

На правах рукописи



Бирюков Алексей Владимирович

**ЭЛАСМОБРАНХИИ СЕНОМАНА ПОВОЛЖЬЯ: РАЗНООБРАЗИЕ,
ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Саратов — 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского», на кафедре исторической геологии и палеонтологии геологического факультета.

Научный руководитель:

Попов Евгений Валериевич, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры исторической геологии и палеонтологии геологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

Официальные оппоненты:

Барабошкин Евгений Юрьевич, доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры региональной геологии и истории Земли геологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

Иванов Александр Олегович, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры осадочной геологии института наук о Земле Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт геологии и геохимии им. академика А.Н. Заварицкого Уральского отделения Российской академии наук

Защита диссертации состоится 14 февраля 2024 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук по адресу:
117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, конференц-зал

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН:

<https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/fb0/2e8uj17p680gn4xwqfpm0a68u4lchbnd.pdf>

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью организации, просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Ученому секретарю диссертационного совета. Отсканированный отзыв высылать по адресу:

kovalovavera@mail.ru, факс +7(495)339-12-66.

Автореферат разослан «__» декабря 2023 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
кандидат геолого-минералогических наук



В.А. Коновалова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Сенноманские отложения Поволжья представлены главным образом терригенными породами (песками и алевроитами разной размерности) с редкими фосфоритовыми прослоями (Геология СССР, 1949, 1967, 1970). Их отличительной чертой является сильная обедненность фоссилиями, в особенности представителями ортостратиграфических групп (Зозырев, 2006б; Иванов, 2007). Очень редки аммониты (Сельцер, Иванов, 2010) и фораминиферы (Зозырев, 2006а). Сохранность двустворчатых моллюсков часто делает их неопределимыми даже до уровня рода. Иногда фауна беспозвоночных полностью отсутствует.

Фоссилии в подавляющем большинстве случаев приурочены к фосфоритовым горизонтам. Значительную, зачастую главную, роль в данных ориктоценозах играют остатки эласмобранхий: акул и скатов. В такой ситуации очень актуальной является проблема их использования в биостратиграфических целях, тем более что она либо не рассматривалась вообще (во многих работах в списках фауны только упоминаются остатки акулых рыб, даже без конкретных определений), либо малочисленные работы по данной тематике являются на сегодняшний день устаревшими.

Несмотря на полуторавекую историю исследований сенноманских эласмобранхий в регионе, состояние их изученности трудно считать удовлетворительным (Бирюков, 2014а), особенно в сравнении с изученностью комплексов акулых рыб Западной Европы и Северной Америки. С проблемой стратиграфического потенциала группы неразрывно связан вопрос о её таксономическом составе в разрезах Поволжья, поскольку валидность некоторых выделявшихся здесь прежде видов сомнительна. Сходство и различие, возможные взаимосвязи местной фауны эласмобранхий с подобными сообществами из других регионов, тафономические особенности ископаемых комплексов акул и скатов в регионе остались практически незатронутыми. Таким образом, отсутствовал системный подход к исследованиям.

Степень разработанности темы исследования. До второй половины XX в. в исследованиях сенноманских эласмобранхий на территории Поволжья внимание уделялось, как правило, таксономическому составу сообществ и (реже) их возможному стратиграфическому значению. Л.С. Гликманом (1964, 1980) и В.И. Железко (2000а) был проведён огромный объём работ по систематике и эволюции группы, в частности, отряда ламнообразных акул (*Lamniformes*). Неоднократно предлагались и зональные биостратиграфические схемы (Гликман, Шважайте, 1971; Железко, Гликман, 1971; Мертинене, 1982б; Железко, 1997).

Однако статус и состав ламнообразных, фиксировавшихся ранее на исследуемой территории дискусионен вследствие изменения взглядов на их систематику. Например, многими западными авторами род *Palaeoanacorax* Glückman, 1971 не считается валидным (Cappetta, 2012). Слабо изучены мелкоразмерные формы и неламноидные эласмобранхии, поскольку ранее не отбирались мелкие фракции (почти не использовались сита с ячейей 1 мм и менее). Предлагавшиеся ранее зональные схемы по эласмобранхам противоречат требованию Стратиграфического кодекса (2019) о смыкаемости смежных зон, так как ископаемый материал происходит из зон концентрации.

Палеоэкология и палеобиогеография эласмобранхий верхнего мела почти не рассматривались кроме некоторых работ Л.С. Гликмана (1980) и Л.А. Несова (1997).

Цели и задачи. Целью работы является установление таксономического разнообразия комплексов эласмобранхий из сенномана Поволжья и выяснение их стратиграфического значения. В ходе достижения поставленных целей возникла необходимость решения следующих задач:

1. Ревизия таксономического состава сенноманских комплексов эласмобранхий в соответствии с современными представлениями о системе группы.
2. Определение стратиграфического интервала распространения различных таксонов, анализ стратиграфической значимости каждого из них, оценка возможности выделения биостратиграфических подразделений на их основе.
3. Выявление биогеографических связей эласмобранхий сенномана Поволжья.
4. Анализ степени и характера сохранности зубов эласмобранхий.

Научная новизна и личный вклад.

- Автором проведена ревизия таксономического состава сенноманских эласмобранхий Нижнего Поволжья. Впервые для субрегиона выявлено наличие представителей 13 родов и 20 видов. Из них впервые обнаружены представители 9 родов и 10 видов, а присутствие 4 родов и 10 видов установлено вследствие таксономической ревизии имеющегося материала.

- Произведено выделение четырех вспомогательных биостратиграфических

подразделений в ранге слоев с фауной, 6 видов эласмобранхий предложено рассматривать в качестве руководящих форм для них.

- Проведено сравнение с одновозрастными комплексами других регионов.
- Зубы эласмобранхий распределены по категориям сохранности

Теоретическая и практическая значимость работы. Проведенное исследование расширяет знания о таксономическом разнообразии сеноманских эласмобранхий в Поволжье. Оценена численность каждого таксона внутри сообщества. Сообщество разделено на субкомплексы, соответствующие по возрасту раннему, среднему и позднему сеноману. Рассмотрено развитие сообщества эласмобранхий в течение сеномана, оценено сходство поволжского комплекса эласмобранхий с сообществами из других регионов мира. Проведены тафономические наблюдения.

В практическом отношении результаты могут быть использованы для биостратиграфических исследований сеноманских отложений Русской плиты и применяться для геолого-съёмочных работ. Возможно внедрение результатов работы в курсы палеонтологии, исторической геологии, общей стратиграфии.

Основные защищаемые положения:

1. Фауна эласмобранхий сеноманского возраста на территории Нижнего и Среднего Поволжья включает в себя 40 видов из 34 родов, принадлежащих 23 семействам 10 отрядов. Присутствие представителей 13 родов и 20 видов в регионе установлено впервые.

2. В сеноманском ярусе юго-востока Русской плиты по эласмобранхиям выделены биостратиграфические подразделения: слои с фауной *Cretoxurhina vrasconensis* (нижнемеловатская подсвита), слои с фауной *Cretoxurhina denticulata* (нижняя часть среднемеловатской подсвиты), слои с фауной *Ptychodus decurrens* – *Squalicorax curvatus* (верхняя часть среднемеловатской подсвиты); слои с фауной *Ptychodus mammillaris* – *Squalicorax falcatus* (верхнемеловатская подсвита).

3. Фауну эласмобранхий юго-востока Русской плиты следует считать бореальной, к позднему сеноману по разнообразию она приближается к фауне Англо-Парижского бассейна, существенно отличаясь от синхронных комплексов Восточной Атлантики, Средиземноморья и Северной Америки, где преобладали тетические формы.

Публикации и апробация работы. Основные результаты были доложены на Всероссийских совещаниях и конференциях: научной конференции студентов, аспирантов и молодых специалистов "Геологи XXI века" (Саратов, 2013), XIII Краеведческих чтениях (Саратов, 2013), Всероссийской школе молодых ученых-палеонтологов ПИН РАН (Москва, 2011, 2013), Всероссийской научно – практической конференции «Геологические науки – 2014» (Саратов, 2014), Всероссийских совещаниях "Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии" (Владивосток, 2014; Феодосия, 2016; Белгород, 2018), на сессиях Всероссийского палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2015, 2016, 2017, 2018), на сессии Общества Палеонтологии Позвоночных (Техас, США, 2015). Основные положения диссертации изложены в 22 опубликованных работах.

Объём и структура работы. Работа объемом 350 страниц состоит из введения, восьми глав и заключения, проиллюстрированных 34 рисунками, 10 таблицами и 4 приложениями. Приложения состоят из 7 фототаблиц с пояснениями, описаний типовых разрезов для предлагаемых слоев с фауной и колонок по ним, колонок и списков фауны эласмобранхий по прочим исследованным местонахождениям и условных обозначений.

Список использованной литературы содержит 260 работ (143 русскоязычные и 117 на иностранных языках).

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность к.г.-м.н. доц. Е.В. Попову (СГУ) за научное руководство данной работой и неоценимую поддержку, оказанную при сборе, обработке, фотографировании материала и написании диссертации. Огромная помощь при написании работы оказана д.г.-м.н. проф. Е.М. Первушовым (СГУ). За помощь в фотографировании материала и замечания по содержанию работы автор благодарен аспиранту СГУ В.А. Лопырёву. Автор благодарит Ф.К. Тимирчева за помощь в полевых работах и обработке коллекций. Автор глубоко А.А. Моровой, В.П. Морову (Самарский Государственный технический университет) за предоставление материала из Самарской области и В.А. Козлову (Екатеринбург) за сравнительные материалы из альба-сеномана Казахстана.

Автор благодарит за консультации и доступ к частной коллекции Д. Дж. Уорда, докторов наук (PhD) М. Рихтер и З. Джохансон (Британский Музей Естественной истории, Лондон,

Великобритания), Е.М. Байкину (Государственный Дарвиновский музей, Москва) за помощь при работе с фондовыми коллекциями, докторов наук (PhD) Г. Гуино (университет Монпелье, Франция), М. Сиверсона (Музей Западной Австралии, Перт, Австралия), К. Даффина (Британский Музей Естественной истории, Лондон, Великобритания) за консультации.

Сердечную благодарность автор приносит многолетнему руководителю кружка юных геологов к.г.-м.н. В.Б. Сельцеру (СГУ). Особую благодарность автор выражает своим родителям – Татьяне Николаевне и Владимиру Ивановичу Бирюковым за длительную беззаветную поддержку.

Работа выполнялась при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ 10-05-00926, 14-05-00828, 18-05-01045.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СЕНОМАНСКИХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ В ПОВОЛЖЬЕ И ДРУГИХ РЕГИОНАХ БЫВШЕГО СССР

История изучения сеноманских эласмобранхий на территории России насчитывает более полутора веков, в ней можно выделить два существенных этапа.

Первый этап (1850-е – 1910-е гг.). Время первоначального накопления ископаемого материала и его систематизации. На первом этапе исследования меловых эласмобранхий в России велись на западе России (Курская губерния) (В.А. Киприянов [1852–1881]), на Украине (А.С. Рогович [1860]) и в Поволжье (Саратовская губерния) (И.Ф. Синцов [1872, 1899]). К этому же этапу можно отнести исследования, проводившиеся И.А. Далинкевичусом в 1930-е гг. в Литве. (Dalinkevičius, 1935).

Второй этап (1940-е – 1990-е гг.). Начался после Великой Отечественной войны и связан с деятельностью Л.С. Гликмана. В сферу интересов палеоихтиологов попадают Уральский регион, Казахстан, Средняя Азия. Быстро растёт число известных таксонов. Уделяется большое внимание морфологии и микростроению зубов. На этой основе Л.С. Гликман предлагает новую систематику эласмобранхий (Гликман, 1964). Исследуются эволюция, палеоэкология, палеобиогеография группы. Большой вклад вносят М.И. Соколов (1978), В.И. Железко (1997, 2000а, б), Р.А. Мертинене (Шважайте) (1978, 1982). Отечественная школа палеоихтиологии приобретает самостоятельность, ведётся полемика с зарубежными авторами. Предлагаются зональные схемы по акулам для ряда территорий (Гликман, Шважайте, 1971; Железко, Гликман, 1971; Мертинене, 1982б; Железко, 1997).

Период с 1990-х гг. и до наших дней является прямым продолжением предыдущего этапа. В эти годы возросло взаимодействие с зарубежными коллегами.

1.1 История изучения эласмобранхий альб-туронского интервала на территории Поволжья

Первой сводкой по ископаемой ихтиофауне Поволжья становится работа И.Ф. Синцова «Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии» (1872). В ней приводятся представители 8 родов и 17 видов. В 1899 г. количество видов увеличивается до 19 (Sinzow, 1899). В целом после И.Ф. Синцова сеноманские эласмобранхии привлекали мало внимания последующих исследователей. Зачастую наличие их остатков лишь упоминается. А.Д. Архангельский и С.А. Добров (1913) упоминают представителей 5 родов и 7 видов, Е.В. Милановский (1940) – 1 вида, В.Г. Камышева-Елпатьевская и А.Н. Иванова (1947) – 3 видов.

Новый этап исследований начался с работ Л.С. Гликмана. Уже в первой его статье (Гликман, 1953) приводятся 11 родов и 13 видов. Дальнейшие его работы касаются морфологии (Гликман, 1957а), эволюции (Гликман, 1957б, 1958), стратиграфического значения эласмобранхий (Гликман, 1955, 1957в). В 1964 г. на основе микроструктуры зубов (соотношения ортодентина и остеоидентина) предлагается деление эласмобранхий на два инфракласса – ортодонтонты и остеоидонтонты (Гликман, 1964а). Этой же идеи он придерживается и в дальнейшем (Гликман, 1964б, 1980). Развитие анакорацид анализируется Л.С. Гликманом в соавторстве с литовской палеонтологом Р.А. Шважайте (Мертинене). Результатом становится выделение вида *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971 и предложение биостратиграфической схемы по анакорацидам (Гликман, Шважайте, 1971). Другая схема предлагается им в том же году совместно с В.И. Железко (Железко, Гликман, 1971). Позднее Л.С. Гликман совместно с А.О. Аверьяновым пытался рассмотреть таксономическую структуру рода *Eostriatolamia* с привлечением массового материала из многих местонахождений на основе использования морфометрии и статистических методов (кластерного и факторного анализа), позволяющих наметить возможные пути эволюции

группы, а также просчитать вероятные родственные связи (Гликман, Аверьянов, 1998).

Исследования ископаемых акул и скатов активизировались в Поволжье в 1990-е – 2020-е гг. Так, если Е.М. Первушов с соавторами для местонахождения Карамышка отмечает наличие 14 родов и 18 видов (Первушов и др., 1999г), то в предлагаемой работе выделяются 34 рода и 40 видов (по региону). В эти годы, возрос интерес к малоизученным группам эласмобранхий (Averianov, 1997; Несов, 1999; Попов, Лапкин, 2000). Производится комплексный анализ местонахождений (Колмакова, 2000; Бирюков, Попов, 2011), устанавливается присутствие новых таксонов (Попов, Бирюков, 2014; Shimada et al., 2015), открываются новые местонахождения (Бирюков и др., 2017). 1990-е – 2020-е гг. можно признать временем модернизации и уточнения наших представлений как о таксономическом составе, так и о биостратиграфическом значении, характере распространения и палеоэкологии акуловых рыб в сеномане Поволжья.

1.2 История изучения эласмобранхий альб-туронского интервала на территории бывшего СССР

С 1850-х по 1930-е гг. меловые эласмобранхии исследовались на территории Курской губернии (Kiprijanoff, 1852–1881), Украины (Рогович, 1860), Литвы (Dalinkevičius, 1935). Несмотря на разницу во времени эти работы объединяет то, что они первые обращаются к данной теме в этих регионах и до сих пор являются достаточно полными сводками.

В 1970–2000-е гг. меловая фауна эласмобранхий Литвы и Украины исследуется Р.А. Шважайте (Мертинене). Она с использованием зональной схемы по акулам определяет возраст есяской свиты как верхнеальбский (Мертинене, 1978). В своей диссертации Р.А. Мертинене продолжает рассмотрение стратиграфического значения эласмобранхий, вопросов морфологии и гистологии их зубов (Мертинене, 1980). Работа по этим направлениям продолжается и позже (Мертинене, 1982а, б). В 2000-е гг. материал Р.А. Мертинене переизучался французскими палеонтологами (Adnet et al., 2008).

В среднеазиатском регионе исследования комплексов эласмобранхий начинаются в 1950-х гг. Л.С. Гликманом, описавшем комплекс хрящевых рыб из турона Таджикистана (Гликман, 1957г). В своей монографии 1980 г. Л.С. Гликман рассматривает комплексы эласмобранхий из альба Литвы, Украины, Мангышлака и Южного Приаралья, сеномана Русской плиты, Крыма, Приаралья, Примугоджарья, Мангышлака, Таджикистана, Большого Балхана и Туркмении, турона Средней Азии, Мангышлака и Примугоджарья.

В 1978 М.И. Соколов предлагает зональную схему от альба до маастрихта Туранской плиты на основе семи родов эласмобранхий. Особое положение отводится анакорацидам (Соколов, 1978). Л.А. Несов, Н.И. Удовиченко, Р.А. Мертинене описывают новые таксоны из альба-сантона Средней Азии (Несов, Удовиченко, 1986; Мертинене, Несов, 1991).

В 1997 г., выходит книга Л.А. Несова «Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии». Большое внимание в книге уделяется среднеазиатским местонахождениям. Рассматриваются аспекты тафономии, палеоклиматологии, палеогеографии. Анализируется развитие сообществ эласмобранхий в течение мелового периода по периферии океана Тетис (Несов, 1997).

На территории Зауралья и Казахстана многие годы исследования проводились В.И. Железко. Им рассматривались эволюция и филогения отдельных групп эласмобранхий (Железко, 1990, 1997, 2000а), их стратиграфическое значение, развитие зубного аппарата у различных групп пелагических акул (Железко, 1995, 2000б)

Известны и труды, обобщающие данные по меловым эласмобранхиям по всей территории СССР (Гликман и др., 1987). В 2000–2010 гг. новые данные о меловых акуловых рыбах поступают и из Крыма (Averianov, 2000; Триколиди, 2002, 2008, 2013, 2014), с Сахалина (Триколиди, Назаркин, 2016), с Украины (Sokolskyi, Guinot, 2021).

Глава 2. СТРАТИГРАФИЯ СЕНОМАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПОВОЛЖЬЯ

2.1 История изучения сеноманских отложений Поволжья

В разделе приводится хронологическое описание исследований отложений сеноманского яруса (меловатской свиты, полпинской свиты, никольской толщи) в Поволжье за более чем двухсотлетний период. Особо отмечается выделение Е.М. Первушовым, Е.В. Поповым, А.В. Ивановым (1999) меловатской свиты, совпадающей в регионе по объёму с сеноманским ярусом. Рассматриваются биостратиграфические подразделения, предложенные по разным группам фауны.

Состояние изученности сеноманских отложений в Поволжье можно охарактеризовать следующим образом:

– **накоплен огромный фактический материал.** Но специфичность литологического состава, слабая фаунистическая охарактеризованность интервала, недостаточная изученность многих групп фауны ведут к тому, что:

– **очень долгое время отсутствовала единая точка зрения** на стратиграфию сеномана (меловатской свиты) в регионе (границы, деление яруса). Однако с выходом в свет работ Н.Ю. Зозырева (2006а, б, в) обозначилась выработка консенсуса.

– **проблематично выделение биостратиграфических зон** из-за приуроченности остатков к уровням концентрации, редкости руководящих форм, отсутствия непрерывного разреза.

2.2 Сеноманские отложения Среднего и Нижнего Поволжья

Отложения яруса широко развиты в Правобережье Среднего и Нижнего Поволжья в пределах восточного крыла Воронежской антеклизы (Тамбовская моноклинали, Хопёрская моноклинали, Приволжская моноклинали), Волго-Уральской антеклизы (Муромско-Ломовский прогиб, Ульяновско-Саратовский прогиб) и представлены терригенными породами: песками и алевритами, реже – песчаниками, часто глауконитовыми, с прослоями глинистого материала. Везде в сеноманских отложениях имеются зоны концентрации (фосфоритовые горизонты). (Стратиграфия СССР, 1986). В верхней части может присутствовать карбонатная примесь. На упомянутых территориях сеноманский ярус залегает на нижнемеловых отложениях (альбский ярус). Характерен рост доли алевритистой и глинистой составляющих с запада на восток. В том же направлении – от Воронежской антеклизы – возрастают мощности от 25 – 35 м на восточном склоне Воронежской антеклизы до 92 м (Геология СССР, 1949, 1967, 1970; Зозырев, 2006б) в западной части Ульяновско-Саратовского прогиба (окрестности г. Саратова). К восточной части прогиба мощность яруса сокращается до 5 – 15 м близ с. Лох Саратовской области (вероятно, в пределах положительных структур) и выклиниваясь к востоку от него (Геология СССР, 1967). В Ульяновском и Самарском Поволжье мощность также сильно сокращена – до 6 м (Стратиграфическая схема..., 2005).

На Русской плите сеноманскому ярусу соответствует брянский надгоризонт в составе полпинского (нижний подъярус и нижняя треть среднего подъяруса) и дятьковского (большая часть среднего и весь верхний подъярус) горизонтов (Олферьев, Алексеев, 2005). В границах различных структурно-фациальных зон с этими горизонтами соотносятся подразделения местных схем – свиты и толщи.

Меловатская свита (*K₂ml*) признаётся соответствующей сеноманскому ярусу в пределах Хопёрской моноклинали (междуречье рр. Хопра и Медведицы), отчасти Муромско-Ломовского прогиба (бассейн верховьев рр. Мокша и Хопёр), западной части Ульяновско-Саратовского прогиба (северная часть Саратовского и Пензенское Поволжье), Приволжской моноклинали (южная часть Саратовского Поволжья, Волгоградское Правобережье). Своё название подразделение получило в честь села Меловатка Жирновского района Волгоградской области.

Н.Ю. Зозыревым (2006б) выделены внутри неё три пачки: нижняя – алевритово-песчаная, средняя – алевритово-глинистая, верхняя – песчаная. Во всех трёх пачках присутствуют зоны концентрации в виде фосфоритовых горизонтов различной мощности и выдержанности (от прослоев с линзами до настоящих выдержанных прослоев), содержащие фосфориты разных генераций и остатки организмов в той или иной степени фосфатизации. Свита в полном объёме не представлена ни в одном из разрезов.

Н.Ю. Зозырев предлагает разделение меловатской свиты на три подсвиты:

1. Нижняя (медведицкая), соответствует лоне *Gavelinella senomanica*, сложена породами нижней алевритово-песчаной пачки и соотносится с нижнесеноманским подъярусом Международной стратиграфической шкалы. Стратотип – обнажение Меловатка-6 (Жирновский район Волгоградской области).

2. Средняя (красноярская) выделяется внутри лоны *Lingulogavelinella globosa*, сложена породами средней алевритово-глинистой пачки и соотносится со среднесеноманским подъярусом Международной стратиграфической шкалы. Стратотип – обнажение Красный Яр-1 (Жирновский район Волгоградской области).

3. Верхняя (калининская) – выделяется внутри лоны *Lingulogavelinella globosa*, сложена породами верхней песчаной пачки и соотносится с верхнесеноманским подъярусом Международной стратиграфической шкалы. Стратотип – обнажение Безобразовка-1 (Калининский

район Саратовской области) (Зозырев, 2006б).

Суммарная мощность сеноманских отложений составляет от 35,5 м (Меловатка) до 92 м (Саратов) (Зозырев, 2006б).

Подстилаются породы меловатской свиты, как правило, терригенными и глинистыми альбскими отложениями (моисеевская свита в пределах Саратовского Поволжья, Волгоградского Правобережья). Меловатская свита несогласно перекрывается терригенными и карбонатными отложениями туронского яруса (банновская свита в пределах междуречья рр. Хопра и Медведицы, Пензенского и Саратовского Поволжья, Волгоградского Правобережья; октябрьская свита в пределах бассейна верховьев рр. Мокша и Хопёр) (Стратиграфическая схема..., 2005; Зозырев, 2006б). Вероятно, терригенные отложения, перекрывающие меловатскую свиту и отнесенные Н.Ю. Зозыревым к турону (Зозырев, 2006б), могут иметь более молодой – коньякский возраст и рассматриваться как принадлежащие к борисоглебской толще (Олферьев и др, 2007), однако необходима их надежная фаунистическая характеристика.

Остатки представителей ортостратиграфических групп в отложениях меловатской свиты крайне редки. Фораминиферы известны в единичных экземплярах (Зозырев, 2006а), находки аммонитов (преимущественно в виде ядер) случаются в виде одного-двух экземпляров в год, а белемнитов и иноцерамов ещё реже. Остатки эласмобранхий, как и остальные фоссилии, сосредоточены главным образом в зонах концентрации (фосфоритовых горизонтах) и встречаются практически в каждом разрезе.

Полпинская свита (K_2pl) Выделяется в пределах Тамбовской моноклинали (бассейн рр. Б. и М. Ломовис и низовьев р. Ворона). Соответствует нижней подсвите меловатской свиты, т.е. нижнему подъярису сеноманского яруса (sensu Зозырев, 2006б). Соотносится с лоней *Gavelinella senomanica* по бентосным фораминиферам и с лонами *Turrilites costatus* – *Schloenbachia varians* / *Praeactinocamax primus primus* – *Neohibolites ultimus* / *Inoceramus crippsii* по моллюскам (Стратиграфическая схема..., 2005). Сложена светло-серыми мелкозернистыми песками, в подошве грубозернистыми. Отмечается наличие позвонков и зубов эласмобранхий. Мощность до 4 м (Стратиграфическая схема..., 2005). Залегает с несогласием на нижнемеловых породах. Несогласно перекрывается терригенными (пески) и карбонатными (мергели) породами борисоглебской толщи, соответствующей среднему и верхнему подъярусам коньякского яруса.

Никольская толща (K_2nk) выделяется в пределах восточной части Ульяновско-Саратовского прогиба (Ульяновско-Самарское Поволжье). Соответствует средней и нижней подсвита меловатской свиты, т.е. среднему и верхнему подъярусам сеноманского яруса (sensu Зозырев, 2006б). Соотносится с лоней *Lingulogavelinella globosa* по бентосным фораминиферам и с лонами *Acanthoceras rhotomagense* / *Inoceramus crippsii*, *Inoceramus pictus pictus* / *Praeactinocamax plenus longus*, *Inoceramus pictus bohemicus*, *Mytiloides hattini* по моллюскам (Стратиграфическая схема..., 2005). Сложена зеленовато-серыми мелко-тонкозернистыми глауконит-кварцевыми и глауконитовыми песками, глинисто-алевритовыми, известковистыми, биотурбированными. Отмечено наличие зубов эласмобранхий и нанопланктона зоны CC10. В основании фиксируется песчаник с гальками фосфорита (Стратиграфическая схема..., 2005). Мощность до 6 м. Залегает с несогласием на нижнемеловых породах. Несогласно перекрывается карбонатными (мел и мергель, мел песчаный с гравием и галькой фосфоритов в подошве) отложениями гулюшевской свиты, соответствующей верхней половине среднего и верхнему подъярусам туронского яруса.

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Характеристика материала

В работе использовались зубы эласмобранхий сеноманского возраста из коллекции СГУ № 155, собиравшейся с конца 1980-х гг. в Саратовской, Волгоградской и Пензенской областях. Сборы проводились как автором в составе исследовательской группы «Эласмодус», так и другими лицами: преподавателями СГУ, юными геологами, краеведами. А.А. Моровой и В.П. Моровым предоставлен ископаемый материал из Самарского Предволжья. Помимо зубов в ископаемом состоянии от эласмобранхий остаются чешуи, позвонки, плавниковые шипы (ихтиодорулиты), fossilized excrementes (копролиты) В силу своей слабой диагностичности (невозможности их соотнесения с таксонами низкого уровня) данные материалы практически не используются. Цельноскелетный материал также известен, но из других, более глубоководных фаций иных регионов земного шара, например, из верхнего мела Канзаса (Shimada, 2008) или сеномана-сантона Ливана. Проблематично использование зубов нестандартной морфологии – комиссуральных, симфизных и парасимфизных, интермедиальных (глазных) зубов наиболее

заднего положения вследствие затруднённости их определения до уровня вида или даже рода. Поэтому в данной работе они использовались мало.

Охвачено 15 местонахождений: Нижняя Банновка, Безобразовка-1, Карамышка, Саратов-1, Саратов-2, Саратов-3, Саратов-4, Багаевка-1, Балашов-1 (Саратовская обл.), Меловатка-5, Мирошники-3) (обнаружено в 2014 г.), Иловля (обнаружено в 2015 г.) (Волгоградская область), Пачелма (обнаружено в 2014 г.) (Пензенская область) (Рисунок 1), Климовка, Подвалье (Самарская область).

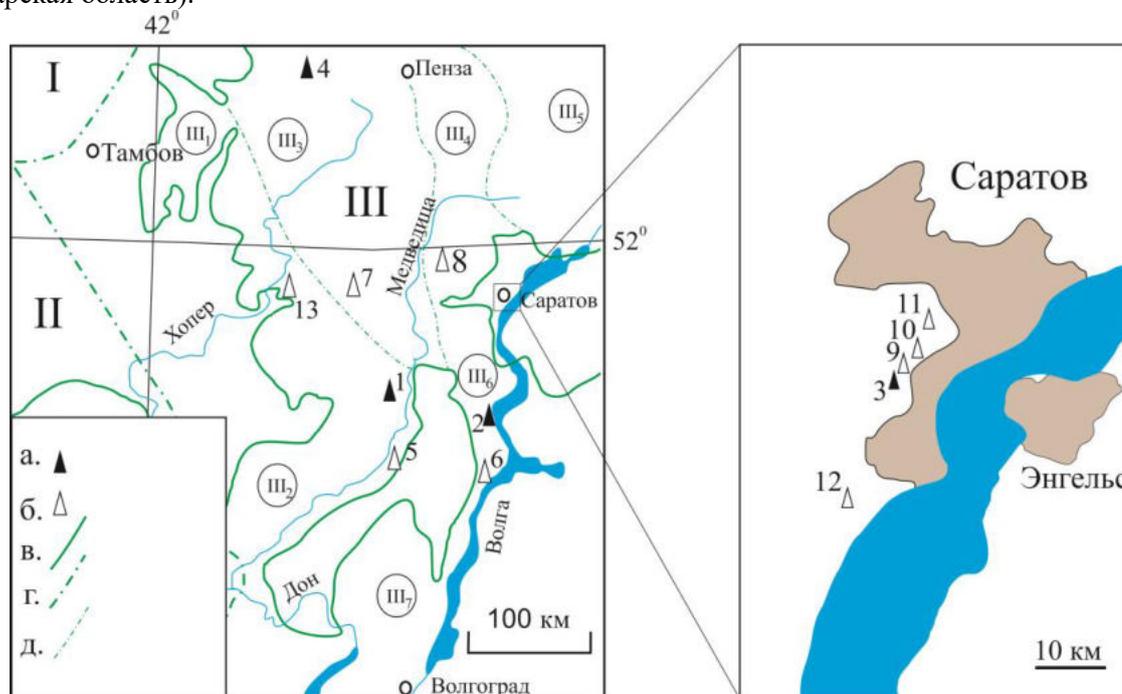


Рисунок 5. Местонахождения сеноманских эласмобранхий

- а. – Стратотипы для предлагаемых слоев с фауной эласмобранхий (1 – Меловатка-5, 2 – Нижняя Банновка, 3 – Саратов-4, 4 – Пачелма);
 б. – прочие разрезы (5 – Мирошники-3, 6 – Иловля, 7 – Безобразовка-1, 8 – Карамышка, 9 – Саратов-3, 10 – Саратов-2, 11 – Саратов-1, 12 – Багаевка-1, 13 – Балашов-1);
 в. – границы структурно-фациальных зон; г. – границы современного распространения верхнемеловых отложений; д. – границы субрегионов:

I – Московская синеклиза; II – Воронежская антеклиза; III – Среднее и Нижнее Поволжье; III₁ – Воронежская антеклиза. Тамбовская моноклинал; III₂ – Воронежская антеклиза. Хоперская моноклинал; III₃ – Волго-Уральская антеклиза. Муромско-Ломовский прогиб; III₄ – Волго-Уральская антеклиза. Западная часть Ульяновско-Саратовского прогиба; III₅ – Волго-Уральская антеклиза. Восточная часть Ульяновско-Саратовского прогиба; III₆ – Воронежская антеклиза. Приволжская моноклинал (южная часть Саратовского Поволжья); III₇ – Воронежская антеклиза. Приволжская моноклинал (Волгоградское Правобережье) (по Олферьеву, Алексееву, 2005).

Кроме местонахождений Иловля и Багаевка-1, основная масса зубов получена с уровней концентрации – из фосфоритовых горизонтов (из осыпей известна незначительная доля находок). Из разрезов Нижняя Банновка, Саратов-2, Саратов-3, Саратов-4 обработан материал с двух стратиграфических уровней. В разрезе Саратов-4 есть и третий – самый верхний фосфоритовый горизонт, по данным Н.Ю. Зозырева (2006б) он датирован уже как туронский, ископаемый материал из него немногочислен и в предлагаемой работе он не рассматривается.

Ископаемым материалом охарактеризованы уровни, соответствующие всем трем подъярусам сеномана в соответствии с современными представлениями (Зозырев, 2006б, в). При сборе ископаемого материала чаще всего применялась методика изъятия из зоны концентрации объёмных проб с последующими промывкой (просеиванием) на ситах (разделение по фракциям) и отбором фоссилей из концентрата. При отсутствии зон концентрации производился поверхностный сбор материала. Затем проводилось определение ископаемых остатков (задействовано 28 проб). Материалы из 67 проб более ранних лет (до 2011 г.) подвергались определению или таксономической ревизии. В 2011–2022 гг. было обработано 95 проб. Определена систематическая принадлежность свыше 35 тыс. зубов.

Как сравнительный материал изучены коллекции в Британском Музее Естественной

истории (Лондон, Великобритания), Государственном Дарвиновском музее (Москва, РФ), частной коллекции Д. Дж. Уорда (Орпингтон, Великобритания). Использовались ископаемые остатки и челюсти современных акул и скатов.

3.2 Методика исследования ископаемого материала

Сбор ископаемого материала производился несколькими способами. Первоначально осуществлялся обход обнажений с целью осмотра осыпей и поверхностей выдувания. Далее происходила выемка объемных проб из разреза (на местонахождениях Иловля и Багаевка-1 выемка проб происходила с поверхностей выдувания вследствие отсутствия уровней концентрации). Объем пробы в среднем составлял 100 литров. Отсев или отмывка проб проходили на ситах с размером ячеек 2,5, 1 и 0,6 мм (с разделением на размерные фракции). Использование сита с ячейкой в 0,6 мм не всегда оказывалось эффективным, поскольку в ходе отмывки сито часто забивалось частицами породы. В большинстве случаев материал данной размерности отсутствовал или был малочислен, лишь в пробах из местонахождения Мирошники-3 он носил массовый характер (несколько сотен зубов). Вероятно, к подобной ситуации привели причины тафономического характера – мелкоразмерные остатки в условиях активной гидродинамики могли быть перемолоты частицами песчаной или алевритовой размерности. Отбор ископаемых остатков производился в камеральных условиях.

Кроме зубов эласмобранхий подобный метод позволяет получить из разреза практически весь спектр ископаемой фауны. При необходимости материал подвергался очистке посредством ультразвуковой ванны. Работа с образцами из мелкоразмерных фракций осуществлялась при помощи налобной лупы и бинокулярных микроскопов МБС-1 и «Микромед MC2 Zoom 1a». Фотографирование проводилось фотоаппаратами FUJIFILM FINEPIX T300, Nikon COOLPIX 8400, Nikon D5100 с макрообъективом и кольцами, USB-камерой (на микроскопе «Микромед»), для ряда мелкоразмерных объектов (зубы скатов) использовался сканирующий электронный микроскоп в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (г. Москва).

При определении полученного материала необходимо было учесть наличие у эласмобранхий (особенно у ламнообразных акул) разнозубости. Адекватное определение систематической принадлежности зубов зачастую требовало достоверно установить прижизненное положение зуба в челюсти. Для этого применялись публикации с реконструкцией озубления эласмобранхий (для крупных ламнообразных – статьи М. Сиверсона с соавторами (2013, 2015)) и челюсти современных акул и скатов из коллекции исследовательской группы «Эласмодус» и частной коллекции Д. Дж. Уорда (Орпингтон, Великобритания).

Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ЭЛАСМОБРАНХИЙ

Зубы эласмобранхий, как самые прочные элементы организма, чаще всего встречаются в ископаемом состоянии. Значительно их морфологическое разнообразие. На морфологии зубов и их положении в челюсти в основном строится систематика ископаемых эласмобранхий.

Автор в целом придерживается взглядов А. Каппетты (2012) на терминологию для описания зубов и челюстей эласмобранхий, на разделение зубов по морфофункциональным типам, выделение типов разнозубости.

Значительное внимание уделяется разнозубости (гетеродонтности) как характерной черте зубного аппарата эласмобранхий. Разнозубость выражается в различности облика зубов одного вида в зависимости от положения, занимаемого в челюсти или иных факторов, что несколько усложняет установление систематической принадлежности материала. По общепринятым представлениям (Cappetta, 2012) выделяются четыре типа разнозубости: моногнатическая, дигнатическая, половая и онтогенетическая.

По внешнему строению и типу питания зубы эласмобранхий делятся на морфофункциональные типы: хватающий, рвущий, режущий, дробящий, перемалывающий, хватающе-перемалывающий, режуще-перемалывающий и дробяще-перемалывающий. Выделяется пять стадий васкуляризации корня как показатель эволюционной продвинутости эласмобранхий. Все морфологические характеристики рассматриваются в применении к исследуемым ископаемым материалам.

Гистологически зубы подразделяются на два типа – ортодонтные и остеодонтные. Их систематическое значение остаётся сомнительным. Но особенности микростроения зубов могут применяться для дифференциации видов (Herman et al., 2005), рассмотрения эволюционных связей (Jambura et al., 2019). П. Ямбура с соавторами выявили также новый гистотип –

псевдоостеодонтный (Jambura et al., 2018). Ф. Триколиди применил данные, полученные при исследовании гистологии зубов акул из мела и палеогена Крыма, для идентификации представителей рода *Sphenodus* (Триколиди, 2022). Гистологические особенности всех таксонов, встреченных в сеномане Поволжья неплохо известны, и необходимости привлечения этих данных для решения задач систематического или биостратиграфического характера на сегодняшний день, вероятно, нет.

Глава 5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В период с 2011 по 2019 гг. в составе сеноманских комплексов эласмобранхий Поволжья выявлено присутствие 40 видов из 34 родов, принадлежащих 23 семействам 10 отрядов. Присутствие представителей 13 родов и 20 видов в регионе установлено впервые. Из них впервые обнаружены представители 9 родов и 10 видов (подчёркиванием отмечены случаи обнаружения как вида, так и рода) *Lissodus* sp., *Gladioserratus magnus* Underwood et al., 2011, *Cederstroemia* cf. *triangulata* Siverson, 1995, *Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935), *Cantioscyllium* cf. *decipiens* Woodward, 1889, *Anomotodon principalis* Cappetta, 1975, *?Carcharias* sp., *Protoscylliorhinus* cf. *bettrechensis* (Herman, 1977), *Squatirhina* sp., Sclerorhynchidae gen. ind. Присутствие 4 родов и 10 видов: *Meristodonoides* sp., *Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991, *Johnlongia allocotodon* Siverson, 1996, *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890), *Cretolamna* ex. gr. *borealis* (Priem, 1897), *Cretoxyrhina vraconensis* (Zhelezko, 2000), *Protolamna* cf. *sokolovi* Cappetta, 1980, *Pseudoscapnorhynchus* cf. *compressidens* Herman, 1977, *Squatirhina draytoni* Guinot et al., 2012 *Turoniabatis cappettai* Landemaine, 1991 установлено вследствие таксономической ревизии имеющегося материала (как накопленного ранее, так и собранного при участии автора). Наличие в сеноманском комплексе эласмобранхий в Поволжье представителей 9 видов и 5 родов (*Ptychodus polygyrus* (Синцов, 1872), *Ptychodus polygyroides* (Sinzow, 1899), *Ptychodus rugosus* (Sinzow, 1899), *Cardabiodon ricki* (Бирюков, Попов 2015), *Cretolamna appendiculata* (см., напр., Гликман, 1980), *Cretolamna* cf. *catoxodon* (Бирюков, 20146), *Kenolamna* cf. *gunsoni* (Бирюков, 20146), (?)*Hispidaspis gigas*, *Leptostyrax* sp., *Cretodus* sp. (Первушов и др., 1999), следует считать ошибочными по причине некорректных определений.

За основу взяты систематические взгляды А. Каппетты (Cappetta, 2012) (выше уровня рода) кроме отношения рода *Eostriatolamia* Glückman, 1980 к семейству Odontaspidae Müller et Henle, 1839 (sensu Underwood (Underwood et Cumbaa, 2010)), признания валидности рода *Palaeoanacorax* Glückman, 1971, включения в систему вновь выделенных подсемейства Johnlonginae Shimada et al., 2015 и рода *Pseudomegachasma* Shimada et al., 2015, отнесения семейства Ptychodontidae Jaekel, 1898 к гибодонтам, а рода *Turoniabatis* Landemaine, 1991 к подотряду Rhinobatoidei Fowler, 1941.

Класс **Chondrichthyes** Huxley, 1880

Подкласс **Elasmobranchii** Bonaparte, 1838

Когорта **Euselachii** Hay, 1902

Отряд **Hybodontiformes** Maisey, 1975

Надсемейство **Hybodontoidea** Owen, 1846

Семейство **Hybodontidae** Owen, 1846

Род *Meristodonoides* Underwood et Cumbaa, 2010*¹

Meristodonoides sp.*

Семейство **Polyacrodontidae** Glückman, 1964

Род *Polyacrodus* Jaekel, 1889

Polyacrodus sp.

Семейство **Acrodontidae** Casier, 1959

Род *Acrodus* Agassiz, 1838

Acrodus sp.

Семейство **Lonchidiidae** Herman, 1977

Род *Lissodus* Brough, 1935*

Lissodus sp.*

Семейство **Ptychodontidae** Jaekel, 1898

Род *Ptychodus* Agassiz 1838

Ptychodus decurrens Agassiz, 1838

¹ * - Здесь и далее: таксон обнаружен в регионе впервые или вследствие ревизии

- Ptychodus mammillaris* Agassiz, 1838
Ptychodus latissimus Agassiz, 1837
- Подкогорта **Neoselachii** Compagno, 1977
- Надотряд **Squalomorphii** Compagno, 1973
- Отряд **Hexanchiformes** Buen, 1926
- Подотряд **Hexanchoidei** Garman, 1913
- Семейство **Hexanchidae** Gray, 1851
- Род *Gladioserratus* Underwood et al., 2011*
- Gladioserratus magnus* Underwood et al., 2011*
- Семейство **Paraorthacodontidae** Glückman, 1958
- Род *Paraorthacodus* Glückman, 1957
- Paraorthacodus recurvus* (Trautschold, 1877)
- Отряд **Squaliformes** Goodrich, 1909
- Семейство **Squalidae** Bonaparte, 1834
- Род *Protosqualus* Cappetta, 1977
- Protosqualus glickmani* Averianov, 1997
- Отряд **Squatiformes** Buen, 1926
- Семейство **Squatinae** Bonaparte, 1838
- Род *Squatina* Dumeril, 1806
- Squatina cranei* Woodward, 1888
- Надотряд **Galeomorphii** Compagno, 1973
- Отряд **Heterodontiformes** Berg, 1937
- Семейство **Heterodontidae** Gray, 1851
- Род *Heterodontus* Blainville, 1816
- Heterodontus canaliculatus* (Egerton in Dixon, 1850)
- Отряд **Orectolobiformes** Applegate, 1972
- Семейство **Orectolobidae** Jordan et Fowler, 1903
- Род *Cederstroemia* Siverson, 1995*
- Cederstroemia cf. triangulata* Siverson, 1995*
- Род *Orectoloboides* Cappetta, 1977*
- Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935)*
- Семейство **Ginglymostomatidae** Gill, 1862
- Род *Cantioscyllium* Woodward, 1889*
- Cantioscyllium cf. decipiens* Woodward, 1889*
- Отряд **Lamniformes** Berg, 1937
- Семейство **Mitsukurinidae** Jordan, 1898
- Род *Anomotodon* Arambourg, 1952*
- Anomotodon principalis* Cappetta, 1975*
- Род *Scapanorhynchus* Woodward, 1889
- Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991*
- Семейство **Odontaspidae** Müller et Henle, 1839
- Род *Eostriatolamia* Glückman, 1980
- Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843)
- Род *Carcharias* Rafinesque, 1810*
- ? *Carcharias* sp.*
- Подсемейство **Johnlonginae** Shimada et al., 2015
- Род *Johnlongia* Siverson, 1996
- Johnlongia allocotodon* Siverson, 1996*
- Род *Pseudomegachasma* Shimada et al., 2015
- Pseudomegachasma casei* (Nessov, 1999)
- Семейство **Cardabiodontidae** Siverson, 1999
- Род *Dwardius* Siverson, 1999*
- Dwardius woodwardi* (Herman, 1977)
- Семейство **Cretoxyrhinidae** Glückman 1958
- Род *Archaeolamna* Siverson, 1996*
- Archaeolamna cf. kopingensis* (Davis, 1890)*
- Род *Cretolamna* Glückman, 1958

- Cretolamna ex. gr. borealis* (Priem, 1897)*
 Род *Cretoxyrhina* Glückman, 1958
Cretoxyrhina vraconensis (Zhelezko, 2000)*
Cretoxyrhina denticulata (Glückman, 1957)
- Семейство **Paraisuridae** Herman, 1979
 Род *Paraisurus* Glückman, 1957
Paraisurus macrorhizus (Pictet et Campiche, 1858)
- Семейство **Pseudoscapanorhynchidae** Herman, 1979
 Род *Protolamna* Cappetta, 1980
Protolamna cf. sokolovi Cappetta, 1980*
 Род *Pseudoscapanorhynchus* Herman, 1977*
Pseudoscapanorhynchus cf. compressidens Herman, 1977*
- Семейство **Anacoracidae** Casier, 1947
 Род *Palaeoanacorax* Glückman, 1971
Palaeoanacorax volgensis Glückman, 1971
 Род *Squalicorax* Whitley, 1939
Squalicorax sp.
Squalicorax curvatus (Agassiz, 1843)
Squalicorax falcatus Agassiz, 1843
- Отряд **Carcharhiniformes** Compagno, 1973
 Семейство **Scyliorhinidae** Gill, 1862
 Род *Protoscyliorhinus* Herman, 1977*
Protoscyliorhinus cf. bettrechiensis (Herman, 1977)*
- Семейство **Triakidae** Gray, 1851
 Подсемейство **Galeorhininae** Gill, 1862
 Триба **Galeorhinini** Gill, 1862
 Род *Galeorhinus* Blainville, 1816
Galeorhinus glickmani Popov et Lapkin, 2000
- Отряд **Synechodontiformes** Duffin et Ward, 1993
 Семейство **Palaeospinacidae** Regan, 1906
 Род *Synechodus* Woodward, 1888
Synechodus dubrisiensis (Macki, 1863)
- Надотряд **Batomorphii** Cappetta, 1980
 Отряд **Rajiformes** Berg, 1937
 Подотряд **Rhinobatoidei** Fowler, 1941
 Род *Squatirhina* Casier, 1947
Squatirhina sp.
Squatirhina draytoni Guinot et al., 2012*
 Род *Turoniabatis* Landemaine, 1991
Turoniabatis cappettai Landemaine, 1991*
- Подотряд **Sclerorhynchoidei** Cappetta, 1980
 Семейство **Sclerorhynchidae** Blainville, 1816
Sclerorhynchidae gen. ind.

Глава 6. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОСТАТКОВ СЕНОМАНСКИХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ

6.1 Динамика таксономического разнообразия эласмобранхий в сеномане Поволжья

Для раннего сеномана характерны 22 рода из 15 семейств. В первой половине среднего сеномана встречены 22 рода, уже принадлежащие 20 семействам. К гибодонтообразным добавляется *Lissodus* sp., появляются первые кошачьи акулы – *Protoscyliorhinus cf. bettrechiensis*, немного ранее (в конце раннего сеномана) к ламнообразным добавляется *Dwardius woodwardi* (судя по материалам из местонахождения Иловля). Во второй половине среднего сеномана эти значения растут до 25 родов из 19 семейств. Появляются птиходонтиды, растёт доля представителей рода *Squalicorax* до 3,16% (из раннего сеномана известен лишь единичный фрагмент). Максимум разнообразия приходится на поздний сеноман (34 рода из 23 семейств). Растёт разнообразие гибодонтообразных (увеличение числа *Meristodonoides* sp. (из более ранних отложений (местонахождение Иловля) известен лишь один экземпляр), шестижаберникообразных

акул (появление *Gladioserratus magnus*), птиходонтид (*Ptychodus mammillaris* и *Ptychodus latissimus*), ламнообразных (присутствие *Scapanorhynchus minimus*, *Squalicorax falcatus*), акул-нянек (*Cantioscyllium cf. decipiens*), куньих акул (*Galeorhinus glickmani*), вновь появляются представители рода *Orectoloboides* (*Orectoloboides parvulus*). Впервые в Поволжье появляются пилы-рыбы из семейства *Sclerorhynchidae* (единичный зуб в предположительно терминальном сеномане Самарского Предволжья (Бирюков и др., 2018б, в)).

Исчезают в сеномане два таксона. В нижнем сеномане один раз фиксируется *Paraisurus macrorhizus* (оба имеющих в коллекции зуба, вероятно, переотложены из альба, хотя зуб, хранящийся в Государственном Дарвиновском музее, возможно, происходит из среднего сеномана), а на рубеже нижнего и среднего сеномана *Cretoxyrhina vracconensis* замещается *C. denticulata*.

Тенденция роста разнообразия эласмобранхий совпадает с увеличением числа таксонов бентосных беспозвоночных (губки, двустворчатые моллюски), развивавшемся в виде инвазии с юга и юго-запада и носившем характер сукцессии (Первушов и др., 1997). Вероятно, причиной обоих процессов послужило начало поздне меловой эвстазии. Изменение таксономического разнообразия фауны эласмобранхий в сеномане Поволжья может использоваться как основа выделения биостратиграфических подразделений.

6.2 Стратиграфическое значение сеноманских эласмобранхий

Поскольку в Среднем и Нижнем Поволжье сеноманские отложения представлены в основном терригенными породами (песками и алевритами) с приуроченными к ним фосфоритовыми горизонтами, разрезы сильно обеднены фоссилиями.

Руководящие формы как макро- так и микрофауны встречаются в единичных экземплярах (Зозырев, 2006а; Сельцер, Иванов, 2010). Подобная ситуация способствует росту стратиграфического значения иных групп, в частности, эласмобранхий. Тафономические наблюдения (анализ степени сохранности зубов эласмобранхий) позволяют сделать вывод, что их комплексы формировались довольно быстро, с небольшим переносом и преобладанием автохтонного материала. В 1970–1990-е гг. разработаны схемы по эласмобранхиям для Поволжья, Литвы, Украины, Казахстана, Средней Азии, но многие виды-индексы ныне невалидны. Большинство ископаемого материала приурочено к уровням концентрации (фосфоритовым горизонтам) внутри почти немых терригенных толщ, прослеживание непрерывной зональной последовательности невозможно, выделение зон в сеноманских отложениях Поволжья противоречит Стратиграфическому Кодексу (2019). Т.П. Малышкина (2008) для палеогена Зауралья, схожего по литологии, выделяет "слои с фауной" эласмобранхий.

В целом сеноманский комплекс эласмобранхий меловатской свиты оказалось возможным разделить на два субкомплекса: нижний, названный кретоксириновым (по роду *Cretoxyrhina*, к которому относятся два вида-индекса предлагаемых ниже слоев с фауной), и верхний – птиходусовый (назван по роду *Ptychodus*, чье первое появление отмечается во второй половине среднего сеномана и представители которого также используются в качестве видов-индексов). (Таблица 1) Эти два субкомплекса делятся на четыре более мелких: нижнемеловатский, нижне-среднемеловатский, верхне-среднемеловатский и верхнемеловатский.

По результатам ревизии таксономического состава эласмобранхий сеномана Поволжья и современным представлениям о стратиграфии яруса (Зозырев, 2006б) по первому и последнему появлению и совместному нахождению видов-индексов предлагаются четыре биостратиграфических подразделений в ранге "слоев с фауной" (Таблица 1), более дробные, чем прежние зоны по эласмобранхиям и подразделения по классическим руководящим формам (Таблица 2).

Таблица 2. Сопоставление предлагаемых слоёв с эласмобранхиями с подразделениями по ортостратиграфическим группам

Общая стратиграфическая шкала				Региональные стратиграфические подразделения			Местные стратиграфические подразделения											
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Надгоризонт	Лоны, подлоны по моллюскам и иглокожим (Олферьев, Алексеев, 2005)	Лоны по бентосным фораминиферам (Зозырев, 2006)	Свита	Подсвита	Слои с фауной аммонитов		Слои с фауной эласмобранхий (Бирюков, 2023)							
									Олферьев, Алексеев, 2005	Сельцер, 2010								
Меловая	Верхний	Сеноманский	Верхний	К2t	брянский	Lingulogavelinella globosa	Меловатская	Подсвета	К2br	Средняя	Сельцер, 2010	Бирюков, 2023						
													scotti	Myt. hattini	Acanthoceras rothomagense / In. cripsi	Acanthoceras rothomagense, Turrilites sp.	Ptychodus mammillaris - Squalicorax falcatus	
													juddii	In. pictus bohemicus				
													geslinianum	In. pictus pictus / Praeactinocamax plenus longus				
			guerangeri															
			Средний	К2s	rhotomagense	jukesbrownei							Tur. costatus - Sch. varians / Praeactinocamax primus primus - Neohibolites ultimus / In. cripsi	Schloenbachia subtuberculata	Ptychodus decurrens - Squalicorax curvatus			
						acutus												
						costatus												
						dixsoni												
			Нижний	К1a	mantelli	saxbii							Gavelinella cenomanica	нижняя	Schloenbachia varians, S. ventriosa, S. cf. inflata, S. cf. subvariens, S. sharpei, S. cf. renixa			Cretoxyrhina dentuculata
						schluteri												
						carcitanense												
К1																		

1. Слои с *Cretoxyrhina vracoenensis*

Состав комплекса. *Cretoxyrhina vracoenensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Dwardius woodwardi*, *Paraisurus macrorhizus* (два встреченных зуба явно переотложены), *Pseudoscapnorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Anomotodon principalis*, *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Meristodonoides* sp., *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Orectoloboides parvulus* *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

Комплекс характерных видов. *Cretoxyrhina vracoenensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapnorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Polyacrodus illingworthi*, *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*.

Основанием для выделения слоев с фауной служит последнее появление вида-индекса *Cretoxyrhina vracoenensis* (Таблица 1). Наличие данного вида, уже не встречающегося в более поздних отложениях, также указывает и на раннесеноманский возраст комплекса.

Дополнительными характерными чертами комплекса являются:

1. Численное доминирование *Archaeolamna* cf. *kopingensis*.
2. Отсутствие таких типично альбских форм, как представители рода *Leptostyrax* Williston 1900. Оба обнаруженных зуба *Paraisurus macrorhizus*, судя по степени сохранности, явно переотложены из более ранних слоев (Бирюков, 2014в).

Dwardius woodwardi впервые появляется в местонахождении Иловля (Бирюков и др., 2017), где не вполне ясна стратиграфическая приуроченность комплекса эласмобранхий. Вероятно, комплекс занимает пограничное положение между нижне- и среднемеловатской подсвитами.

Типовая коллекция. 155, СГУ

Стратотип. Комплекс описан из нижнего фосфоритового горизонта разреза Меловатка-5.

Местонахождения и слои. Мирошники-3 (нижний и верхний фосфоритовые горизонты), Меловатка-5 (нижний фосфоритовый горизонт), Иловля

Распространение. Вид-индекс *Cretoxyrhina vracoenensis* известен из верхов верхнего альба – низов сеномана Западного Казахстана (Железко, 2000в), альба Техаса (Siverson et al., 2013), нижнего сеномана Поволжья (Бирюков, 2014б).

Слои, вероятно, коррелируют:

1. С лоней *Gavelinella senomanica* (нижнемеловатская подсвита) (Зозырев, 2006б) (автор относит к данной лоне алеврито-песчаную пачку в разрезе Меловатка-6, смежном с разрезом Меловатка-5, где весь интервал нижнемеловатской подсвиты соответствует означенной пачке).

2. Отчасти со слоями со *Schloenbachia varians*, *S. ventriosa*, *S. cf. inflata*, *S. cf. subvariens*, *S. sharpei*, *S. cf. repixa* (Олферьев, Алексеев, 2005) (Таблица 2) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют нижнемеловатской подсвите (нижнесеноманскому подъярису) (Таблица 1).

2. Слои с *Cretoxyrhina denticulata*

Состав комплекса. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapnorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Anomotodon principalis*, *Dwardius woodwardi*, *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Lissodus* sp., *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Squatirhina* sp., *Turoniabatis cappettai*.

Комплекс характерных видов. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapnorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Squatirhina* sp., *Turoniabatis cappettai*.

Состав комплекса меняется за счет появления *Cretoxyrhina denticulata* (*Cretoxyrhina vraconensis* исчезает), *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Lissodus* sp. Численно (как и в последующих комплексах) преобладает *Eostriatolamia subulata*.

Основанием для выделения слоев с фауной служит первое появление вида-индекса *Cretoxyrhina denticulata* на их нижней границе, также указывающее и на раннесенноманский возраст комплекса.

Типовая коллекция. 155, СГУ

Стратотип. Комплекс описан из нижнего и верхнего фосфоритовых горизонтов разреза Нижняя Банновка.

Местонахождения и слои. Нижняя Банновка (нижний и верхний фосфоритовые горизонты).

Распространение. Вид-индекс *Cretoxyrhina denticulata* фиксируется начиная со среднего сеномана Поволжья (Бирюков, Попов, 2015), Западного Казахстана (Kennedy et al., 2008), Западной Европы (Guinot et al., 2013), Северной Америки (Underwood et Cumbaa, 2010).

Слои, вероятно, коррелируют:

1. С низами лоны *Lingulogavelinella globosa* (среднемеловатская подсвита) (Зозырев, 2006б) (автор относит к данной лоне алевроитово-глинистую пачку в разрезе Нижняя Банновка, где весь интервал среднемеловатской подсвиты соответствует означенной пачке).

2. С низами слоев со *Schloenbachia subtuberclata* (Сельцер, Иванов, 2010) (фауной аммонитов охарактеризован среднесенноманский интервал (среднемеловатская подсвита) в разрезе Нижняя Банновка, вид-индекс известен из слоя, подстилающего нижний фосфоритовый горизонт).

3. С нижней частью слоев с *Acanthoceras rothomagense* и *Turritiles* sp. (Олферьев, Алексеев, 2005) (Таблица 2) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют нижней части среднемеловатской подсвиты (нижней части среднесенноманского подъяруса) (Таблица 1).

3. Слои с *Ptychodus decurrens* – *Squalicorax curvatus*

Состав комплекса. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapnorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Anomotodon principalis*, *Dwardius woodwardi*, *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Ptychodus decurrens*, *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Turoniabatis cappettai*.

Комплекс характерных видов. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapnorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Dwardius woodwardi*, *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Ptychodus decurrens*, *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Turoniabatis cappettai*.

Комплекс обогащается за счет появления *Squalicorax curvatus*, ?*Carcharias* sp. и первого в сеномане региона представителя рода *Ptychodus* – *Ptychodus decurrens*. Возможно, сообщество соответствует по возрасту началу инвазии тетических форм на север (Первушов и др., 1999в).

Основанием для выделения слоев с фауной служат первое появление на их нижней границе и совместное нахождение видов-индексов, также указывающее и на среднесенноманский возраст комплекса (наряду с отсутствием таких типичных позднесенноманских видов как *Ptychodus mammillaris* и *Squalicorax falcatus*).

Типовая коллекция. 155, СГУ

Стратотип. Комплекс описан из фосфоритового горизонта разреза Пачелма.

Местонахождения и слои. Пачелма, Безобразовка-1 (фосфоритовый горизонт №0).

Распространение. Вид-индекс *Ptychodus decurrens* известен из среднего-верхнего сеномана Поволжья (Гликман, 1955), Западного Казахстана (Железко, Гликман, 1971), Западной Европы (Diedrich, 2013), Северной Америки (Underwood et Cumbaa, 2010, Hamm, 2020), Индии (Verma et al., 2012), Нигерии (Vullo et Courville, 2014). Вид-индекс *Squalicorax curvatus* известен из среднего-верхнего сеномана Поволжья (Гликман, Шважайте, 1971), Западного Казахстана (Железко, Гликман, 1971), Украины, Литвы (Мертинене, 1982б).

Слои, вероятно, коррелируют:

1. Со средней частью лоны *Lingulogavelinella globosa* (среднемеловатская подсвита) (Зозырев, 2006б) (предположительно, фосфоритовый горизонт №0 разреза Безобразовка-1 принадлежит к средней части данной лоны).

2. С верхами слоев со *Schloenbachia subtuberclata* (Сельцер, Иванов, 2010) (предположительно).

3. Со средней частью слоев с *Acanthoceras rothomagense* и *Turrilites* sp. (Олферьев, Алексеев, 2005) (Таблица 2) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют верхней части среднемеловатской подсвиты (верхней части среднесеноманского подъяруса) (Таблица 1).

4. Слои с *Ptychodus mammillaris* – *Squalicorax falcatus*

Состав комплекса. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapanorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, ?*Carcharias* sp., *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Squalicorax falcatus*, *Anomotodon principalis*, *Scapanorhynchus minimus*, *Dwardius woodwardi*, *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Lissodus* sp., *Meristodonoides* sp., *Ptychodus decurrens*, *Ptychodus mammillaris*, *Ptychodus latissimus*, *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Gladioserratus magnus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Orectoloboides parvulus*, *Cantioscyllium* cf. *decepiens*, *Galeorhinus glickmani*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Squatirhina* sp., *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

Комплекс характерных видов. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapanorhynchus compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Squalicorax curvatus*, *Squalicorax falcatus*, *Dwardius woodwardi*, *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Lissodus* sp., *Meristodonoides* sp., *Ptychodus decurrens*, *Ptychodus mammillaris*, *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Galeorhinus glickmani*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Squatirhina* sp., *Turoniabatis cappettai*.

Наиболее таксономически богатый комплекс. Среди ламнообразных появляются *Squalicorax falcatus*, численность *Palaeoanacorax volgensis* резко падает (кроме местонахождения Карамышка, в остальных разрезах данного интервала встречено лишь по несколько зубов, максимум в среднем фосфоритовом горизонте местонахождения Саратов-4 – 11 экз., тогда как отсюда же известно 99 зубов *Squalicorax falcatus*), ?*Scapanorhynchus* sp. Среди гиבודонтов увеличивается число *Meristodonoides* sp. (ранее известен по единичной находке из местонахождения Иловля (Бирюков и др., 2017) и, вероятно, пограничного интервала ниже- и среднемеловатской свит), а состав птиходонтид расширяется за счет *Ptychodus mammillaris* и *Ptychodus latissimus* (численность крайне незначительна). Впервые фиксируется присутствие акул-нянек – *Cantioscyllium* cf. *decepiens*, кархариновых акул *Galeorhinus glickmani*. Вероятно, рост разнообразия вызван развитием миграции тетической фауны на север вследствие начинающихся климатического оптимума и эвстазии.

Основанием для выделения слоев с фауной служат первое появление на их нижней границе и совместное нахождение видов-индексов, также указывающее и на позднесеноманский возраст комплекса.

Типовая коллекция. 155, СГУ

Стратотип. Комплекс характерных видов описан из нижнего фосфоритового горизонта разреза Саратов-4.

Местонахождения и слои. Карамышка, Саратов-4 (нижний и средний фосфоритовые горизонты), Саратов-3 (нижний и средний фосфоритовые горизонты), Саратов-2 (нижний фосфоритовый горизонт), Саратов-1 (нижний фосфоритовый горизонт), Багаевка-1, Балашов-1 (нижний и средний фосфоритовые горизонты), Климовка, Подвалье.

Распространение. Вид-индекс *Ptychodus mammillaris* известен из верхнего сеномана Поволжья (Гликман, 1955), Западного Казахстана, Средней Азии (Мертинене, Несов 1982), Западной Европы (Guinot et al., 2013), Северной Америки (Hamm, 2008). Вид-индекс *Squalicorax falcatus* известен из верхнего сеномана – турона Поволжья (Бирюков, Попов, 2015), Центральной

России, Казахстана, Западной Европы, США, Африки (Мартенс, 2000).

Слои, вероятно, коррелируют:

1. С верхней частью лоны *Lingulogavelinella globosa* (верхнемеловатская подсвита) (Зозырев, 2006б): автор относит к верхней части упомянутой лоны весь верхнемеловатский интервал разреза Козловка 38 (в данной работе – Саратов-4).

2. С верхней частью слоев с *Acanthoceras rothomagense* и *Turrilites* sp. (Олферьев, Алексеев, 2005) (Таблица 2) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют верхнемеловатской подсвите (верхнесеноманскому подъярису) (Таблица 1).

Слои с фауной эласмобранхий по объему сопоставимы с подъярусом. Возможно более тонкое, по сравнению со схемами по другим группам фауны, расчленение сеноманских отложений. В связи с космополитичностью видов-индексов, предлагаемые слои с фауной распространяются, вероятно, на восточный склон Воронежской антеклизы и Западный Казахстан. Виды-индексы встречается в фосфоритовых горизонтах часто, что упрощает датировку при комплексных исследованиях верхнемеловых разрезов Поволжья (Первушов и др., 2017 а, б).

Глава 7. ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ПАЛЕОЭКОЛОГИИ

7.1 Палеобиогеография

Произведено сравнение сеноманских сообществ эласмобранхий на территории Поволжья с одновозрастными фаунами из других регионов. Использовались данные по раннесеноманским сообществам Мангышлака (Кольбай) (Kennedy et al., 2008), Англо-Парижского бассейна (далее – АПБ) (Guinot et al., 2013), северо-запада Германии (Тевтобургский Лес, далее – СЗГ) (Müller, Diedrich, 1991), юго-запада Франции (Шаранта, далее – ЮЗФ) (Vullo et al., 2007), Алжира (Фортасса) (Mennad et al., 2020), Индии (бассейн Кавери) (Underwood et al., 2011), среднесеноманским сообществам АПБ (Guinot et al., 2013), Северной Америки (Западный Внутренний бассейн, далее – СА) (Cumbaa et al., 2010), Ливана (Намура) (Forey et al., 2003), Австралии (бассейн Карнарвон) (Berrell et al., 2020), позднесеноманским сообществам АПБ (Guinot et al., 2013), Литвы (Dalinkevičius 1935), ЮЗФ (Шаранта) (Vullo et al., 2007), севера Испании (Астурия, далее – СИ) (Vullo et al., 2009), Техаса (Welton, Farish, 1993; Cappelletta, Case, 1999; Hamm, 2008), Египта (Бахария) (Werner, 1989), Нигерии (грабен Бенуэ) (Vullo, Courville, 2014), Анголы (бассейн Бенгуэла) (Antunes, Cappelletta, 2002), Венесуэлы (бассейн Маракайбо) (Guinot, Carrillo-Vicente, 2018) и Австралии (бассейн Карнарвон) (Berrell et al., 2020). Вследствие расхождения точек зрения разных авторов на валидность видов, сравнение производилось на уровне родов, как это было сделано ранее для Англо-Парижского бассейна (Guinot, 2013).

Для объективной оценки сходства между комплексами эласмобранхий на уровне подъяруса использовался кластерный анализ, применённый ранее Г. Гуино (Guinot, 2013). По наличию или отсутствию того или иного рода в регионе вычислялся коэффициент сходства Жаккара по формуле $K_j = c/a + b - c$ (где a – количество таксонов в первом сравниваемом комплексе, b – количество таксонов во втором сравниваемом комплексе, c – количество таксонов, общих для 1-го и 2-го комплексов) методом одиночной связи. По полученным результатам с применением программы Past 3 (Hammer, 2018) построены дендрограммы сходства (Рисунок 2).

Результаты кластерного анализа наложены на палеогеографические карты для сеноманского века (Scotese, 2014). Подход Ю. Кривета и Ш. Клуг (Kriwet et Klug, 2008) позволяет оценить причины сходства между сравниваемыми сообществами с учётом расстояний между регионами и господствовавших там условий (глубин, размера массивов суши и т.п.), выявить вероятные связи между фаунами эласмобранхий, возможные пути миграции.

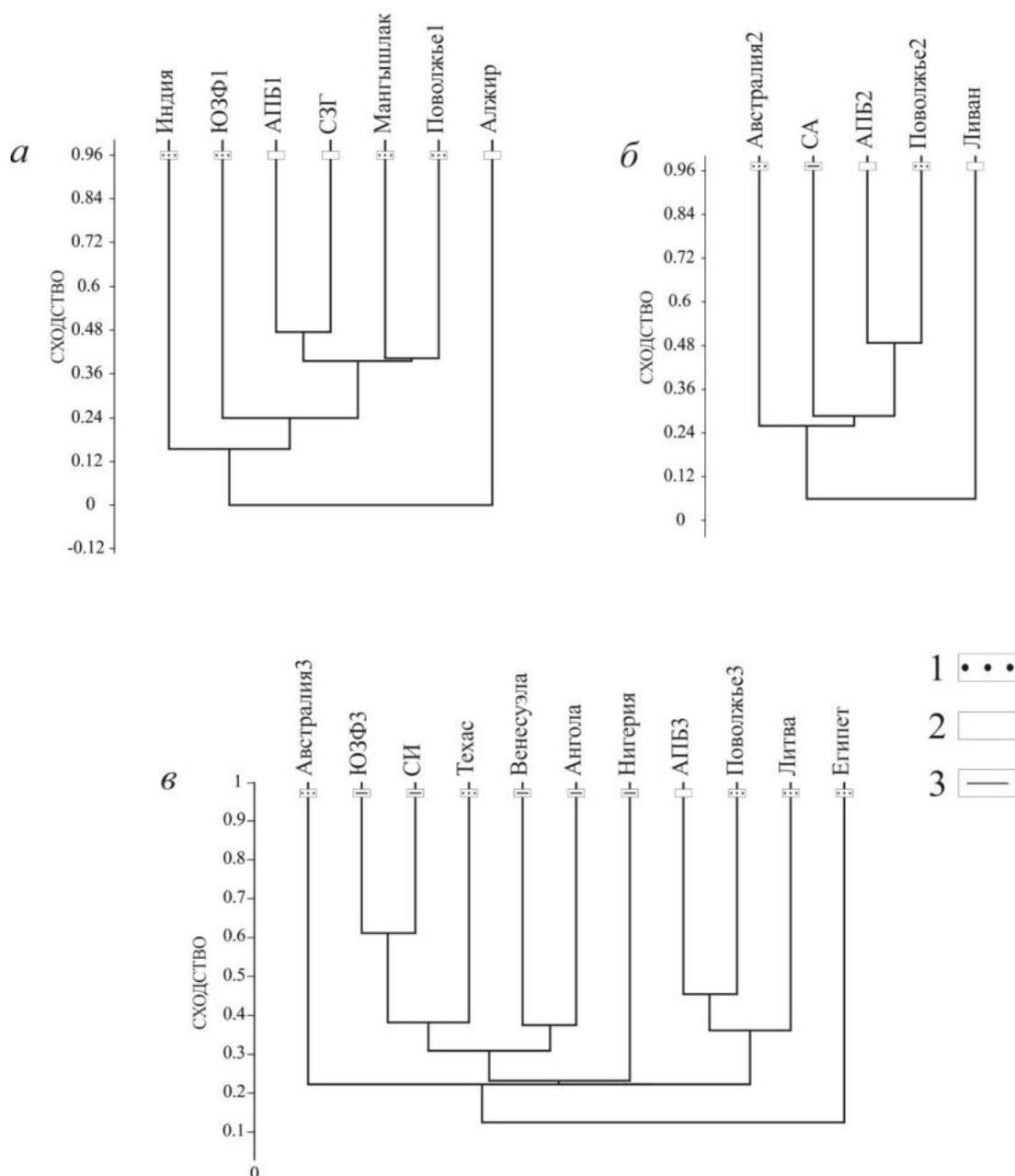


Рисунок 2. Дендрограммы сходства комплексов эласмобранхий сеномана: а – ранний сеноман; б – средний сеноман; в – поздний сеноман. Обозначения: 1 – терригенные отложения; 2 – карбонатные отложения; 3 – терригенно-карбонатные отложения.

Из раннесеноманских комплексов наиболее схож с поволжским комплекс из Мангышлака (коэффициент Жаккара (далее – КЖ) – 0,4). С комплексом АПБ сходство несколько ниже (КЖ 0,39). Он ближе к комплексу СЗГ (КЖ 0,47). Комплекс ЮЗФ одинаково далёк от трёх названных (КЖ с поволжским комплексом, например, 0,16). Индийское сообщество эласмобранхий сильно обособлено (КЖ с сообществом из Поволжья 0,15). Нулевым КЖ ко всем остальным комплексам обладает сообщество из Алжира. Комплексы из Поволжья и Мангышлака образуют единый кластер, комплексы АПБ и СЗГ оказываются в составе другого кластера. Три оставшихся сообщества оказываются более (Алжир) или менее (ЮЗФ, Индия) обособленными (Рисунок 2а).

В среднем сеномане отдельный кластер образуют комплексы Поволжья и АПБ (КЖ 0,49). СА (КЖ с поволжским комплексом 0,29) и австралийский (КЖ с поволжским 0,26) комплексы отстоят гораздо дальше. Обособлен комплекс из Ливана (КЖ с поволжским 0,03) (Рисунок 2б).

Позднесеноманские поволжский и АПБ комплексы сохраняют значительное сходство между собой (КЖ 0,45), литовское сообщество эласмобранхий отличается от поволжского сильнее (КЖ 0,32). Более схожи друг с другом сообщества ЮЗФ и СИ (КЖ 0,61), им близка фауна Техаса (КЖ с французским комплексом 0,38). Венесуэльский и ангольский комплексы близки между собой (КЖ 0,38), но далеко отстоят от поволжского (КЖ с ангольским комплексом 0,09). Нигерийское сообщество близко к атлантическим комплексам (КЖ с французским комплексом

0,23), но мало схоже с поволжским и англо-парижским (КЖ с поволжским комплексом 0,03). Австралийский комплекс демонстрирует большее сходство с ними (КЖ с поволжским комплексом 0,12). Египетское сообщество одинаково отдалено ото всех кластеров (КЖ с поволжским комплексом 0,06) (Рисунок 2в) (Бирюков, 2021).

При помощи коэффициентов сходства и кластерного анализа все комплексы сеноманских эласмобранхий мира объединены в фаунистические группировки, приуроченные к определённым интервалам широт: группировка Европейской палеобиогеографической области (Беньямовский, 2008) (комплексы Поволжья, Мангышлака, Англо-Парижского бассейна, северо-запада Германии, Литвы), атлантическая группировка (комплексы юго-запада Франции, севера Испании, Северной Америки, Венесуэлы, Анголы, Нигерии), южно-тетическая группировка (комплексы Алжира, Ливана, Египта), индийская и австралийская группировки (Бирюков, 2021).

Наложение данных КЖ на палеогеографическую карту показало явную зависимость группировок от широтной приуроченности и конфигурации акваторий и массивов суши, играющих роль фактора изоляции (комплексы из Аквитанского бассейна изолированы ото всех остальных европейских фаун крупным островом и гораздо более схожи с техасским сообществом по другую сторону Атлантики). Очевидно и влияние очертаний береговой линии: обширные заливы в Алжире и Египте становятся местами обитания изолированных, сильно эндемичных сообществ, а наличие открытых вод обеспечивает сходство даже географически отдалённых сообществ: поволжского и англо-парижского или венесуэльского и ангольского комплексов. Также предположено существование двух путей миграции новых форм в Поволжье.

К бореальной и нотальной зонам приурочены европейская и австралийская группировки. Атлантическая, южно-тетическая и индийская группировки тяготеют к более тёплым водам. Зональная принадлежность сказывается и на динамике таксономического состава. В сеномане наименьшим изменениям подвергались бореальные комплексы Англо-Парижского бассейна и Поволжья. Значения глубин также оказывают своё влияние, что видно внутри каждой отдельной группировки. Воздействие разных факторов является комплексным, и даже географически отдалённые сообщества (например, поволжское и техасское) могут обладать заметным сходством. Характер микрофауны также свидетельствует об относительной холодноводности и мелководности акваторий Поволжья в сеноманском веке (Vishnevskaya, Koraevich, 2020).

Анализ степени сходства между комплексами сеноманских эласмобранхий в сочетании с палеогеографической картой и данными по фациям местонахождений позволяет выявить вероятные связи между сообществами, оценить факторы, воздействующие на них, более точно осветить динамику разнообразия сеноманских эласмобранхий в регионах (Бирюков, 2021). Следует учесть возможное возражение, что сходство между комплексами в различных регионах может быть порождено исторической преемственностью, а не палеогеографическими факторами. Но наложение данных по КЖ на палеогеографическую карту позволяет судить о наличии или отсутствии возможных препятствий для миграции эласмобранхий и о связях между их сообществами. Миграция свободноплавающих организмов (таких как морские рыбы) могла идти и непрямыми путями.

7.2 Замечания по палеоэкологии

Фауна эласмобранхий может характеризовать всю экосистему. Преобладание мелко- и среднеразмерных форм свидетельствуют о высокой биопродуктивности бассейна. Высокую биопродуктивность сеноманских бассейнов Русской плиты подтверждает наличие фосфоритовых горизонтов, чей генезис тесно связан с биотой (Маленкина, 2005). Эласмобранхии играли заметную роль в трофических цепочках на многих уровнях.

В сеноманском веке наблюдается постепенный рост таксономического разнообразия эласмобранхий в Поволжье, что соответствует тенденциям и среди бентосных беспозвоночных (губки, двустворчатые моллюски) (Первушов и др., 1997). Возможно, этому способствовали кризис среди ихтиозавров и их вымирание в сеномане (Zverkov et Grigoriev, 2020).

Глава 8. ТАФНОМИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Выделено пять категорий сохранности зубов сеноманских эласмобранхий (sensu Vullo (2005)) на примере вида *Eostriatolamia subulata* (вид *E. subulata* взят как наиболее распространённый и многочисленный):

1. Сохранность зуба полная. Корень и коронка целые, неокатанные, основная вершина и боковые зубцы идеально острые, питательная борозда чёткая: 0% (Саратов-3, нижний фосфоритовый горизонт, далее – НФГ) – 16,43% (Багаевка-1), 18,18% (Балашов-1, НФГ).

2. Сохранность зуба в целом полная. Корень и коронка слегка окатаны, края закруглены. Питательная борозда сглажена: 13,78 % (Нижняя Банновка, верхний фосфоритовый горизонт, далее – ВФГ) – 45,89% (Багаевка-1).

3. Зуб окатанный. Одна или обе ветви корня утрачены. Может сохраниться один боковой зубец. Питательная борозда и лингвальный протуберанец уничтожены: 34,88% (Багаевка-1) – 75,44% (Нижняя Банновка, ВФГ).

4. Сохранилась основная вершина коронки с бесформенным остатком корня: 0% (Безобразовка-1, ФГ№0) – 24,18% (Саратов-2, НФГ).

5. Фрагмент основной вершины субовальных очертаний. Корень утрачен: не более 0,5% (Нижняя Банновка, НФГ) (вероятно, зубы такой сохранности определены как *Lamniiformes gen. ind.* или *Euselachii gen. ind.*).

Кластерный анализ (индекс Морисита) показал, что распределение категорий сохранности не зависит от временной (стратиграфической) принадлежности местонахождения (уровня).

Чем больше доля категорий хорошей сохранности, тем менее длительным был перемыв (Vullo, 2005), а перенос материала шёл на минимальные расстояния. Следовательно, минимальные перемыв и перенос были при формировании местонахождений Багаевка-1 и Балашов-1 (НФГ). Максимально эти процессы проявились при формировании ВФГ местонахождения Нижняя Банновка (максимальна доля категории 3) или НФГ местонахождения Саратов-2 (максимальна доля категории 4). Повсеместно малая доля категории 5 позволяет утверждать, что в данных акваториях в сеноманском веке перенос на значительные расстояния не шёл. Вероятно, длительность формирования уровней концентрации, зависела от знака и скорости тектонических движений в каждой конкретной локации (Первушов и др., 2001). Возможно, перемыв и псаммитовая и алевритовая размерность осадков способствовали уничтожению или существенному сокращению числа мелкоразмерных остатков в ряде местонахождений.

По Р. Вулло (2005) изученные комплексы отнесены к «усреднённым по времени внутри среды обитания» с типом концентрации «путём конденсации», что совпадает с мелководными пелагическими или гемипелагическими конденсированными разрезами (Барабошкин, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проделанной работы можно свести к следующим моментам:

1. В ходе ревизии таксономического состава сеноманских комплексов эласмобранхий выявлено наличие представителей 10 отрядов, 23 семейств, 34 родов, 40 видов, из них впервые для региона установлено наличие представителей 14 родов и 24 видов.

2. По ходу уточнения стратиграфического интервала распространения акулловых рыб предложено рассматривать в качестве руководящих форм при выделении биостратиграфических подразделений в ранге слоев с фауной: *Cretoxyrhina utasonensis* (нижний сеноман (нижнемеловатская подсвета)); *Cretoxyrhina denticulata* (нижняя часть среднего сеномана (нижняя часть среднемеловатской подсветы)); *Ptychodus decurrens* – *Squalicorax curvatus* (верхняя часть среднего сеномана (верхняя часть среднемеловатской подсветы)); *Ptychodus mammillaris* – *Squalicorax falcatus* (верхний сеноман (верхнемеловатская подсвета)). Поскольку ископаемые остатки приурочены к фосфоритовым горизонтам, представляется возможность оперировать лишь вспомогательными биостратиграфическими подразделениями – слоями с фауной.

3. Предположена взаимосвязь между преобладанием средне- и мелкоразмерных акулловых рыб и возможным высоким уровнем биопродуктивности бассейна.

4. При исследовании динамики развития сообщества эласмобранхий в сеномане Поволжья установлен рост количества таксонов в течение века, что характерно и для бентической составляющей биоты.

5. По сравнению с западноевропейскими, казахстанскими, североамериканскими комплексами эласмобранхий, поволжские сообщества выглядят как наиболее таксономически обедненные и консервативные (в течение века появляется очень незначительное количество новых таксонов). В позднем сеномане количество таксонов сопоставимо с менее консервативными комплексами эласмобранхий Англо-Парижского бассейна (структуры сообществ не совпадают). Доказан бореальный облик сеноманской фауны эласмобранхий в регионе.

6. При помощи коэффициента сходства Жаккара проведено разделение сеноманских комплексов эласмобранхий из различных регионов мира на пять фаунистических группировок: европейскую, атлантическую, южно-тетическую, индийскую, австралийскую. Выявлена зависимость группировок от широтной приуроченности и конфигурации акваторий и массивов

суши, игравших роль фактора изоляции. Поволжский комплекс эласмобранхий практически целиком состоит из космополитных форм. Почти замкнутые акватории, такие как обширные заливы Алжира и Египта оказались местами обитания изолированных, в значительной мере эндемичных сообществ. Открытые же воды способствовали росту сходства даже географически отдаленных сообществ.

7. Температурный режим также сказывался на характере комплексов эласмобранхий. Европейскую и австралийскую группировки, приуроченные к бореальной и нотальной зонам, можно считать преимущественно холодноводными. Атлантическая, южно-тетическая и индийская группировки тяготеют к более теплым водам. Роль фактора глубин заметна внутри каждой отдельной группировки. Комплексное влияние нескольких факторов может привести к заметному сходству даже географически отдаленных сообществ (например, поволжского и тexasского).

8. Предположено существование двух миграционных путей, по которым осуществлялась инвазия новых форм в регион. Один путь, видимо, был связан с Западноевропейским бассейном, другой – с тетическим.

9. Выделено пять категорий сохранности зубов сеноманских эласмобранхий. Преобладают зубы средней степени сохранности (категории 2 и 3 sensu Vullo (2005)) с отсутствием или минимальной ролью транспортировки и довольно недолгим перемывом. Все изученные комплексы отнесены к типу «усредненных по времени внутри среды обитания» с типом концентрации «путем конденсации» (Vullo, 2005), в целом соответствующих мелководным пелагическим или гемипелагическим конденсированным разрезам по Е.Ю. Барабошкину (2008).

Список публикаций автора по теме диссертации

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. *Первушов Е.М., Сельцер В.Б., Калякин Е.А., Фомин В.А., Рябов И.П., Ильинский Е.И., Гужикова А.А., Бирюков А.В., Суринский А.М.* Комплексное Био- и магнитостратиграфическое изучение разрезов «Озерки» (верхний мел, Саратовское правобережье). Статья 1. Характеристика разрезов, результаты петромагнитных и магнито-минералогических исследований // Известия Саратовского Университета, Новая серия. Сер. Науки о Земле. 2017. Т. 17. Вып. 2. С. 105–116. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2017-17-2-105-116>

2. *Первушов Е.М., Сельцер В.Б., Калякин Е.А., Фомин В.А., Рябов И.П., Ильинский Е.И., Гужикова А.А., Бирюков А.В., Суринский А.М.* Комплексное био- и магнитостратиграфическое изучение разрезов «Озерки» (верхний мел, Саратовское правобережье). Статья 2. Характеристика ориктокомплексов и биостратиграфия // Известия Саратовского Университета, Новая серия. Сер. Науки о Земле. 2017. Т. 17. Вып. 3. С. 182–199. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2017-17-3-182-199>

3. *Бирюков А.В.* О стратиграфическом значении эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii) в сеномане Правобережного Поволжья // Известия Саратовского Университета, Новая серия. Сер. Науки о Земле. 2018. Т. 18, Вып. 1. С. 27–40. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2018-18-1-27-40>

4. *Бирюков А.В.* Палеобиогеографический анализ комплексов сеноманских эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii) // Палеонтол. журн. 2021. №5. С. 86–97. <https://doi.org/10.31857/S0031031X21050020>. Переводная версия: *Biriukov A.V.* Paleobiogeographical Analysis of Assemblages of Cenomanian Elasmobranchs (Chondrichthyes, Elasmobranchii) // Paleontological Journal. 2021. Vol. 55. No. 5. pp. 559–570. <https://doi.org/10.1134/S0031030121050026>

Иные публикации:

5. *Бирюков А.В.* Из истории изучения верхнемеловых эласмобранхий (Chondrichthyes) Поволжья и сопредельных территорий // Естественноисторическое краеведение: прошлое и настоящее: Материалы XIII краеведческих чтений. Под общ. ред. Г.В. Шляхтина – Саратов: изд-во ООО «Новый ветер». 2014а. С. 18 – 25.

Тезисы докладов:

6. *Бирюков А.В., Попов Е.В.* Состояние изученности и современные задачи исследования фауны эласмобранхий (Chondrichthyes) из сеноманских отложений Поволжья // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов», 1998. Москва. 1999. С. 111–112.

7. *Попов Е.В., Бирюков А.В.* О находках зубов пила-рыб (Batomorphi: Sclerorhynchidae) в верхнем мелу Нижнего Поволжья. // Геологические науки-99: тезисы докладов межведомственной научной конференции. Саратов. 1999. С. 55–56.

8. *Бирюков А.В., Попов Е.В.* Новые данные по хрящевым рыбам из нижнего сеномана севера Волгоградской области // Современная палеонтология: классические и новейшие методы.

- Тезисы докладов восьмой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов 3–5 октября 2011 г. Москва, ПИН РАН. 2011. С. 11–12.
9. **Бирюков А.В.** О первой находке зубов гитарниковых скатов рода *Rhinobatos* (Elasmobranchii: Rhinobatidae) в сантоне Пензенской области. // Геологи XXI века: Материалы XIV научной конференции студентов, аспирантов и молодых специалистов. Саратов: Изд-во СО ЕАГО. 2013а. С. 9–11.
 10. **Бирюков А.В.** Первая находка остатков гитарниковых скатов (Elasmobranchii: Rhinobatidae) в верхнем мелу России. // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: тезисы докладов десятой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов, 7–9 октября 2013 г. Москва, ПИН РАН. 2013б. С. 2–3.
 11. **Бирюков А.В.** Новые данные по таксономическому составу ламноидных акул (Elasmobranchii: Lamniformes) в нижнем сеномане Поволжья // «Геологические науки-2014»: Материалы всероссийской научно-практической конференции. Саратов. 2014б. С. 26–27.
 12. **Бирюков А.В.** Комплекс эласмобранхий (Chondrichthyes) из нижнего сеномана Поволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сборник научных трудов / под ред. Е.Ю. Барабошкина, В.С. Маркевич, Е.В. Бугдаевой, М.А. Афонина, М.В. Черепановой. Владивосток: Дальнаука. 2014в. С. 55–58.
 13. **Попов Е.В., Бирюков А.В.** Кархаринообразные акулы (Elasmobranchi: Carcharhiniformes) в сеномане Поволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сборник научных трудов / под ред. Е.Ю. Барабошкина, В.С. Маркевич, Е.В. Бугдаевой, М.А. Афонина, М.В. Черепановой. Владивосток: Дальнаука. 2014г. С. 262–263.
 14. **Бирюков А.В.** Комплексы эласмобранхий (Chondrichthyes) из нижнего и среднего сеномана Поволжья // Современные проблемы палеонтологии. Материалы LXI сессии палеонтологического общества при РАН (13–17 апреля 2015 г., Санкт-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ, 2015а. С. 141–142.
 15. **Popov E.V., Biriukov A.V.** Early and middle cenomanian Elasmobranchs from the Volga region, Russia // Society of vertebrate paleontology October 2015 abstracts of papers (75th annual meeting, 14–17 October 2015). Dallas, Texas, USA, 2015б. P. 197.
 16. **Бирюков А.В., Попов Е.В.** Эласмобранхии (Chondrichthyes) верхнего сеномана Саратовского Поволжья: новые данные по таксономическому составу и биостратиграфическому значению // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы LXII сессии палеонтологического общества при РАН (4–8 апреля 2016 г., Санкт-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ, 2016а. С. 220–221.
 17. **Бирюков А.В.** Сеноманские эласмобранхии (Chondrichthyes) Поволжья: разнообразие и биостратиграфическое значение // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сборник научных трудов / под ред. Е.Ю. Барабошкина. Симферополь: Черноморпресс. 2016б. С. 67–69.
 18. **Бирюков А.В., Попов Е.В., Малышкина Т.П.** Новое местонахождение сеноманских хрящевых рыб (Elasmobranchii, Holocephali) в Волгоградском Поволжье // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Материалы LXIII сессии палеонтологического общества при РАН (3 – 7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ, 2017. С. 170–171.
 19. **Бирюков А.В., Попов Е.В., Морова А.А., Мороз В.П.** О сеноманских эласмобранхиях (Pisces, Chondrichthyes) в базальном горизонте турона Самарского Предволжья // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Материалы LXIV сессии палеонтологического общества при РАН (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2018а. С. 178 – 179.
 20. **Бирюков А.В., Попов Е.В., Морова А.А., Мороз В.П.** Новый комплекс эласмобранхий (Chondrichthyes) из базального горизонта турона Самарского Предволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы IX Всероссийского совещания 17–21 сентября 2018 г., НИУ «БелГУ», г. Белгород / под ред. Е.Ю. Барабошкина, Т.А. Липницкой, А.Ю. Гужикова. Белгород: ПОЛИТЕРРА. 2018б. С. 58 – 61.
 21. **Попов Е.В., Лопырев В.А., Бирюков А.В., Воронков И.Р.** О новом местонахождении верхнемеловых хрящевых рыб в Южном Зауралье // Геологические науки – 2019. Материалы науч. межвед. конф. (с междунар. участ.) (Саратов, 24–25 октября 2019 г.). Саратов: Издательство «Техно-Декор», 2019. С. 71–72.
 22. **Бирюков А.В., Попов Е.В., Перушов Е.М.** Биостратиграфическое значение эласмобранхий при обосновании подошвы сеноманских отложений в северной части Доно-Медведицких дислокаций // Геологические науки – 2021: Материалы Всерос. научно-практ. конф. (Саратов, 2–3 декабря 2021 г.) – Саратов: Издательство «Техно-Декор», 2021. С. 46–49.