

УДК 569:551.763.1(571.1)

## РАННЕМЕЛОВЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ 1. TINODONTIDAE

© 2005 г. А. В. Лопатин<sup>1</sup>, Е. Н. Мащенко<sup>1</sup>, А. О. Аверьянов<sup>2</sup>,  
А. С. Резвый<sup>3</sup>, П. П. Скучас<sup>3</sup>, С. В. Лещинский<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт РАН  
e-mail: alop@paleo.ru

<sup>2</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный университет

<sup>4</sup>Томский государственный университет

Поступила в редакцию 07.12.2004 г.

Принята к печати 25.01.2005 г.

Из раннемелового местонахождения Шестаково (Кемеровская область, Западная Сибирь) описан новый представитель симметродонтных млекопитающих семейства Tinodontidae – *Yermakia domitor* gen. et sp. nov. Это первая находка симметродонтов в России. *Yermakia* характеризуется сильно изогнутой зубной костью с отогнутым дорсально резцовым отделом, коротким нижнечелюстным симфизом, узкой в передней части и широкой сзади меккелевой бороздой, хорошо выраженным птеригонидным гребнем и маленькой птеригонидной впадиной, латерально отогнутым птеригонидным флангом, пологим венечным отростком зубной кости, четырьмя мелкими нижними резцами, небольшим двухкорневым клыком, в разной степени выраженной диастемой между клыком и P<sub>1</sub>, лишенными бугорка *b* двухкорневыми P<sub>1</sub>–P<sub>3</sub> и возрастанием угла тригоида от 102° на M<sub>1</sub>–M<sub>2</sub> до 139° на M<sub>4</sub>. Новый симметродонт из Шестаково по эволюционному уровню занимает промежуточное положение между *Tinodon* из поздней юры Северной Америки и *Gobiotheriodon* из раннего мела Монголии.

Местонахождение раннемеловых позвоночных Шестаково (55°54'12" с.ш., 87°57'28" в.д.) расположено в 1.5 км вниз по течению по правобережью р. Кия от с. Шестаково (Чебулинский р-н, Кемеровская обл.). Богатая фауна наземных позвоночных из этого местонахождения включает около 25 видов (Maschenko, Lopatin, 1998; Алифанов и др., 1999; Татарин, Мащенко, 1999; Ефимов, Лещинский, 2000; Лещинский и др., 2000; Мащенко и др., 2000, 2002; Аверьянов, Файнгерц, 2001; Leshchinskiy et al., 2001; Averianov et al., 2002; Maschenko et al., 2002, 2003; и др.). В их числе ранее были определены шесть форм млекопитающих: докодонт *Sibirotherium rossicus* Maschenko, Lopatin et Voronkevich, 2003 (Tegotheriidae), “триконодонты” *Amphilestidae* gen. indet. и три вида рода *Gobiconodon* (*Gobiconodontidae*) и эупантотерий *Kiyatherium cardiodens* Maschenko, Lopatin et Voronkevich, 2002 (*Peramuridae*) (Maschenko, Lopatin, 1998; Мащенко и др., 2000, 2002; Maschenko et al., 2003). Среди материалов из Шестаково, в основном в сборах Е.Н. Мащенко, С.В. Лещинского и Е.В. Буркановой (2003 г.), и Е.Н. Мащенко и А.С. Резвого (2004 г.), содержатся остатки еще одной формы – “симметродонта” *Yermakia domitor* gen. et sp. nov., описываемые ниже.

В статье приняты следующие сокращения: ПИН – Палеонтологический институт РАН, Москва; ПМ ТГУ – Палеонтологический музей

Томского государственного университета, Томск; USNM – Национальный музей США, Вашингтон. L – максимальная длина коронки зуба; W – максимальная ширина коронки зуба; H – лабиальная высота коронки зуба по бугорку *a*; h – высота горизонтальной ветви нижней челюсти с лабиальной стороны под M<sub>1</sub>.

Все описанные в статье образцы хранятся в коллекции ПМ ТГУ.

Авторы признательны декану геолого-географического факультета ТГУ Г.М. Татьянину и преподавателю средней школы с. Шестаково Чебулинского р-на Кемеровской обл. Г.А. Чудовой за помощь в организации полевых работ в 2003–2004 гг. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 04-04-49637, 04-04-49113, 04-05-64805 и 02-04-48458, гранта президента РФ МД-255.2003.04 и гранта для ведущих научных школ НШ-1840.2003.4.

### СЕМЕЙСТВО TINODONTIDAE MARSH, 1887

Род *Yermakia* Lopatin, Maschenko, Averianov, Rezvyi, Skutschas et Leshchinskiy, gen. nov.

Название рода в честь Ермака Тимофеевича, завоевателя Сибири.

Типовой вид – *Y. domitor* sp. nov.

Диагноз. Род характеризуется следующей комбинацией признаков – продвинутых (+), при-

митивных (-) и неясной полярности (?). Зубная кость сильно изогнута в вертикальной плоскости, ее передний конец поднимается выше линии альвеол заклыковых зубов (+). Симфиз нижней челюсти короткий, его задний край расположен на уровне заднего корня  $C_1$  (+). Меккелева борозда состоит из узкой передней части, начинающейся на уровне  $P_1$ - $P_2$ , и более широкой задней части, начинающейся на уровне  $M_1$  и доходящей до нижнечелюстного отверстия (?). Птеригоидный гребень хорошо выражен, начинается позади птеригоидной впадины (+). Птеригоидная впадина очень маленькая (+). Венечный отросток пологий (угол возвышения  $\sim 137$ - $155^\circ$ ). Формула нижних зубов  $I_{1-4}C_1P_{1-3}M_{1-4}$  (-). Нижние резцы примерно равны по размерам,  $I_2$  может быть меньше других резцов (?).  $C_1$  небольшой, двухкорневой, передний корень меньше заднего (?). Имеется диастема между  $C_1$  и  $P_1$  (+).  $P_1$ - $P_3$  двухкорневые, без бугорка  $b$  (?). Угол тригонида на  $M_1$  и  $M_2$  близок к  $100^\circ$ , на  $M_3$  -  $110$ - $130^\circ$ , на  $M_4$   $\sim 135^\circ$  (?).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Tinodon* Marsh, 1879 отличается более отогнутым вверх передним концом зубной кости, менее протяженным нижнечелюстным симфизом (у *Tinodon* протягивается до середины  $P_2$ ), более пологим венечным отростком (у *Tinodon* почти вертикальный), наличием диастемы между  $C_1$  и  $P_1$  и существенно меньшим углом тригонида на  $M_1$  (у *Tinodon*  $\sim 155^\circ$ ). Близок по степени изогнутости зубной кости и углу возвышения венечного отростка к *Gobiotheriodon Trofimov*, 1997, от которого отличается сильнее выраженной узкой передней частью меккелевой борозды, четырьмя нижними резцами (три у *Gobiotheriodon*), небольшим  $I_3$  (у *Gobiotheriodon*  $I_3$  заметно крупнее  $I_1$ - $I_2$  и примерно равен по размерам  $C_1$ ), двухкорневым нижним клыком (у *Gobiotheriodon* однокорневой), наличием диастемы между  $C_1$  и  $P_1$ , большим углом тригонида на  $M_2$ - $M_3$  (у *Gobiotheriodon* он составляет  $\sim 85^\circ$  на  $M_2$  и  $\sim 95^\circ$  на  $M_3$ ) и значительно менее обширной птеригоидной впадиной.

*Yermakia domitor* Lopatin, Maschenko, Averianov, Rezvyi, Skutschas et Leshchinskiy, sp. nov.

Табл. IX-X (см. вклейку)

Название вида *domitor* лат. - укротитель, покоритель.

Голотип - ПМ ТГУ, № 16/6-16, фрагмент правой зубной кости с  $P_3$ ,  $M_1$ - $M_4$ , задней альвеолой клыка, передним корнем и запломбированной задней альвеолой  $P_1$  и корнями  $P_2$ ; Россия, Кемеровская обл., Чебулинский р-н, местонахождение Шестаково 1; нижний мел, илекская свита.

Описание (рис. 1-3). Горизонтальная ветвь зубной кости длинная и низкая, заметно изогнута в вертикальной плоскости, на уровне моляров ее

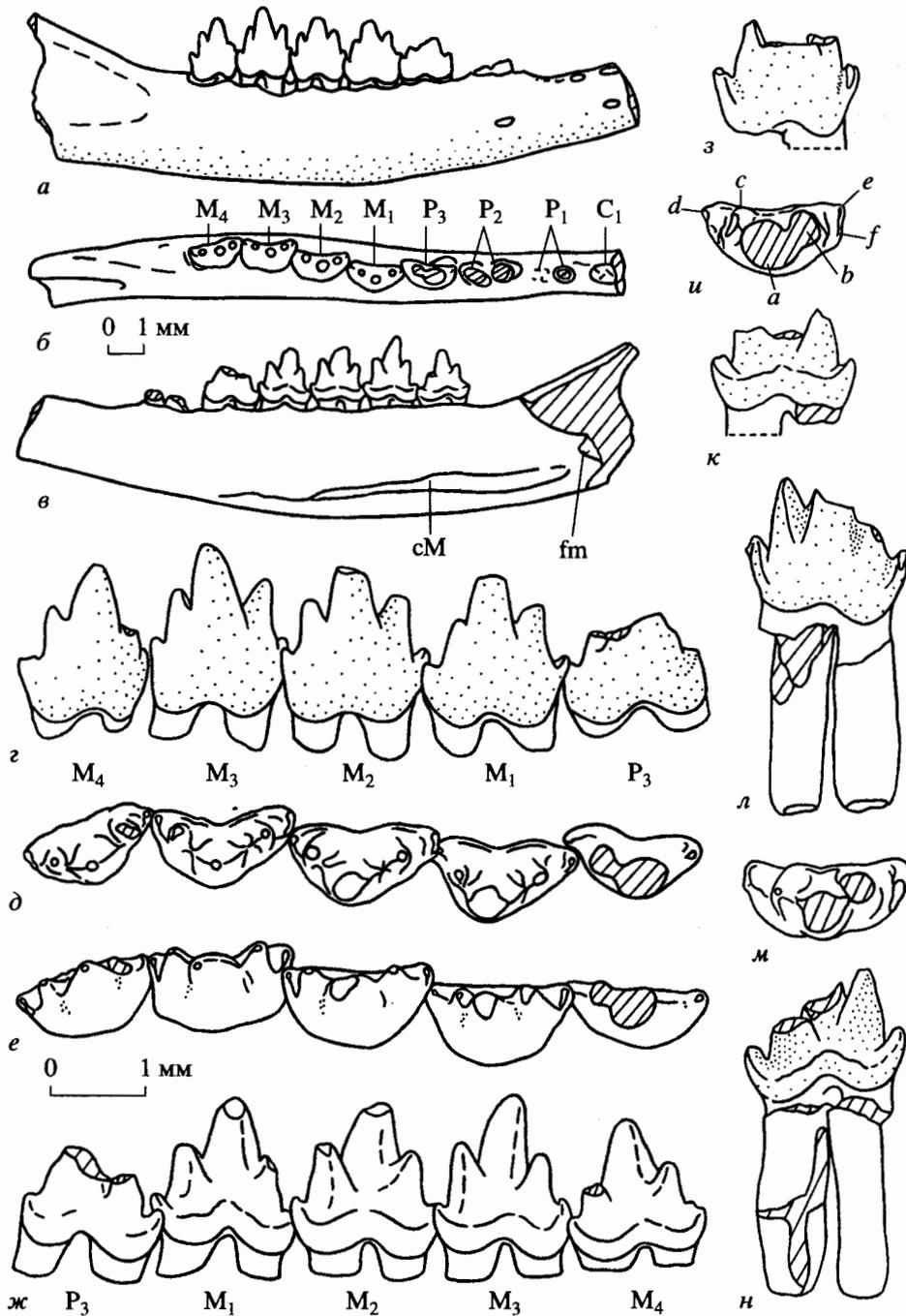
высота превышает высоту зубов приблизительно в 1.5 раза (голотип). Передний конец зубной кости отогнут дорсально, так что резцовый отдел поднимается заметно выше уровня альвеол заклыковых зубов.

Нижнечелюстной симфиз сравнительно короткий, его задний край находится на уровне клыка. Симфиз отклоняется от оси альвеолярного края челюсти под углом  $\sim 28^\circ$ . Сочленовная поверхность симфиза со слабым рельефом, в задней части имеется довольно крупное питательное отверстие.

Между  $C_1$  и  $P_1$  имеется диастема, длина которой варьирует от сравнительно небольшой (голотип, экз. № 120/9-28) до сопоставимой по величине с длиной  $P_1$  (экз. №№ 16/5-25, 16/6-19).

Количество и расположение подбородочных отверстий варьирует. В резцовой области может быть одно крупное (экз. № 16/7-22) или два маленьких (экз. № 120/9-28) отверстия, либо отверстия отсутствуют (экз. №№ 16/5-20, 16/7-6). Наиболее постоянна пара отверстий в области клыка и  $P_1$  (на голотипе и экз. № 16/7-22 имеется только одно отверстие, расположенное под клыком). Переднее отверстие из этой пары может быть расположено под передним (экз. № 16/5-20) или под задним (экз. №№ 16/5-25, 16/6-6) корнем клыка, либо на уровне диастемы между клыком и  $P_1$  (экз. № 120/9-28). Заднее отверстие расположено между  $P_1$  и  $P_2$  (экз. № 16/6-19), на уровне заднего корня  $P_1$  (экз. № 120/9-28), переднего корня  $P_1$  (экз. № 16/6-6) или на уровне диастемы между клыком и  $P_1$  (экз. №№ 16/5-20, 16/7-6, 16/6-19, 16/5-25). На экземпляре № 16/5-25 это отверстие двойное. Довольно постоянны также подбородочные отверстия под передним корнем  $P_2$  (голотип, экз. №№ 16/7-22, 16/5-20) и под передним корнем  $P_3$  (экз. №№ 16/7-22, 16/5-20, 16/6-19).

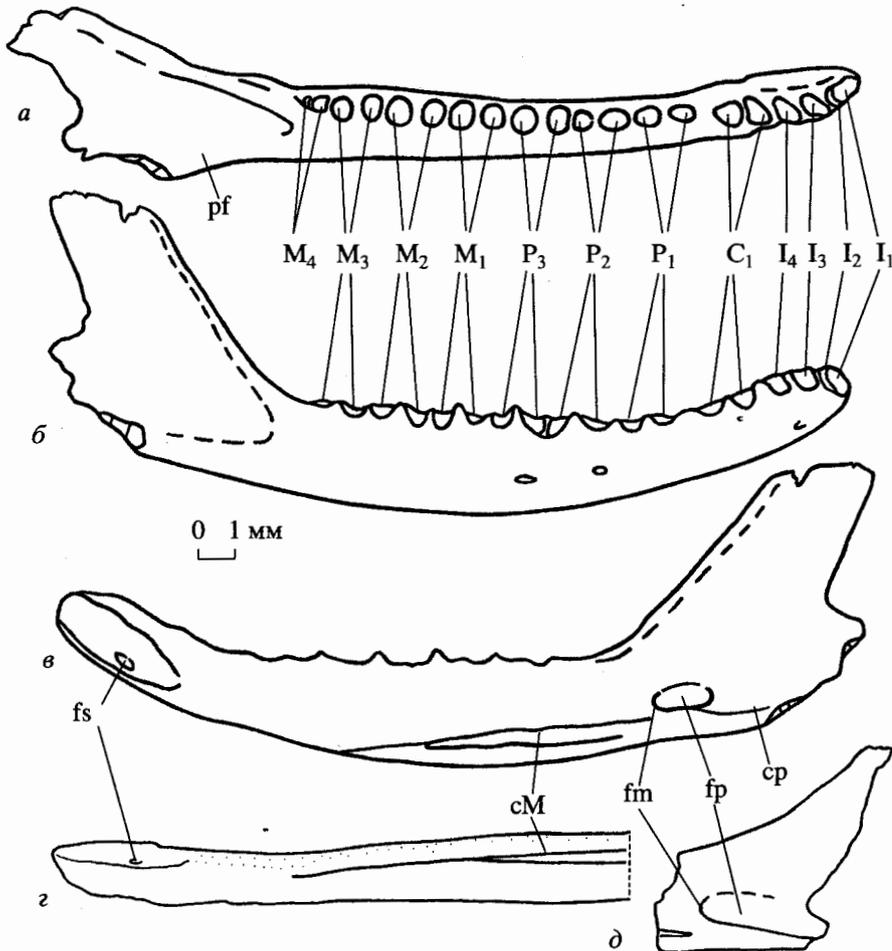
Меккелева борозда протягивается вдоль вентрального края зубной кости. Она состоит из двух частей: узкой передней и широкой задней. Узкая часть начинается на уровне  $P_2$  и расширяется под  $M_1$  (экз. № 16/7-22) или между  $M_1$  и  $M_2$  (голотип). На экз. № 120/9-13 узкая передняя часть борозды не выражена. На экз. № 16/6-19 имеется гораздо более передний и короткий фрагмент меккелевой борозды, расположенный под клыком и диастемой между клыком и  $P_1$  и круто опускающийся в заднем направлении на вентральную поверхность зубной кости. На экз. № 16/7-22 узкая часть меккелевой борозды продолжается вперед по вентральному краю зубной кости до середины  $P_1$ , но не выходит опять на лингвальную сторону кости. Ширина и глубина задней расширенной части меккелевой борозды сильно варьирует; она может кончаться задолго до нижнечелюстного отверстия (экз. № 120/9-17) или доходить до последнего (голотип, экз. № 16/7-22).



**Рис. 1.** *Yermakia domitor* sp. nov.: а-ж – голотип ПМ ТГУ, № 16/6-16, фрагмент правой зубной кости с  $P_3$ – $M_4$ , корнями  $P_1$ – $P_2$  и альвеолой  $C_1$ : а – с лабиальной стороны, б – с окклюзиальной стороны, в – с лингвальной стороны, г – правые  $P_3$ – $M_4$  с лабиальной стороны, д – с окклюзиальной стороны, е – то же, наклонены буккально, ж – с лингвальной стороны; з-к – экз. ПМ ТГУ, № 120/4-8, изолированный правый  $M_3$ : з – с лабиальной стороны, и – с окклюзиальной стороны, к – с лингвальной стороны; л-н – экз. ПМ ТГУ, № 120/9-25, изолированный левый  $M_3$ : л – с лабиальной стороны, м – с окклюзиальной стороны, н – с лингвальной стороны. Обозначения: сМ – Меккелева борозда; fm – нижнечелюстное отверстие; а, б, с, д, е, f – бугорки нижних щечных зубов.

Птеригоидная впадина полностью сохранилась только на экз. №№ 16/7-22 и 120/9-12. Она овальная по форме, вытянута в передне-заднем направлении и очень маленькая по размерам. Передний

край впадины четко ограничен; здесь в глубине впадины открывается нижнечелюстное отверстие. Задний край впадины менее четкий. Позади птеригоидной впадины имеется резкий птериго-



**Рис. 2.** *Yermakia domitor* sp. nov.: а-г – экз. ПМ ТГУ, № 16/7-22, фрагмент правой зубной кости с альвеолами I<sub>1</sub>–M<sub>4</sub> и частично сохранившейся восходящей ветвью: а – с окклюзионной стороны, б – с лабиальной стороны, в – с лингвальной стороны, г – передняя часть зубной кости с вентральной стороны; д – экз. ПМ ТГУ, № 120/9-12, фрагмент задней части правой зубной кости с лингвальной стороны. Обозначения: ср – пteryгоидный гребень, fp – пteryгоидная впадина, fs – симфизное отверстие, pf – пteryгоидный фланг; остальные как на рис. 1.

идный гребень, сливающийся с передним краем впадины (экз. №№ 16/7-22 и 120/9-12).

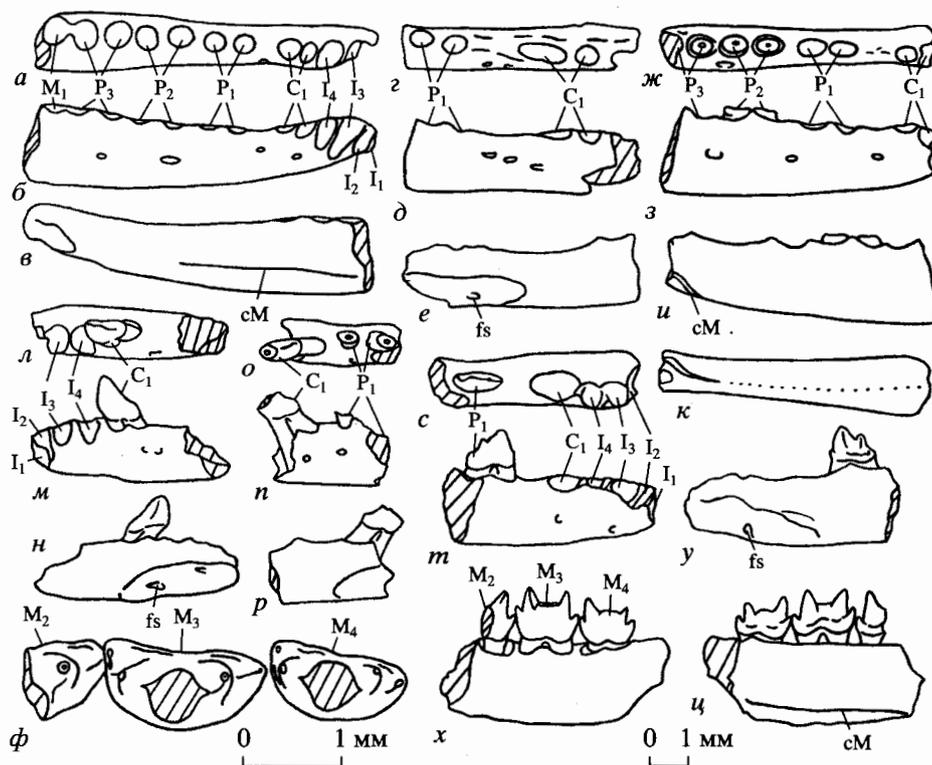
Восходящая ветвь довольно высокая (в 2.4 раза выше горизонтальной ветви на уровне M<sub>3</sub>), короткая в вечном отростке. Задне-нижний край восходящей ветви заметно отогнут латерально (пteryгоидный фланг). Вечный отросток очень пологий, угол между его передним краем и осью альвеолярного края челюсти от ~137° до ~155°. Дорсальный и задний края вечного отростка прямые, сходятся под острым углом, так что латерально этот отросток имеет вид параллелограммообразной лопасти. Задняя вырезка между вечным и сочленовным отростками глубокая. На лингвальной стороне вечного отростка нет структуры, которую можно было бы интерпретировать как фасетку короноида (парадентарная кость, которая, возможно, сохранилась у некото-

рых эупантотериев или даже ранних плацентарных млекопитающих). Сочленовный мышцелок не сохранился ни на одном экземпляре. Массетерная впадина сравнительно неглубокая, ее передний край расположен на уровне M<sub>4</sub>. Массетерный и вечный гребни слабо выражены.

Нижний зубной ряд состоит из четырех резцов, клыка, трех премоляров и четырех моляров. Резцы неизвестны. Судя по альвеолам, они были однокорневые и I<sub>2</sub> был несколько меньше соседних резцов.

Клык небольшой, двухкорневой, сильно наклонен вперед. В основании коронки имеется слабо развитый задний бугорок. Передний корень несколько меньше заднего.

Нижние премоляры двухкорневые (задний корень несколько больше переднего), судя по альвеолам, незначительно увеличиваются в размерах



**Рис. 3.** *Yermakia domitor* sp. nov.: а-в – экз. ПМ ТГУ, № 16/5-20, фрагмент правой зубной кости с альвеолами I<sub>1</sub>–M<sub>1</sub>: а – с окклюзиальной стороны, б – с лабиальной стороны, в – с лингвальной стороны; г-е – экз. ПМ ТГУ, № 120/9-28, фрагмент правой зубной кости с альвеолами I<sub>1</sub>–P<sub>1</sub>: г – с окклюзиальной стороны, д – с лабиальной стороны, е – с лингвальной стороны; ж-к – экз. ПМ ТГУ, № 16/6-19, фрагмент правой зубной кости с альвеолами C<sub>1</sub>–P<sub>3</sub>: ж – с окклюзиальной стороны, з – с лабиальной стороны, и – с лингвальной стороны, к – с вентральной стороны; л-н – экз. ПМ ТГУ, № 16/7-6, фрагмент левой зубной кости с C<sub>1</sub> и альвеолами I<sub>1</sub>–I<sub>4</sub>: л – с окклюзиальной стороны, м – с лабиальной стороны, н – с лингвальной стороны; о-р – экз. ПМ ТГУ, № 16/6-6, фрагмент левой зубной кости с C<sub>1</sub> и корнями P<sub>1</sub>: о – с окклюзиальной стороны, п – с лабиальной стороны, р – с лингвальной стороны; с-у – экз. ПМ ТГУ, № 120/9-28, фрагмент правой зубной кости с P<sub>1</sub> и альвеолами I<sub>1</sub>–I<sub>4</sub> и C<sub>1</sub>: с – с окклюзиальной стороны, т – с лабиальной стороны, у – с лингвальной стороны; ф-ц – экз. ПМ ТГУ, № 16/6-18, фрагмент правой зубной кости с M<sub>3</sub>–M<sub>4</sub> и фрагментарным M<sub>2</sub>: ф – зубы с окклюзиальной стороны, х – общий вид с лабиальной стороны, ц – общий вид с лингвальной стороны. Обозначения как на рис. 1, 2.

от P<sub>1</sub> к P<sub>3</sub>. Строение коронки известно для P<sub>1</sub> (экз. № 120/9-28) и P<sub>3</sub> (голотип). Они очень похожи по строению, с узкими коронками трикондонтного типа и с бугорками, расположенными вдоль оси зуба. Бугорок *a* самый крупный, бугорок *b* отсутствует, бугорок *c* хорошо развит, но слабо обособлен от бугорка *a* и доходит до половины его высоты. Лингвальный цингулид и передний и задний цингулярные бугорки очень слабо развиты. На голотипе премоляры разделены небольшими диастемами. Задний корень P<sub>1</sub> запломбирован (имеются следы заполнения альвеолы костной тканью), тогда как обломанный передний корень этого зуба сохранился в альвеоле. Такая ситуация возможна, только если P<sub>1</sub> на этом экземпляре был сломан при жизни, при этом задний корень был утрачен вместе с коронкой, а обломок переднего остался в альвеоле.

Моляры двухкорневые, имеют приблизительно одинаковое строение и слабо различаются по

величине. M<sub>4</sub>, судя по коронкам (голотип и экз. № 16/6-18) и альвеолам, несколько варьирует по размерам, но обычно меньше остальных моляров. Моляры симметридонтного типа, с высоким центральным бугром *a* и смещенными лингвально боковыми буграми *b* и *c*, достигающими половины высоты последнего. Бугорок *b* немного выше бугорка *c*. Главные бугорки соединены хорошо развитыми продольными гребнями. Угол тригониды составляет 102° на M<sub>1</sub>–M<sub>2</sub> (1 экз.), 110–129° на M<sub>3</sub> (4 экз.) и 133–139° на M<sub>4</sub> (2 экз.). Коронка моляров имеет выпуклую лабиальную сторону и слабоогнутую лингвальную. Имеется отчетливый лингвальный цингулид, лабиального цингулида нет. Антеролингвальный цингулярный бугорок (бугорок *e*) хорошо развит, соединен с лингвальным цингулидом. На экз. № 16/4-8 имеется отчетливый антеролабиальный цингулярный бугорок (бугорок *f*); между ним и бугорком *e* передняя стенка коронки несколько вогнута и,

очевидно, в этой вогнутости помещался дистальный цингулярный бугорок предыдущего зуба. Дистальный цингулярный бугорок (бугорок *d*) хорошо выражен на всех молярах. На  $M_4$  голотипа этот бугорок двойной. Последний моляр отличается от остальных относительно более короткой и узкой задней частью. Как видно по альвеолам, задний корень  $M_4$  часто заметно уменьшен.

Имеющиеся в материале нижние моляры слабо стертые, апикальное стирание заметно на бугорках *a* и *b* на голотипе. На изолированных  $M_3$  (экз. №№ 120/9-25 и 16/4-8; рис. 1, з, л) четкая фасетка стирания имеется на лабиальной стороне соответственно бугорков *d* и *f*. Фасетки на этих бугорках представляют части общей фасетки 4 (по Crompton, Jenkins, 1967), образующейся при стирании о лингвальный край вершины бугорка *A* верхнего моляра при максимальной окклюзии.

Корни моляров слабо расставленные, почти прямые, сравнительно тонкие и короткие (немного превышают высоту коронок), цилиндрические в поперечном сечении, приблизительно одинакового диаметра по всей длине.

Размеры в мм. Голотип: длина  $P_3-M_4$  – 7.2,  $M_1-M_4$  – 5.8;  $P_3$ : L – 1.5, W – 0.65;  $M_1$ : L – 1.6, W – 0.75, H – 1.6;  $M_2$ : L – 1.6, W – 0.8, H – 1.75 (на  $M_1$  и  $M_2$  бугор *a* стерт);  $M_3$ : L – 1.5, W – 0.85, H – 1.85;  $M_4$ : L – 1.4, W – 0.7, H – 1.7; длина основания коронки  $P_2$  – 1.3; расстояние от переднего корня  $P_1$  до заднего края  $M_4$  – 10.0; h – 2.6.

$C_1$ : экз. № 16/7-6: L – 1.05, W – 0.55, H – 1.3; экз. № 16/6-6: W – 0.5;  $P_1$  (экз. № 16/9-28): L – 1.2, W – 0.5, H – 1.0.

Экз. № 16/6-18,  $M_3$ : L – 1.7, W – 0.85;  $M_4$ : L – 1.45, W – 0.75.

Изолированные  $M_3$ : экз. № 120/9-25: L – 1.6, W – 0.8, длина корней – 2.0, диаметр ~0.5; экз. № 16/4-8: L – 1.5, W – 0.8, длина переднего корня – 1.9, диаметр ~0.5.

Экз. № 16/7-22: альвеолярная длина  $I_1-M_4$  – 16.0,  $P_1-M_4$  – 12.5,  $P_3-M_4$  – 9.0,  $M_1-M_4$  – 7.0; h – 3.1; максимальная высота восходящей ветви нижней челюсти с лабиальной стороны – 7.7. Экз. № 120/9-13, альвеолярная длина  $M_1-M_4$  – 6.6.

**З а м е ч а н и я .** Для сравнительно небольшой выборки *Yermakia domitor* gen. et sp. nov. характерна довольно большая изменчивость. Различия в высоте зубной кости и длине диастем между зубами, очевидно, связаны с возрастной изменчивостью. Голотип и экз. № 16/7-22 заметно различаются по общим размерам и длине зубного ряда. Это может быть связано с половой и/или возрастной изменчивостью (длина зубного ряда может увеличиваться при росте промежутков между зубами). С индивидуальной изменчивостью связаны различия в количестве, размерах и положении подбородочных отверстий, в форме, положении и глубине меккелевой борозды, в форме птериго-

идной впадины, присутствие бугорка *f* на одном из моляров, различие в угле тригоида на нижних молярах. Однако, общая морфология описанных фрагментов, их близкие размеры, а также сравнительно небольшая вариация в длине известных коренных зубов позволяют отнести их к одному таксону. Здесь следует отметить, что изменчивость мезозойских млекопитающих часто недооценивается. Мезозойские млекопитающие существенно отличались по метаболизму, скорости развития и продолжительности роста от кайнозойских, и уровень их полиморфизма нельзя сопоставлять напрямую с современными млекопитающими. В ряде мезозойских местонахождений доминантная форма млекопитающих представлена крупной и мелкой морфами, которые обычно рассматриваются как отдельные виды, но в действительности могут быть лишь половыми морфами (например, *Amphitherium prevostii* (Meyer, 1832) – *A. rixonii* Butler et Clemens, 2001 в бате Великобритании).

Широкая задняя часть меккелевой борозды у *Yermakia domitor* могла вмещать окостеневшую часть меккелевого хряща. Окостенение задней части меккелевого хряща известно у гобиодонтид (Wang et al., 2001; Li et al., 2003; Meng et al., 2003) и предполагалось ранее для *Gobiotheriodon* (Kielan-Jaworowska et al., 2004).

**М а т е р и а л .** Помимо голотипа, из типового местонахождения в коллекции ПМ ТГУ фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $I_1-M_4$  и частично сохранившейся восходящей ветвью (экз. № 16/7-22), фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $I_1-M_1$  (экз. № 16/5-20), фрагмент левой зубной кости с  $C_1$  и альвеолами  $I_1-I_4$  (экз. № 16/7-6), фрагмент левой зубной кости с  $C_1$  и корнями  $P_1$  (экз. № 16/6-6), фрагмент правой зубной кости с  $P_1$  и альвеолами  $I_1-I_4$  и  $C_1$  (экз. № 16/9-28), фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $I_3-P_1$  (экз. № 16/5-25), фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $C_1-P_3$  (экз. № 16/6-19), фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $P_3-M_4$  (экз. № 120/9-13), фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $M_1-M_3$  (экз. № 16/5-1), фрагмент правой зубной кости с  $M_3-M_4$  и фрагментарным  $M_2$  (экз. № 16/6-18), фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $M_3-M_4$  (экз. № 120/9-17), фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $M_3-M_4$  (экз. № 16/5-16), изолированный левый  $M_3$  (экз. № 120/9-25), изолированный правый  $M_3$  (экз. № 16/4-8), фрагмент задней части правой зубной кости (экз. № 120/9-12).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Под симметродонтными млекопитающими мы понимаем примитивных представителей *Holotheia*, не имеющих производных признаков *Cladotheia* (см. Averianov, 2002; Kielan-Jaworowska et al., 2004) и характеризующихся треугольным планом

строения коренных зубов при более лингвальном (на нижних зубах – лабиальном) положении центрального бугра по отношению к остальным. Ранее широко использовавшееся название *Symmetrodonta* Simpson, 1925, по-видимому, лишено таксономического смысла, так как для этой группы не существует общих производных признаков, тогда как различия между обычно включаемыми в ее состав семействами весьма существенны. Здесь мы рассматриваем “*Symmetrodonta*” в объеме, ограниченном А.О. Аверьяновым (Averianov, 2002, табл. 1) семействами *Kuehneotheriidae*, *Shuotheriidae*, *Tinodontidae* и *Spalacotheriidae*, с добавлением недавно описанного семейства *Zhangheotheriidae* (Rougier et al., 2003). *Kuehneotheriidae* и *Tinodontidae* часто называют “тупоуглозубыми симметродонтами” (“obtuse-angled symmetrodonts”), противопоставляя их таким образом “остроуглозубым” *Spalacotheriidae* (“acute-angled symmetrodonts”).

Оригинальная концепция семейства *Tinodontidae* включала *Tinodon* из кимериджа США и *Phascalotherium* из бата Великобритании (Marsh, 1887). Последний род позднее был отнесен к “триконодонтам” семейства *Amphilestidae*. При ревизии мезозойских млекопитающих Дж. Симпсоном (Simpson, 1925, 1929; см. также Cassiliano, Clemens, 1979) род *Tinodon* был отнесен к *Spalacotheriidae*, а семейство *Tinodontidae* было “потеряно”, оно не упоминается даже в качестве синонима в фундаментальной сводке Симпсона по систематике млекопитающих (Simpson, 1945). Принципиальное значение имела работа А. Кромптона и Ф. Дженкинса (Crompton, Jenkins, 1967), показавших, что *Tinodon* отличается существенными деталями окклюзии зубов от спалакотерид и больше напоминает триасового “тупоуглозубого симметродонта” *Kuehneotherium*. Соответственно, последний таксон иногда включался в *Tinodontidae* (Fox, 1985; Sigogneau-Russell, Ensom, 1998).

В недавней ревизии *Gobiotheriodon infinitus* (Трофимов, 1980) из апта-альба Монголии Аверьянов (Averianov, 2002) предположительно отнес этот род к *Tinodontidae*, обосновав это в первую очередь сходным планом строения и одинаковой формулой нижних зубов ( $I_{1-3}C_1P_{1-3}M_{1-4}$ ). Аверьянов переинтерпретировал зубную формулу – в оригинальном описании Б.А. Трофимова (1980; см. также Трофимов, 1997) фигурирует  $I_{1-3}C_1P_{1-4}M_{1-5}$ , как у *Amphidontidae*, к которым и был первоначально отнесен *Gobiotheriodon*. Трофимов не дал объяснения своей точке зрения, но, поскольку на голотипе сохранились три задних моляра и 12 альвеол спереди от них, ясно, что он предполагал наличие восьми однокорневых зубов – трех резцов, клыка и четырех премоляров. Аверьянов указал, что альвеолы пятого сзади зуба, интерпретированного Трофимовым как  $M_1$ , имеют очень тонкую и не вполне сформированную перегородку, что свидетельствует о зубной смене в этом локусе. Это дало ему

основание утверждать, что данный зуб является последним премоляром, а не первым моляром. Строение четырех альвеол между клыком и последним премоляром показало, что они принадлежат двум двухкорневым премолярам.

Материал по *Yermakia domitor* gen. et sp. nov., учитывая явную близость этой формы к *Gobiotheriodon infinitus*, подтверждает правильность интерпретации Аверьянова. Пятый сзади двухкорневой зуб на голотипе *Y. domitor* совершенно определенно относится к серии премоляров, так как не имеет бугорка *b* и характеризуется относительно узкой коронкой с очень широко открытым углом тригониды. Таким образом, это последний премоляр. Также двухкорневыми у *Y. domitor* были  $P_1$  и  $P_2$ . Таким образом, *Yermakia*, *Gobiotheriodon* и *Tinodon* характеризуются общей зубной формулой нижних заклыковых зубов, включающей три двухкорневых премоляра и четыре моляра, что, наряду с общими признаками строения зубной кости и моляров, позволяет рассматривать их в составе одного семейства *Tinodontidae*.

З. Келян-Яворовска с соавторами (Kielan-Jaworowska et al., 2004) рассматривают *Gobiotheriodon* как семейство *incertae sedis* среди *Mammalia incertae sedis*. Среди отличий *Gobiotheriodon* от *Tinodontidae* указываются широкая сзади меккелева борозда, сливающаяся с нижнечелюстным отверстием, редукция бугорка *f* на нижних молярах, развитие преваллидной режущей поверхности на нижних молярах, латерально отогнутый задне-вентральный край зубной кости. Широкая сзади меккелева борозда, кроме *Gobiotheriodon*, имеется также у *Yermakia* и, возможно, имелась у *Tinodon*, если судить не по очень схематичным рисункам Симпсона, а по фотографиям (Simpson, 1925, рис. 1, 4; 1929, табл. 26, фиг. 4, 5). Этот признак не может свидетельствовать о близости *Gobiotheriodon* к *Kuehneotherium*, поскольку на обеих зубных костях, отнесенных к последнему таксону (Kermack et al., 1968, рис. 11; Gill, 1974, рис. 1A), меккелева борозда узкая (contra Kielan-Jaworowska et al., 2004). Присутствие бугорка *f* вариабельно не только у *Kuehneotherium* (Godefroit, Sigogneau-Russell, 1999), но и у *Tinodon* (Averianov, 2002) и *Yermakia*. На  $M_4$  голотипа *G. infinitus* бугорок *f* вполне развит, тогда как на  $M_2$ – $M_3$  этого же экземпляра он отсутствует. Отсутствие бугорка *f* на этих зубах, видимо, не является артефактом, связанным с сильным стиранием их коронок, поскольку на дополнительном фрагменте зубной кости *G. infinitus* (экз. ПИН, № 3101/101) из типового местонахождения (Хобур, Монголия) с нестертой передней частью  $M_2$ – $M_3$  бугорок *f* не индивидуализирован (рис. 4). Таким образом, присутствие бугорка *f* вариабельно и у *Gobiotheriodon*. Латерально отогнутый задне-вентральный край зубной кости, кроме *Gobiotheriodon*, характерен и

для *Yermakia*. Отсутствие этого признака у юрско-го *Tinodon* может быть примитивной чертой, либо артефактом, вызванным неадекватным описанием. Открытие *Yermakia* в значительной степени заполняет морфологический и стратиграфический промежуток между *Tinodon* и *Gobiotheriodon*.

Сходство *Yermakia* с *Tinodon* носит плезиоморфный характер (маленькая птеригоидная впадина, двухкорневой  $C_1$ ). Птеригоидной впадине в нашем понимании у *Tinodon* соответствует структура, описанная Симпсоном как “четкая, но неглубокая и короткая бороздка” (Simpson, 1925, с. 455). Судя по опубликованным фотографиям *Tinodon* (Simpson, 1925, рис. 1; 1929, табл. 26, фиг. 5), птеригоидная впадина у этого таксона по форме и размерам аналогична таковой у *Yermakia*. Уникальной чертой *Tinodon* является круто, почти под прямым углом поднимающийся вечный отросток зубной кости (аутопоморфия?). *Yermakia* и *Gobiotheriodon* имеют по меньшей мере две синапоморфии: существенно отогнутый дорсально передний конец зубной кости и ослабленный и укороченный нижнечелюстной симфиз. Потенциальной синапоморфией, объединяющей *Yermakia* и *Gobiotheriodon*, может быть существенно меньший (по сравнению с *Tinodon*) угол тригонида  $M_1$ , близкий к таковому  $M_2$ . У *Yermakia* этот угол для обоих зубов составляет  $102^\circ$ . У *Gobiotheriodon* строение  $M_1$  неизвестно. У *Tinodon*  $M_1$  и  $M_2$  значительно различаются по уровню триангулярности:  $M_1$  почти триконодонтного типа с тригонидным углом  $155^\circ$ , тогда как  $M_2$  – четко симметродонтный, с углом тригонида  $115^\circ$  (Storpton, Jenkins, 1967). *Gobiotheriodon* более специализирован по сравнению с *Yermakia* (птеригоидная впадина увеличена, уменьшено количество нижних резцов,  $I_3$  увеличен по размерам по сравнению с  $I_1$ – $I_2$ ,  $C_1$  однокорневой, угол тригонида на  $M_2$ – $M_3$  более острый). Соответственно, филогенетическая схема для *Tinodontidae* может быть представлена в виде (*Tinodon* (*Yermakia* + *Gobiotheriodon*)).

Для *Zhangheotheriidae* документирована смена зубов в первом моляриформном локусе нижних зубов, который, соответственно, интерпретируется как  $P_3$  (Luo et al., 2001; Rougier et al., 2003; Tsubamoto et al., 2004). Соответственно, есть большая вероятность, что первый моляриформный зуб у *Spalacotheriidae*, происходящих от *Zhangheotheriidae*, является премоляром. Однако моляриформному  $P_3$  *Zhangheotheriidae* скорее соответствует  $P_3$ , а не  $M_1$  *Tinodontidae* (contra Rougier et al., 2003). Во всяком случае, для тинодонтид, включая новые материалы по *Yermakia*, пока не известна смена в локусе  $M_1$ . На голотипе *Yermakia domitor* все моляры мало стертые. Если смена в локусе  $M_1$  имела место, она должна была происходить на существенно более поздней онтогенетической стадии, когда  $M_2$ – $M_4$  уже значительно сти-

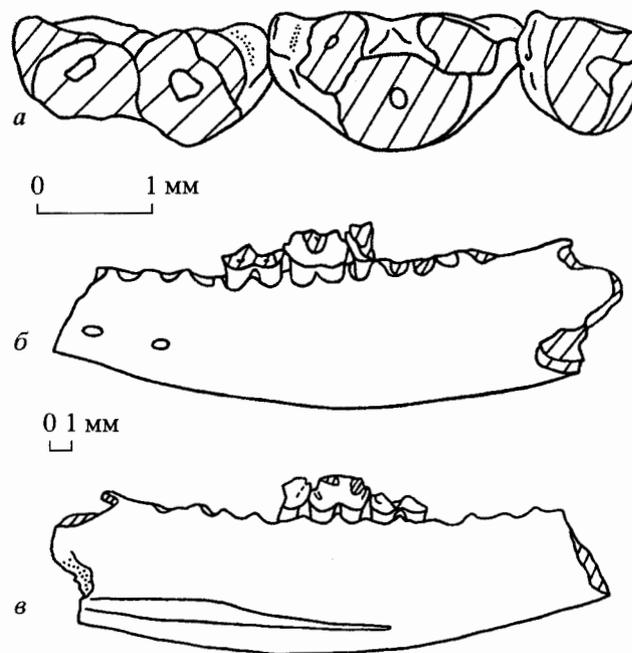


Рис. 4. *Gobiotheriodon infinitus* (Трофимов, 1980), экз. ПИН, № 3101/101, фрагмент левой зубной кости с обломанными  $M_1$ – $M_3$  и альвеолами  $P_2$ – $P_3$  и  $M_4$ : а –  $M_1$ – $M_3$  с окклюзивной стороны, б – общий вид с лабиальной стороны, в – общий вид с лингвальной стороны; Монголия, Северная Гоби, сомон Гучин-Ус, местонахождение Хобур, нижний мел.

рались. Косвенным свидетельством против существования такой смены может служить значительная толщина костной перегородки между корнями  $M_1$  на экз. № 16/7-22, который, очевидно, относится к более поздней онтогенетической стадии, чем голотип.

*Tinodontidae* более примитивны, чем группа *Zhangheotheriidae* + *Spalacotheriidae* по отсутствию моляриформного последнего премоляра, меньшему количеству нижних моляров (4 против 4–7) и по форме корней моляров (цилиндрическая против сжатой в передне-заднем направлении). Отогнутый латерально птеригоидный фланг и довольно острый угол тригонида на некоторых молярах *Yermakia* и *Gobiotheriodon* можно рассматривать как морфологически исходное состояние этих признаков для *Spalacotheriidae*, у которых птеригоидный фланг еще более отогнут и преобразован в обособленный отросток, а тригонидный угол еще более уменьшен (Cifelli, Madsen, 1999). Однако нельзя исключить развитие этих признаков параллельно у тинодонтид и спалакотериид, поскольку древнейшие достоверные спалакотерииды известны уже из берриаса (Simpson, 1928; Ensom, Sigogneau-Russell, 2000). Еще более древнему представителю *Spalacotheriidae* может принадлежать остроугольный ( $\sim 65^\circ$ ) нижний мо-

ляр из кимериджа США, имеющий хорошо развитые антеролабиальный и постеролабиальный цингулиды (Engelmann, Callison, 1998, рис. 13А). Характерный для *Yermakia* и *Gobiotheriodon* сильно отогнутый дорсально передний конец зубной кости наблюдается также у продвинутого дриolestида *Crusafontia* из баррема Испании (Henkel, Krebs, 1969). Функциональное значение этого признака пока непонятно.

Голотипом *Tinodon micron* Ensom et Sigogneau-Russell, 2000 из берриаса Великобритании является нижний моляр, описанный в первоописании как левый (Ensom, Sigogneau-Russell, 2000, рис. 8А), но переопределенный авторами таксона как правый в оттиске, полученном одним из авторов настоящей статьи (АА). К сожалению, изображение этого зуба с окклюзиальной стороны не приведено и угол тригониды не указан. Зуб характеризуется очень низкими боковыми бугорками, причем бугорок *b* хорошо обособлен от бугорка *a*, а бугорок *c* слит с последним. Авторы первоописания не исключили возможность, что этот зуб может быть в действительности премоляром или молочным зубом *Tinodon* или *Spalacotherium*, либо передним моляром *Spalacotherium evansae* Ensom et Sigogneau-Russell, 2000, известного из того же пурбекского известняка. Отсутствие лабиального цингулида, кажется, исключает последнюю возможность. Известные премоляры *Spalacotherium* (Clemens, 1963, рис. 1) не имеют бугорка *b* и сходны по строению с премолярами *Yermakia domitor*, так что голотип *T. micron* вряд ли может быть премоляром спалакотерия. Для молочных зубов спалакотерий также характерны очень низкие боковые бугорки, однако форма их коронки существенно иная (Cifelli, 1999; Ensom, Sigogneau-Russell, 2000). Относительно обособленный низкий бугорок *b* и бугорок *c*, слитый с центральным бугорком, характерны для  $M_1$  *Tinodon* (слепок USNM 2131). По-видимому, обсуждаемый зуб из Великобритании действительно принадлежит тинодонтиду, однако, отнесение его к роду *Tinodon* проблематично. Тем не менее, эта находка из Великобритании расширяет наше представление о географическом распространении *Tinodontidae* и в какой-то степени географически и стратиграфически связывает позднеюрского американского *Tinodon* с более поздними раннемеловыми азиатскими *Yermakia* и *Gobiotheriodon*. Похожий на голотип *T. micron* "тупоугольный" зуб из валанжина Великобритании (Gill, 2004, рис. 4А, В), но без бугорка *d* и с хорошо развитым лабиальным цингулидом, скорее всего, является  $M_1$  спалакотериида. Другой находкой тинодонтиды может быть нижний моляр ( $M_3?$ ) из берриаса Португалии, определенный как ?*Tinodon* sp. (Krusat, 1989, табл. 3, 4Е, G). Этот зуб полностью лишен лабиального цингулида, что, видимо, исключает его отнесение

к *Spalacotheriidae*. Однако угол его тригониды ( $71^\circ$ ) заметно меньше, чем известно для тинодонтид.

*Yermakia domitor* gen. et sp. nov. представляет первую находку симметродонтных млекопитающих в России. Судя по количеству остатков этот таксон был одним из доминантов в фауне млекопитающих Шестаково, уступая только совокупной выборке *Gobiosopodon* spp. В других известных мезозойских фаунах "симметродонты" имеют существенно меньшее значение (исключением является только фауна середины мела в Юте, США, где "симметродонты" доминируют; Cifelli, Madsen, 1999). Присутствие *Yermakia* и *Gobiotheriodon* во второй половине раннего мела в Азии свидетельствует о широком распространении и длительной эволюции *Tinodontidae* на этом континенте, в ходе которой они морфологически заметно продвинулись по сравнению с позднеюрским *Tinodon*. Интересно, что в более южных фаунах Китая в это время представлены более продвинутые "симметродонты" *Zhangheotheriidae* (Hu et al., 1997; Rougier et al., 2003), а на востоке, на месте нынешней Японии, обитали еще более продвинутые *Spalacotheriidae* (Tsubamoto et al., 2004). Эти открытия последних лет свидетельствуют о сложной эволюции симметродонтных млекопитающих в Азии, которая еще во многом остается не познанной.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Файнгерц А.В. Ящеры раннего мела Западной Сибири // Вопросы герпетологии. Матер. 1 съезда Герпетол. о-ва. Пушино-Москва: Изд-во МГУ, 2001. С. 6–8.
- Алифанов В.Р., Ефимов М.Б., Новиков И.В., Моралес М. Новый пситтакозавровый комплекс тетрапод из нижнемелового местонахождения Шестаково (Южная Сибирь) // Докл. АН. 1999. Т. 369. № 4. С. 491–493.
- Ефимов М.Б., Лецинский С.В. Первая находка черепа ископаемого крокодила в Сибири // Мат-лы региональной конф. геологов Сибири, Дальнего Востока и северо-востока России. Т. II. Томск, 2000. С. 361–363.
- Лецинский С.В., Файнгерц А.В., Воронкевич А.В. и др. Предварительные результаты изучения местонахождения шестаковского комплекса раннемеловых позвоночных // Мат-лы региональной конф. геологов Сибири, Дальнего Востока и северо-востока России. Т. II. Томск, 2000. С. 363–366.
- Мащенко Е.Н., Лопатин А.В., Воронкевич А.В. Новые раннемеловые млекопитающие из местонахождения Шестаково (Кемеровская обл.) // Палеонтология в России: итоги и перспективы. Тез. докл. XLVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН (24–28 января 2000 г.). СПб, 2000. С. 61–62.
- Мащенко Е.Н., Лопатин А.В., Воронкевич А.В. Новое раннемеловое млекопитающее из Западной Сибири // Докл. АН. 2002. Т. 386. № 5. С. 715–717.

- Татаринов Л.П., Мащенко Е.Н.* Находка aberrантно-трилодонта в нижнем мелу Кемеровской области // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 85–92.
- Трофимов Б.А.* Multituberculata и Symmetrodonta из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. 1980. Т. 251. № 1. С. 209–212.
- Averianov A.O.* Early Cretaceous “symmetrodont” mammal *Gobiotheriodon* from Mongolia and the classification of “Symmetrodonta” // Acta Palaeontol. Pol. 2002. V. 47. № 4. P. 705–716.
- Averianov A.O., Voronkevich A.V., Maschenko E.N. et al.* A sauropod foot from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2002. V. 47. № 1. P. 117–124.
- Cassiliano M.L., Clemens W.A.* Symmetrodonta // Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history / Eds. J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, W.A. Clemens. Berkeley: Univ. California Press, 1979. P. 150–161.
- Cifelli R.L.* Therian teeth of unusual design from the medial Cretaceous (Albian-Cenomanian) Cedar Mountain Formation, Utah // J. Mammal. Evol. 1999. V. 6. № 3. P. 247–270.
- Cifelli R.L., Madsen S.K.* Spalacotheriid symmetrodonts (Mammalia) from the medial Cretaceous (upper Albian or lower Cenomanian) Mussentuchit local fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA // Geodiversitas. 1999. V. 21. P. 167–214.
- Clemens W.A.* Wealden mammalian fossils // Palaeontol. 1963. V. 6. P. 55–69.
- Crompton A.W., Jenkins F.A.* American Jurassic symmetrodonts and Rhaetic “pantotheres” // Science. 1967. V. 155. P. 1006–1009.
- Engelmann G.F., Callison G.L.* Mammalian faunas of the Morrison Formation // Modern Geol. 1998. V. 23. P. 343–379.
- Ensom P.C., Sigogneau-Russell D.* New symmetrodonts (Mammalia, Theria) from the Purbeck Limestone Group, Early Cretaceous of southern England // Cret. Res. 2000. V. 21. № 6. P. 767–779.
- Fox R.C.* Upper molar structure in the Late Cretaceous symmetrodont *Symmetrodontoides* Fox, and a classification of the Symmetrodonta (Mammalia) // J. Paleontol. 1985. V. 59. № 1. P. 21–26.
- Gill P.G.* Resorption of premolars in the early mammal *Kuehneotherium praecursoris* // Arch. Oral Biol. 1974. V. 19. P. 327–328.
- Gill P.G.* A new symmetrodont from the Early Cretaceous of England // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 3. P. 748–752.
- Godefroit P., Sigogneau-Russell D.* Kuehneotheriids from Saint-Nicholas-de-Port (Late Triassic of France) // Geol. Belg. 1999. V. 2. P. 181–196.
- Henkel S., Krebs B.* Zwei Saugetier-Unterkiefer aus der Unteren Kreide von Una (Prov. Cuenca, Spanien) // N. Jb. Geol. Palaeontol. 1969. Monats. 8. P. 449–463.
- Hu Y.-M., Wang Y.-Q., Luo Z.-X., Li C.-K.* A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution // Nature. 1997. V. 390. P. 137–142.
- Kermack D.M., Kermack K.A., Mussett F.* The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris* // J. Linn. Soc. Zool. 1968. V. 47. P. 407–423.
- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L., Luo Z.-X.* Mammals from the Age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. N.Y.: Columbia University Press, 2004. 648 p.
- Krusat G.* Isolated molars of a triconodont and a symmetrodont (Mammalia) from the uppermost Jurassic of Portugal // Berlin. Geowiss. Abh. Reihe A. 1989. Bd 106. S. 277–289.
- Leshchinskiy S.V., Voronkevich A.V., Fayngertz A.V. et al.* Early Cretaceous vertebrates locality Shestakovo, Western Siberia, Russia: a refugium for Jurassic relicts? // J. Vertebr. Paleontol. 2001. V. 21. Suppl. № 3. P. 73A.
- Li C.-K., Wang Y.-Q., Hu Y.-M., Meng J.* A new species of *Gobiconodon* (Triconodonta, Mammalia) and its implication for the age of Jehol Biota // Chin. Sci. Bull. 2003. V. 48. № 11. P. 1129–1134.
- Luo Z.-X., Ji Q., Ji S.-A.* New evidence on dental replacement in symmetrodonts and its implications for mammalian evolution // J. Morphol. 2001. V. 248. P. 256–257.
- Marsh O.C.* American Jurassic mammals // Amer. J. Sci. Ser. 3. 1887. № 33. P. 327–348.
- Maschenko E.N., Lopatin A.V.* First record of an Early Cretaceous triconodont mammal in Siberia // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre. 1998. V. 68. P. 233–236.
- Maschenko E.N., Lopatin A.V., Voronkevich A.V.* A new genus of the tegotheriid docodonts (Docodonta, Tegotheriidae) from the Early Cretaceous of West Siberia // Russ. J. Theriol. 2003 (2002). V. 1. № 2. P. 75–81.
- Maschenko E.N., Voronkevich A.V., Leshchinskiy S.V., Fayngerts A.V.* Early Cretaceous Shestakovo assemblage of mammalian fossils from Western Siberia // 1 Intern. Paleontol. Congress. Abstracts. 2002. № 68. P. 239–241.
- Meng J., Hu Y.-M., Wang Y.-Q., Li C.-K.* The ossified Meckel’s cartilage and internal groove in Mesozoic mammaliaforms: implications to origin of the definitive mammalian middle ear // J. Linn. Soc. Zool. 2003. V. 138. № 4. P. 431–448.
- Rougier G.W., Ji Q., Novacek M.J.* A new symmetrodont mammal with fur impressions from the Mesozoic of China // Acta Geol. Sin. 2003. V. 77. № 1. P. 7–14.
- Sigogneau-Russell D., Ensom P.C.* Thereuodon (Theria, Symmetrodonta) from the Lower Cretaceous of North Africa and Europe, and a brief review of symmetrodonts // Cret. Res. 1998. V. 19. № 3–4. P. 445–470.
- Simpson G.G.* Mesozoic Mammalia. II. Tinodon and its allies // Amer. J. Sci. 1925. № 10. P. 451–470.
- Simpson G.G.* A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the geological department of the British Museum. London: Brit. Museum (Natur. History), 1928. 215 p.
- Simpson G.G.* American Mesozoic Mammalia // Mem. Peabody Museum Yale Univ. 1929. V. 3. № 1. P. 1–235.
- Simpson G.G.* The principles of classification and a classification of mammals // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1945. V. 85. P. 1–350.
- Trofimov B.A.* A new generic name *Gobiotheriodon* for a symmetrodont mammal *Gobiodon* Trofimov, 1980 // Acta Palaeontol. Pol. 1997. V. 42. № 4. P. 496.
- Tsubamoto T., Rougier G.W., Isaji S. et al.* New Early Cretaceous spalacotheriid “symmetrodont” mammal from Japan // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 3. P. 329–346.
- Wang Y., Hu Y.-M., Meng J., Li C.-K.* An ossified Meckel’s cartilage in two Cretaceous mammals and the origin of the mammalian middle ear // Science. 2001. V. 294. P. 357–361.

## Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–4. *Yermakia domitor* sp. nov.: 1 – голотип ПМ ТГУ, № 16/6-16, фрагмент правой зубной кости с  $P_3$ – $M_4$ , корнями  $P_1$ – $P_2$  и альвеолой  $C_1$  ( $\times 7$ ): 1а – с лабиальной стороны, 1б – с окклюзиальной стороны, 1в – с лингвальной стороны; 2 – экз. ПМ ТГУ, № 16/7-22, фрагмент правой зубной кости с альвеолами  $I_1$ – $M_4$  и частично сохранившейся восходящей ветвью ( $\times 7$ ): 2а – с лингвальной стороны, 2б – с лабиальной стороны, 2в – с окклюзиальной стороны; 3 – экз. ПМ ТГУ, № 16/6-6, фрагмент левой зубной кости с  $C_1$  и корнями  $P_1$  ( $\times 7$ ): 3а – с лабиальной стороны, 3б – с лингвальной стороны, 3в – с окклюзиальной стороны; 4 – экз. ПМ ТГУ, № 120/9-25, изолированный левый  $M_3$  с лабиальной стороны ( $\times 15$ ).

## Объяснение к таблице X

Фиг. 1–3. *Yermakia domitor* sp. nov. ( $\times 15$ ): 1 – голотип ПМ ТГУ, № 16/6-16, правые  $P_3$ – $M_4$  и корни  $P_2$ : 1а – с лабиальной стороны, 1б – с окклюзиальной стороны, 1в – с лингвальной стороны; 2 – экз. ПМ ТГУ, № 16/7-6, фрагмент левой зубной кости с  $C_1$  и альвеолами  $I_1$ – $I_4$ : 2а – с лабиальной стороны, 2б – с окклюзиальной стороны, 2в – с лингвальной стороны; 3 – экз. ПМ ТГУ, № 120/9-28, фрагмент правой зубной кости с  $P_1$  и альвеолами  $I_1$ – $I_4$  и  $C_1$ : 3а – с лабиальной стороны, 3б – с окклюзиальной стороны, 3в – с лингвальной стороны.

## Early Cretaceous Mammals from Western Siberia: 1. Tinodontidae

A. V. Lopatin, E. N. Maschenko, A. O. Averianov, A. S. Rezvyi,  
P. P. Skuchas, and S. V. Leshchinskiy

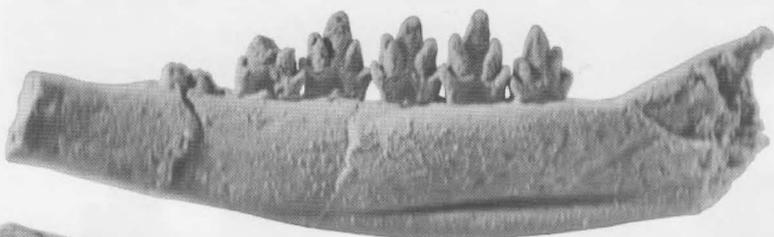
A new symmetrodont mammal of the family Tinodontidae, *Yermakia domitor* gen. et sp. nov., from the Early Cretaceous Shestakovo locality (Kemerovo Region, Western Siberia) is described. This is the first record of symmetrodonts in Russia. *Yermakia* is characterized by a strongly curved dentary, with a dorsally turned incisor region, a short mandibular symphysis, an anteriorly narrowing and posteriorly widening Meckel's groove, a well-pronounced pterygoid crest, a small pterygoid fossa, a laterally curved pterygoid flange, a gently sloping coronoid process of the dentary, four small lower incisors, a small double-rooted canine, a variably developed diastema between the canine and  $P_1$ , double-rooted  $P_1$ – $P_3$  lacking cusp *b*, and the trigonid angle increasing from  $102^\circ$  in  $M_1$  and  $M_2$  to  $139^\circ$  in  $M_4$ . The new symmetrodont from Shestakovo is intermediate in evolutionary development between *Tinodon* from the Late Jurassic of North America and *Gobiotheriodon* from the Early Cretaceous of Mongolia.



1a



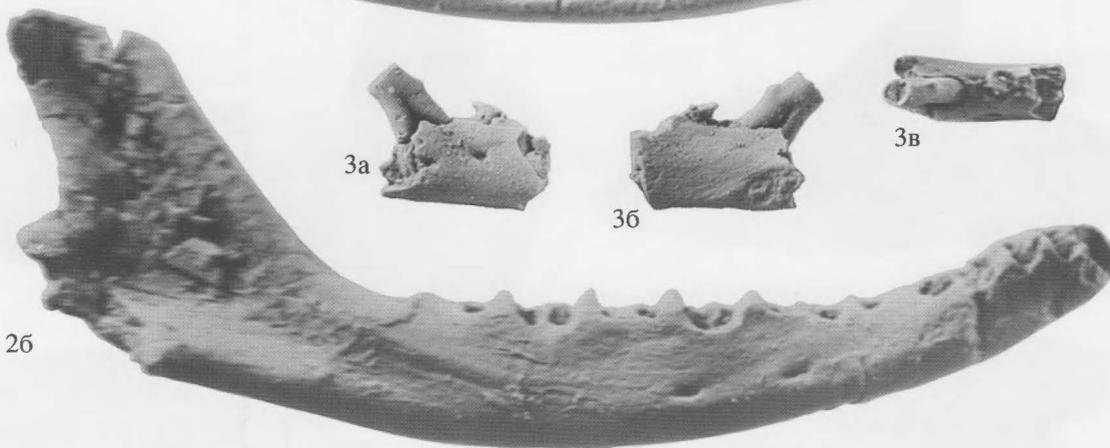
1б



1в



2a



2б



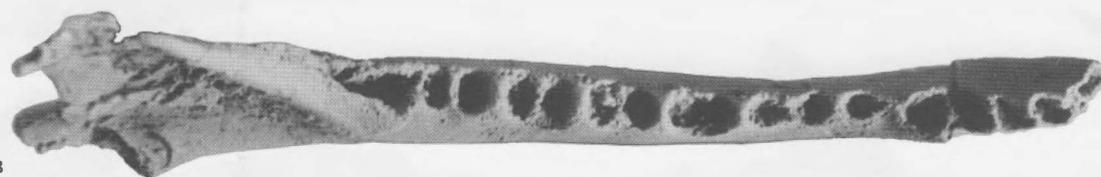
3a



3б



3в



2в



4

1a



1б



1в



2a



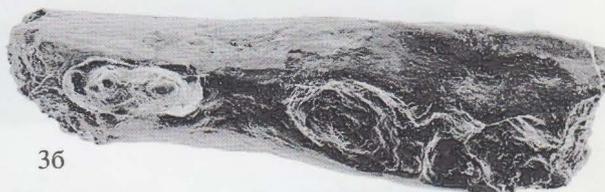
3a



2б



3б



2в



3в

