](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063046)

Ferretti M. P., 1999. Tooth enamel structure in the hyaenid *Chasmaporthetes lunensis lunensis* from the Late Pliocene of Italy, with implications for feeding behavior. *Journal of Vertebrate Paleontology*, tom 19, nr 4, str. 767 – 770. DOI:

[10.1080/02724634.1999.10011189](https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011189)

Ferretti M. P., 2007. Evolution of bone-cracking adaptations in hyaenids (Mammalia, Carnivora). *Swiss Journal of Geosciences*, nr 100, str. 41 – 52. DOI: [10.1007/s00015-007-1212-6](https://doi.org/10.1007/s00015-007-1212-6)

Figueirido B., Lautenschlager S., Pérez-Ramos A. i Van Valkenburgh B., 2018. Distinct Predatory Behaviors in Scimitar- and Dirk-Toothed Sabertooth Cats. *Current Biology*, tom 28, nr 20, str. 3260 – 3266. DOI: [10.1016/j.cub.2018.08.012](https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.08.012)

Fraile Gracia S., 2016 (praca doktorska po hiszpańsku). *Study of Protictitherium crassum from the Cerro De Los Batallones sites system (Torrejón De Velasco, Madrid): Contribution to the Phylogeny and Evolution of the Family Hyaenidae*. Universidad Complutense de Madrid, 382 strony. ([link](#)).

Gaubert Ph., Veron G., Tranier M., 2002. Genets and 'genet-like' taxa (Carnivora, Viverrinae): phylogenetic analysis, systematics and biogeographic implications.

Zoological Journal of the Linnean Society, tom 134, nr 3, str. 317 – 334. DOI: [10.1046/j.1096-3642.2002.00001.x](https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00001.x)

Goodman S. M. i Helgen K. M., 2010. Species limits and distribution of the Malagasy carnivoran genus *Eupleres* (Family Eupleridae). *Mammalia*, nr 74, nr 2, str. 177 – 185. DOI: [10.1515/mamm.2010.018](https://doi.org/10.1515/mamm.2010.018)

Hartstone-Rose A., 2011. Reconstructin the diets of extinct South African carnivorans from premolar 'intercuspid notch' morphology. *Journal of Zoology*, tom 285, nr 2, str. 119 – 127. DOI: [10.1111/j.1469-7998.2011.00821.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00821.x)

Holekamp K. E., Smale L., Berg R. i Cooper S. M., 1997. Hunting rates and hunting success in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Journal of Zoology*, tom 242, nr 1, str. 1 – 15. DOI: [10.1111/j.1469-7998.1997.tb02925.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb02925.x)

Holekamp K. E., Smith J. E., Strelhoff Ch. C., van Horn R. C. i Watts H. E., 2012. Society, demography and genetic structure in the spotted hyena. *Molecular Ecology*, tom 21, nr3, str. 613 – 632. DOI: [10.1111/j.1365-294X.2011.05240.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05240.x)

Ivanoff D. V., 2001. Partitions in the carnivoran auditory bulla: their formation and significance ofr systematics. *Mammal Review*, tom 31, nr 1, str. 1 – 16. DOI: [10.1046/j.1365-2907.2001.00069.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2001.00069.x)

Ivanoff D. V., 2019. Composition of the canid auditory bulla and a new look at the evolution of carnivoran entotympanics. *Organisms Diversity & Evolution*, tom 19, nr 2, str. 363 – 375. DOI: [10.1007/s13127-019-00395-2](https://doi.org/10.1007/s13127-019-00395-2)

Joeckel R. M., 1998. Unique frontal sinuses in fossil and living Hyaenidae (Mammalia, Carnivora): description and interpretation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, tom 18, nr 3, str. 627 – 639. DOI: [10.1080/02724634.1998.10011089](https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011089)

Johnson W. E., Eizirik E., Pecon-Slattery J., Murphy W. J., Antunes A., Teeling E. i O'Brien S. J., 2006. The Late Miocene Radiation of Modern Felidae: A Genetic Assessment. *Science*, tom 311, nr 5757, str. 73 – 77. [DOI: 10.1126/science.1122277](https://doi.org/10.1126/science.1122277)

Kitchener A. C., Van Valkenburgh B. i Yamaguchi N., 2010. Felid form and function. Rozdział w: *Biology and Conservation of Wild Felids*, pod redakcją Macdonald D. W., Loveridge A. J., Oxford University Press, str. 83 – 106. ([link](#)).

Koepfli K-P., Jenks S. M., Eizirik E., Zahirpour T., Van Valkenburgh B. i Wayne R. K., 2006. Molecular systematics of the Hyaenidae: Relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, tom 38, nr 3, str. 603 – 620. [DOI: 10.1016/j.ympev.2005.10.017](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.10.017)

Koufos G. D., 2012. A new protictitherid from the late Miocene hominoid locality Ravin de la Pluie of Axios Valley (Macedonia, Greece). *Paläontologische Zeitschrift*, tom 86, nr 1, str. 219 – 229. [DOI: 10.1007/s12542-011-0126-9](https://doi.org/10.1007/s12542-011-0126-9)

Li G., Davis B. W., Eizirik E. i Murphy W. J., 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research*, tom 26, str. 1 – 11. [DOI: 10.1101/gr.186668.114](https://doi.org/10.1101/gr.186668.114)

Marlo M., Engel Th., Bastl K., Lischewsky B., Lutz H., von Berg A. i Nagel D., 2019. Hyaenidae (Carnivora, Mammalia) from the Late Miocene (MN 9/10) Dinotheriensande. *Mainzer naturwissenschaftliches Archiv*, tom 56, str. 113 – 126. ([link](#)).

Martínez-Navarro B., Belmaker M. i Bar-Yosef O., 2009. The large carnivores from 'Ubeidiya (early Pleistocene, Israel): biochronological and biogeographical implications. *Journal of Human Evolution*, tom 56, nr 5, str. 514 – 524. [DOI: 10.1016/j.jhevol.2009.02.004](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.02.004)

Mazák J. H., Christiansen P., Kitchener A. C., 2011. Oldest Known Pantherine Skull and Evolution of the Tiger. *PLoS ONE*, tom 6, nr 10, artykuł nr e25483 (12 stron). DOI: [10.1371/journal.pone.0025483](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025483)

Meachen J. A., 2017. Ancient DNA: Saber-Toothed Cats Are the Same Beasts After All. *Current Biology*, tom 27, nr 21, str. R1156–R1176. DOI: [10.1016/j.cub.2017.09.024](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.024)

Morlo M., Peigné S. i Nagel D., 2004. A new species of *Prosansanosmilus*: implications for the systematic relationships of the family Barbourfelidae new rank (Carnivora, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, tom 140, nr 1, str. 43 – 61. DOI: [10.1111/j.1096-3642.2004.00087.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00087.x)

Morlo, M., 2006. New remains of Barbourfelidae (Mammalia, Carnivora) from the Miocene of Southern Germany: implications for the history of barbourfelid migrations. *Beiträge zur Paläontologie*, tom 30, str. 339–346. ([link](#)).

Nyakatura K. i Bininda-Emonds O. R., 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology*, tom 10, artykuł nr 12 (31 stron). DOI: [10.1186/1741-7007-10-12](https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-12)

Ottoni C., Van Neer W., De Cupere B., Daligault J., Guimaraes S., Peters P., Spassov N., Prendergast M. E., Boivin N., Morales-Muñiz A., Bălăşescu A., Becker C., Benecke N., Boroneant A., Buitenhuis H., Chahoud J., Crowther A., Llorente L., Manaseryan N., Monchot H., Onar V., Osypińska M., Putelat O., Quintana Morales E. M., Studer J., Wierer U., Decorte R., Grange T. i Geigl E-M., 2017. The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world. *Nature ecology & evolution*, tom 1, artykuł nr 0139 (8 stron). DOI: [10.1038/s41559-017-0139](https://doi.org/10.1038/s41559-017-0139)

Paijmans J. L. A., Barlow A., Becker M. S., Cahill J. A., Fickel J., Förster D. W. G., Gries K., Hartmann S., Worsøe Havmøller R., Henneberger K., Kern Ch., Kitchener A. C., Lorenzen

E. D., Mayer F., O'Brien S. J., von Seth J., Sinding M-H. S., Spong G., Uphyrkina O., Wachter B., Westbury M. V., Dalén L., Bhak J., Manica A. i Hofreiter M., (w druku). African and Asian leopards are highly differentiated at the genomic level. *Current Biology*, dostęp online od 12.04.2021 r. [DOI: 10.1016/j.cub.2021.03.084](https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.084)

Paijmans J. L. A., Barnett R., Gilbert M. T. P., Zepeda-Mendoza M. L., Reumer J. W. F., de Vos J., Zazula G., Nagel D., Baryshnikov G. F., Leonard J. A., Rohland N., Westbury M. V., Barlow A. i Hofreiter M., 2017. Evolutionary History of Saber-Toothed Cats Based on Ancient Mitogenomics. *Current Biology*, tom 27, nr 21, str. 3330 – 3336. [DOI: 10.1016/j.cub.2017.09.033](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.033)

Palmqvist P., Martínez-Navarro B., Pérez-Claros J. A., Torregrosa V., Figueirido B., Jiménez-Arenas J. M., Espigares M. P., Ros-Montoya S. i De Renzi M., 2011. The giant hyena *Pachycrocuta brevirostris*: Modelling the bone-cracking behavior of an extinct carnivore. *Quaternary International*, tom 243, nr 1, str. 61 – 79. [DOI: 10.1016/j.quaint.2010.12.035](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.12.035)

Patou M-L., Mclenachan P. A., Morley C. G., Couloux A., Jennings A. P. i Veron G., 2009. Molecular phylogeny of the Herpestidae (Mammalia, Carnivora) with a special emphasis on the Asian *Herpestes*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, tom 53, nr 1, str. 69 – 80. [DOI: 10.1016/j.ympev.2009.05.038](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.038)

Peigné S., de Bonis L., Likius A., Mackaye H. T., Vignaud P. i Brunet M., 2005. The earliest modern mongoose (Carnivora, Herpestidae) from Africa (late Miocene of Chad). *Naturwissenschaften*, nr 92, str. 287 – 292. [DOI: 10.1007/s00114-005-0626-0](https://doi.org/10.1007/s00114-005-0626-0)

Peigné S., de Bonis L., Mackaye H. T., Likius A., Vignaud P. i Brunet M., 2008. Late Miocene Carnivora from Chad: Herpestidae, Viverridae and small-sized Felidae. *Comptes Rendus Palevol*, tom 7, nr 8, str. 499 – 527. [DOI: 10.1016/j.crpv.2008.10.002](https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.10.002)

Peréz-Claros J. A. i Coca-Ortega C., 2020. Canines and carnassials as indicators of sociality in durophagous hyaenids: analyzing the past to understand the present. *PeerJ*, nr 8, artykuł nr e10541 (26 stron). [DOI: 10.7717/peerj.10541](https://doi.org/10.7717/peerj.10541)

Reumer J. W. F., Rook L., van Der Borg K., Post K., Mol D. i de Vos J., 2003. Late Pleistocene survival of the saber-toothed cat *Homotherium* in northwestern Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, tom 23, nr 1, str. 260 – 262. [DOI: 10.1671/0272-4634\(2003\)23\[260:LPSOTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2003)23[260:LPSOTS]2.0.CO;2)

Roblesa J. M., Madurell-Malapeiraa J., Abellac J., Rotgersa Ch., Carmonaa R., Almécijaa S., Balaguera J. i Alba D. M., 2013. New *Pseudaelurus* and *Styriofelis* remains (Carnivora: Felidae) from the Middle Miocene of Abocador de Can Mata (Vallès Penedès Basin). *Comptes Rendus Palevol*, tom 12, nr 2, str. 101 – 113. [DOI: 10.1016/j.crpv.2013.02.001](https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.02.001)

Rohland N., Pollack J. L., Nagel D., Beauval C., Airvaux J., Pääbo S. i Hofreiter M., 2005. The Population History of Extant and Extinct Hyenas. *Molecular Biology and Evolution*, tom 22, nr 12, str. 2435 – 2443. [DOI:10.1093/molbev/msi244](https://doi.org/10.1093/molbev/msi244)

Salesa M. J., Antón M., Morales J. i Peigné S., 2011. Functional anatomy of the postcranial skeleton of *Styriofelis lorteti* (Carnivora, Felidae, Felinae) from the Middle Miocene (MN 6) locality of Sansan (Gers, France). *Estudios Geológicos*, tom 67, nr 2, str. 223 – 243. [DOI: 10.3989/egeol.40590.186](https://doi.org/10.3989/egeol.40590.186)

Salesa M. J., Antón M., Morales J. i Peigné S., 2012. Systematics and phylogeny of the small felines (Carnivora, Felidae) from the Late Miocene of Europe: a new species of Felinae from the Vallesian of Batallones (MN 10, Madrid, Spain). *Journal of Systematic Palaeontology*, tom 10, nr 1, str. 97 – 102. [DOI: 10.1080/14772019.2011.566584](https://doi.org/10.1080/14772019.2011.566584)

Semenov Yu. A., 1996. Auditory bulla structure and relationships of the family Hyaenidae. *Acta zoologica Cracoviensia*, tom 39, nr 1, str. 473 – 476. ([link](#)).

Sheng G-L., Soubrier J., Liu J-Y., Werdelin L., Llamas B., Thomson V. A., Tuke J., Wu L-J., Hou X-D., Chen Q-J., Lai X-L. i Cooper A., 2014. Pleistocene Chinese cave hyenas and the recent Eurasian history of the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Molecular Ecology*, tom 23, nr 3, str. 522 – 533. [DOI: 10.1111/mec.12576](https://doi.org/10.1111/mec.12576)

Sicuro F. L. i Oliveira L. F. B., 2012. Skull morphology and functionality of extant Felidae (Mammalia: Carnivora): a phylogenetic and evolutionary perspective. *Zoological Journal of the Linnean Society*, tom 161, nr 2, str. 414 – 462. [DOI: 10.1111/j.1096-3642.2010.00636.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00636.x)

Spoor C. F. i Belterman Th., 1986. Locomotion in Hyaenidae. *Bijdragen tot de Dierkunde*, tom 56, nr 1, str. 24 – 28. [DOI: 10.1163/26660644-05601002](https://doi.org/10.1163/26660644-05601002)

Stanton D. W. G., Alberti F., Plotnikov V., Androsov S., Grigoriev S., Fedorov S., Kosintsev P., Nagel D., Vartanyan S., Barnes I., Barnett R., Ersmark E., Döppes D., Germonpré M., Hofreiter M., Rosendahl W., Skoglund P. i Dalén L., 2020. Early Pleistocene origin and extensive intra-species diversity of the extinct cave lion. *Scientific Reports*, tom 10, artykuł nr 12621 (7 stron). [DOI: 10.1038/s41598-020-69474-1](https://doi.org/10.1038/s41598-020-69474-1)

Tseng Z. J. i Chang Ch-H., 2007. A Study of New Material of *Crocuta crocuta ultima* (Carnivora: Hyaenidae) from the Quaternary of Taiwan. *Collection and Research*, nr 20, str. 9 – 19. ([link](#)).

Tseng Z. J., Zazula G. i Werdelin L., 2019. First Fossils of Hyenas (*Chasmaporthetes*, Hyaenidae, Carnivora) from North of the Arctic Circle. *Open Quaternary*, tom 5, nr 6, str. 1 – 7. [DOI: 10.5334/oq.64](https://doi.org/10.5334/oq.64)

Tseng Z.J. 2012. Connecting Hunter–Schreger Band microstructure to enamel microwear features: New insights from durophagous carnivores. *Acta Palaeontologia Polonica*, tom 57, nr 3, str. 473 – 484. [DOI: 10.4202/app.2011.0027](https://doi.org/10.4202/app.2011.0027)

Turner A., Antón M., Salesa M.J. i Morales J., 2011. Changing ideas about the evolution and functional morphology of Machairodontine felids. *Estudios Geológicos*, tom 67, nr 2, str. 255 – 276. DOI: [10.3989/egeol.40590.188](https://doi.org/10.3989/egeol.40590.188)

Veron G., 2010. Phylogeny of the Viverridae and 'viverrid-like' feliforms. Rozdział w: *Carnivoran Evolution. New Views on Phylogeny, Form and Function*, pod redakcją Goswami A. i Friscia A., Cambridge University Press, str. 64 – 91. DOI: [10.1017/CBO9781139193436.004](https://doi.org/10.1017/CBO9781139193436.004)

Veron G., Colyn M., Dunham A. E., Taylor P. i Gaubert Ph., 2004. Molecular systematics and origin of sociality in mongooses (Herpestidae, Carnivora). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, tom 30, nr 3, str. 582 – 598. DOI: [10.1016/S1055-7903\(03\)00229-X](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00229-X)

Veron G., Dupré D., Jennings A. P., Gardner Ch. J., Hassanin A. i Goodman S. M., 2017. New insights into the systematics of Malagasy mongoose-like carnivorans (Carnivora, Eupleridae, Galidiinae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, tom 55, nr 3, str. 250 – 264. DOI: [10.1111/jzs.12168](https://doi.org/10.1111/jzs.12168)

Veron G., Goodman S. M., 2018. One or two species of the rare Malagasy carnivoran *Eupleres* (Eupleridae)? New insights from molecular data. *Mammalia*, tom 82, nr 2, str. 107 – 112. DOI: [10.1515/mammalia-2016-0182](https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0182)

Veron G., Patou M-L., Debruyne R., Couloux A., Fernandez D. A. P., Wong S-T., Fuchs J. i Jennings A. P., 2015. Systematics of the Southeast Asian mongooses (Herpestidae, Carnivora): solving the mystery of the elusive collared mongoose and Palawan mongoose. *Zoological Journal of the Linnean Society*, tom 173, nr 1, str. 236 – 248. DOI: [10.1111/zoj.12206](https://doi.org/10.1111/zoj.12206)

Vinuesa V., 2018 (praca doktorska po angielsku). *Bone-Cracking Hyenas (Carnivora, Hyaenidae) from the European Neogene and Quaternary: Taxonomy, Paleobiology and Evolution*. Universitat Atònoma de Barcelona, 283 strony. ([link](#)).

Vinuesa V., Mdurrell-Malapeira J., Ansón M. i Alba D. M., 2014. New cranial remains of *Pliocrocuta perrieri* (Carnivora, Hyaenidae) from the Villafranchian of the Iberian Peninsula. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, tom 53, nr 1, str. 39 – 47. DOI: [10.4435/BSPI.2014.04](https://doi.org/10.4435/BSPI.2014.04)

Wang X., Tseng Z. J., Wu W-Y., Ye J., Meng J. i Bi Sh., 2020. A new species of *Tungurictis* Colbert, 1939 (Carnivora, Hyaenidae) from the middle Miocene of Junggar Basin, northwestern China and the early divergence of basal hyaenids in East Asia. *Geodiversitas*, tom 42, nr 3, str. 29 – 45. DOI: [10.5252/geodiversitas2020v42a3](https://doi.org/10.5252/geodiversitas2020v42a3)

Watts H. E. i Holekamp K. E., 2007. Hyena societies. *Current Biology*, tom 17, nr 16, str. R657 – R660. DOI: [10.1016/j.cub.2007.06.002](https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.002)

Werdelin L. i Solounias N., 1991. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, nr 30, str. 1 – 104. ([link](#)).

Werdelin L., Yamaguchi N., Johnson W. E. I O'Brien S. J., 2010. Phylogeny and evolution of cats (Felidae). Rozdział w: *Biology and Conservation of Wild Felids*, pod redakcją Macdonald D. W., Loveridge A. J., Oxford University Press, str. 59 – 82. ([link](#)).

Westbury M. V., De Cahsan B., Dalerum F., Norén K. i Hofreiter M., 2019. Aardwolf Population Diversity and Phylogenetic Positioning Inferred Using Complete Mitochondrial Genomes. *African Journal of Wildlife Research*, tom 49, nr 1, str. 27 – 33. DOI: [10.3957/056.049.0027](https://doi.org/10.3957/056.049.0027)

Westbury M. V., Hartman S., Barlow A., Preick M., Ridush B., Nagel D., Rathgeber Th., Ziegler R., Baryshnikov G., Sheng G., Ludwig A., Wiesel I., Dalen L., Bibi F., Werdelin L.,

Heller R. i Hofreiter M., 2020. Hyena paleogenomes reveal a complex evolutionary history of cross-continental gene flow between spotted and cave hyena. *Science Advances*, tom 6, nr 11, artykuł nr eaay0456 (11 stron). DOI: [10.1126/sciadv.aay0456](https://doi.org/10.1126/sciadv.aay0456)

Westbury M. V., Le Duc D., Duchêne D. A., Krishnan A., Prost S., Rutschmann S., Grau J. H., Dalen L., Weyrich A., Norén K., Werdelin L., Dalerum F., Schöneberg T. i Hofreiter M. (w druku). Ecological Specialisation and Evolutionary Reticulation in Extant Hyaenidae. *Molecular Biology and Evolution*, dostęp on-line od 24.02.2021 r. DOI: [10.1093/molbev/msab055](https://doi.org/10.1093/molbev/msab055)

Wilting A., Christiansen P., Kitchener A. C., Kempe Y. J. M., Ambuf L. i Fickela J., 2011. Geographical variation in and evolutionary history of the Sunda clouded leopard (*Neofelis diardi*) (Mammalia: Carnivora: Felidae) with the description of a new subspecies from Borneo. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, tom 58, nr 2, str. 317 – 328. DOI: [10.1016/j.ympev.2010.11.007](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.007)

Xiong W-Y., 2019. Basicranial morphology of Late Miocene *Dinocrocuta gigantea* (Carnivora: Hyaenidae) from Fugu, Shaanxi. *Vertebrata Palasiatica*, tom 57, nr 4, str. 274 – 307. DOI: [10.19615/j.cnki.1000-3118.190710](https://doi.org/10.19615/j.cnki.1000-3118.190710)

Yoder A. D., Burns M. M., Zehr S., Delefosse Th., Veron G., Goodman S. M. i Flynn J. J., 2003. Single origin of Malagasy Carnivora from an African ancestor. *Nature*, nr 421, str. 734 – 737. DOI: [10.1038/nature01303](https://doi.org/10.1038/nature01303)