

УДК 569.7.551.781.33(517)

## НОВЫЙ ВИД *HAPALODECTES* (*HAPALODECTIDAE, MESONYCHIA*) ИЗ ПАЛЕОЦЕНА МОНГОЛИИ

© 2023 г. Академик РАН А. В. Лопатин<sup>1,\*</sup>

Поступило 12.07.2023 г.

После доработки 29.07.2023 г.

Принято к публикации 31.07.2023 г.

Из местонахождения Цаган-Хушу в Монголии (верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден) по фрагменту нижнечелюстной кости с  $M_2$ – $M_3$  описан *Hapalodectes paradox* sp. nov. (*Hapalodectidae, Mesonychia*).  $M_2$  и  $M_3$  приблизительно одинаковых размеров, с высоким протоконидом, смещенным вперед редуцированным метаконидом, антеролингвально направленным протокристидом, очень глубокой задней вырезкой, узким талонидом, отчетливыми гипоконидом, энтоконидом и гипоконулидом. На основании зубных признаков новый вид предположительно относится к базальной части линии *Hapalodectes*, в начале эоцена распространившейся в Северную Америку. Цаган-Хушу – единственное известное местонахождение с двумя видами *Hapalodectes* (более крупным *H. dux* Lopatin, 2001 и более мелким *H. paradox* sp. nov.).

**Ключевые слова:** гапалодектиды, мезонихии, поздний палеоцен, Монголия, нижние моляры, рецессия пульпы, эволюция *Hapalodectes*, сосуществование видов

**DOI:** 10.31857/S2686738923600504, **EDN:** YAWUNX

Верхнепалеоценовая пачка жигден свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в южной Монголии содержит богатый комплекс остатков млекопитающих [1, 2]. При этом находки представителей некоторых групп единичны. К числу таких групп относятся гапалодектиды – мелкие мезонихии с ярко выраженными хищническими адаптациями в строении зубов. Описанный из Цаган-Хушу *Hapalodectes dux* Lopatin, 2001 основан только на голотипе – нижней челюсти с обоими рядами зубов [3, 4]. *H. dux* был описан как древнейший представитель рода (фаунистический комплекс пачки жигден датируется поздним палеоценом – гашатием) [1, 2]; в настоящее время из Китая известны еще два палеоценовых вида *Hapalodectes* – *H. lopatini* Solé et al., 2017 (средний палеоцен, ноншаний, интервал-зона *Bothriostylops*) и *H. paleocenius* Beard et al., 2010 (поздний палеоцен, гашатий) [5, 6]. В раннем эоцене (бумбаний) на территории Китая обитали *H. hetangensis* Ting et Li, 1987 (интервал-зона *Orientolophus*) и *H. huanghaiensis* Tong et Wang, 2006 (интервал-зона *Homogalax*), в среднем эоцене (ирдынмангий) – *H. serus* Matthew et Granger, 1925 [7–11]. Из нижнего эоцена (уосача) Северной Америки (США)

описаны *H. anthracinus* Zhou et Gingerich, 1991 (зона Wa-1) и *H. leptognathus* (Osborn et Wortman, 1892) (= *H. compressus* Matthew, 1909; зоны Wa-4–Wa-7) [12–16].

Ниже приведено описание новой находки *Hapalodectes* в пачке жигден свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу (сборы Южно-Гобийского отряда Совместной советско-монгольской палеонтологической экспедиции под руководством В.Ю. Решетова, 1987 г.). Экземпляр отнесен к новому виду, который характеризуется мелкими размерами и комбинацией примитивных и продвинутых морфологических признаков нижних коренных зубов.

Изученный материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве. Иллюстрации подготовлены при помощи цифрового фотоаппарата Nikon D800 с объективом AF-S Micro NIKKOR 60mm f/2.8G ED и рентгеновского микротомографа Neoscan N80 в ПИН. Параметры сканирования экз. ПИН, № 3104/775: 84 кВ, 48 мА, размер пикселя 5.5 мкм, поворот на 180° с шагом 0.2°, фильтр Cu 0.1 мм. Параметры сканирования экз. ПИН, № 3104/371: 101 кВ, 159 мА, размер пикселя 20 мкм, поворот на 180° с шагом 0.2°, фильтр Cu 0.5 мм. Рентгенографические изображения (2800 × 2400 пикселей) обработаны с использованием программного обеспечения Neoscan. Визуа-

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: alopat@paleo.ru

лизация 3D моделей с помощью CTvox (Bruker microCT).

Отряд Mesonychia Matthew, 1937

Семейство Hapalodectidae Szalay et Gould, 1966

Род *Hapalodectes* Matthew, 1909

*Hapalodectes paradox* Lopatin, sp. nov.

Название вида от *para*, древнегреч. — около, и видового названия *Hapalodectes dux*.

Голотип — ПИН, № 3104/775, фрагмент правой нижнечелюстной кости с  $M_2$ — $M_3$ ; Монголия, Южная Гоби, Нэмэгэтинская впадина, Цаган-Хушу; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

Описание (рис. 1, 2, 3б, 4б). Размеры мелкие для рода. Нижние моляры секториальные, сильно сжатые поперечно.  $M_2$  и  $M_3$  имеют приблизительно одинаковые размеры и сходное строение (рис. 1). Параконид вдвое ниже протоконида. В основании параконида имеются два отчетливых дополнительных бугорка (антеролабиальный и антеролингвальный), ограничивающие переднюю входящую бороздку и вместе с ней обеспечивающие крепкое межзубное сцепление с талонидом предыдущего по расположению зуба. Протоконидно-метаконидная доля отделена от параконида и талонида глубокими вырезками; особенно мощно развита широкая и очень глубокая задняя вырезка. Протоконид крупный и высокий, сильно сжат поперечно, с лабиальной стороны имеет характерные ланцетовидные очертания. Режущие лезвия протоконида (препротокристид и постпротокристид) мощные, угол между ними в вертикальной плоскости близок к прямому (около 95° на  $M_2$ , 100° на  $M_3$ ). Метаконид большей частью слит с протоконидом, редуцированный, но отчетливо выраженный. Постеролингвальная сторона протоконидно-метаконидной доли без явной выемки, выделяющей метаконид дистально. Протокристид направлен антеролингвально. Талонид сравнительно узкий, существенно уступает по ширине тригониду. Мощный режущий гребень талонида посередине разделяется выступающей вершиной гипоконида. Редуцированный гипоконулид расположен заметно ниже гипоконида на заднем конце режущего гребня талонида. Рудиментарный энтоконид имеет вид миниатюрного базального бугорка в постеролингвальной части коронки, на  $M_2$  расположен ближе к основанию коронки и немного крупнее, чем на  $M_3$ . Задний край талонида  $M_2$  скошен постлеродорсально, у  $M_3$  — вертикальный (боковой вид).

На  $M_2$  редуцированный метаконид с отчетливой самостоятельной вершиной, которая сильно смещена вперед по отношению к вершине протоконида и поэтому хорошо заметна даже с лабиальной стороны (рис. 1а, 1г, 3б). Вершины протоконида и метаконида соединены четким удлиненнымproto-

кристидом, сильно скошенным вперед. Угол между протокристидом и препротокристидом в горизонтальной плоскости (протокристидный угол) составляет около 40° (рис. 1д, 4б). Параконид по массивности равен метакониду. Талонид расширяется дистально и имеет прямой задний край.

На  $M_3$ rudиментарный метаконид апикально гребневидный, не имеет выраженной собственной вершины, однако лингвальная выпуклость метаконида и протокристид хорошо развиты. Протокристидный угол около 30°. По ширине параконида и области дополнительных бугорков  $M_3$  заметно превосходит  $M_2$ . Талонид существенно сужается и закругляется дистально; он вытянут продольно сильнее, чем на  $M_2$ . Задний корень  $M_3$  в основании сильно расширен продольно.

Внутреннее строение зубов характеризуется значительным утолщением дентина в апикальной части протоконидно-метаконидной доли, в основании задней вырезки и в области гипоконида (рис. 2а). На  $M_2$  фиксируется сильное сужение пульпарной полости (рецессия пульпы) в области тригонида за счет визуально отчетливо обособленного внутреннего слоя дентина (рис. 2б, 2в); оно может быть связано с аномально усиленным формированием вторичного дентина.

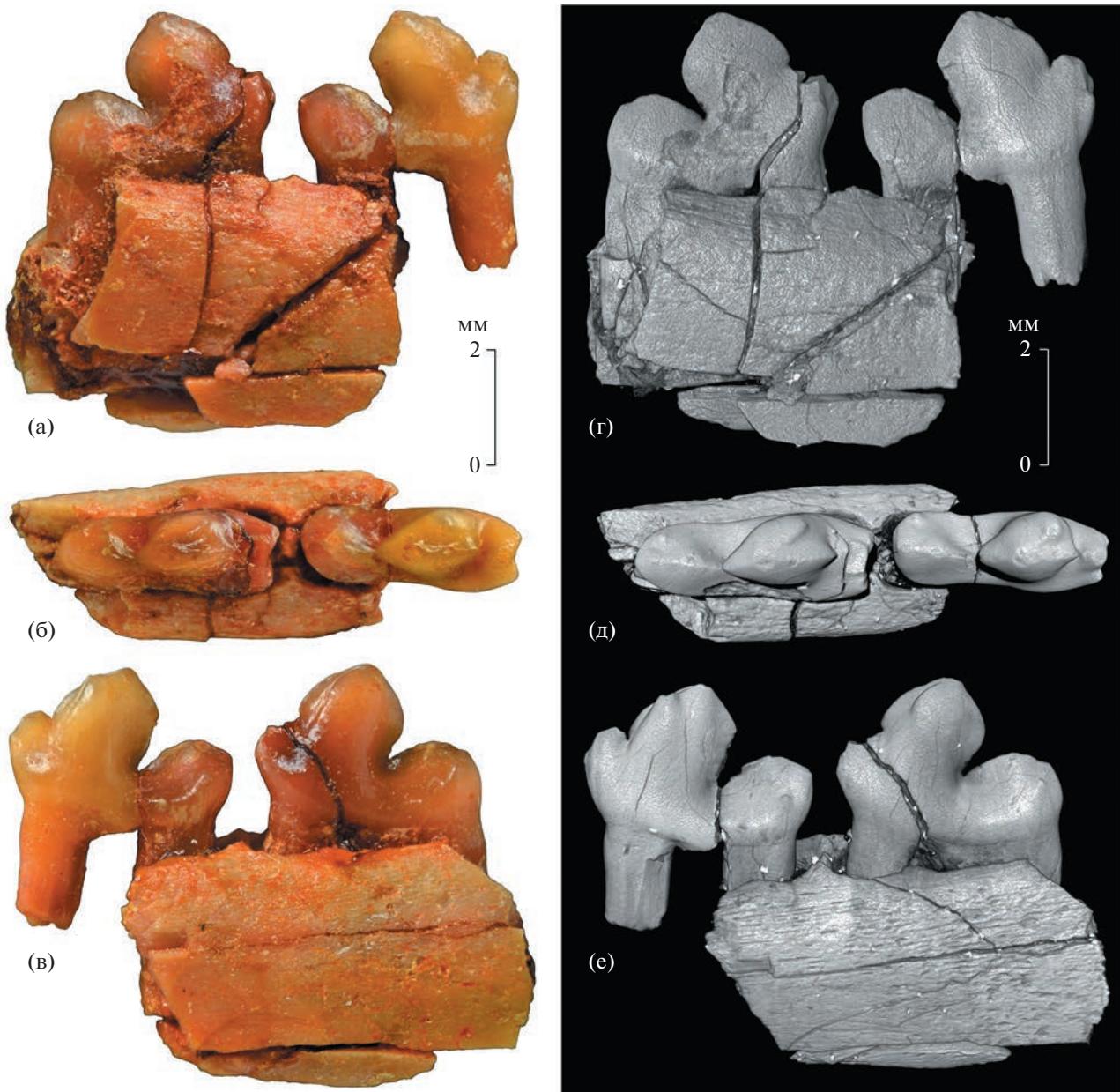
Размеры голотипа в мм.  $M_2$ : длина — 3.85, ширина тригонида — 1.45, ширина талонида — 1.35, высота по протокониду — 2.7;  $M_3$ : длина — 3.95, ширина тригонида — 1.5, ширина талонида — 1.3, высота по протокониду — 2.8.

Сравнение. *Hapalodectes paradox* sp. nov. заметно крупнее *H. hetangensis*, но существенно мельче всех прочих описанных видов рода (табл. 1).

Новый вид отличается от одновозрастного *H. dux* более мелкими размерами (рис. 3) и рядом признаков  $M_2$ — $M_3$  (рис. 4): сильно сдвинутым вперед редуцированным метаконидом (с гребневидной вершиной на  $M_3$ ), длинным протокристидом и меньшим протокристидным углом (40° на  $M_2$ , 30° на  $M_3$ ; у *H. dux* этот угол равен приблизительно 75° на  $M_1$ , 65° на  $M_2$  и 60° на  $M_3$ ), а также более глубокой задней вырезкой и узким талонидом (у *H. dux* талонид не уступает по ширине тригониду).

*H. paradox* sp. nov. отличается от *H. lopatini*, *H. paleocenus*, *H. anthracinus*, *H. leptognathus* и *H. hetangensis* приблизительно равной длиной  $M_2$  и  $M_3$  (у первых четырех видов  $M_3$  сильно увеличен, а у последнего — несколько уменьшен).

Наличие метаконида на молярах отличает новый вид от *H. anthracinus* и *H. serus*, более длинный протокристид  $M_2$ — $M_3$  и гребневидная форма вершины метаконида  $M_3$  — от *H. paleocenus* и *H. leptognathus*, наличие энтоконида — от *H. huanghaiensis*.



**Рис. 1.** *Hapalodectes paradoxus* Lopatin, sp. nov., голотип ПИН, № 3104/775, фрагмент правой нижнечелюстной кости с  $M_2$ – $M_3$ : а–в – фотографии, г–е – компьютерная модель; а, г – с лабиальной стороны; б, д – с окклюзиальной стороны; в, е – с лингвальной стороны; Монголия, Цаган-Хушу; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

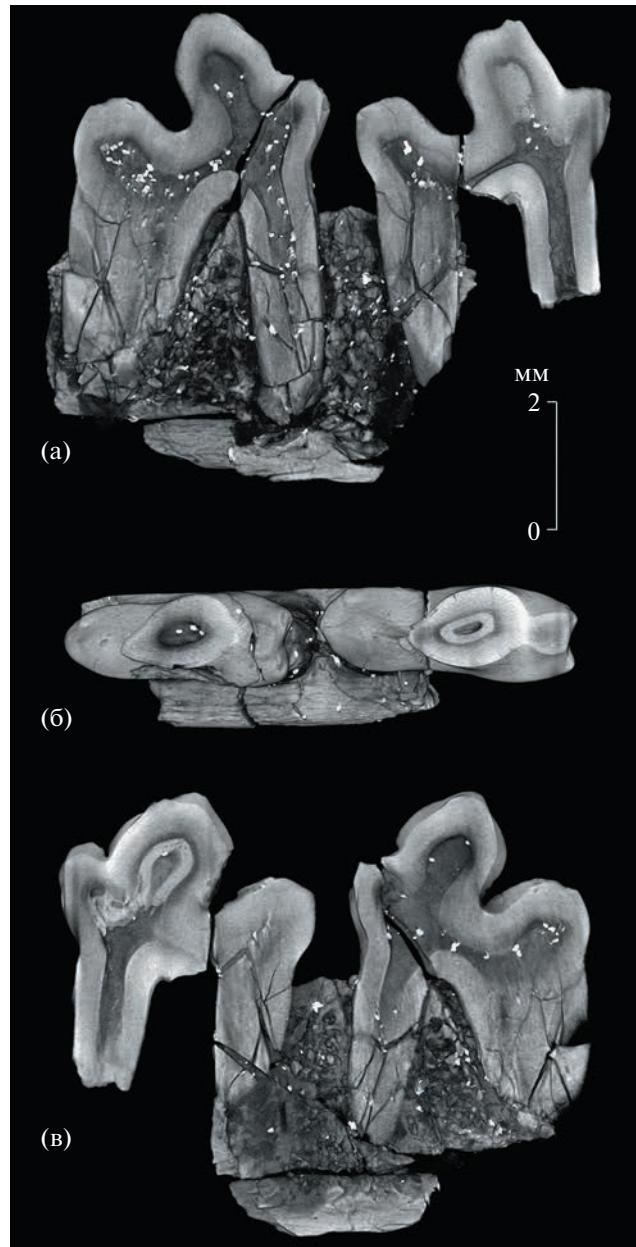
и *H. serus*, его относительно слабая редукция – от *H. hetangensis*, *H. anthracinus* и *H. leptognathus*.

От видов, сохранивших на молярах сравнительно хорошо развитый метаконид (см. табл. 2), *H. paradoxus* sp. nov. отличается его большей редукцией, сильным передним смещением и, соответственно, более острым протокристидным углом, а также гребневидной вершиной этого бугорка на  $M_3$ .

**З а м е ч а н и я.** Найдены гапалодектид довольно редки, а их разнообразие в каждом из местонахождений обычно ограничено одним видом. В

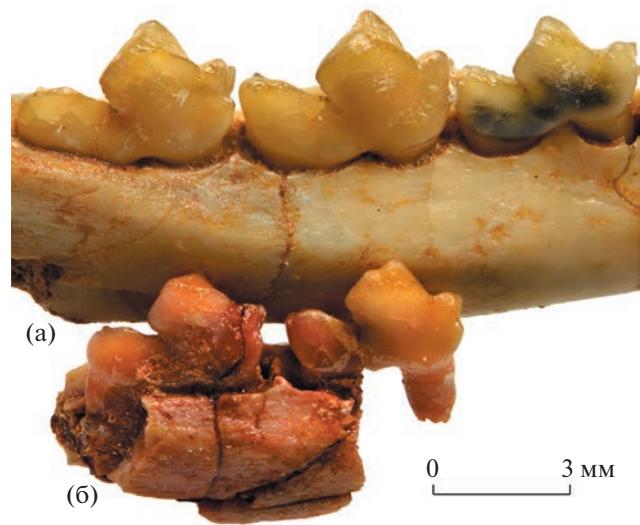
настоящее время Цаган-Хушу – единственное местонахождение, в котором совместно обнаружены два вида гапалодектов – сравнительно крупный *H. dux* и более мелкий *H. paradoxus* sp. nov.

Голотипы *H. dux* и *H. paradoxus* sp. nov. сильно различаются размерами и строением зубов и поэтому не могут быть половыми, возрастными или иными внутривидовыми вариациями. Половой диморфизм у *Hapalodectes* предположительно отражается в высоте горизонтальной ветви нижней челюсти [6].



**Рис. 2.** *Hapalodectes paradoxus* Lopatin, sp. nov., голотип ПИН, № 3104/775, фрагмент правой нижнечелюстной кости с  $M_2$ – $M_3$ , компьютерная модель: а – сагиттальный срез с лабиальной стороны; б – фронтальный срез вентральнее вершин параконидов с окклюзиальной стороны; в – сагиттальный срез с лингвальной стороны; Монголия, Цаган-Хушу; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

Расчет по формуле С. Чжоу ( $Y = 1.327 \times X - 3.355$ , где  $X = \ln(L \times B)$  ( $L$  – длина  $M_2$ ,  $B$  – ширина  $M_2$ , мм),  $Y = \ln W$  (вес, кг)) [17] позволяет определить массу тела *H. paradoxus* sp. nov. в 360 г. Рассчитанная по этой формуле масса тела *H. leptognathus* – 700–1100 г (в среднем 900 г), *H. serus* – 870 г, *H. lopatini* – 740 г, *H. huanghaiensis* – 670 г, *H. anthracinus* – 530 г,



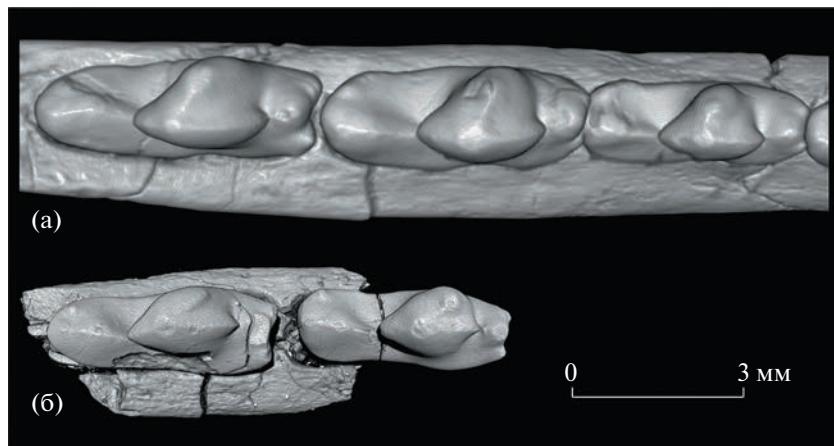
**Рис. 3.** Сравнение двух видов *Hapalodectes* из местонахождения Цаган-Хушу в Монголии: а – *H. dux* Lopatin, 2001, голотип ПИН, № 3104/371, нижняя челюсть, область правых  $M_1$ – $M_3$  с дорсолабиальной стороны; б – *H. paradoxus* Lopatin, sp. nov., голотип ПИН, № 3104/775, фрагмент правой нижнечелюстной кости с  $M_2$ – $M_3$  с дорсолабиальной стороны; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

*H. dux* – 500 г, *H. paleocenus* – 460 г, *H. hetangensis* – 190–200 г [3, 6, 17]. По размерам костей посткраниального скелета масса тела *H. leptognathus* оценивается в 1000–1500 г [18].

#### Материал. Голотип.

Недавний филогенетический анализ мезонихий (Mesonychia, или Acroodi), архаичных хищных копытных палеогена Северного полушария, предполагает следующий порядок ветвления клад *Hapalodectes* ([6], рис. 3, majority-rule consensus tree): (*H. lopatini* + *H. dux*) ((*H. hetangensis* + *H. huanghaiensis*) (*H. paleocenus* (*H. leptognathus* (*H. anthracinus* + *H. serus*)))). Этот эволюционный сценарий подразумевает базальное положение среднепалеоценового *H. lopatini* и позднепалеоценового *H. dux*, основанное на большом числе примитивных признаков, свойственных этим древним азиатским видам. Для их нижних моляров характерны хорошо обособленный метаконид, относительно крупные дополнительные бугорки впереди параконида, широкий талонид и четкие бугорки талонида – гипоконид, гипоконулид и энтоконид. Последний нижний моляр  $M_3$  приблизительно равен по длине  $M_2$  у *H. dux* и немного превосходит его у *H. lopatini*.

Эволюционно более продвинутые виды подразделяются на две основных клады [3, 5, 6]. Первая из них включает раннекайнозойских *H. hetangensis* и *H. huanghaiensis* из Китая, вторая – позднепалеоцен-



**Рис. 4.** Сравнение строения нижних моляров двух видов *Hapalodectes* из местонахождения Цаган-Хушу в Монголии, компьютерные модели с окклюзиальной стороны: а – *H. dux* Lopatin, 2001, голотип ПИН, № 3104/371, нижняя челюсть, область правых  $M_1$ – $M_3$ ; б – *H. paradox* Lopatin, sp. nov., голотип ПИН, № 3104/775, фрагмент правой нижнечелюстной кости с  $M_2$ – $M_3$ ; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

нового *H. paleocenus* из Китая, раннеоэоценовых *H. anthracinus* и *H. leptognathus* из Северной Америки и среднезооценового *H. serus* из Китая.

Близкое родство *H. hetangensis* и *H. huanghaiensis* поддерживается сходным строением верхних моляров, а также наличием хорошо обособленной вершины метаконида и относительно крупных дополнительных передних бугорков на нижних молярах [6]. Энтоконид рудиментарный у *H. hetangensis* и отсутствует у *H. huanghaiensis*, гипоконид и гипоконулид отчетливые.  $M_3$  равен по длине  $M_2$  у *H. huanghaiensis* и уступает ему у *H. hetangensis*.

Вторая клада характеризуется относительно крупными размерами, мелкими гребневидными дополнительными передними бугорками и прогрессивной редукцией метаконида и энтоконида вплоть до их полного исчезновения у *H. serus* (см. табл. 2). У представителей этой линии  $M_3$  по длине значительно превосходит  $M_2$  (неизвестно для

*H. serus*), а талониды сравнительно узкие, как и у *H. paradox* sp. nov. Отмеченная у *H. paradox* sp. nov. отчетливая редукция метаконида (особенно на  $M_3$ ) позволяет сближать новый вид с данной ветвью *Hapalodectes*. Эта редукция была связана с уменьшением ширины средней части нижних моляров (для усиления их режущего воздействия) и происходила путем слияния основания метаконида с протоконидом. Сужение протоконидно-метаконидной доли у *H. paradox* sp. nov. было достигнуто в том числе за счет переднего смещения вершины метаконида, которое уменьшило протокристидный угол (как и у *H. leptognathus*, см. [13, 14]). Однако при этом новый вид сохранил некоторые примитивные для рода черты – относительно крупные дополнительные передние бугорки, наличие энтоконида и приблизительно одинаковую длину последнего и предпоследнего нижних моляров. По совокупности зубных признаков

**Таблица 1.** Сравнение длины  $M_2$  и  $M_3$  (средние значения в скобках, в мм) у *Hapalodectes* (данные для ранее известных видов по [3, 5, 6, 9, 11, 14–16])

Вид	$M_2$	$M_3$	$M_3/M_2, \%$
<i>H. lopatini</i>	4.89	>5.0	>102
<i>H. paleocenus</i>	4.2	4.7	111.9
<i>H. dux</i>	4.5	4.4–4.5 (4.45)	98–100 (99)
<i>H. paradox</i> sp. nov.	3.85	3.95	102.6
<i>H. hetangensis</i>	3.1–3.4 (3.25)	3.1	91–100 (95.4)
<i>H. huanghaiensis</i>	4.9	5.0	102
<i>H. serus</i>	5.51	—	—
<i>H. anthracinus</i>	4.7–4.88 (4.79)	—	>100
<i>H. leptognathus</i>	5.4–6.01 (5.71)	5.9–6.37 (6.07)	106–110 (106.3)

**Таблица 2.** Сравнение строения  $M_2$  и  $M_3$  у *Hapalodectes* (данные для ранее известных видов по [3, 5, 6, 9, 11, 14–16], протокристидный угол измерен по изображениям)

Вид	Метаконид	Протокристидный угол		Энтоконид
		$M_2$	$M_3$	
<i>H. lopatini</i>	развитый	55°	—	— (развитый на $M_1$ )
<i>H. paleocenus</i>	редуцированный	50°	45°	рудиментарный
<i>H. dux</i>	развитый	65°	60°	рудиментарный
<i>H. paradox</i> sp. nov.	редуцированный	40°	30°	рудиментарный
<i>H. hetangensis</i>	развитый	—	—	рудиментарный
<i>H. huanghaiensis</i>	развитый	60°	—	отсутствует
<i>H. serus</i>	отсутствует	—	отсутствует	отсутствует
<i>H. anthracinus</i>	отсутствует	—	отсутствует	рудиментарный
<i>H. leptognathus</i>	редуцированный	—	—	рудиментарный или отсутствует

*H. paradox* sp. nov. может рассматриваться как сестринский вид к *H. paleocenus*.

Итак, из палеоцена Азии теперь известны четыре вида *Hapalodectes* – *H. lopatini*, *H. dux*, *H. paleocenus* и *H. paradox* sp. nov., что подтверждает вывод о довольно разветвленной палеоценовой радиации этой группы [6]. Сценарий эволюции рода в эоцене включает следующие предположения. Линия *H. hetangensis* и *H. huanghaiensis*, эндемичная для юго-востока Китая, может быть связана происхождением с этим регионом, откуда также известен среднепалеоценовый *H. lopatini* [6]. В начале эоцена в Северную Америку проникли представители другой линии, давшие на новом континенте местную видовую радиацию (*H. anthracinus* и *H. leptognathus*). В основании данной линии могли быть сравнительно мелкие позднепалеоценовые *H. paleocenus* и *H. paradox* sp. nov., обитавшие в области Монгольского плато. В свою очередь, общий предок двух последних видов, очевидно, возник в результате более ранней палеоценовой радиации, давшей также *H. dux*. К еще более раннему этапу эволюции относится разделение предка всех обсуждаемых видов и *H. lopatini*.

Следует отметить особую роль области Монгольского плато в позднепалеоценовой радиации *Hapalodectes* [3, 6] в связи с существованием здесь в гашении трех видов этого рода – *H. paleocenus*, *H. dux* и *H. paradox* sp. nov., и совместным присутствием двух последних в местонахождении Цаган-Хушу. Видимо, значительные различия в строении коренных зубов и размерах тела у совместно существовавших видов *H. dux* и *H. paradox* sp. nov. способствовали минимизации трофической конкуренции между ними. Это соответствует представлениям о морфологической дивергенции зубной системы хищных млекопитающих как факторе симпатического видеообразования [19] и подчеркивает роль области Монгольского

плато как вероятного центра позднепалеоценовой диверсификации гапалодектид.

Предполагается, что в начале среднего эоцена представитель североамериканской линии гапалодектов мигрировал обратно в Азию, где дал начало *H. serus* [3, 5, 6]. Однако нельзя исключить, что *H. serus* возник в результате параллельного развития азиатской линии *Hapalodectes*, к среднему эоцена независимо достигшей такого же уровня специализации, что и североамериканский *H. anthracinus* в раннем эоцена [3]. В этой части эволюционный сценарий может быть существенно скорректирован и детализирован, когда в нижнем и среднем эоцена Азии будут найдены остатки эволюционно более продвинутых представителей линии *H. hetangensis* и *H. huanghaiensis* или других потомков палеоценовой радиации *Hapalodectes*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985 (Tr. ССМПЭ. Вып. 25).
2. Lopatin A.V. Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontological Journal. 2006. V. 40. Suppl. 3. P. S205–S405.
3. Лопатин А.В. Древнейший *Hapalodectes* (Mesonychia, Mammalia) из палеоцена Монголии // Палеонтологический журнал. 2001. № 4. С. 90–96.
4. Лопатин А.В. Зубная аномалия у *Hapalodectes dux* (Hapalodectidae, Mesonychia) из позднего палеоце-

- на Монголии // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 512. С. 474–479.
5. 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.
  6. 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.
  7. Matthew W.D., Granger W. New mammals from the Ir-din Manha Eocene of Mongolia // American Museum Novitates. 1925. № 198. P. 1–10.
  8. 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.
  9. 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.
  10. 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.
  11. 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.
  12. Osborn H.F., Wortman J.L. Fossil mammals of the Wahsatch and Wind River beds. Collection of 1891 // Bulletin of the American Museum of Natural History. 1892. V. 4. Art. 11. P. 81–147.
  13. Matthew W.D. The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene // Memoirs of the American Museum of Natural History. 1909. V. 9. Pt 6. P. 291–567.
  14. Szalay F.S. The Hapalodectinae and a phylogeny of the Mesonychidae (Mammalia, Condylarthra) // American Museum Novitates. 1969. № 2361. P. 1–26.
  15. 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.
  16. 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.
  17. Gunnell G.F., Gingerich P.D. New hapalodectid *Hapalorestes lovei* (Mammalia, Mesonychia) from the early Middle Eocene of northwestern Wyoming // Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan. 1996. V. 29. № 15. P. 413–418.
  18. Zhou X., Beard K.C. Locomotor adaptations of *Hapalodectes* (Mammalia, Mesonychia) // Journal of Vertebrate Paleontology. 1993. V. 13. № 3. Suppl. P. 64.
  19. Davies T.J., Meiri S., Barracough T.G., Gittleman J.L. Species co-existence and character divergence across carnivores // Ecology Letters. 2007. V. 10. № 2. P. 146–152.

## A NEW SPECIES OF *HAPALODECTES* (HAPALODECTIDAE, MESONYCHIA) FROM THE PALEOCENE OF MONGOLIA

Academician of the RAS A. V. Lopatin<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

\*e-mail: alop@paleo.ru

*Hapalodectes paradox* sp. nov. (Hapalodectidae, Mesonychia) is described on the base of the dentary fragment with  $M_2$ – $M_3$  from the Tsagan-Khushu locality in Mongolia (Upper Paleocene, Naran Bulak Formation, Zhigden Member). The  $M_2$  and  $M_3$  are approximately the same size, with a high protoconid, anteriorly displaced reduced metaconid, anterolingually directed protocristid, very deep posterior notch, narrow talonid, and distinct hypoconid, entoconid and hypoconulid. Based on dental characters, the new species is presumably related to the base of the lineage of *Hapalodectes* that dispersed to North America at the beginning of the Eocene. Tsagan-Khushu is the only known locality where two species of *Hapalodectes* co-occur (larger *H. dux* Lopatin, 2001 and smaller *H. paradox* sp. nov.).

**Keywords:** hapalodectids, mesonychians, Late Paleocene, Mongolia, lower molars, pulp recession, *Hapalodectes* evolution, species co-occurrence