

УДК 569.7:551.781.33(517)

ЧЕРЕП *HAPALODECTES* (HAPALODECTIDAE, MESONYCHIA) ИЗ ПАЛЕОЦЕНА МОНГОЛИИ

© 2024 г. Академик РАН А. В. Лопатин¹, *

Поступило 05.09.2024 г.

После доработки 10.09.2024 г.

Принято к публикации 10.09.2024 г.

Из верхнепалеоценовой пачки наран свиты наран-булак местонахождения Хайчин-Ула II в Бугин-Цавской впадине на юге Монголии описан неполный череп *Hapalodectes* (Hapalodectidae, Mesonychia). Это первая находка черепа палеоценового представителя рода. По размерам и зубной окклюзии череп соответствует виду *H. dux* Lopatin, 2001, ранее известному только по нижней челюсти из верхнепалеоценовой пачки жигден свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в Нэмэгэтинской впадине. В строении лицевой части черепа *H. dux* демонстрирует признаки, общие с Mesonychidae — значительное участие слезной и скуловой костей в формировании предглазничной области. На верхних молярах *H. dux* установлено наличие отчетливых конулей (впервые для Hapalodectidae). Определены эволюционные изменения в строении верхних моляров *Hapalodectes* (исчезновение конулей, уменьшение метакона, сокращение ширины лингвального выступа), сопряженные с преобразованиями нижних моляров (редукцией метаконида, протокристида и энтоконида, поперечным сжатием тригонида и талонида) и вместе с ними направленные на усиление режущей функции продольных лезвий задней части зубных рядов.

Ключевые слова: *Hapalodectes*, мезонихии, поздний палеоцен, Монголия, череп, верхние моляры, эволюция

DOI: 10.31857/S2686738924060011

Палеоцен-эоценовый род *Hapalodectes*, объединяющий специализированных мелких мезонихий, представлен девятью видами [1]. Среднепалеоценовый *H. lopatini* Solé et al., 2017 (ноншаний, интервал-зона *Bothriostylops*) и позднепалеоценовый *H. paleocenus* Beard et al., 2010 (гашатий) из Китая известны по нижнечелюстным фрагментам [2, 3]. Позднепалеоценовый *H. dux* Lopatin, 2001 из Монголии (гашатий) описан на основании нижней челюсти [4, 5]. Материалы по позднепалеоценовому *H. paradux* Lopatin, 2023 из Монголии (гашатий) и раннеэоценовому *H. anthracinus* Zhou et Gingerich, 1991 из Северной Америки (США, уосач, зона Wa-1) включают только фрагментарные нижнечелюстные остатки [1, 6, 7]. Черепные и верхнечелюстные остатки (помимо нижнечелюстных) известны для раннеэоценовых (бумбанских) *H. hetangensis* Ting et Li, 1987 (интервал-зона *Orientolophus*) и *H. huanghaiensis* Tong et Wang, 2006 (интервал-зона *Homogalax*), среднеэоценового (ирдынмангского) *H. serus* Matthew et Granger, 1925 из Китая и раннеэоценового *H. leptognathus*

(Osborn et Wortman, 1892) из Северной Америки (уосач, зоны Wa-4–Wa-7) [8–13].

Ниже приведено описание уникальной находки неполного черепа *Hapalodectes* в палеоцене Бугин-Цавской впадины на юге Монголии (сборы Южно-Гобийского отряда Совместной советско-монгольской палеонтологической экспедиции под руководством В.Ю. Решетова, 1979 г.). На оригинальной этикетке указано местонахождение Хайчин-Ула II (свита наран-булак). Это известное палеогеновое местонахождение (см. [14]) расположено в 8 км юго-восточнее горы Хайчин-Ула (приблизительно 44° с.ш., 100° в.д.). Свита наран-булак в местонахождении Хайчин-Ула II представлена пачкой наран (верхний палеоцен, гашатий) [14]. В Бугин-Цавской впадине самые полные и наиболее хорошо охарактеризованные ископаемыми остатками отложения этой пачки выявлены в местонахождении Хайчин-Ула I [14, 15]. Также данные отложения выделяются в пачку бугин, которая по остаткам млекопитающих коррелируется с пачкой наран свиты наран-булак Нэмэгэтинской впадины [15]. Описанный из этих отложений миксодонт *Khaychina elongata* Dashzeveg et Russell, 1988 [15] синонимизирован с *Eomylus zhigdenensis* Dashzeveg et Russell, 1988, который известен

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: alop@paleo.ru

из пачек жигден и наран свиты наран-булак Нэмэгэтинской впадины [16].

Это первая находка черепа палеоценового представителя гапалодектид. На основании соответствия размеров, окклюзии и эволюционного уровня строения щечных зубов описанный ниже экземпляр отнесен к виду *Hapalodectes dux*, который ранее был известен из пачки жигден (подстилающей пачку наран) свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в Нэмэгэтинской впадине только по голотипу — нижней челюсти с двумя рядами зубов [4, 5]. Комплексы гашатских млекопитающих пачек жигден и наран близки по таксономическому составу и возрасту [14], поэтому присутствие *H. dux* в обеих этих ассоциациях вполне закономерно.

Образец был заключен в плотный матрикс из глинистого алевролита с карбонатным цементом, участками сильно кальцитизированного; в течение длительного времени он препарировался мной механически и химически (9% раствором уксусной кислоты). При препарировании было отмечено, что большая часть повреждений и утрат разных частей черепа произошла еще до (или во время) захоронения образца (так как некоторые очищенные участки оказались разрушенными).

Изученный образец хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве. Измерения приведены в мм, сделаны с помощью цифрового штангенциркуля с точностью 0.01 мм и окуляр-микрометра стереомикроскопа Leica MZ6 с точностью 0.05 мм. Изображения получены при помощи цифрового фотоаппарата Nikon D800 с объективом AF-S Micro NIKKOR 60mm f/2.8G ED и рентгеновского микромогирафа Neoscan N80 в ПИН. Параметры сканирования: 101 кВ, 159 мкА, размер пикселя 20 мкм, поворот на 360° с шагом 0.2°, фильтр Cu 0.5 мм. Рентгенографические изображения обработаны с использованием программного обеспечения Neoscan, 3D-модель визуализирована с помощью CTvox (Bruker microCT).

Отряд Mesonychia Matthew, 1937

Семейство Hapalodectidae Szalay et Gould, 1966

Род *Hapalodectes* Matthew, 1909

Hapalodectes dux Lopatin, 2001

Hapalodectes dux: [4], с. 91, рис. 1, 2; [5], с. 475, рис. 1–4; [1], с. 524, рис. 3а, 4а.

Голотип — ПИН, № 3104/371, нижняя челюсть с полными зубными рядами; Монголия, Южная Гоби, Нэмэгэтинская впадина, Цаган-Хушу; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

Описание (рис. 1–4). Размеры средние для рода. Лицевая часть черепа (экз. ПИН, № 3404/2) узкая и длинная. Профиль лицевой части черепа почти прямой, слегка вогнутый в предглазничной области и немного выпуклый над задней частью глазниц.

Рострум тонкий, довольно высокий, у конца плавно загнутый. Носовые кости очень узкие, длинные, расширяющиеся кзади, латерально широко контактируют с верхнечелюстными костями (рис. 1). В передней части рострума мелкая предчелюстная кость, узким дистальным концом вклиниваясь между носовой и верхнечелюстной костями, протягивается назад до уровня заднего основания коронки С¹. Верхнечелюстная кость высокая в лицевом отделе. Крупное дорсовентрально вытянутое подглазничное отверстие открывается на уровне Р³. Вентральный край подглазничного отверстия расположен очень низко и сильно приближен к альвеолярному краю верхней челюсти. У входа в подглазничный канал имеется обширная латеральная впадина. Глазница спереди четко обозначена резким полукруглым гребнем. Передний край глазницы располагается над задней частью М¹. Передние корни скуловых дуг массивные, сильно расставленные. Дорсальная часть корня скуловой дуги сформирована лицевым выростом скуловой кости, вентральная — верхнечелюстной костью (рис. 2а, 2б).

В крыше черепа лобные кости прямоугольные, относительно длинные и узкие. Шов между носовыми и лобными костями относительно длинный, W-образный. Боковые расширения лобных костей формируют надглазничные гребни, представляющие собой нависающие края крыши глазниц. Сильнее всего выступают постеролатеральные части лобных костей, образующие мощные заглазничные отростки, которые имеют прямой резкий задний край, перпендикулярный сагиттальной оси черепа. На латеральной стороне сохранившегося левого заглазничного отростка находится вытянутая площадка для прикрепления костной перемычки (сформированной верхним выростом скуловой кости), замыкающей глазницу сзади (сама перемычка утрачена, см. [11]). В передней части дорсальной порции лобной кости имеется крупное продольно вытянутое надглазничное отверстие. Непосредственно под заглазничным отростком, в верхней части медиальной стенки глазницы открывается заднее (выходное) надглазничное отверстие. Соответственно, довольно длинный надглазничный канал проходит внутри кости постероventrolатерально (прослеживается на томографических срезах). Заглазничное сужение у заднего края лобных костей хорошо выражено. Сагиттальный гребень умеренно развитый.

Лицевая порция слезной кости относительно обширная; она отнюдь не ограничивается узким гребнем в антеродорсальном углу глазницы (см. [11, 12]), но формирует здесь широкую предглазничную площадку, имеющую узкий контакт с лобной костью дорсально и широкий контакт с верхнечелюстной костью спереди и скуловой костью вентролатерально (рис. 1, 2).

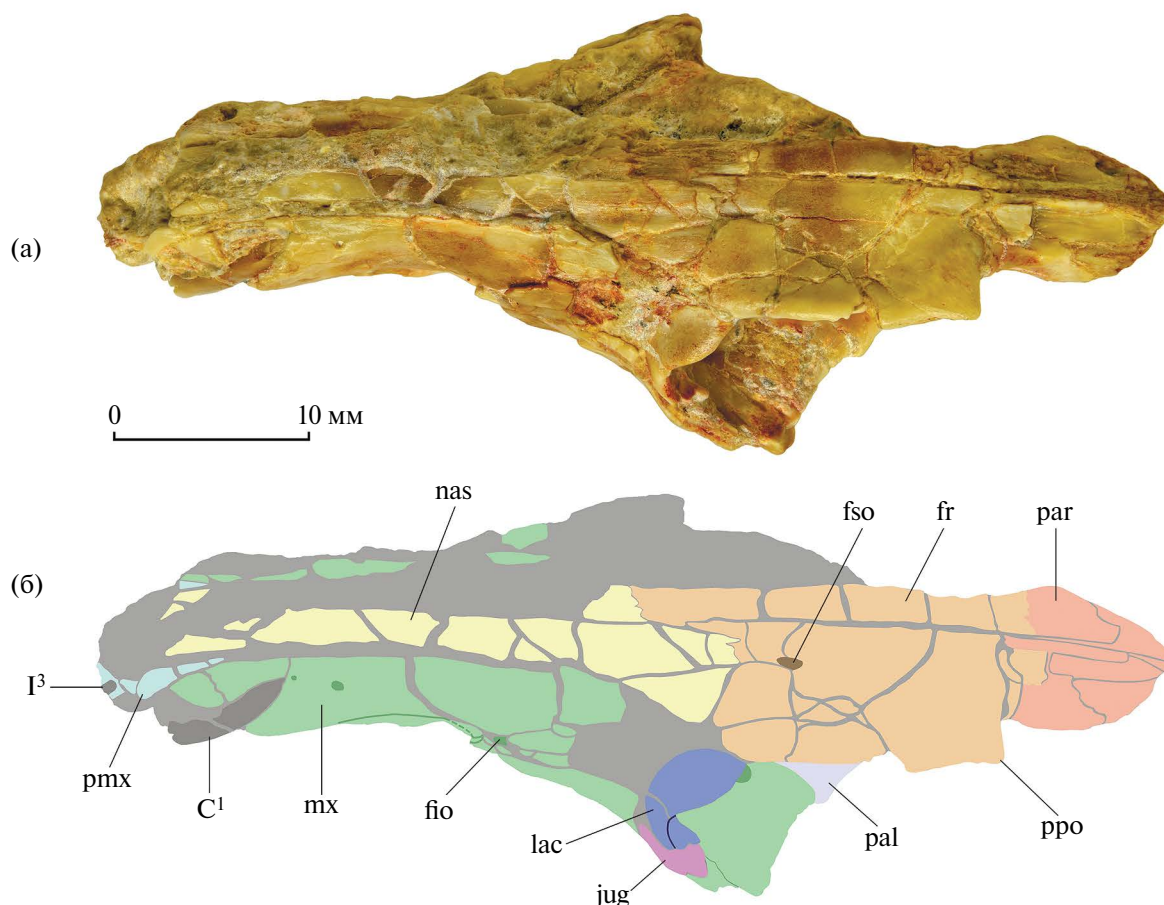


Рис. 1. *Hapalodectes dux* Lopatin, 2001, экз. ПИН, № 3404/2, неполный череп с дорсальной стороны: а – фотография; б – прорисовка по трехмерной компьютерной модели; Монголия, Хайчин-Ула II; верхний палеоцен, свита наранбулак, пачка наран. Обозначения: C¹ – верхний клык; fio – подглазничное отверстие; fr – лобные кости; fso – надглазничное отверстие; I³ – третий верхний резец; jug – скуловая кость; lac – слезная кость; mx – верхнечелюстные кости; nas – носовые кости; pal – небные кости; par – теменные кости; pmx – предчелюстные кости; ppo – заглазничный отросток лобной кости.

Внутри глазницы слезная кость формирует ее переднюю стенку над задним отверстием подглазничного канала. Умеренно крупное слезное отверстие расположено в средней части передней стенки глазницы. Заднее отверстие подглазничного канала крупное, округлое; расположено в месте контакта слезной и верхнечелюстной костей. Скуловая кость образует антеродорсальную часть латеральной стенки глазницы. Передняя часть дна глазницы и антеровентральная часть ее латеральной стенки сформированы глазничной порцией верхнечелюстной кости. Позади заднего отверстия подглазничного канала дно глазницы прободено довольно крупным отверстием, связанным с альвеолой лингвального корня M². Медиальная стенка глазницы образована глазничными выростами лобной, верхнечелюстной и небной костей и глазнично-клиновидной костью (от последней

сохранился передний конец, примыкающий к клино-небному отверстию). Клино-небное отверстие крупное, овальное, вытянуто продольно, расположено в базальной части медиальной стенки глазницы, в месте соединения верхнечелюстной, небной и глазнично-клиновидной костей. Непосредственно вентральное, в дне глазницы находится дорсальное небное отверстие, локализованное в пределах небной кости. Задняя часть медиальной стенки глазницы деформирована и фрагментирована.

Костное небо длинное, узкое. Дистальное P³ небо резко расширяется в заднем направлении, достигая наибольшей ширины на уровне M², у передних корней скуловых дуг (рис. 3). Небные кости протягиваются вперед до уровня промежутка между P⁴ и M¹. Передние небные отверстия находятся на уровне протокона M¹, задние небные

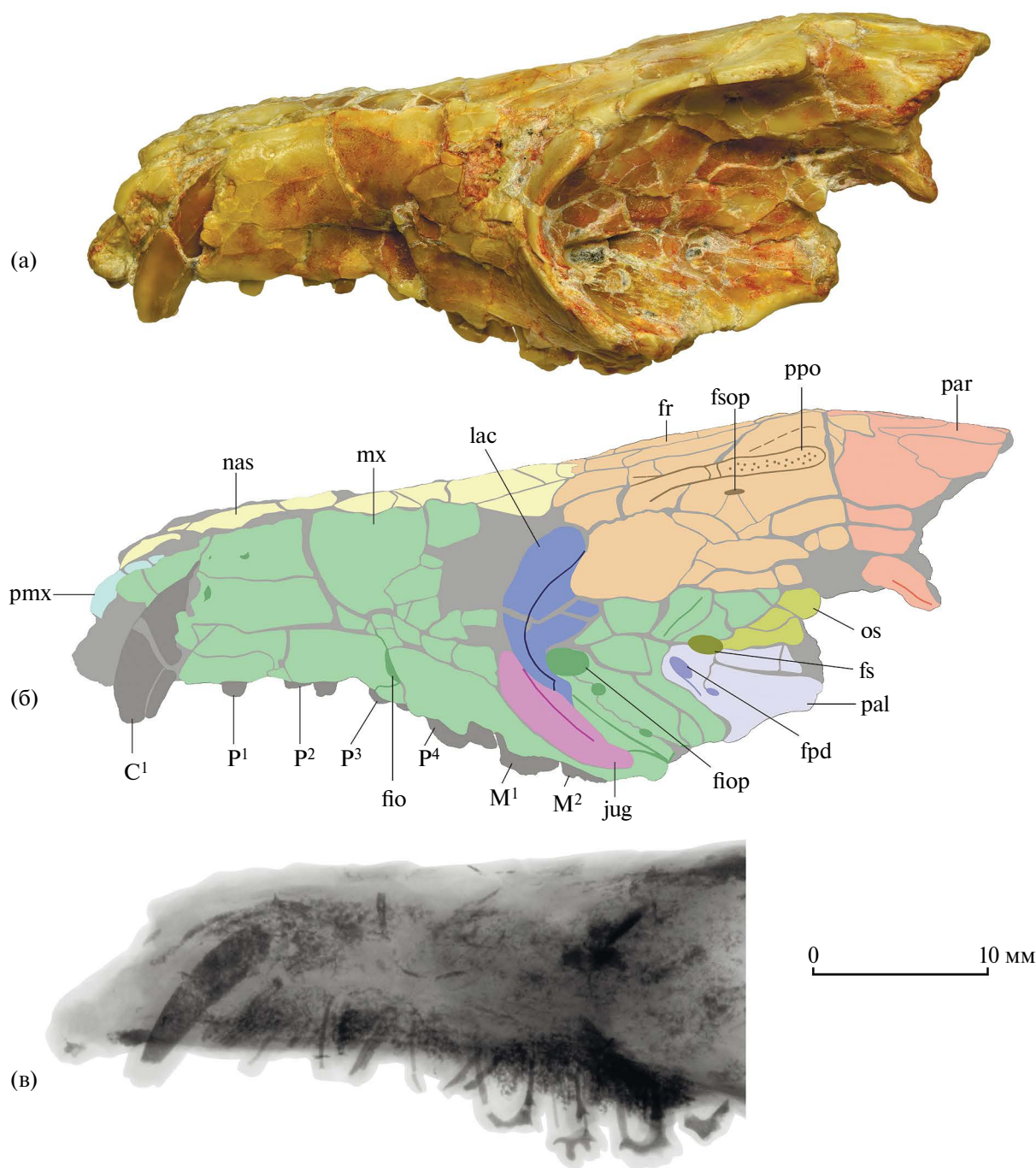


Рис. 2. *Hapalodectes dux* Lopatin, 2001, экз. ПИН, № 3404/2, неполный череп с левой латеральной стороны (а, б – с вентральным наклоном): а – фотография; б – прорисовка по трехмерной компьютерной модели; в – рентгенограмма роstralной части черепа; Монголия, Хайчин-Ула II; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка наран. Обозначения: fiop – заднее отверстие подглазничного канала; fl – слезное отверстие; fop – дорсальное небное отверстие; fs – клино-небное отверстие; fsop – заднее надглазничное отверстие; M¹–M² – верхние моляры M¹ и M²; os – глазнично-клиновидная кость; P¹–P⁴ – верхние премоляры P¹–P⁴. Прочие обозначения см. рис. 1.

отверстия расположены на уровне задней части M³. Дополнительные отверстия находятся на уровне метакона M² и паракона M³. Позади заднего небного отверстия имеются еще два небольших

отверстия, лежащих латеральнее хоанальной вырезки. Хоанальная вырезка в форме прямоугольной арки, ее передний край располагается немного дистальнее уровня задних небных отверстий. Занебный

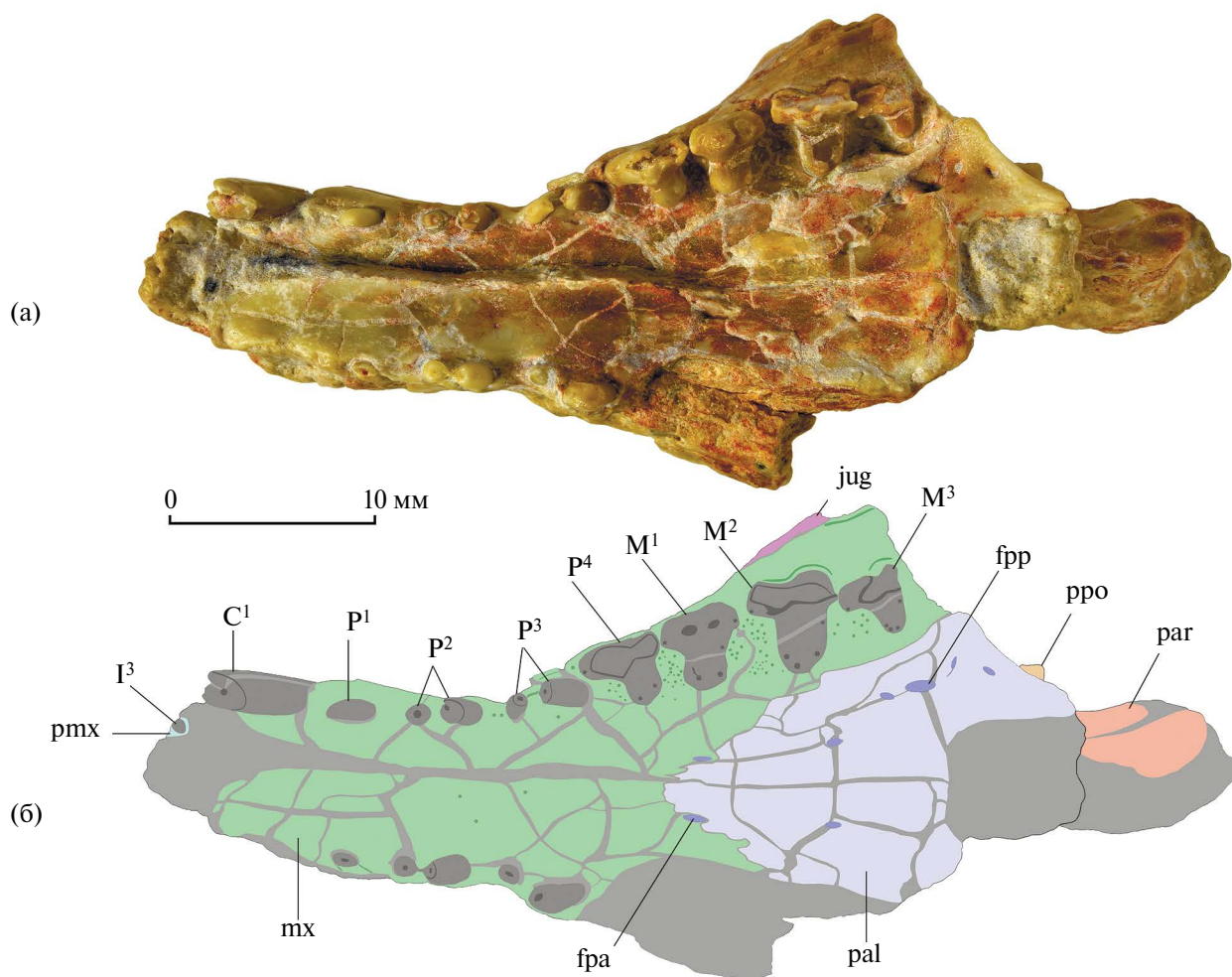


Рис. 3. *Hapalodectes dux* Lopatin, 2001, экз. ПИН, № 3404/2, неполный череп с вентральной стороны: а — фотография; б — прорисовка по трехмерной компьютерной модели; Монголия, Хайчин-Ула II; верхний палеоцен, свита наранбулак, пачка наран. Обозначения: fpa — переднее небное отверстие; fpp — заднее небное отверстие; M³ — последний верхний моляр M³. Прочие обозначения см. рис. 1, 2.

валик выражен легким возвышением вдоль переднего края хоанальной вырезки. Занебная ость не развита.

Теменные кости дорсально узкие, латерально высокие. Большая часть мозговой коробки и основание черепа утрачены.

В левом верхнем зубном ряду сохранились небольшие обломки корней и альвеол резцов I¹–I³, клык C¹ без вершины, в разной степени поврежденные премоляры P¹–P⁴ и моляры M¹–M³, в правом — разрушенные P¹–P³ и фрагменты корней P⁴ и M¹. Фрагменты мелких I¹, I² и I³ (лингвальные стенки альвеол I¹–I², фрагмент I³ в альвеоле) свидетельствуют о плотном расположении резцов на конце ростра. Альвеола I³ значительно удалена от C¹. P¹ отделен от C¹ длинной заклыковой диастемой. Межзубные промежутки P¹/P² и P²/P³ очень крупные, промежутки между лабиальными долями

задних щечных зубов (P³/P⁴, P⁴/M¹, M¹/M² и M²/M³) небольшие, но отчетливые (коронки не соприкасаются). Между лингвальными выступами P⁴–M³ на поверхности верхнечелюстной кости имеются сильно васкуляризованные крупные ямки.

C¹ крупный, поперечно уплощенный, овальный в поперечном сечении, слегка изогнутый, со слабым ребром на задней стороне коронки. Корень C¹ длинный, его верхушка в альвеоле приближена к дорсальной стенке роострума. Корневой канал крупный и широкий (рис. 2в).

P¹ мелкий, однокорневой, его коронка сильно уплощена поперечно и имеет шпательевидную форму (вид сбоку).

P² и P³ двухкорневые. P² приблизительно в полтора раза длиннее P¹. P³ по длине существенно превосходит P², но уступает P⁴. На P² отсутствует дополнительный задний бугорок. P³ с немного

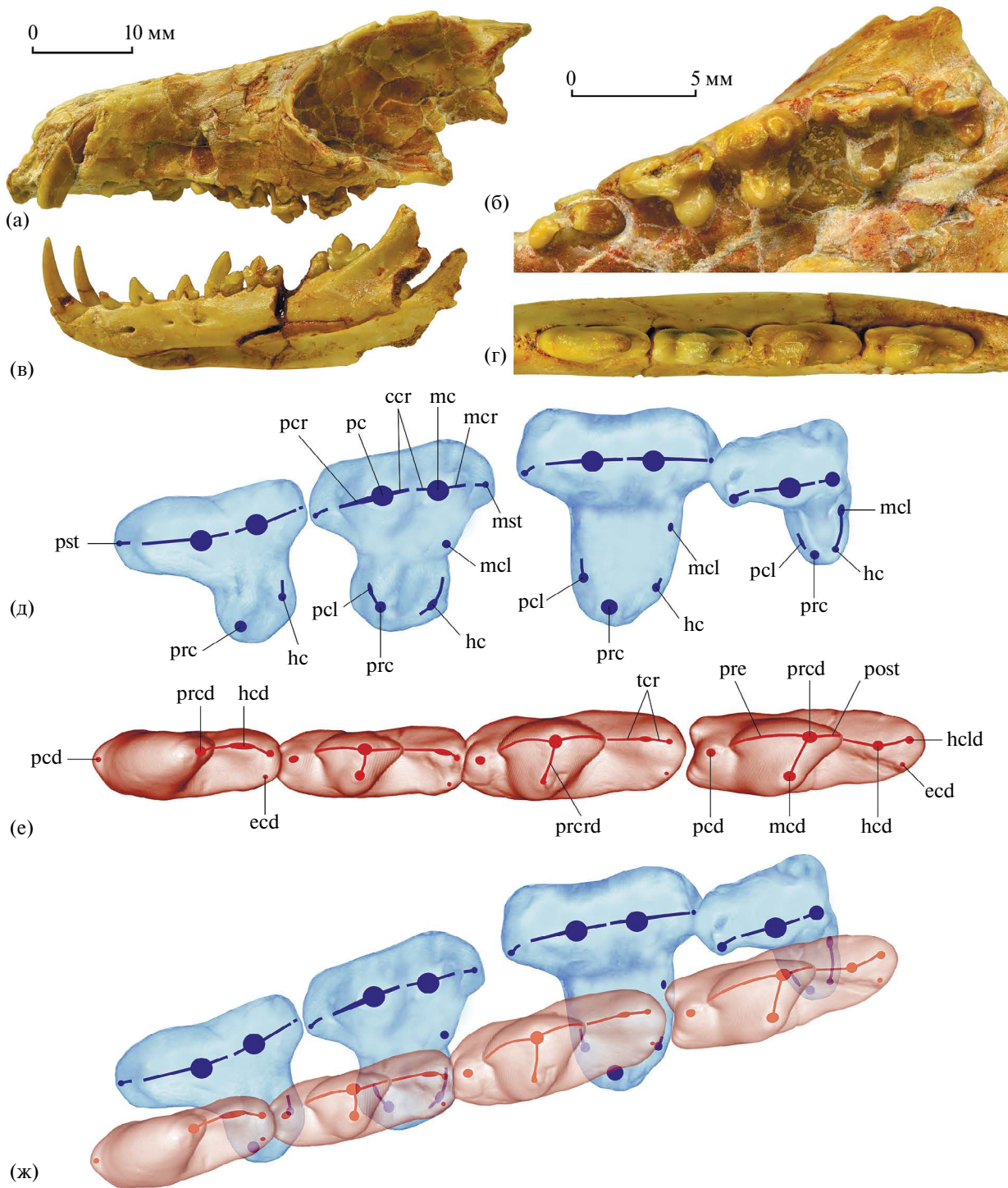


Рис. 4. *Hapalodectes dux* Lopatin, 2001: а, б — экз. ПИН, № 3404/2, неполный череп: а — с левой латеральной стороны; б — область левых P^3-M^3 с окклюзиальной стороны; Монголия, Хайчин-Ула II; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка наран; в, г — голотип ПИН, № 3104/371, нижняя челюсть: в — с левой латеральной стороны, г — область правых P_4-M_3 с окклюзиальной стороны; Монголия, Цаган-Хушу; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден; д — схема строения P^4-M^3 ; е — схема строения P_4-M_3 ; ж — схема окклюзии P^4-M^3 и P_4-M_3 . Обозначения: ccr — центрокриста; ecd — энтоконид; hc — гипокон; hcd — гипоконид; hcd — гипоконуид; mc — метакон; mcd — метаконид; mcl — метаконуль; mcr — метакриста; mst — метастиль; pc — паракон; pcd — параконид; pcl — параконуль; pcr — паракриста; post — постпротокристид; prc — протокон; prcd — протоконид; prcd — протокристид; pre — препротокристид; pst — парастиль; tcr — гребень талонида.

расширенной задней долей, на которой имеется мелкий, но отчетливый дополнительный задний бугорок.

P^4 – M^3 трехкорневые, с коронками Т-образной формы (вид с окклюзиальной стороны). По длине $P^4 \approx M^2 > M^1 > M^3$, по ширине $M^2 > M^1 > P^4 > M^3$ (рис. 3, 4а, 4б).

P^4 – крупный субмоляриформный зуб со сравнительно небольшим лингвальным выступом, развитым заметно слабее, чем на M^1 и M^2 . Отношение длины к ширине коронки составляет около 131%. Лабиальная доля удлиненная и сжатая поперечно. Лингвальный выступ заметно скошен постеролингвально, по длине составляет 38% от лабиальной доли, а по ширине – около 47% от общей ширины коронки. Передняя и задняя стороны лингвального выступа слегка вогнутые. Протокон относительно крупный, округлый, тупой, расположен напротив средней части лабиальной доли. Гипокон мелкий, продольно сжатый, находится постеролабиальнее протокона и отделен от него небольшой складкой; он втрое уступает протокону по массивности, имеет заостренную вершину и гребневидно вытянут лабиально. Небольшая фасетка стирания имеется вблизи апикальной части лингвального склона протокона.

M^1 с длинной лабиальной долей и относительно крупным лингвальным выступом, заметно более длинным и широким, чем у P^4 . Длина и ширина зуба примерно равные. Лабиальная сторона почти прямая, с небольшой впадиной на уровне вырезки между параконем и метаконем. Лабиальная доля образована парастилем, параконем, метаконем и метастилем, расположенными друг за другом и образующими единый продольный ряд, параллельный краю верхнечелюстной кости. Парастиль и метастиль мелкие и слабо выступающие, имеют базальное положение. Паракон несколько выше и массивнее метакона; эти туповершинные бугорки сдвоены в основании и заметно наклонены назад. Паракриста короткая, массивная. Вырезка между параконем и метаконем неглубокая, гребни центрокристы слабо выражены. Метакриста короткая, но резкая. Передний цингулом лингвального выступа тонкий, с мелким цингулярным бугорком мезиальнее вершины протокона. Лабиальный цингулом очень слабый, едва намеченный. Лингвальный выступ слегка скошен антеролингвально, имеет отчетливый продольный пережим посередине. По длине лингвальный выступ составляет 57% от лабиальной доли, а по ширине – около 55% от общей ширины коронки. Протокон расположен напротив паракона, гипокон находится позади протокона и отделен от него широкой складкой. Протокон крупный, высокий, с заостренной конической вершиной и короткой препротокристой, лабиально переходящий в небольшой гребневидный параконуль. Гипокон относительно мелкий и низкий. Между основаниями метакона и гипокона

у заднего края окклюзиальной поверхности расположен довольно крупный уплощенный метаконуль округло-треугольной формы. Паракриста, паракон и метакон отчетливо стерты. Маленькая апикальная фасетка стирания имеется на протоконе.

На M^2 лингвальный выступ сильно развит, отношение длины к ширине коронки около 95%. Слитые в основании паракон и метакон сильно сжаты поперечно. Судя по сохранившейся части лабиальной доли, метакон несколько уступает по величине паракону. Парастиль и метастиль хорошо развитые, сильно выступающие и приподнятые. Лингвальный выступ немного скошен антеролингвально, по длине составляет около половины от лабиальной доли, а по ширине – около 60% от общей ширины коронки. Бассейн тригона обширный, но слабо углубленный. Протокон крупный, массивный, с отчетливой вершиной, но без гребней. Имеется поперечно вытянутый крупный бугорок параконуля, расположенный антеролабиальнее вершины протокона. Метаконуль выражен небольшим возвышением у лингвального основания метакона. Гипокон крупный, широкий, но низкий, с плохо обособленной вершиной, отделен от протокона небольшой складкой. Фасетки стирания протокона и параконуля апикальные.

M^3 намного меньше M^1 и особенно M^2 . Сравнительно небольшой лингвальный выступ сильно скошен постеролингвально и смещен дистально. Отношение длины к ширине коронки составляет около 120%. Крупная парастильная доля сильно выступает вперед. Вершина парастилия расположена в антеролингвальном углу парастильной доли. Паракон несколько крупнее метакона. Паракриста хорошо развита. Лингвальный выступ по длине составляет приблизительно треть от лабиальной доли, а по ширине – около половины общей ширины коронки. Бассейн тригона не выражен, окклюзиальная поверхность центральной части лингвального выступа почти плоская. Протокон и гипокон очень маленькие, лишенные гребней, расположены у лингвального края окклюзиальной поверхности и тесно сближены. Немного антеролабиальнее протокона у переднего края лингвального выступа находится гребневидный рудиментарный параконуль. У лингвального основания метакона располагается поперечно вытянутый метаконуль субтреугольной формы; по размерам он превосходит гипокон и приблизительно равен протокону. Основания гипокона и метаконуля соединены тонким краевым гребнем, тянувшимся по заднему краю лингвального выступа.

Корни верхних щечных зубов длинные и мощные. Корень P^1 сильно отклонен назад (рис. 2в). Корни P^2 и P^3 широко расставленные, расходящиеся (особенно сильно расставлены корни P^3 , поскольку между ними толщина верхнечелюстной кости уменьшена из-за наличия латеральной

впадины перед подглазничным отверстием). Лабиальные корни P^4 широко расставленные, но субпараллельные. Лабиальные корни M^1 и M^2 сближенные, субвертикальные. Корни M^3 сравнительно короткие, широко расставленные. Узкие корневые каналы и крупные пульпарные полости щечных зубов заполнены кальцитом и благодаря этому контрастны на рентгеновских и томографических изображениях (рис. 2в).

Подробное описание нижней челюсти и нижних зубов (голотип) дано ранее [4]; аномальный инвертированный импактный P_3 , находящийся внутри правой нижнечелюстной кости, охарактеризован отдельно [5].

Нижние резцы мелкие, долотовидные, $I_2 > I_1 \approx I_3$. Клык C_1 и премоляры P_1 – P_3 разделены между собой промежутками. C_1 очень длинный, изогнутый, немного уплощенный поперечно, тонкий у вершины, со слабым задним ребром. Высота C_1 над основанием (лабиальная длина по прямой) в 1.5–1.8 раза превышает высоту горизонтальной ветви нижней челюсти под P_3 – M_3 (см. [4]). P_1 мелкий, однокорневой, P_2 и P_3 значительно более длинные и высокие, двухкорневые.

Последний премоляр P_4 и моляры M_1 – M_3 сомкнуты. По длине $M_2 \approx M_3 > P_4 > M_1$. P_4 субмоляриформный, с зачаточным параконидом, отклоненным назад мощным протоконидом и узким талонидом с двумя бугорками (гипоконидом и гипоконулидом) в составе режущего гребня и рудиментарным энтоконидом. M_1 – M_3 секториальные, сжатые поперечно. Параконид вдвое ниже протокониды. Дополнительные передние бугорки (антеролабиальный и антеролингвальный) в основании паракониды хорошо развиты. Протоконидно-метаконидная доля отделена от паракониды и талониды четкими вырезками. Протоконид крупный и высокий, с лабиальной стороны имеет характерные ланцетовидные очертания. Режущие лезвия протокониды (препротокристин и постпротокристин) мощные, угол между ними близок к прямому (латеральный вид). Метаконид отчетливо выраженный, с хорошо обособленной вершиной. Постеролингвальная сторона протоконидно-метаконидной доли с заметной выемкой, выделяющей метаконид дистально. Вершины протокониды и метакониды соединены удлинненным четким протокристин, слегка скошенным вперед. Угол между протокристин и препротокристин в горизонтальной плоскости (протокристинный угол) около 75° на M_1 , 65° на M_2 и 60° на M_3 . Талонид сравнительно широкий, не уступает по ширине тригонида (протоконидно-метаконидной доле). Мощный режущий гребень талониды включает в своем составе гипоконид и редуцированный гипоконулид. Энтоконид рудиментарный, на M_2 – M_3 имеет вид миниатюрного базального бугорка в постеролингвальной части коронки, на M_1 выражен слабым

утолщением, вытянутым вперед наподобие тонкого цингулида.

Промежутки между передними зубами вмещали коронки противоположных зубов при смыкании челюстей (рис. 4а, 4в). Крупные и глубокие васкуляризованные ямки в проемах между лингвальными выступами P^4 – M^3 (рис. 4б) вмещали вершины самых высоких бугорков P_4 – M_3 при полном закрывании рта (см. [8]). Вершина протокониды P_4 располагалась в ямке перед лингвальным выступом P^4 , вершины протоконидно-метаконидных долей M_1 – M_3 помещались в соответствующие ямки в промежутках P^4/M^1 , M^1/M^2 и M^2/M^3 . Очевидно, при окклюзии между собой взаимодействовали (под определенными углами) следующие главные структурные элементы коронок задних щечных зубов (см. рис. 4ж): паракристы P^4 – гребень протокониды P_4 ; метакристы P^4 – препротокристин M_1 ; паракристы M^1 – постпротокристин M_1 ; метакристы M^1 – препротокристин M_2 ; паракристы M^2 – постпротокристин M_2 ; метакристы M^2 – препротокристин M_3 ; паракристы M^3 – постпротокристин M_3 ; центрокристы P^4 – гребень талониды P_4 (M^1/M_1 , M^2/M_2 , M^3/M_3 соответственно); протокон P^4 – лингвальная часть талониды P_4 (M^1/M_1 , M^2/M_2 , M^3/M_3); гипокон P^4 – параконид M_1 (M^1/M_2 , M^2/M_3). При этом следует полагать, что перед вхождением вершин протоконидно-метаконидных долей нижних моляров в ямки между верхними молярами протокристин каждого из нижних моляров окклюзировал с гребневидным параконидом соответствующего верхнего моляра (рис. 4ж).

Размеры в мм. Экз. ПИН, № 3404/2: длина верхних зубных рядов: C^1 – M^3 – 33.5; P^1 – M^3 – 28.0; P^2 – M^3 – 24.0; P^3 – M^3 – 19.2; P^4 – M^3 – 15.0; M^1 – M^3 – 11.2; длина диастем (sin – левая сторона, dex – правая сторона): I^3/C^1 – 2.0 (sin); C^1/P^1 – 2.2 (sin); P^1/P^2 – 1.9 (sin), 2.0 (dex); P^2/P^3 – 1.5 (dex), 1.55 (sin); верхние зубы (L – наибольшая (лабиальная) длина, LL – лингвальная длина, W – наибольшая ширина, WLL – поперечная ширина лингвального выступа): I^3 (sin): W – ок. 0.7 (фрагмент); C^1 (sin): поперечники основания – 2.4×2.0 ; P^1 (sin): L – 2.15; W – 1.0; P^2 (sin): L – 3.3; W – 1.3; P^2 (dex): L – 3.4; W – 1.2; P^3 (sin): L – 4.0; W – 1.3; P^3 (dex): L – ок. 3.8; W – 1.3; P^4 (sin): L – 4.2; W – ок. 3.2; L/W – ок. 131%; LL – 1.6; WLL – 1.5; M^1 (sin): L – 3.7; W – 3.8; L/W – 97.4%; LL – 2.1; WLL – 2.1; M^2 (sin): L – 4.1; W – ок. 4.3; L/W – ок. 95%; LL – ок. 2.0; WLL – ок. 2.6; M^3 (sin): L – ок. 3.2; W – ок. 2.7; L/W – ок. 118.5%; LL – 0.9; WLL – ок. 1.4; длина лицевой части черепа (до заднего края подглазничных отростков) – ок. 46.5; ширина роострума перед подглазничными отверстиями – ок. 12.0; высота на уровне заглазничных отростков – 17.0.

Голотип, длина нижних зубных рядов: I_1 – M_3 – 34.0; C_1 – M_3 – 33.0; P_4 – M_3 – 18.0; M_1 – M_3 – 13.0; прочие размеры голотипа см. [1, 4].

Таблица 1. Сравнение размеров P⁴–M³ *Hapalodectes* (L – длина, W – ширина, мм; L/W, %)

Параметры	<i>H. dux</i>	<i>H. hetangensis</i> [11, 12]	<i>H. huanghaiensis</i> [13]	<i>H. serus</i> [2, 10]	<i>H. leptognathus</i> [2, 8]
P ⁴ , L	4.2	3.4; 3.4	—	—	—
P ⁴ , W	~3.2	2.9; 3.0	—	—	—
P ⁴ , L/W	~131	113.3; 117.2	—	—	—
M ¹ , L	3.7	3.2; 3.4	4.2	4.9*	—
M ¹ , W	3.8	3.2; 3.3	< 4.4	3.74*	—
M ¹ , L/W	97.4	96.7; 106.2	< 95.5	131 [2]	—
M ² , L	4.1	3.3; 3.5	4.6	—	5.7 [8]
M ² , W	~4.3	3.5; 3.5	5.6	—	5.2 [8]
M ² , L/W	~95	94.3; 100	82.1	—	110 [8]; 113 [2]
M ³ , L	~3.2	2.3; 2.3	< 4.6	—	4.8 [8]
M ³ , W	~2.7	1.6; 1.8	4.2	—	3.6 [8]
M ³ , L/W	~118.5	127.8; 143.7	< 109.5	—	133.3 [8]

*Рассчитано по изображению ([10], рис. 18).

Сравнение. *Hapalodectes dux* существенно крупнее *H. hetangensis* и *H. paradux*, но значительно мельче *H. lopatini*, *H. huanghaiensis*, *H. anthracinus*, *H. leptognathus* и *H. serus* ([1], табл. 1). В строении черепа *H. dux* отличается от *H. hetangensis* прежде всего более обширной лицевой порцией слезной кости.

В строении верхних моляров *H. dux* отличается от всех видов с известными верхними зубами (*H. hetangensis*, *H. huanghaiensis*, *H. serus* и *H. leptognathus*) наличием развитых конулей (у *H. huanghaiensis* присутствие рудиментарных конулей на M¹ определяется мной по изображению ([13], табл. VII, фиг. 2), у других видов конули на всех верхних молярах отсутствуют). Верхние моляры у *H. dux* относительно более широкие, чем у *H. serus* и *H. leptognathus*, что выражается соотношением длины и ширины коронок (см. табл. 1)

и связано как с меньшей степенью поперечного сжатия паракона и метакона, так и с большей шириной лингвального выступа. Кроме того, *H. dux* отличается от *H. hetangensis* мелкими парастилем и гипоконем M¹ и наличием гипокона на M³; от *H. serus* – мелким парастилем, крупным метаконем и мелким гипоконем M¹; от *H. leptognathus* – крупным метаконем M² и наличием гипокона на M³ (см. табл. 2).

H. dux отличается от *H. lopatini*, *H. paleocenus*, *H. anthracinus*, *H. leptognathus* и *H. hetangensis* приблизительно равной длиной M₂ и M₃ (у первых четырех M₃ сильно увеличен, а у последнего – несколько уменьшен). В строении нижних моляров *H. dux* отличается от *H. paradux* лучше развитым метаконидом и менее скошенным вперед протокристинидом (у *H. paradux* протокристинидный угол около 40° на M₂ и 30° на M₃), а также менее

Таблица 2. Сравнение строения верхних моляров *Hapalodectes*

Параметры	<i>H. dux</i>	<i>H. hetangensis</i> [11, 12]	<i>H. huanghaiensis</i> [13]	<i>H. serus</i> [10]	<i>H. leptognathus</i> [10]
M ¹ , парастиль	Мелкий	Крупный	Мелкий	Крупный	—
M ¹ , метакон	Крупный	Крупный	Крупный	Мелкий	—
M ¹ , параконуль	Имеется	Отсутствует	Рудиментарный*	Отсутствует	—
M ¹ , метаконуль	Имеется	Отсутствует	Рудиментарный*	Отсутствует	—
M ¹ , гипокон	Мелкий	Крупный	Мелкий	Крупный	—
M ² , метакон	Крупный	Крупный	Крупный	—	Мелкий
M ² , параконуль	Имеется	Отсутствует	Отсутствует	—	Отсутствует
M ² , метаконуль	Имеется	Отсутствует	Отсутствует	—	Отсутствует
M ² , гипокон	Крупный	Крупный	Крупный	—	Крупный
M ³ , параконуль	Рудиментарный	Отсутствует	Отсутствует	—	Отсутствует
M ³ , метаконуль	Имеется	Отсутствует	Отсутствует	—	Отсутствует
M ³ , гипокон	Мелкий	Отсутствует	Мелкий	—	Отсутствует

*Наличие рудиментарных конулей на M¹ *H. huanghaiensis* определено по изображению ([13], табл. VII, фиг. 2).

глубокой задней вырезкой и более широким талонидом; от *H. anthracinus* и *H. serus* — наличием метаконида и протокристида; от *H. paleocenus* и *H. leptognathus* — лучше развитым метаконидом; от *H. huanghaiensis* и *H. serus* — наличием энтокониды; от *H. hetangensis*, *H. anthracinus* и *H. leptognathus* — лучше развитым энтоконидом [1]. От *H. lopatini* отличается слабее отогнутым назад протоконидом P_4 и большим превышением длины P_4 над длиной M_1 . Наличие зачаточного параконида на P_4 отличает *H. dux* от *H. lopatini* и *H. hetangensis*.

Замечания. По длине зубных рядов и размерам отдельных зубов описанный череп экз. ПИН, № 3404/2 полностью соответствует нижней челюсти *Hapalodectes dux* (голотип ПИН, № 3104/371; рис. 4в); этот вид по известным параметрам намного крупнее одновозрастного *H. paradux* [1]. Наличие развитых конул (особенно хорошо выражены метаконуль M^1 , параконуль M^2 и метаконуль M^3) определяет архаичное строение верхних моляров описанного черепа, что соотносится с относительной примитивностью строения нижних моляров *H. dux*. Приведенные выше выводы о характере зубной окклюзии (рис. 4ж) подтверждают отнесение обоих охарактеризованных образцов к одному и тому же виду.

В строении лицевой части черепа *H. dux* демонстрирует признаки, общие с Mesonychidae — значительное участие слезной и скуловой костей в формировании предглазничной области. Это уменьшает число отмеченных ранее (см. [11, 17]) краниологических различий между гапалодектидами и мезонихидами, усиливая доказательства их близкого филогенетического родства.

Материал. В дополнение к голотипу из Цаган-Хушу, деформированный неполный череп с левыми I^3 — M^3 и правыми P^1 — P^3 из местонахождения Хайчин-Ула II (экз. ПИН, № 3404/2).

Гапалодекты рассматриваются как мелкие хищники с массой тела от 200 до 1000–1500 г [1]. Очевидно, наличие длинных острых клыков и режущих моляров отражает гиперкарниворный (гиперплотоядный) образ жизни гапалодектид. В эволюции этой группы прослеживается постепенное прогрессивное развитие признаков, связанных с хищническими адаптациями зубной системы.

Реконструированное филогенетическое древо *Hapalodectes* [2], majority-rule consensus tree) мало учитывает строение верхних зубов, поскольку они известны лишь для нескольких видов — *H. hetangensis* (DP^3 , DP^4 , C^1 — M^3) [11, 12], *H. huanghaiensis* (P^2 , P^3 , M^1 — M^3) [13], *H. leptognathus* (M^2 — M^3) [8, 10] и *H. serus* (P^4 — M^1) [10], а теперь еще и для *H. dux* (C^1 — M^3). С учетом базального филогенетического положения *H. dux* [1–4] представляется возможным с помощью

сравнительного морфологического анализа (табл. 1, 2) оценить эволюционные изменения верхних зубов гапалодектов и использовать эти данные для уточнения представлений об эволюционной истории рода.

Наличие хорошо развитых конул на верхних молярах (впервые установленное для *Hapalodectes*) согласуется с базальным эволюционным положением *H. dux*. У других видов четкие конулы отсутствуют, лишь для M^1 *H. huanghaiensis* можно предположить наличие рудиментарных бугорков параконуля и метаконуля ([13], табл. VII, фиг. 2). Таким образом, редукция конул является отчетливой эволюционной тенденцией *Hapalodectes*.

На верхних молярах *H. dux*, *H. huanghaiensis* и *H. hetangensis* метакон не очень сильно уступает по величине паракону, тогда как у *H. leptognathus* и *H. serus* их разница в размерах хорошо выражена. Очевидно, уменьшение метакона в процессе эволюции было связано с усилением режущей функции лабиальной доли верхних моляров, сопряженным с аналогичными изменениями нижних моляров (поперечное сжатие протокониды при редукции метаконида).

Другие отмеченные эволюционные тенденции — увеличение парастия M^1 , расширение гипокона M^1 и редукция гипокона M^3 . Важным эволюционным изменением в строении M^1 — M^2 является сокращение относительной ширины лингвального выступа, которое отражается увеличением значения отношения длины коронок к их ширине (для M^1 от 95–97% у *H. dux*, *H. huanghaiensis* и *H. hetangensis* до 131% у *H. serus*; для M^2 от 94–100% у *H. dux* и *H. hetangensis* до 110–113% у *H. leptognathus*). При этом противоположная тенденция (расширение лингвального выступа M^2) отмечена у *H. huanghaiensis*.

Последовательность ветвления клад *Hapalodectes* можно представить следующим образом [1, 2]: (*H. lopatini* + *H. dux*) ((*H. hetangensis* + *H. huanghaiensis*) (*H. paleocenus* + *H. paradux* (*H. leptognathus* (*H. anthracinus* + *H. serus*))))). Вывод о базальном положении среднепалеоценового *H. lopatini* из Китая и позднепалеоценового *H. dux* из Монголии основан не только на их возрасте, но и на примитивных признаках нижних моляров, включая хорошо обособленный метаконид, относительно крупные дополнительные передние бугорки и широкий талонид с четкими бугорками гипоконида, гипоконулида и энтокониды. Установленное в настоящем исследовании строение верхних моляров *H. dux* позволяет дополнить список примитивных признаков рода *Hapalodectes* наличием конул на M^1 и M^2 , конул и гипокона на M^3 , сравнительно широким лингвальным выступом M^1 — M^2 , относительно крупным метаконидом M^1 — M^2 , мелкими парастием и гипоконидом M^1 .

Среди эволюционно более продвинутых видов выделяются две основных клады. Первая из них содержит раннеэоценовых *H. hetangensis* и *H. huanghaiensis*, вторая включает позднепалеоценовых *H. paleocenus* и *H. paradox*, раннеэоценовых *H. anthracinus* и *H. leptognathus* и среднеэоценового *H. serus*. *H. anthracinus* и *H. leptognathus* обитали в Северной Америке, все другие виды — на востоке Азии.

H. hetangensis и *H. huanghaiensis* на верхних молярах утратили отчетливые конулы, но сохранили широкий лингвальный выступ и относительно крупный метакон. У *H. huanghaiensis* остались рудиментарные конулы на М¹ и маленький гипокон на М³. Нижние моляры демонстрируют метаконид с хорошо обособленной вершиной, относительно крупные дополнительные передние бугорки и отчетливые гипоконид и гипоконулид. При этом энтоконид рудиментарный у *H. hetangensis* и отсутствует у *H. huanghaiensis*.

У древнейших представителей второй клады — *H. paleocenus* и *H. paradox*, а также у *H. anthracinus*, верхние зубы не известны. Для М² *H. leptognathus* и М¹ *H. serus* характерны крупные стили, мелкие метаконы, относительно узкие лингвальные выступы, крупные гипоконы и отсутствие конул. Нижние моляры с мелкими гребневидными дополнительными передними бугорками и сильно редуцированными метаконидом и энтоконидом (вплоть до их полного отсутствия у *H. serus*).

Таким образом, эволюционные изменения в строении верхних моляров гапалодектов были четко скоррелированы с ранее установленными преобразованиями нижних моляров [1–4], направленными на усиление режущей функции продольных лезвий задней части зубных рядов. Эти изменения включали поперечное сжатие коронок, удлинение и усиление продольно ориентированных режущих лезвий и редукцию второстепенных по величине морфологических структур, расположенных в области взаимодействия лезвий верхних и нижних зубов. Продольное удлинение лезвий происходило в том числе путем увеличения угла между передними и задними режущими гребнями (паракристой и метакристой на верхних молярах, препротокрестидом и постпротокрестидом на нижних молярах). Усиление режущих лезвий достигалось путем их консолидации за счет уменьшения и поглощения бугорков, входящих в состав гребней (метакона на лабиальной доле верхних моляров, гипоконида и гипоконулида на талониде нижних моляров). Структурами, редуцированными в ходе эволюции, были конулы на верхних молярах, а также метаконид (вместе с протокрестидом) и энтоконид на нижних молярах.

В целом для Mesonychia характерно отсутствие конул на верхних молярах. Однако с учетом сведений о наличии рудиментарных метаконул

у Mesonychidae [18–20] и новых данных по *H. dux* можно полагать, что утрата конул в этих двух эволюционных линиях мезонихий происходила параллельно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен С.В. Багирову и Р.А. Ракизову (ПИН) за техническую помощь в подготовке иллюстраций.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-44-03007 (“Фауны наземных позвоночных мезо-кайнозоя Монголии”), <https://rscf.ru/project/24-44-03007/>.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследовались ископаемые материалы. Изучение живых животных не проводилось.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

У автора отсутствует конфликт интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Лонатин А.В.* Новый вид *Hapalodectes* (Hapalodectidae, Mesonychia) из палеоцена Монголии // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 513. С. 521–527.
2. *Solé F., De Bast E., Yang J. et al.* The first species of *Hapalodectes* (Mesonychia, Mammalia) from the middle Paleocene of China (Qianshan Basin, Anhui Province) sheds light on the initial radiation of hapalodectids // Palaeontology. 2017. V. 60. № 3. P. 433–449.
3. *Beard K.C., Wang Y.-Q., Meng J. et al.* Paleocene *Hapalodectes* (Mammalia: Mesonychia) from Subeng, Nei Mongol: further evidence of “East of Eden” dispersal at the Paleocene-Eocene boundary // Vertebrata Palasiatica. 2010. V. 48. № 4. P. 375–389.
4. *Лонатин А.В.* Древнейший *Hapalodectes* (Mesonychia, Mammalia) из палеоцена Монголии // Палеонтологический журнал. 2001. № 4. С. 90–96.
5. *Лонатин А.В.* Зубная аномалия у *Hapalodectes dux* (Hapalodectidae, Mesonychia) из позднего палеоцена Монголии // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 512. С. 474–479.
6. *Zhou X., Gingerich P.D.* New species of *Hapalodectes* (Mammalia, Mesonychia) from the early Wasatchian, early Eocene, of northwestern Wyoming //

- Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan. 1991. V. 28. № 9. P. 215–220.
7. O'Leary M.A., Rose K.D. New mesonychian dentitions from the Paleocene and Eocene of the Bighorn Basin, Wyoming // *Annals of the Carnegie Museum*. 1995. V. 64. № 2. P. 147–172.
 8. Guthrie D. The mammalian fauna of the Lysite Member, Wind River Formation (early Eocene), of Wyoming // *Memoirs of the Southern California Academy of Sciences*. 1967. V. 5. P. 1–53.
 9. Szalay F.S., Gould S.J. Asiatic Mesonychidae (Mammalia, Condylarthra) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1966. V. 132. Art. 2. P. 129–174.
 10. Szalay F.S. The Hapalodectinae and a phylogeny of the Mesonychidae (Mammalia, Condylarthra) // *American Museum Novitates*. 1969. № 2361. P. 1–26.
 11. Ting S., Li C. The skull of *Hapalodectes* (?Acreodi, Mammalia), with notes on some Chinese Paleocene mesonychids // *Vertebrata Palasiatica*. 1987. V. 25. № 3. P. 161–186.
 12. Ting S., Wang Y., Schiebout J.A. et al. New Early Eocene mammalian fossils from the Hengyang Basin, Hunan China // *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*. 2004. № 36. P. 291–301.
 13. Tong Y., Wang J. Fossil mammals from the Early Eocene Wutu Formation of Shandong Province // *Palaeontologia Sinica*. New Ser. C. 2006. № 28. P. 1–195.
 14. Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985 (Тр. ССМПЭ. Вып. 25).
 15. Dashzeveg D., Russell D.E. Palaeocene and Eocene Mixodontia (Mammalia, Glires) of Mongolia and China // *Palaeontology*. 1988. V. 31. № 1. P. 129–164.
 16. Kondrashov P., Lopatin A.V. Late Paleocene mixodonts from the Tsagan-Khushu locality, Mongolia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2003. V. 23. Suppl. to № 3. P. 68A (Abstracts of papers. 63rd Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. St. Paul, Minnesota, October 15–18, 2003).
 17. Zhou X., Zhai R., Gingerich P.D., Chen L. Skull of a new mesonychid (Mammalia, Mesonychia) from the Late Paleocene of China // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1995. V. 15. № 2. P. 387–400.
 18. Geisler J.H., McKenna M.C. A new species of mesonychian mammal from the lower Eocene of Mongolia and its phylogenetic relationships // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2007. V. 52. № 1. P. 189–212.
 19. Jin X. New mesonychid mammals found from Lower Paleogene of Erlan Basin, Nei Mongol // *Vertebrata Palasiatica*. 2012. V. 50. № 3. P. 245–257.
 20. Solé F., Godinot M., Laurent Y. et al. The European mesonychid mammals: phylogeny, ecology, biogeography, and biochronology // *Journal of Mammalian Evolution*. 2018. V. 25. P. 339–379.

THE SKULL OF *HAPALODECTES* (HAPALODECTIDAE, MESONYCHIA) FROM THE PALEOCENE OF MONGOLIA

Academician of the RAS A. V. Lopatin

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
e-mail: alopai@paleo.ru

The incomplete skull of *Hapalodectes* (Hapalodectidae, Mesonychia) is described from the Upper Paleocene Naran Member of the Naran Bulak Formation of the Khaychin-Ula 2 locality in the Bugin Tsav Basin in the south of Mongolia. This is the first discovery of the skull of a Paleocene member of the genus. The skull corresponds in size and dental occlusion to the species *H. dux* Lopatin, 2001, previously known only from a lower jaw from the Upper Paleocene Zhigden Member of the Naran Bulak Formation of the Tsagan-Khushu locality in the Nemegt Basin. In the structure of the facial part of the skull, *H. dux* exhibits features shared with Mesonychidae, namely the significant participation of the lacrimal and jugal in the preorbital region. The upper molars of *H. dux* were found to have distinct conules (a first for Hapalodectidae). The evolutionary changes in the structure of the upper molars of *Hapalodectes* (disappearance of the conules, decrease of the metacone, and narrowing of the lingual lobe) are determined. They were correlated with the transformations of the lower molars (reduction of the metaconid, protocristid, and entoconid, transverse compression of the trigonid and talonid) and together with them were aimed at enhancing the shearing action of the longitudinal blades of the posterior part of the dentitions.

Keywords: *Hapalodectes*, Mesonychia, Late Paleocene, Mongolia, skull, upper molars, evolution