

Министерство образования и науки Российской Федерации
ФГБОУ ВО "САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н.Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО"

На правах рукописи

Бирюков Алексей Владимирович

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

Специальность 1.6.2. – Палеонтология и стратиграфия

Диссертация

на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

научный руководитель

кандидат геолого-минералогических наук

Попов Евгений Валериевич

Саратов
2023

СВОЕЙ ДОЧЕРИ ВАЛЕРИИ ПОСВЯЩАЮ

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОГЛАВЛЕНИЕ.....	3
ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СЕНОМАНСКИХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ В ПОВОЛЖЬЕ И ДРУГИХ РЕГИОНАХ БЫВШЕГО СССР.....	11
1.1 История изучения эласмобранхий альб-туронского интервала на территории Поволжья.....	12
1.2 История изучения эласмобранхий альб-туронского интервала на территории бывшего СССР.....	40
Глава 2. СТРАТИГРАФИЯ СЕНОМАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПОВОЛЖЬЯ.....	59
2.1 История изучения сеноманских отложений Поволжья.....	59
2.2 Сеноманские отложения Среднего и Нижнего Поволжья.....	76
Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	83
3.1 Характеристика материала.....	83
3.2 Методика исследования ископаемого материала.....	90
Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ЭЛАСМОБРАНХИЙ.....	92
4.1 Особенности строения зубного аппарата эласмобранхий и терминология.....	92
4.2 Типы разнозубости.....	104
4.3 Морфофункциональные типы зубов.....	111
4.4 Васкуляризация корня.....	119
4.5 Гистология зубов.....	122
Глава 5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ.....	126
Глава 6. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОСТАТКОВ СЕНОМАНСКИХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ.....	197

6.1 Динамика таксономического разнообразия эласмобранхий в сеномане Поволжья.....	198
6.2 Стратиграфическое значение сеноманских эласмобранхий.....	200
Глава 7. ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ПАЛЕОЭКОЛОГИИ.....	221
7.1 Палеобиогеография.....	221
7.2 Замечания по палеоэкологии.....	238
Глава 8. ТАФНОМИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ.....	242
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	252
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	255
Приложение А. Фототаблицы.....	288
Приложение Б. Стратотипы для выделенных слоев с фауной эласмобранхий.....	308
Приложение В. Прочие местонахождения.....	330
Приложение Г. Условные обозначения.....	350

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Сеноманские отложения Поволжья представлены главным образом терригенными породами (песками и алевроитами разной размерности) с фосфоритовыми прослоями (Геология СССР, 1949, 1967, 1970). Их отличительной чертой является сильная обедненность ископаемыми остатками вообще и в особенности представителями ортостратиграфических групп (Зозырев, 2006б; Иванов, 2007). Очень редки остатки представителей таких важнейших для биостратиграфии групп как аммониты (Сельцер, Иванов, 2010) и фораминиферы (Зозырев, 2006а). Сохранность двустворчатых моллюсков часто делает их неопределимыми до уровня вида или даже рода (зачастую встречаются лишь ядра). В некоторых же разрезах, например, Багаевка-1 ископаемая фауна беспозвоночных отсутствует полностью.

Фаунистические остатки в подавляющем большинстве случаев приурочены к фосфоритовым горизонтам. Значительную, зачастую главную, роль в данных ориктоценозах играют остатки эласмобранхий (пластинчатожаберных рыб): 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 полуторавековую историю исследований сеноманских эласмобранхий в регионе, состояние их изученности трудно считать удовлетворительным (Бирюков, 2014а), особенно в сравнении с изученностью комплексов акулых рыб Западной Европы и Северной Америки. Поэтому с проблемой стратиграфического потенциала группы неразрывно связан вопрос о ее таксономическом составе в разрезах Поволжья, поскольку валидность некоторых выделявшихся здесь прежде видов сомнительна. Необходимо также

констатировать разрозненность работ по времени и неравномерность охвата различных аспектов. Если вопросы таксономического состава и стратиграфического потенциала рассматривались чаще всего, то сходство и различие, возможные взаимосвязи местной фауны эласмобранхий с подобными сообществами из других регионов, палеоэкологические и 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 сеноманских 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 проведен огромный объем 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, фиксированных ранее на исследуемой территории дискуссионен вследствие изменения взглядов на их систематику. Например, многими западными авторами род *Palaeoanacorax* Glückman, 1971 не считается валидным (Carpetta, 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.

Такие проблемы как палеоэкология и палеобиогеография эласмобранхий верхнего мела почти не рассматривались за исключением некоторых работ Л.С. Гликмана (1980) и Л.А. Несова (1997).

Цели и задачи. Целью работы является установление таксономического

разнообразия комплексов эласмобранхий из сеномана Поволжья и выяснение их стратиграфического значения. В ходе достижения поставленных целей возникла необходимость решения следующих задач:

1. Ревизия таксономического состава сеноманских 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 сеномана Поволжья.

4. Анализ степени и характера сохранности зубов эласмобранхий.

Научная новизна и личный вклад.

- Автором проведена ревизия таксономического состава сеноманских 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.

- Рассмотрена динамика и этапность развития сеноманского сообщества акулловых рыб.

- 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-съемочных 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 vrasopensis* (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 приближаются 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.

Объем 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. Лопыреву. Автор благодарит Ф.К. Тимирчева за помощь в полевых работах и обработке коллекций. Автор глубоко признателен 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. 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.

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

История изучения сеноманских эласмобранхий на территории России насчитывает уже более полутора веков. Исследования проходили на различных территориях и со значительными перерывами (Бирюков, 2014а). В целом же можно выделить два существенных этапа.

Первый этап можно ограничить 1850-ми – 1910-ми годами. Эти годы стали временем первоначального накопления ископаемого материала и его систематизации. На первом этапе развития исследований меловых эласмобранхий в России можно выделить три «центра», где начались эти исследования: запад России – Курская губерния (исследования В.А. Киприянова), Украина (исследования А.С. Роговича) и Поволжье – Саратовская губерния (исследования И.Ф. Синцова). То есть, Саратовское Поволжье можно считать одним из старейших мест в стране, где было положено начало системному изучению остатков ископаемых акулловых рыб.

В какой-то мере к этому же этапу можно отнести исследования, проводившиеся И.А. Далинкевичиусом в 1930-е гг. в Литве. Несмотря на разрыв во времени, они носили схожий характер, то есть являлись первыми описаниями зубов эласмобранхий из Прибалтики (Dalinkevičius, 1935).

Второй этап начался после Великой Отечественной войны и связан с деятельностью Л.С. Гликмана. Благодаря его усилиям был получен огромный ископаемый материал из большого количества местонахождений. Фактически, вследствие этого палеонтология хрящевых рыб становится самостоятельным направлением. С 1950-х по 1990-е гг. значительно расширяется территория, охваченная исследованиями. В сферу интересов палеоихтиологов попадают Уральский регион, Казахстан, Средняя Азия. Быстро растет число известных таксонов.

Уделяется большое внимание морфологии и микростроению зубов. Именно

на этой основе Л.С. Гликман предлагает новую систематику эласмобранхий (Гликман, 1964).

Увеличивается и количество аспектов исследований. Кроме таксономического состава изучению подвергаются эволюция, палеоэкология, палеобиогеография группы.

Наблюдается рост количества авторов, работающих по данной проблематике. Большой вклад вносят такие исследователи как М.И. Соколов, В.И. Железко, Р.А. Мертинене (Шважайте). Соответственно, значительно растет и число публикаций. Отечественная школа палеоихтиологии приобретает самостоятельность, ведется активная полемика с ведущими зарубежными авторами. На основе полученных данных появляется идея использовать ископаемую фауну эласмобранхий в качестве руководящей. В течение ряда лет предлагаются зональные схемы по акулам для ряда территорий. Высказывается мысль о том, что эласмобранхии могут обладать высоким биостратиграфическим потенциалом.

Период с 1990-х гг. и до наших дней является прямым продолжением предыдущего этапа. Но в эти годы возросло взаимодействие с зарубежными коллегами, ведется активный обмен идеями. Западные системы и схемы находят применение в нашей стране, а наработки отечественных авторов начинают приниматься за рубежом. Таким образом, сегодня наблюдается встраивание деятельности российских исследователей в глобальный контекст. Далее отдельные разделы посвящены истории исследования сеноманской фауны эласмобранхий на территории Поволжья и на остальной территории бывшего СССР.

1.1 История изучения эласмобранхий альб-туронского интервала на территории Поволжья

В 1872 г. выходит работа И.Ф. Синцова «Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии», ставшая не только одним из первых обзоров мезозойской ископаемой фауны региона, но и первой сводкой по

ископаемой ихтиофауне Поволжья. В книге проводится обобщение данных по всему сообществу меловых эласмобранхий. Именно И.Ф. Синцовым были в общих чертах определены контуры сообщества эласмобранхий, которые и по сей день изменились довольно незначительно. Так, им из верхнего мела (сеномана) окрестностей Саратова описаны *Hybodus* sp. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 3, 4) (изображенные у И.Ф. Синцова зубы можно идентифицировать как принадлежащие к роду *Polyacrodus* Jaekel, 1889.), *Hybodus eichwaldi* Kiprijan. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 16–18) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1853), у И.Ф. Синцова изображен неопределимый фрагмент ихтиодорулита), *Hybodus dispar* Reuss. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 16–18) (вид отмечается в работе А.С. Роговича (1860), ныне вид невалиден, приведенный у И.Ф. Синцова зуб можно отнести к *Synechodus dubrisiensis* (Maski 1863)), *Spinax major* Ag. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 6, 7) (у И.Ф. Синцова изображен фрагмент ихтиодорулита, вероятно, принадлежащего химере (Аверьянов, Гликман, 1994)), *Acrodus polydictios* Reuss. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 5а, б) (изображенный у И.Ф. Синцова фрагмент зуба можно идентифицировать как принадлежащий *Heterodontus canaliculatus* (Egerton in Dixon 1850) (задний зуб)), *Ptychodus decurrens* Ag. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 7–9) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1852), зуб на фиг. 9 можно идентифицировать как *Ptychodus latissimus* Agassiz, 1843), *Ptychodus mammillaris* Ag. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 4–6) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1852)), *Ptychodus polygyrus* Ag. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 1–3) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1852), изображенные у И.Ф. Синцова зуба можно идентифицировать как *Ptychodus latissimus* Agassiz, 1843), *Squatina mülleri* Reuss. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 8–10) (в настоящее время вид невалиден, поскольку представлял собой «смесь» из *Squatina cranei* Woodward 1888 и *Cederstroemia* cf. *triangulata* Siverson 1995, у И.Ф. Синцова приведен зуб *Squatina cranei*), *Lamna raphiodon* Ag. (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1854)), *Lamna subulata* Ag. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 18–20) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1854), ныне рассматривается как *Eostriatolamia subulata* (Agassiz 1843)), *Otodus basalis* Gieb.

(Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 11, 15, 21) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1854), материал, приведенный у И.Ф. Синцова можно идентифицировать как *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977)), *Otodus appendiculatus* Ag. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 1, 2) (изображенный у И.Ф. Синцова зуб можно идентифицировать как *Cretolamna* ex gr. *borealis* (Priem, 1897)), *Otodus subbasalis* Kiprijan. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 16, 17) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1854), изображенный у И.Ф. Синцова зуб можно идентифицировать как *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957)), *Otodus crassus* Ag. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 10, 11) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1854), материал, приведенный у И.Ф. Синцова, вероятно, неопределим даже до уровня рода), *Otodus renardi* Kiprijan. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 12, 13) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1854), материал, приведенный у И.Ф. Синцова, вероятно, неопределим даже до уровня рода), *Corax heterodon* Reuss. (Синцов, 1872, табл. XXI, фиг. 11, 12) (вид отмечается в работах В.А. Киприянова (1853), у И.Ф. Синцова приведены изображения двух зубов, один (фиг. 11), вероятно, принадлежит *Squalicorax falcatus* Agassiz, 1843, видовая и родовая принадлежность второго (фиг. 12) неясна). Несмотря на некоторую приблизительность в топографических привязках местонахождений, можно утверждать, что материал в основной массе был получен из ближайших окрестностей г. Саратова (Лысая гора), и данные разрезы еще долгое время служили источниками новых образцов. Таким образом, работа И.Ф. Синцова стала отправной точкой для системных исследований ископаемой фауны меловых хрящевых рыб вокруг Саратова и по всему Поволжскому региону.

В работе о юрских, меловых и неогеновых отложениях Саратовской, Симбирской, Самарской и Оренбургской губерний И.Ф. Синцов (Sinzow, 1899) для сеноманских песков с фосфоритовым горизонтом в окрестностях Саратова констатирует наличие следующих видов: *Hybodus illingworthi* Dixon., *Hybodus eichwaldi* Kiprijan., *Hybodus dispar* Reuss., *Acrodus polydictios* Reuss., *Ptychodus decurrens* Ag., *Ptychodus rugosus* Dixon. (Sinzow, 1899, Taf. IV, Fig. 7–9) (вследствие некачественного изображения проверить определение сложно, но

можно предположить, что приведены зубы *Ptychodus mammillaris*), *Ptychodus mammillaris* Ag., *Ptychodus polygyrus* Ag., *Ptychodus polygyroides* n. sp. (Sinzow, 1899, Taf. IV, Fig. 6) (зуб можно идентифицировать как *Ptychodus latissimus* Agassiz, 1843), *Scapanorhynchus raphiodon* Ag., *Scapanorhynchus (Lamna) subulata* Ag., *Lamna appendiculata* Ag., *Lamna crassa* Ag., *Otodus basalis* Gieb., *Otodus renardi* Kiprijan., *Oxyrhina subbasalis* Kiprijan., *Oxyrhina mantelli* Ag., *Corax heterodon* Reuss., *Corax falcatus* Ag. Автор расширяет спектр видов, но и ревизует родовую принадлежность некоторых из них. К сожалению, за исключением *Ptychodus rugosus* Dixon. и *Ptychodus polygyroides* n. sp. изображения других зубов отсутствуют, поэтому соотнести названия с используемыми на сегодняшний день таксонами не представляется возможным.

А.Д. Архангельский и С.А. Добров в «Геологическом очерке саратовской губернии» (1913) для глауконитовых песков севернее Пудовкина буерака отмечают присутствие *Hybodus dispar* Reuss., *Ptychodus decurrens* Ag., *P. mammillaris* Ag., *Lamna subulata* Ag., *Otodus basalis* Gieb., *O. appendiculatus* Ag., *O. subbasalis* Kipr. В разрезах Лысой горы (западная окраина Саратова) фиксируются *Hybodus dispar* Reuss., *Ptychodus decurrens* Ag., *P. mamillaris* Ag., *Lamna subulata* Ag., *Otodus basalis* Giebel., *O. appendiculatus* Ag., *O. subbasalis* Kipr. Вследствие отсутствия изображений невозможно наверняка утверждать, что имели в виду авторы под этими названиями, хотя и можно предположить, что они вкладывали в них тот же таксономический смысл, что и И.Ф. Синцов. Затем остатки меловых эласмобранхий долгое время не упоминаются в трудах, посвященных геологии Поволжья. Лишь Е.В. Милановский (1940) указывает на присутствие в сеномане рода *Lamna*. В атласе руководящих форм ископаемых фаун Саратовского Поволжья В.Г. Камышева-Елпатьевская и А.Н. Иванова (1947) для сеномана приводят изображения единичных зубов лишь трех видов: *Hybodus dispar* Reus. (Камышева-Елпатьевская, Иванова, 1947, табл. XX, фиг. 10) (зуб можно отнести к *Synechodus dubrisiensis*), *Ptychodus mammillaris* Ag. (Камышева-Елпатьевская, Иванова, 1947, табл. XX, фиг. 5, 6) (зуб можно идентифицировать как *Ptychodus latissimus* Agassiz, 1843), *Lamna subulata* Ag. (Камышева-Елпатьевская, Иванова,

1947, табл. XX, фиг. 7) (зуб можно идентифицировать как *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843)).

Новым шагом в истории изучения меловых эласмобранхий стали полевые сборы, сделанные Л.С. Гликманом в начале 1950-х гг. в окрестностях Саратова. Первая статья (вероятно, сводка результатов дипломной работы, защищенной в 1952 г. в Ленинграде) вышла в 1953 г. и касалась не только рыб, но и всех меловых позвоночных, остатки которых были встречены автором в разрезах у подножья Лысой горы, близ пос. Пролетарка и пос. Увек (Гликман, 1953). Опираясь на большой объем ископаемого материала, Л.С. Гликман отмечает приуроченность остатков хрящевых рыб к трем уровням (сверху вниз): «верхнему фосфоритовому горизонту», «нижнему фосфоритовому горизонту» и залегающим под ним белым плотным кварцевым пескам. В составе сборов определяются остатки акул *Hybodus* Ag., *Acrodus* Ag., *Ptychodus mammilaris* Ag., *Ptychodus deccurrens* Ag. и *Ptychodus latissimus* Ag. (считавшихся на тот момент автором скатами), *Squapanorhynchus* Woodward (здесь и далее орфография авторов сохранена), *Squatina* Audr. (Dum.), *Cestracion* Cuv. (ныне рассматривается как синоним рода *Heterodontus*), *Odontaspis* Ag., *Lamna* Cuv., *Corax* Ag., *Oaleocерdo miillerei* Henle, *Synechodus* Woodw. Общее количество зубов акул оценивается в десять тысяч экземпляров. Уже тогда Л.С. Гликман начинает рассуждать о возможном стратиграфическом значении эласмобранхий. Например, он отмечает, что в нижнем фосфоритовом горизонте отсутствуют представители рода *Ptychodus* и рода *Cestracion* (= *Heterodontus*) (на сегодняшний день наличие остатков рода *Heterodontus* в нижнем фосфоритовом горизонте разрезов Лысогорского массива общеизвестно). Правда, большее внимание уделяется все же роду *Ptychodus* (что впоследствии оправдалось), предпринимается попытка анализа морфофункциональных особенностей данных зубов. В статье отводится место и для палеогеографических реконструкций. Так, автор делает вывод о различиях в гидродинамических режимах сеноманских бассейнов. Все эти идеи получили развитие и в дальнейших публикациях. А собранные в Саратовской области материалы послужили основой для многих последующих работ.

Впоследствии Л.С. Гликман станет автором более чем четырех десятков работ по эласмобранхиям (Попов, Гликман, 2016).

Проблема применения остатков эласмобранхий при датировках сеноманских отложений была впервые рассмотрена Л.С. Гликманом на примере фосфоритового горизонта в кровле сеноманских отложений окрестностей Саратова (Гликман, 1955). В работе проводилась оценка перспектив применения зубов представителей рода *Ptychodus* для стратификации верхнемеловых отложений. По сути, это стало первым шагом к созданию зональной схемы по эласмобранхиям. Причем, расчленение по птиходонтидам коррелировалось с зонами по белемнитам. Учитывая, что в сеноманских отложениях Поволжья белемниты встречаются крайне редко, корреляция эта была в значительной степени умозрительной. Не ограничиваясь собственным материалом, Л.С. Гликман провел анализ отечественных и зарубежных литературных данных, касающихся указанной темы. С этого момента вопрос о применении остатков хрящевых рыб для нужд стратиграфии стал одним из центральных в работах Л.С. Гликмана.

В 1956 г. Л.С. Гликман в статье, посвященной анакорацидам, рассматривает проблему происхождения этой группы, считая анакорацид семейством, относящимся к ламнидам, а не к нотиданидам (Гликман, 1956б). Также на основе морфофункционального анализа зубов была реконструирована их эволюция. Л.С. Гликман высказал мнение, что генеральным направлением в развитии зубов анакорацид являлось усиление их режущей функции. Помимо эволюционного развития семейства рассматривались и причины его вымирания в конце мела. Был расширен таксономический состав группы – путем выделения рода *Palaeocorax*. Таким образом, было предложено рассматривать семейство в составе двух родов и двух видов – *Palaeocorax falcatus* и *Anacorax pristodontus*.

В том же году Л.С. Гликман обращает внимание на место ламноидных акул среди хрящевых рыб (Гликман, 1956а). При этом ламноиды, по его мнению, должны, быть выделены в отдельный надотряд. Самостоятельный статус данной группы автор подчеркивает противопоставлением их всем остальным акулам и

скатам.

Л.С. Гликман освещает и вопросы морфологии зубов: эволюционные изменения таких признаков как высота коронки, наличие боковых зубцов, разнозубость ламноидных акул (Гликман, 1957а). На основе собранных в Саратовской области материалов им выделяется новый вид *Isurus denticulatus* (Впоследствии *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957)), характеризующийся отсутствием боковых зубцов на передних зубах. От *Isurus mantelli* вид отличается сравнительно более узкими коронками, менее расставленными ветвями корней, присутствием боковых зубцов на боковых и задних зубах и относительно меньшей толщиной коронки.

В том же году высказывается предположение о связи ламноидов с более примитивной группой – палеоспинацидными акулами (Гликман, 1957б). Среди палеоспинаксовых Л.С. Гликман, путем анализа морфологии зубов, описывает новый род – *Paraorthacodus* (типовой вид – *Paraorthacodus recurvus*), отделяя его от *Synechodus* Woodward, 1888 и сближая с ламноидами на основании таких признаков как мощный корень, конусовидные коронки, отделение боковых зубцов от основной вершины. В составе же ламнообразных акул предлагает новые роды: *Paraisurus* и *Eychlaodus*, *Pseudoisurus* (последний в составе нового вида *Pseudoisurus tomosus*, но без формального описания и указания типов).

Стратиграфическое направление Л.С. Гликман продолжает рассмотрением возраста нижнего фосфоритового горизонта в окрестностях с. Красный Яр Сталинградской области» (Гликман, 1957в). В ней Л.С. Гликман на основании находки в упомянутом горизонте зуба ламноидной акулы *Paraisurus macrorhiza* делает вывод о его альбском возрасте (вследствие представлений о вертикальном распространении вида и рода, принятых в те годы). Это положение он подкрепляет анализом степени эволюционной продвинутости зубов представителей рода *Scapanorhynchus*, в первую очередь их размеров. Малые размеры означенных зубов свидетельствовали в пользу верности датировки по *Paraisurus macrorhiza*. Однако необходимо заметить, что в расчет не брался характер генезиса фосфоритового горизонта. Не подвергся анализу тот факт, что

образоваться он мог во время перерыва, когда перемывались ранее накопленные осадки, то есть зубы вполне могли оказаться переотложенными из более ранних слоев.

В последующие годы Л.С. Гликман продолжил разработку темы путей эволюции ламноидных акул. Он утверждает тезис о быстром темпе эволюции ламноидов (Гликман, 1958). В качестве доказательства рассматриваются крупные пелагические ламноидные акулы. Также он обращает внимание на то, что вид *Oxyrhina mantelli* по эволюционному уровню примыкает к современным ламнидам. Сходство же кархаринид с ламнидами автор справедливо относит на счет конвергенции. Уже подвергается анализу и типичная для ламноидов разнозубость. Так, у упомянутой *Oxyrhina mantelli* она слабая моногнатическая, есть и дигнатическая. Редукция же количества зубов считается автором следствием усиления режущей функции. А непостоянство зубной формулы у этих акул, по его мнению, – признак эволюционной «молодости» ламнид.

Автор резко отделяет от других ламнид линию *Isurus denticulatus* – *Oxyrhina mantelli*. Следствием этого становится выделение на основе линии (*Paraisurus* – *Isurus denticulatus* – *Oxyrhina mantelli*) нового семейства – *Cretoxyrhinidae*. Происхождение его выводится от *Orthacodidae*. Кроме того, в составе нового семейства предлагается и новый род, давший ему название – *Cretoxyrhina*. Наряду с этим на основе морфометрических данных производится отделение *Isurus* от *Cretoxyrhina*.

Isurus и *Lamna* предлагается считать линиями, расходящимися от *Odontaspis*. Л.С. Гликман выделяет в составе сем. *Odontaspididae* новый род – *Cretalamna* (написание названия рода дискутируется до сих пор. Хотя грамматически верно написание *Cretolamna*, многие авторы придерживаются ошибочного варианта *Cretalamna* (вероятно, возникшего по причине опечатки) вследствие его приоритета (см., напр., Siversson et. al., 2015)). В качестве типового вида им рассматривается *Lamna appendiculata* (Agassiz, 1838).

Сходство же родов *Cretoxyrhina* и *Cretalamna* объясняется конвергенцией. То есть, автором выделяются две фактически параллельные линии ламноидных

акул, приведшие к независимому появлению крупных пелагических хищников.

В 1959 г. ряд типичных признаков группы предлагается считать ароморфозами. В качестве основного материала для исследований эволюции вымерших групп эласмобранхий фигурируют зубы (Гликман, 1959). Именно они, по мнению автора, могут отразить основные моменты эволюционного развития акул. То есть предпринимается попытка скоррелировать эволюцию зубов и всего организма в целом. При этом Л.С. Гликман резонно считает, что необходимо выработать градацию признаков, поскольку они находятся на разном систематическом уровне (от чего, например, зависит динамика их изменения). Сам автор особое значение придает величинам основных пропорций зубов. В статье приводится деление всего разнообразия зубов акул на четыре морфофункциональных типа, каждый из которых отражает определенную эволюционную стадию и экологическую нишу хозяев зубного аппарата. Л.С. Гликманом выделяются следующие морфофункциональные типы зубов: ударный конус, шило, плоский дробящий зуб, режущая пластинка – нож. Первый тип расценивается как самый примитивный, но обладающий наибольшим потенциалом для развития. Три остальных типа возникают именно из него. Прямым продолжением этой теории является предложенная там же последовательность преобразований морфофункциональных типов. Не упускается из виду и микростроение зубов. Также подвергается рассмотрению и вопрос о синхронности развития коронки и корня. Делается предположение, что сочетания корня и коронки могут иметь как адаптивный, так и инадаптивный характер. Учитывается и тот факт, что аркообразный корень – одна из типичных черт ламноидных акул, и предлагается версия развития арочной конструкции. Делается вывод о том, что у разных видов наблюдается неравномерность развития корней и коронок, то есть в их преобразованиях допускается возможность некой самостоятельности.

Одним из генеральных направлений развития зубного аппарата у ламноидов признается усиление режущей функции зубов, то есть преобразование конусовидных и шиловидных зубов в ножевидные. Вследствие этого размеры

зубов возрастают, а кроме того, сокращается их число в челюсти. Поскольку предполагалась корреляция эволюции зубов с развитием всего организма в целом, то переход на режущие зубы мог привести к развитию такого признака как гигантизм. Естественно, что подобные явления сопровождались сменой и кормовой базы, и экологической ниши.

К 1960-м годам уже был накоплен необходимый материал для ревизии систематики эласмобранхий и пересмотра взглядов на их эволюцию. Было уделено внимание и факторам, влияющим на эволюцию эласмобранхий (Гликман, 1962).

В 1964 г. в фундаментальной сводке «Основы палеонтологии» Л.С. Гликман становится автором главы, посвященной эласмобранхиям. На основе микроструктуры зубов (соотношения ортодентина и остеодентина) предлагается деление эласмобранхий на два инфракласса – ортодонтов и остеодонтов. Ламноиды считаются основными представителями последних. Анакорацидные акулы выделяются в этой работе в отдельное надсемейство. Из сеномана окрестностей Саратова автор изображает *Hybodus* sp. (Гликман, 1964а, табл. III, фиг. 14) (судя по изображению, фигурирует представитель рода *Acrodus*), *Polyacrodus grewingki* Dalinkevičius (Гликман, 1964а, табл. II, фиг. 1), *Acrodus giedroyci* Dalinkevičius (Гликман, 1964а, табл. III, фиг. 15) (на сегодняшний день видовая принадлежность данных зубов не ясна), *Ptychodus latissimus* Agassiz (Гликман, 1964а, табл. III, фиг. 13), *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold), *Squatina melleri* Reuss (Гликман, 1964а, табл. III, фиг. 4, 6) (ныне вид невалиден, в сеномане фиксируется *Squatina cranei*), *Gyropleurodus canaliculatus* (Egerton) (Гликман, 1964а, табл. II, фиг. 4, табл. III, фиг. 20) (ныне вид относится к роду *Heterodontus*), *Odontaspis macrorhiza* (Cope) (Гликман, 1964а, табл. IV, фиг. 4, 8, табл. V, фиг. 27) (возможно, зуб на табл. IV, фиг. 4 сейчас можно отнести к *Protolamna* cf. *sokolovi* Carpetta, 1980, на табл. IV, фиг. 8 к *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890), а на табл. V, фиг. 27 к *Pseudoscapnorhynchus* cf. *compressidens* Herman, 1977), *Pseudoisurus tomosus* Glückman (Гликман, 1964а, табл. IV, фиг. 6) (ныне таксон считается синонимом *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977)), *Cretolamna*

appendiculata (Agassiz) (Гликман, 1964а, табл. V, фиг. 15) (в настоящее время в сеномане отмечается присутствие другого вида – *Cretolamna* ex gr. *borealis* (Priem, 1897)), *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman) (Гликман, 1964а, табл. V, фиг. 14), *Palaeocorax falcatus* (Agassiz) (Гликман, 1964а, табл. V, фиг. 18, 20) (качество изображения не позволяет судить о родовой и видовой принадлежности зуба на фиг. 20, можно лишь уверенно отнести его к семейству Anacoracidae. Зуб заднего положения на фиг. 18, вероятно, относится к роду *Squalicorax*, но качество изображения и наличие лишь вида с лингвальной стороны не позволяют подтвердить его видовую принадлежность), *Synechodus dispar* (Reuss) (Гликман, 1964а, табл. II, фиг. 19, 20, табл. III, фиг. 5) (в настоящее время рассматривается как *Synechodus dubrisiensis* (Macki, 1863)). Из альбома Волгоградской области приведено изображение зуба *Paraisurus macrorhizus* (Pictet et Campiche, 1858) (Гликман, 1964а, табл. V, фиг. 13).

В том же 1964 г. выходит труд Л.С. Гликмана «Акулы палеогена и их стратиграфическое значение». Хотя основное внимание, действительно, уделено кайнозойским акулам, но труд ими не исчерпывается. В книге изложены все тогдашние взгляды автора на эласмобранхий. Систематика высших таксонов по-прежнему базируется на микроструктуре зубов. Причем, вследствие различия в строении автор предлагает для изучения зубов ортодонтов и остеодонтов соответственно и разные методики. В поле зрения попадают и эволюционные проблемы. Л.С. Гликман приводит в данной работе филогенетические схемы как для ортодонтов, так и для остеодонтов. В книге опубликовано филогенетическое древо для гексанхид и скватинид. Одним из основных моментов стало приведенное филогенетическое древо для надотряда Lamnae. Данный труд определил развитие отечественной палеонтологии акулковых рыб на несколько десятилетий вперед, вплоть до конца XX в. (Гликман, 1964б). В работе приведены изображения следующих зубов акул из сеномана окрестностей Саратова: *Ptychodus latissimus* (Гликман, 1964б, табл. V, фиг. 8), *Paraorthacodus recurvus* (Гликман, 1964б, табл. V, фиг. 7), *Squalus orpiensis* (Гликман, 1964б, табл. IV, фиг. 6) (вероятно, приведен *Protosqualus glickmani*), *Squatina* sp. (Гликман, 1964б, табл.

IV, фиг. 1, 5), *Scapanorhynchus rhapsiodon* (Гликман, 1964б, табл. III, фиг. 13–15), *Cretolamna appendiculata* (Гликман, 1964б, табл. III, фиг. 4–6), *Cretoxyrhina denticulata* (Гликман, 1964б, табл. VIII, фиг. 5), *Odontaspis macrorhiza* (Гликман, 1964б, табл. III, фиг. 2) (ныне *Protolamna* cf. *sokolovi*), *Palaeocorax falcatus* (Гликман, 1964б, табл. III, фиг. 7, 8) (Этот же вид упоминается в тексте для сеномана окрестностей с. Нижняя Банновка, что не соответствует современным взглядам на стратиграфическое распространение анакорцид. Вид *Squalicorax falcatus* характерен для верхнего сеномана, а близ с. Нижняя Банновка обнажаются лишь среднесеноманские отложения. Зуб на фиг. 7, вероятно, относится к роду *Squalicorax*, но качество изображения и наличие лишь вида с лингвальной стороны не позволяют подтвердить его видовую принадлежность, зуб на фиг. 8 принадлежит виду *Squalicorax curvatus*), *Synechodus dispar* (Гликман, 1964б, табл. II, фиг. 2, табл. V, фиг. 4–6) (приведен *Synechodus dubrisiensis*). Помимо зубов изображен и плавниковый шип, относимый автором к семейству *Squatiniida* (Гликман, 1964б, табл. IV, фиг. 11) (качество изображения не позволяет судить о систематической принадлежности шипа). Также изображены три зуба из альба Волгоградской области, определенные как *Scapanorhynchus gracilis* (Гликман, 1964б, табл. III, фиг. 9–12) (ныне вид включен в состав рода *Eostriatolamia*).

Анакорациды также стали основным объектом интереса в статье «Акулы семейства Anacoracidae из сеномана и турона Литвы, Поволжья и Средней Азии», опубликованной в 1971 г. Л.С. Гликманом в соавторстве с литовской палеонтологом Р.А. Шважайте (Мертинене). В труде анализируется все развитие группы. Появление анакорацид датируется началом позднего мела, их дивергенция – серединой той же эпохи, а вымирание – ее концом. Предковой формой всей ветви предлагается считать новый вид *Eoanacorax dalinkeviciusi* из нижнего сеномана Литвы. Однако сомнение вызывает узость ареала данного вида, ограничивающегося весьма небольшой территорией. Причины подобной локальности авторами не обсуждаются. На сегодня валидность вида и рода сомнительна вследствие недоступности типовых экземпляров. К.Э. Мартенс

(2000) считает вид синонимом *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971.

Разбираются и пути изменения морфологии зубов у группы, прошедшей путь от мелких акул, подобных катранам до крупных пелагических хищников. Общая тенденция, по мнению авторов, сводится к расширению коронки, появлению и усилению зазубренности (от *Palaeoanacorax volgensis* и далее). Результатом подобных преобразований оказывается постепенное усиление режущей функции. Начиная уже с *Palaeoanacorax volgensis*, наблюдается исчезновение цельнокрайних зубов (тоже постепенное). И представители всей основной линии анакорацид являются своеобразными стадиями перехода зубов от хватательной функции к режущей. Предлагается еще и разделение *Anacorax falcatus* на два рода и пять видов: *Eoanacorax dalinkeviciusi*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Palaeoanacorax obliquus*, *Palaeoanacorax pamiricus*, *Palaeoanacorax intermedius*. На основе этой последовательности видов автор выделяет биостратиграфические зоны по анакорацидам. Итогом рассмотрения проблем эволюции и систематики анакорацид является предложение первой зональной схемы по акулам. То есть высказывается мнение о присвоении эласмобранхиям статуса ортостратиграфической группы, что само по себе явление достаточно редкое для позвоночных. Идея создания схемы по эласмобранхиям продолжила жить и в дальнейшем, получая еще большее развитие. Мысль о столь детальном делении анакорацид, при фактической правоте Л.С. Гликмана и Р.А. Шважайте, прижилась в нашей стране, но до сих пор не встретила широкой поддержки на Западе, где и по сей день зачастую фигурирует всего лишь один род анакорацид – *Squalicorax*. Статус же предковой формы – *Eoanacorax dalinkeviciusi* сегодня по-прежнему неясен. Возможно, что вид просто невалиден. Таким образом, анакорациды продолжают оставаться довольно слабо изученной группой позднемеловых акул, хотя они и представляют значительный интерес для стратиграфии (Гликман, Шважайте, 1971).

В 1971 г. в свет также выходит совместная статья В.И. Железко и Л.С. Гликмана «О сеноманских отложениях Западного Казахстана и некоторых меловых акулах-склерофагах». Работа посвящалась как стратиграфическому

значению остатков эласмобранхий, так и освещению видового состава такого специфической группировки как акулы-склерофаги.

В отношении стратиграфии сеномана для Западного Казахстана (в корреляции с Саратовским Поволжьем) предлагаются три зоны по акулам: зона *Palaeoanacorax volgensis*, зона *Palaeoanacorax subserratus* и зона *Palaeoanacorax obliquus* (в настоящей работе вид рассматривается как синоним *Squalicorax curvatus* (Agassiz, 1843)) (Рисунок 1). Первая из них характеризуется еще и наличием вида *Eostriatolamia acutidens* (ныне валидность сомнительна), вторая – *Eostriatolamia arkhangeliskii* (ныне валидность сомнительна), третья – *Eostriatolamia subulata* (Железко, Гликман, 1971). Схема базируется не только на анакороцидах. В качестве дополнения отмечается, что зона *Palaeoanacorax volgensis* является верхним пределом распространения *Paraisurus macrorhizus*, в первой и второй зонах отмечается присутствие *Notidanus microdon*. А *Ptychodus decurrens* появляется лишь в третьей зоне. Также зоны были охарактеризованы и по некоторым акулам-склерофагам. Так *Acrodus levis* и *Pseudoheterodontus polydictios* помещаются авторами в первой и второй зонах, а *Polyacrodus illingworthi* – в третьей. Приводится и перечень акул известных во всех трех зонах. В.И. Железко и Л.С. Гликман оперируют скорее фаунистическими комплексами, чем руководящими формами. Кроме того, зоны по акулам сопоставляются с местными свитами как морского, так и континентального генезиса. Высказывается мысль о распространении схемы и на сопредельные регионы, в частности, Поволжье. Приводятся разрезы из окрестностей Саратова и с. Нижняя Банновка, расчлененные на три указанные зоны (границы проводятся по фосфоритовым горизонтам). В отличие от предыдущей работы с Р.А. Шважайте, между зонами *Palaeoanacorax volgensis* и *Palaeoanacorax obliquus* (на сегодняшний день в сеноманском интервале разреза Нижняя Банновка фиксируется наличие лишь *Palaeoanacorax volgensis*) введена дополнительная зона *Palaeoanacorax subserratus*. Вероятно, ее выделение неправомерно вследствие сомнительной валидности вида-индекса (местонахождение типовых образцов неизвестно и таксон является *nomen nudum* (Попов, Гликман, 2016)).

САРАТОВСКОЕ ПОВОЛЖЬЕ ПРИКАСПИЙСКАЯ ВПАДИНА М А Н Г Ы Ш Л А К
 БАСЕЙН р. САГИЗ

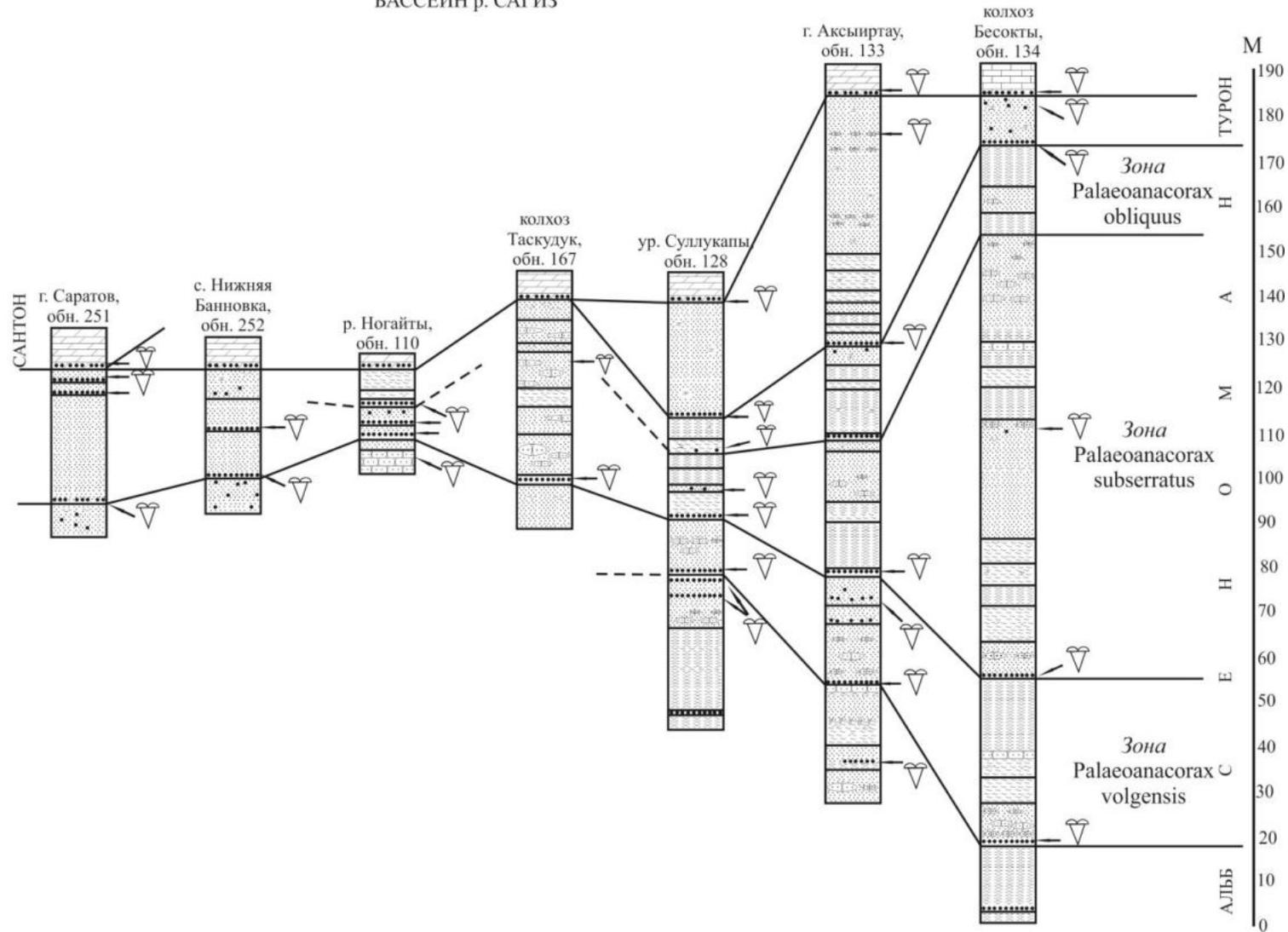


Рисунок 1. Разрезы сеноманских отложений Саратовского Поволжья, Прикаспийской впадины и Мангышлака (По Железко и Гликману, 1971, с изменениями) (условные обозначения см. в Приложении Г)

Вторая часть статьи отведена под рассмотрение остатков акул-склерофагов. Подчеркиваются их слабая изученность и широкое распространение в Западном Казахстане. Приведены описания пяти видов, принадлежащих к трем родам из двух семейств, охарактеризовано и их временное распространение. Статья стала одной из первых отечественных работ, где уделялось внимание данным акулам.

Незавершенная докторская диссертация Л.С. Гликмана в 1980 г. легла в основу монографии «Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул», ставшей заметным этапом в развитии отечественной палеонтологии хрящевых рыб. Главным ее результатом стала ревизия системы эласмобранхий, построенная на пристальном внимании к анатомии наиболее значимых систем органов. При этом не упускалось из виду и филогенетическое развитие группы от мела до современности. Констатируется малая степень их изученности в самых разных аспектах – от анатомии до эмбриологии.

Автор отвергает общепринятую в ту пору схему классификации, противопоставляющую скатов акулам и представляющую их как равноправные таксоны. Л.С. Гликман приходит к выводу, что подобная ситуация наблюдается и вследствие малого разнообразия объектов изучения. Поскольку наиболее часто исследователями использовались скаты родов *Raja* и *Trygon* и акулы рода *Squalus* (катраны), то их особенности экстраполировались на всю группу, а громадное разнообразие эласмобранхий фактически игнорировалось. То есть, все, казалось бы, бесспорные данные базировались на сведениях о незначительной части группы и, к тому же, на представителях одного и того же инфракласса – ортодонтах.

Сходство же между некоторыми ламноидами и кархаринидами автор трактует как параллелизм, продиктованный сходными особенностями питания и условиями обитания, вызвавшими появление аналогичных особенностей нервной системы, органов движения и других систем.

В подтверждение монолитности ламноидов как группы автор приводит примеры сходства организации древних и молодых линий. Кархариниды же наоборот характеризуются значительным разнообразием.

Л.С. Гликман не проходит мимо такого факта, как доминирование ламноидных акул в меловых, палеогеновых и неогеновых морях. Он констатирует, что в процентном отношении в пробах их зубы составляют подавляющее большинство в сравнении с другими таксонами. Это наблюдение используется им как еще один довод в пользу того, что ламноиды представляют собой большую и довольно самостоятельную таксономическую группу.

Пристальное внимание автора привлекает семейство *Anacoracidae*, долгое время относимое к кархаринидам. Причина такого внимания кроется в том, что группа быстро (в течение позднего мела) эволюционировала от мелких форм к терминальным пелагическим хищникам, и на ее примере можно понять механизмы эволюции ламноидных акул, а также и использовать остатки анакорацид для стратификации вмещающих отложений (в качестве руководящей фауны).

Л.С. Гликман уверенно относит анакорацид к ламноидным акулам, к отряду *Odontaspidida*. Это утверждение аргументируется остеодентиновым строением их зубов, аркообразностью корней у всех представителей семейства, аналогичностью системы кровоснабжения зубов анакорацид и прочих ламноидов и соотношением зубов в сериях (зубы соседних серий не заходили друг за друга).

Анализируется вся история семейства *Anacoracidae*, занявшая позднемеловую эпоху целиком от возникновения в альбе до полного исчезновения в маастрихте. Анакорациды рассматриваются как пример высокого темпа эволюции и дивергенции видов, занятия ими различных экологических ниш. Также предприняты попытки восстановить их образ жизни и особенности строения. Особое место занимает морфофункциональный анализ признаков. Выведена зависимость эволюции зубов от их функции и от того насколько соответствует функция конструкции зуба. Констатируется, что эти два фактора зачастую вступают в конфликт, что приводит либо к вымиранию группы, либо к появлению новых признаков. На основе анализа системы функция — конструктивная основа с привлечением комплекса данных по анатомии, экологии, временному распространению (при условии рассмотрения всех данных в

развитии) предлагается строить естественную систему рыб.

Л.С. Гликман на примере анакорацид предлагает некий эталон для методологии изучения ламноидов. Не упускается из виду и такая особенность ламноидов как разнозубость, автор видит возможность вывести закономерности корреляций формы, размеров и отдельных качественных признаков зубов, занимающих в челюсти разное положение.

Правильность своей систематики, верность описаний, адекватность предложенных филогенетических взаимоотношений среди ламноидных акул Л.С. Гликман подтверждает тем, что разработанная на их основе зональная стратиграфия верхнего мела хорошо коррелирует со стратиграфией, построенной по аммонитам. Расхождения, согласно его мнению, не превышают масштабов зоны. Автор приписывает ламноидным акулам важное стратиграфическое значение на основании того факта, что они доминировали в мировом океане в течение мела и кайнозоя.

Обработка большого количества материала позволила Л.С. Гликману делать широкие обобщения в отношении эволюции, экологии, палеобиогеографии ламноидных акул. Эта работа указала путь к тому, чтобы сделать из остатков акул важный инструмент для стратиграфии и реконструкции палеогеографических условий древних морей (глубин, температур, солености). По сей день книга является необходимым пособием для исследования ископаемых сообществ эласмобранхий. Однако она имеет ряд существенных недостатков. Например, на сегодняшний день сомнительна валидность некоторых приводимых в ней таксонов. А неточные привязки местонахождений и подчас низкое качество изображений ископаемого материала зачастую делают невозможной или затруднительной проверку приводимых автором утверждений. Это, впрочем, несколько не умаляет значения данного труда. Заметное место в труде занимают остатки эласмобрахий из сеномана Поволжья: *Paraorthacodus recurvus* (Traut.) (Гликман, 1980, табл. XVII, фиг. 8), *Gyropleurodus canaliculatus* (Egerton) (Гликман, 1980, табл. XVI, фиг. 4) (ныне вид относится к роду *Heterodontus*), *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) (Гликман, 1980, табл. XVII, фиг. 5)

(Таксономическая принадлежность изображенного зуба неясна), *Pseudoisurus macrorhiza* (Cope) (Гликман, 1980, табл. XX, фиг. 22, 23) (изображенные зубы можно отнести к *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890)), *Pseudoisurus tomosus* Gl. (Гликман, 1980, табл. XVII, фиг. 14) (ныне таксон считается синонимом *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977)), *Cretolamna appendiculata* (Ag.) (Гликман, 1980, табл. XXI, фиг. 6–21) (в настоящее время в сеномане отмечается присутствие другого вида – *Cretolamna* ex gr. *borealis* (Priem, 1897)), *Cretoxyrhina denticulata* Gl. (Гликман, 1980, табл. X, фиг. 7), *Palaeoanacorax volgensis* Gl. (Гликман, 1980, табл. XIII, фиг. 18), *Synechodus dispar* (Reuss). (Гликман, 1980, табл. XV, фиг. 1–5) (в настоящее время рассматривается как *Synechodus dubrisiensis* (Macki, 1863)). Также автором (Гликман, 1980, табл. VIII, фиг. 6) приведено изображение переднего зуба ската, близкого к гитарниковым, вероятно, принадлежащего к роду *Squatirhina*. Для сеномана Поволжья автором упоминаются в тексте без изображений следующие виды: *Eostriatolamia subulata*, *Palaeoanacorax obliquus* (в настоящей работе вид рассматривается как синоним *Squalicorax curvatus* (Agassiz, 1843)), *Corina* ex gr. *primaeva* (в связи с отсутствием изображения невозможно судить о том, что имел в виду автор) и рода: *Hybodus*, *Acrodus*, *Ptychodus*, *Squalus*, *Squatina*, *Pseudoheterodontus*, *Scyliorhinus*. Из-за отсутствия изображений проверить верность определений автора и делать предположения о вероятной видовой принадлежности зубов не представляется возможным. Из альба Поволжья автором приведены *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) (Гликман, 1980, табл. XX, фиг. 5), *Paraisurus macrorhiza* (Cope) (Гликман, 1980, табл. X, фиг. 9).

Одной из последних значимых работ Л.С. Гликмана стала, опубликованная в 1998 г. статья в соавторстве с А.О. Аверьяновым «Эволюция меловых ламноидных акул рода *Eostriatolamia*». В статье предлагается новая методика исследования зубов одного из наиболее распространенных меловых родов ламноидных акул – *Eostriatolamia*. Это не что иное, как развитие морфометрического подхода, предложенного Л.С. Гликманом в более ранних трудах. За основу описания зубов берутся несколько определенных промеров,

которые переводятся в абсолютное значение, чтобы избежать возможной погрешности из-за разницы в размере зубов. Далее следует рассмотрение таксономической структуры рода *Eostriatolamia* с привлечением массового материала из многих местонахождений на основе использования статистических методов (кластерного и факторного анализа), позволяющих наметить возможные пути эволюции группы, а также просчитать вероятные родственные связи. Подобный подход вполне позволяет избежать субъективности, однако, он не позволяет выйти за пределы математической абстракции, отобрать единственно верные варианты, то есть, чреват ложными решениями. Кроме того, в статье мало учитывается разнозубость исследуемых акул, что тоже влияет на результат. Несмотря на подобные опасности, очевидна и перспективность методики, что подтверждается использованием этих наработок другими авторами для других ламнообразных (Мартенс, 2000). Распространение вида *Eostriatolamia subulata* (Ag., 1843) определяется как сеноман Европы, Казахстана и, возможно, США (Гликман, Аверьянов, 1998).

В работах 1950–1970-х гг. по геологии Поволжья упоминания эласмобранхий крайне скупы. Так, в XI томе «Геологии СССР» (1967) лишь констатируется наличие в сеноманских отложениях Поволжья зубов акул.

А.Е. Глазунова (1972) для верхнего сеномана Поволжья отмечает присутствие шести родов: *Corax*, *Otodus*, *Scapanorhynchus*, *Odontaspis*, *Palaecorax* и *Pseudoisurus*. Она же указывает на сравнительное видовое богатство фауны эласмобранхий, представленной *Corax falcatus* Ag., *Otodus basalis* Gieb., *O. appendiculatus* Ag., *Scapanorhynchus raphiodon* Ag., *S. subulata* Ag., *Scapanorhynchus* sp., *Odontaspis macrorhiza* Cope, *Palocarax falcatus* Gl. (орфография автора, наличие в одном списке *Corax falcatus* Ag. и *Palocarax falcatus* Gl., являющихся синонимами, вероятно, следует рассматривать как ошибку автора.), *Pseudoisurus tomosus* Gl. В окрестностях Саратова отмечается присутствие *Ptychodus mammilaris* Ag., относимого автором к скатам.

Исследования в ископаемых акул и скатов активизировались в Поволжье в 1990-е гг. В эти годы, например, возрос интерес к малоизученным группам

эласмобранхий. Это выразилось, в том числе, в статье А.О. Аверьянова, вышедшей в 1997 г. и посвященной описанию нового вида сквалид – *Protosqualus glickmani* (описан из нижнего сеномана окрестностей с. Синенькие Саратовской области). То есть российская палеонтология все более следовала в русле западных тенденций, поскольку в Европе и Америке мелкие акуловые рыбы стали предметом интересов исследователей несколько ранее (Averianov, 1997).

Также в конце 1990-х гг. уже посмертно публикуется статья Л.А. Несова «Китовая акула рода рода *Eorhincodon* (Rhincodontidae) – древнейший и очень крупный представитель семейства из сеномана (поздний мел) Белгородской и Волгоградской областей» (Несов, 1999). В ней описывается наиболее древний представитель китовых акул – *Eorhincodon casei*, чьи остатки были встречены в Лебединском карьере (Белгородская область) и к северу от Волгограда. Автор не ограничивается описанием нового вида. Он реконструирует условия обитания этих гигантских планктофагов. Несмотря на спорность некоторых моментов, например, существования апвеллинга в эпиконтинентальных морях, работа обращает на себя внимание глубиной рассмотрения проблематики, формированием целостного представления о палеоэкологии редкой и обособленной группы эласмобранхий.

Если же обращаться к исследованиям в области систематики, то вновь внимание привлекли анакорациды. В 1998 г. А.О. Аверьянов и К.Э. Мартенс публикуют сообщение о попытке применения морфометрической методики Л.С. Гликмана к анакорацидам на материале в несколько сотен зубов из нескольких местонахождений (в значительной мере из Поволжья). Так же, как и в статье Л.С. Гликмана и А.О. Аверьянова по роду *Eostriatolamia*, вышедшей в том же году, обосновывается применение статистических методов – кластерного анализа с построением фенограммы. Предполагается, что фенограмма отражает родственные взаимоотношения внутри группы. На этом основании подтверждается валидность рода *Palaeoanacorax*. Таким образом, доказывается ошибочность мнения большинства зарубежных авторов, растягивающих на весь поздний мел существование всего лишь одного рода – *Squalicorax* (мнение это

распространено и по сей день) (Аверьянов, Мартенс, 1998).

Те же положения получили развитие и в магистерской работе К.Э. Мартенса от 2000 г., где делается попытка ревизии семейства Anacoracidae. У Л.С. Гликмана заимствуется морфометрический метод. Учитывается характер разнозубости анакорацид. Автор старается удалить момент субъективности внедрением методов математической статистики (кластерный и факторный анализ), ранее примененных Л.С. Гликманом и А.О. Аверьяновым для другой группы ламнообразных (1998). Для замеров берутся зубы сходного положения в челюсти. Использовался массовый материал из большого числа местонахождений. Признаны валидными три рода и восемь видов. Генеральное направление эволюции – линия *Palaeoanacorax* – *Squalicorax*. *Palaeoanacorax intermedius* признается как переходный вид от рода *Palaeoanacorax* к роду *Squalicorax*. Анализируются палеоэкология, палеобиогеография и патологии анакорацид (Мартенс, 2000).

В 1990-е годы произошла активизация и саратовских палеоихтиологов. Были оценены перспективы региона, ставшего своеобразной стартовой площадкой для современной отечественной палеонтологии хрящевых рыб. Е.В. Поповым и А.В. Бирюковым отмечалась недостаточная изученность территории наряду с широкими перспективами для исследований остатков меловых эласмобранхий (Бирюков, Попов, 1999; Попов, 2000).

Е.М. Первушов с соавторами для сеноманского интервала разреза «Карамышка» отмечают наличие следующих видов: *Polyacrodus grevingki*, *Ptychodus* sp., *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina mülleri*, *Eostriatolamna subulata*, (?)*Hispidaspis gigas* (наличие вида как в разрезе Карамышка, так и в сеномане Поволжья в целом не подтверждается, вид характерен для тетической зоны), *Pseudoisurus tomosus*, *Cretodus* sp. (наличие вида как в разрезе Карамышка, так и в сеномане Поволжья в целом не подтверждается), *Cretolamna appendiculata*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* sp., *Leptostyrax* sp. (наличие вида как в разрезе Карамышка, так и в сеномане Поволжья в целом не подтверждается), Lamnoidea indet, *Synechodus dispar* (Первушов и др., 1999г). Состав сеноманской фауны эласмобранхий в разрезе Красный Яр-1 ограничивается видами *Ptychodus*

latissimus, (?)*P. rugosus* (наличие вида в сеномане не подтверждается), (?)*Squatina* sp., *Eostriatolamna subulata* (Gl.), *Cretolamna appendiculata* (Ag.), *Protolamna* sp., *Palaeoanacorax obliquus*, *Palaeoanacorax heterodon* (вид является синонимом *Palaeoanacorax obliquus*) (Первушов и др., 1999а).

В 2000 г. Е.В. Поповым и А.В. Лапкиным описывается новый вид мелких куньих акул *Galeorhinus glickmani* из фосфоритового горизонта в кровле сеномана местонахождения Саратов-1 в Саратове. Одновременно произведено сравнение с близким по морфологии видом «*Coelacanthus jaekeli*» из верхнего кампана Казахстана (упомянутый вид вполне может принадлежать роду *Galeorhinus*) (Попов, Лапкин, 2000). Однако Ч. Андервуд и Д. Уорд определили данные зубы как *Pachygaleus* sp. (Underwood et Ward, 2008).

Обращалось внимание и на такую специфическую группу как птиходонтиды. Они рассмотрены Е.Б. Разумовской в 2000 г. Были произведены обобщение материала по роду *Ptychodus* (за несколько десятилетий), анализ стратиграфического распределения представителей рода в верхнем мелу Нижнего Поволжья. Особое место занимает анализ зубного аппарата этих необычных акул-склерофагов. Ревизуется видовой состав рода в регионе. Рассмотрены потенциал рода для корреляции разрезов и стратификации вмещающих отложений и палеоэкологический аспект (Разумовская, 2000).

Производился и комплексный анализ местонахождений. Так, в 2000 г. был подробно рассмотрен комплекс остатков хрящевых рыб одного из лучших местонахождений региона – Пудовкино-3 (Колмакова, 2000).

В 2011 г. А.В. Бирюковым и Е.В. Поповым был проведен анализ комплекса акул и химер из нижнего фосфоритового горизонта местонахождения Меловатка-5 в Волгоградской области. Рассмотрению подверглись таксономический, палеоэкологический и бистратиграфический аспекты (Бирюков, Попов, 2011).

В последующие годы подверглись изучению ассоциации эласмобранхий ранне- (Бирюков, 2014б, в), средне- (Бирюков, Попов, 2015; Popov et Biriukov, 2015) и позднесеноманского возраста (Бирюков, Попов, 2016а). В 2014 г. впервые в регионе зафиксировано наличие в среднем и верхнем сеномане кошачьих акул

вида *Protoscyliorhinus cf. bettrechiensis* (Herman, 1977) (Попов, Бирюков, 2014). А в 2015 г. выходит работа международного коллектива авторов, констатирующая присутствие в сеномане региона нового рода акул-планктофагов *Pseudomegachasma* (Shimada et al., 2015). Зубы, принадлежащие виду *Pseudomegachasma casei* (Nessov, 1999) отмечались в сеномане Поволжья и ранее, только относились к другим родам и видам то одонтаспидид (*Johnlongia*), то китовых акул (*Eorhincodon*) (Несов, 1999). Кроме того, в 2017–2018 гг. в Самарской области стали известны два местонахождения фауны эласмобранхий, чей возраст предположительно определяется как терминальный сеноман – базальный турон (Бирюков и др., 2018б, в).

В туроне Поволжья установлено присутствие следующего комплекса: *Ptychodus* spp., *Squatina* sp., *Cretolamna cf. appendiculata*, *Cretoxyrhina cf. mantelli*, *Squalicorax falcatus*, *Synechodus* sp. Подобная бедность, вероятно, является следствием литологического состава вмещающих пород (карбонатные, без зон концентрации) и небольшим количеством опробований данного интервала, начатых лишь в 2015 г.

1990-е – 2010-е гг. можно признать временем модернизации и уточнения представлений о таксономическом составе и о биостратиграфическом значении, характере распространения и палеоэкологии акулковых рыб в сеномане Поволжья.

Сообщества эласмобранхий из различных интервалов сеномана (согласно современным представлениям) в Поволжье описывались в разное время. Так, субкомплекс эласмобранхий верхнемеловатской подсвиты (верхний сеноман) был получен из окрестностей г. Саратова еще во второй половине XIX в. (см., напр., Синцов, 1872). Сборы из среднемеловатской подсвиты сделаны Л.С. Гликманом близ с. Нижняя Банновка в 1950-е гг. (Гликман, 1956б). Нижнемеловатский субкомплекс стал известен лишь в 1990-е гг. из местонахождения Меловатка-5 (Бирюков, 2014в). Таким образом, раньше всех стали известны самые молодые сеноманские сообщества, а затем – все более древние.

Этапность в выделении номинальных таксонов представлена в таблице. 1, а динамика данного процесса на рисунке 2.

Таблица 1. Таксономический состав сеноманских эласмобранхий Поволжья по данным авторов 1870-х – 2020-х гг.

Автор, год	Таксономический состав сеноманских эласмобранхий	Число родов	Число видов
Синцов, 1872	<i>Hybodus</i> sp., <i>Hybodus eichwaldi</i> Kiprijan., <i>Hybodus dispar</i> Reuss., <i>Spinax major</i> Ag., <i>Acrodus polydictios</i> Reuss., <i>Ptychodus decurrens</i> Ag., <i>Ptychodus mammillaris</i> Ag., <i>Ptychodus polygyrus</i> Ag., <i>Squatina mülleri</i> Reuss., <i>Lamna raphiodon</i> Ag., <i>Lamna subulata</i> Ag., <i>Otodus basalis</i> Gieb., <i>Otodus appendiculatus</i> Ag., <i>Otodus subbasalis</i> Kiprijan., <i>Otodus crassus</i> Ag., <i>Otodus renardi</i> Kiprijan., <i>Corax heterodon</i> Reuss.	8	17
Sinzow, 1899	<i>Hybodus illingworthi</i> Dixon., <i>Hybodus eichwaldi</i> Kiprijan., <i>Hybodus dispar</i> Reuss., <i>Acrodus polydictios</i> Reuss., <i>Ptychodus decurrens</i> Ag., <i>Ptychodus rugosus</i> Dixon., <i>Ptychodus mammillaris</i> Ag., <i>Ptychodus polygyrus</i> Ag., <i>Ptychodus polygyroides</i> n. sp., <i>Scapanorhynchus raphiodon</i> Ag., <i>Scapanorhynchus (Lamna) subulata</i> Ag., <i>Lamna appendiculata</i> Ag., <i>Lamna crassa</i> Ag., <i>Otodus basalis</i> Gieb., <i>Otodus renardi</i> Kiprijan., <i>Oxyrhina subbasalis</i> Kiprijan., <i>Oxyrhina mantelli</i> Ag., <i>Corax heterodon</i> Reuss., <i>Corax falcatus</i> Ag.	8	19

Архангельский, Добров, 1913	<i>Hybodus dispar</i> Reuss., <i>Ptychodus decurrens</i> Ag., <i>P. mammillaris</i> Ag., <i>Lamna subulata</i> Ag., <i>Otodus basalis</i> Gieb., <i>O. appendiculatus</i> Ag., <i>O. subbasalis</i> Kipr.	5	7
Милановский, 1940	<i>Lamna</i>	1	1
Камышева- Елпатьевская, Иванова, 1947	<i>Hybodus dispar</i> Reus., <i>Ptychodus mammillaris</i> Ag., <i>Lamna subulata</i> Ag.	3	3
Гликман, 1953	<i>Hybodus</i> Ag., <i>Acrodus</i> Ag., <i>Ptychodus mammilaris</i> Ag., <i>Ptychodus deccurrens</i> Ag., <i>Ptychodus latissimus</i> Ag., <i>Squapanorhynchus</i> Woodward, <i>Squatina</i> Audr. (Dum.), <i>Cestracion</i> Cuv., <i>Odontaspis</i> Ag., <i>Lamna</i> Cuv., <i>Corax</i> Ag., <i>Oaleocерdo miillerei</i> Henle ¹ , <i>Synechodus</i> Woodw.	11	13
Гликман, 1964а	<i>Hybodus</i> sp., <u><i>Polyacrodus grewingki</i></u> Dalinkevičius, <u><i>Acrodus giedroyci</i></u> Dalinkevičius, <u><i>Ptychodus latissimus</i></u> Agassiz, <u><i>Paraorthacodus recurvus</i></u> (Trautschold), <u><i>Squatina melleri</i></u> Reuss, <i>Gyropleurodus canaliculatus</i> (Egerton), <i>Odontaspis macrorhiza</i> (Cope), <i>Pseudoisurus tomosus</i> Glückman, <u><i>Cretolamna appendiculata</i></u> (Agassiz), <u><i>Cretoxyrhina denticulata</i></u> (Glückman),	13	13

¹ Вероятно, автор имел в виду либо анакорацид, представителей рода *Palaeoanacorax* или *Squalicorax*, либо акулу-ангела, определяемую тогда как *Squatina mülleri*.

	<i>Palaeocorax falcatus</i> (Agassiz), <u><i>Synechodus dispar</i> (Reuss)</u>		
Первушов и др., 1999г	<i>Polyacrodus grevingki</i> , <i>Ptychodus latissimus</i> , (?) <i>P. rugosus</i> , <i>Ptychodus</i> sp., <i>Paraorthacodus recurvus</i> , <i>Squatina mülleri</i> , (?) <i>Squatina</i> sp., <i>Eostriatolamna subulata</i> , (?) <i>Hispidaspis gigas</i> , <i>Pseudoisurus tomosus</i> , <i>Leptostyrax</i> sp., <i>Cretodus</i> sp., <i>Cretolamna appendiculata</i> , <i>Cretoxyrhina denticulata</i> , <i>Protolamna</i> sp., <i>Palaeoanacorax obliquus</i> , <i>Palaeoanacorax heterodon</i> , Lamnoidae indet, <i>Synechodus dispar</i>	14	18
Бирюков, наст. работа	<i>Meristodonoides</i> sp., <i>Polyacrodus illingworthi</i> (Dixon, 1850), <i>Acrodus giedroyci</i> Dalinkevičius, 1935, <i>Lissodus</i> sp., <i>Ptychodus decurrens</i> Agassiz 1838, <i>Ptychodus mammillaris</i> Agassiz 1838, <i>Ptychodus latissimus</i> Agassiz 1837, <i>Gladioserratus magnus</i> Underwood et al. 2011, <i>Paraorthacodus recurvus</i> (Trautschold, 1877), <i>Protosqualus glickmani</i> Averianov, 1997, <i>Squatina cranei</i> Woodward, 1888, <i>Heterodontus canaliculatus</i> (Egerton in Dixon, 1850), <i>Cederstroemia cf. triangulata</i> Siverson, 1995, <i>Orectoloboides parvulus</i> (Dalinkevičius, 1935), <i>Cantioscyllium cf. decipiens</i> Woodward, 1889, <i>Anomotodon</i>	34	40

	<p><i>principalis</i> Cappetta, 1975, <i>Scapanorhynchus minimus</i> Landemaine, 1991, <i>Eostriatolamia subulata</i> (Agassiz, 1843), ?<i>Carcharias</i> sp., <i>Johnlongia</i> <i>allocotodon</i> Siverson, 1996, <i>Pseudomegachasma casei</i> (Nessov, 1999), <i>Dwardius woodwardi</i> (Herman, 1977), <i>Archaeolamna</i> cf. <i>kopingensis</i> (Davis, 1890), <i>Cretolamna</i> ex gr. <i>borealis</i> (Priem, 1897), <i>Cretoxyrhina vraconensis</i> (Zhelezko, 2000), <i>Cretoxyrhina</i> <i>denticulata</i> (Glückman, 1957), <i>Paraisurus</i> <i>macrorhizus</i> (Pictet et Campiche, 1858), <i>Protolamna</i> cf. <i>sokolovi</i> Cappetta, 1980, <i>Pseudoscapanorhynchus</i> cf. <i>compressidens</i> Herman, 1977, <i>Palaeoanacorax volgensis</i> Glückman, 1971, <i>Squalicorax</i> sp., <i>Squalicorax</i> <i>curvatus</i> (Agassiz, 1843), <i>Squalicorax</i> <i>falcatus</i> Agassiz, 1843, <i>Protoscyliorhinus</i> cf. <i>bettrechensis</i> (Herman, 1977), <i>Galeorhinus glickmani</i> Popov et Lapkin, 2000, <i>Synechodus dubrisiensis</i> (Macki, 1863), <i>Squatirhina</i> sp., <i>Squatirhina</i> <i>draytoni</i> Guinot et al., 2012, <i>Turoniabatis</i> <i>cappettai</i> Landemaine, 1991, Sclerorhynchidae gen. ind.</p>		
--	---	--	--

Подчеркиванием обозначены таксоны, корректно определенные авторами до уровня вида, двойным подчеркиванием корректно определенные авторами до уровня рода (в соответствии с современными систематическими

представлениями)

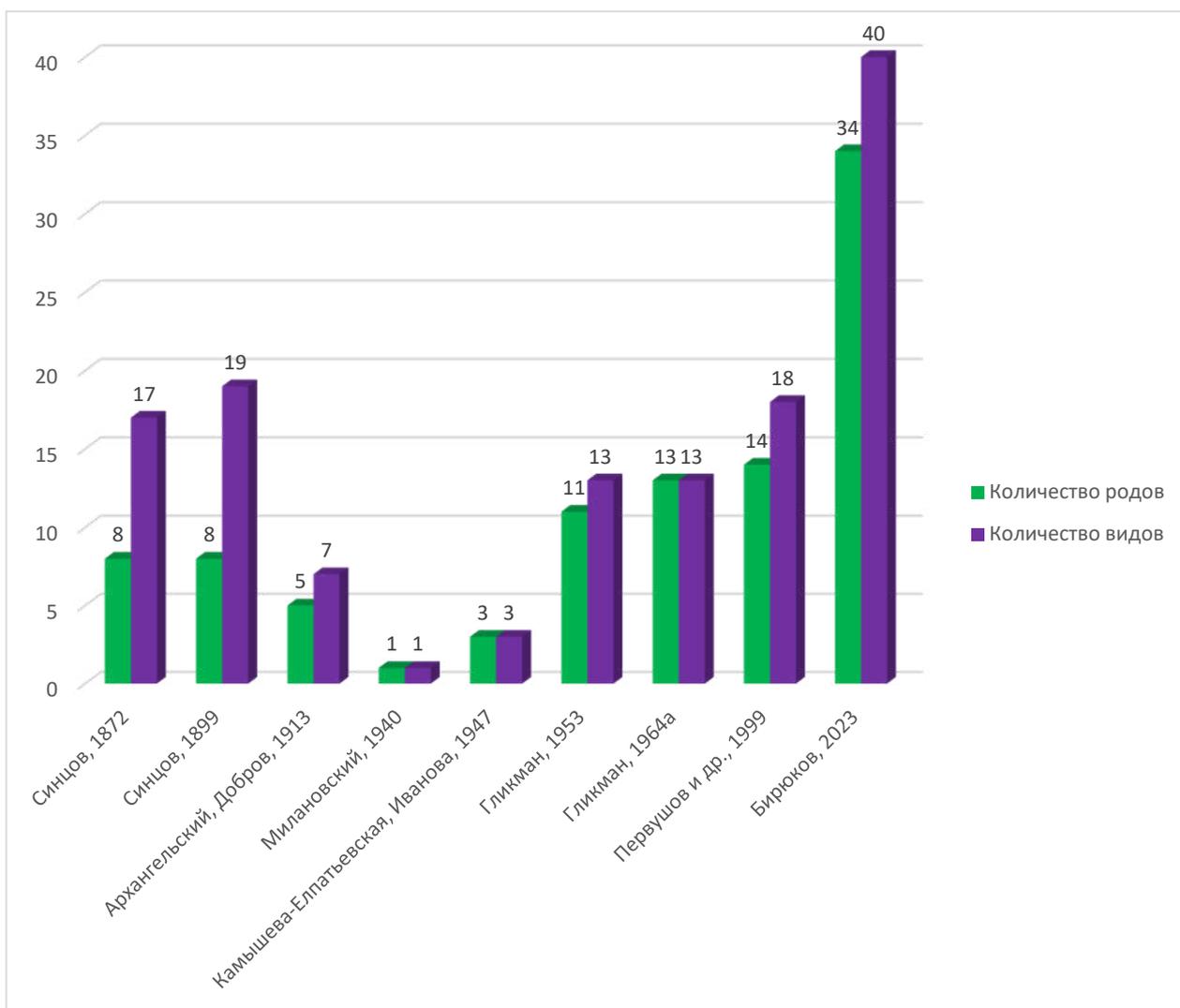


Рисунок 2. Динамика выделения номинальных таксонов сеноманских эласмобранхий в Поволжье в 1870-х – 2020 –х гг.

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

Впервые большое внимание ископаемым остаткам эласмобранхий в нашей стране уделяется в 1850-е гг. Первопроходцем данного направления становится В.А. Киприянов, в течение трех десятков лет издавший в вестнике Московского Общества Испытателей Природы серию статей, описывающих остатки рыб из так называемого «саморода» или «северского остеолита» – сеноманского фосфоритового конгломерата с территории, находившейся в те годы в составе

Курской губернии. Начало выходу данных работ было положено в 1852 г., а завершилась серия в 1881 г. (Kiprijanoff, 1852а, б, 1853а, б, 1854, 1857, 1859 а, б, в, 1860, 1880, 1881). Исследованиями были охвачены разнообразные остатки хрящевых рыб: зубы, ихтиодорулиты, чешуи, позвонки, копролиты.

Аналізу подвергся весь обнаруженный к тому времени материал. Стоит отметить, что отечественные исследования ископаемой фауны эласмобранхий начались с некоторым отставанием по сравнению с Европой, где остатки ископаемых хрящевых рыб изучались уже несколько десятков лет благодаря усилиям Л. Агассица, А. Вудворда и других авторов. Статьи В.А. Киприянова носят по преимуществу описательный характер. В статьях содержатся главным образом описания зубов крупных ламноидных акул. В общей сложности автор приводит описания следующих форм: *Hybodus* sp. (Kiprijanoff, 1853б, Tab. VI) (описан ихтиодорулит), *Lamna raphiodon* Ag. (Kiprijanoff, 1854, Tab. III, fig. 27–38) (качество изображения не позволяет отнести зубы к какому-либо валидному виду), *Lamna subulata* Ag. (Kiprijanoff, 1854, Tab. III, fig. 39–45) (качество изображения не позволяет отнести зубы к какому-либо валидному виду), *Carcharias medius* (Kiprijanoff, 1854, Tab. II, fig. 2) (качество изображения не позволяет отнести зубы к какому-либо валидному виду), *Otodus brandti* (Kiprijanoff, 1854, Tab. II, fig. 3) (возможно, зуб принадлежал представителю кардабиодонтид), *Otodus crassus* Ag. (Kiprijanoff, 1854, Tab. II, fig. 4–20) (возможно, зубы принадлежали представителям кардабиодонтид), *Otodus renardi* (Kiprijanoff, 1854, Tab. II, fig. 21–30) (возможно, зубы принадлежали представителям кардабиодонтид), *Otodus basalis* Giebel. (Kiprijanoff, 1854, Tab. II, fig. 31–38, Tab. III, fig. 1–10) (возможно, зубы принадлежали представителям кардабиодонтид), *Otodus subbasalis* (Kiprijanoff, 1854, Tab. III, fig. 11–21) (изображенные зубы можно идентифицировать как *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957)), *Oxyrhina roulleri* (Kiprijanoff, 1854, Tab. III, fig. 22–26) (качество изображения не позволяет отнести зубы к какому-либо валидному виду), *Corax heterodon* Reuss (Kiprijanoff, 1853а, Tab. II) (судя по изображениям под данным названием фигурируют несколько валидных сейчас видов родов

Palaeoanacorax и *Squalicorax*), *Hemipristis plicatilis* (Kiprijanoff, 1854, Tab. II, fig. 1) (качество изображения не позволяет отнести зубы к какому-либо валидному виду). Также значительное место отведено птиходонтидам, приводятся описания таких их видов как *Ptychodus decurrens* Ag. (Kiprijanoff, 1852б, Tab. XIII, fig. 4), *Ptychodus mammillaris* Ag. (Kiprijanoff, 1852б, Tab. XII, fig. 3, Tab. XIII, fig. 3), *Ptychodus polygyrus* Ag. (Kiprijanoff, 1852б, Tab. XIII, fig. 6) (изображен зуб *Ptychodus decurrens*), *Ptychodus latissimus* Ag. (Kiprijanoff, 1852б, Tab. XII, fig. 1, 2), *Ptychodus oweni* Dixon (Kiprijanoff, 1881) (автор ошибочно переопределяет зуб, описанный им ранее как принадлежащий *Ptychodus decurrens* Ag. (Kiprijanoff, 1852б, Tab. XIII, fig. 5), качество изображения, сохранность и индивидуальные особенности зуба не позволяют достоверно установить его видовую принадлежность). Автор обращает внимание и на относительно новый аспект изучения зубов, а именно – на их микроструктуру. В статье 1853 г. описываются плавниковые шипы, принадлежавшие гибодонтам (Kiprijanoff, 1853б). Были предприняты попытки классифицировать и позвонки ископаемых эласмобранхий (1857). В.А. Киприянов может по праву считаться первопроходцем в деле изучения отечественной ископаемой фауны хрящевых рыб (Стародубцева, Сорока, 2016; Нелихов, 2017).

Еще одной крупной сводкой по хрящевым рыбам в Российской империи стала в 1860 г. работа А.С. Роговича «Об ископаемых рыбах киевского учебного округа» (1860). Классификация проведена А.С. Роговичем по Л. Агассицу на основе строения чешуй. Акулы и скаты отнесены к разряду Placoidea. Перечень рыб, остатки которых обнаружены автором, приводится в соответствии с данной систематикой, но без хронологического порядка. В сводке приведены данные как по меловым, так и кайнозойским ископаемым рыбам с территории современной Украины. При этом автор проводит сопоставление с аналогичными фаунами Европы, в частности, Великобритании. Кроме того, он проводит сравнение формационной принадлежности обнаруженной ихтиофауны, датировки также сделаны по формациям. А. Рогович обратил внимание на разнозубость акул, довольно редко оказывавшуюся в поле зрения современных ему исследователей.

Работа была снабжена достаточно подробными иллюстрациями, которые позволяют в наши дни систематизировать описанный материал в соответствии с современными взглядами на группу. В 2021 г. материалы, собранные А. Роговичем из альба Украины, были ревизованы Т. Сокольским и Г. Гуино (Sokolskyi, Guinot, 2021) в соответствии с современными представлениями о систематике эласмобранхий. Для альбских и сеноманских (в современном понимании) отложений А. Роговичем приводится следующий набор видов: *Hybodus kessleri* Rog. (Рогович, 1860, табл. III, фиг. 3–5) (переопределен как *Synechodus kessleri* (Rogovich, 1861) comb. nov. (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *H. subulatus* Rog. (Рогович, 1860, табл. III, фиг. 6–11) (переопределен как *Synechodus subulatus* (Rogovich, 1861 non Leriche, 1951) comb. nov. (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *H. dispar* Reuss (Рогович, 1860, табл. III, фиг. 12) (изображен *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold 1877) (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *H. bidentatus* Rog. (Рогович, 1860, табл. III, фиг. 13) (определение поддержано в ходе ревизии (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *H. tuberculatus* Rog. (Рогович, 1860, табл. II, фиг. 20–21) (качество изображения не позволяет отнести зуб к какому-либо валидному виду, образец утрачен (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *H. marginatus* Rog. (Рогович, 1860, табл. III, фиг. 14–18) (качество изображения не позволяет отнести зубы к какому-либо валидному виду, образцы утрачены, но в ходе ревизии установлена их принадлежность к роду *Squatina* (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *Acrodus rugosus* Ag. (Рогович, 1860, табл. II, фиг. 11) (изображен *Heterodontus* aff. *canaliculatus* (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *A. affinis* Reuss. (Рогович, 1860, табл. II, фиг. 12) (качество изображения не позволяет отнести зуб к какому-либо валидному виду), *Sphaenonchus compressus* Rog. (Рогович, 1860, табл. I, фиг. 9, 10) (качество изображения не позволяет отнести зубы к какому-либо валидному виду, образцы утрачены, но в ходе ревизии установлена их принадлежность к роду *Asteracanthus* (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *Ptychodus decurrens* Ag. (Рогович, 1860, табл. II, фиг. 1–2) (на фиг. 1, судя по форме коронки изображен *Ptychodus mammillaris*), *Carcharias tenuis* Ag. (Рогович, 1860, табл. IV, фиг. 20) (качество изображения и степень сохранности не позволяют отнести зуб к какому-либо валидному виду,

образец утрачен (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *Lamna (Odontaspis) ornata* Rog. (Рогович, 1860, табл. VII, фиг. 14) (образец утрачен (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *L. (Odontaspis) gracilis* Ag. (Рогович, 1860, табл. VII, фиг. 15, 16) (переопределены как *Eostriatolamia striatula* (Dalinkevičius, 1935) (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *L. (Odontaspis) subulata* Ag. (Рогович, 1860, табл. VII, фиг. 17–20) (зубы на фиг. 18–21 переопределены как *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843b) (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *L. (Odontaspis) minuta* Rog. (Рогович, 1860, табл. VII, фиг. 22) (образец утрачен, но в ходе ревизии зуб отнесен к *Heterodontus* aff. *canaliculatus* (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *Otodus appendiculatus* Ag. (Рогович, 1860, табл. V, фиг. 1–11) (зубы на фиг. 1–5 отнесены к *Cretoxyrhina vraconensis* Zhelezko, 2000, на фиг. 6, 10, 11 – к *Protolamna* cf. *sokolovi* Cappetta, 1980, на фиг. 7 – вероятно, к роду *Archaeolamna*, на фиг. 8, 9 – к неопределимым ламнообразным (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *O. monstrosus* Rog. (Рогович, 1860, табл. V, фиг. 12) (зуб переопределен как *Paraisurus macrorhizus* (Pictet & Campiche, 1858) (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *O. striatus* Rog. (Рогович, 1860, табл. V, фиг. 13, 14) (зуб на фиг. 13 переопределен как *Archaeolamna striata* comb. nov. (Rogovich, 1861), зуб на фиг. 14 отнесен к неопределимым ламнообразным (Sokolskyi, Guinot, 2021)), *O. serratus* Ag. (Рогович, 1860, табл. VIII, фиг. 20) (качество изображения не позволяют отнести зуб к какому-либо валидному виду), *O. semiplicatus* Ag. (Рогович, 1860, табл. V, фиг. 15) (качество изображения не позволяют отнести зуб к какому-либо валидному виду), *Oxyrhina mantellii* Ag. (Рогович, 1860, табл. VIII, фиг. 6, 7) (Зубы можно предположительно идентифицировать как принадлежащие *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957)), *Corax obliquus* Reuss (Рогович, 1860, табл. III, фиг. 30) (качество изображения не позволяет отнести зуб к какому-либо валидному виду).

С 1910-х гг. в России в отношении исследований меловых эласмобранхий наблюдается некоторое «затишье», обусловленное, в том числе, и политическими событиями. Перерыв продлился несколько десятилетий, вплоть до 1950-х годов. Однако в Литве подобные изыскания велись в 30-е годы XX в. Их тоже можно отнести к первому этапу истории изучения меловых эласмобранхий, к этапу

первоначального накопления и обработки ископаемого материала.

В 1935 г. в Каунасе публикуется монография И.А. Далинкевичиуса «On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk», ставшая первой сводкой по ископаемым эласмобранхиям Прибалтийского региона. В работе были рассмотрены ископаемые фауны эласмобранхий от сеномана до маастрихта. Также выделяются девять новых видов. Кроме того, ставится вопрос о стратиграфическом значении акул. Их вертикальное распространение привязывается к зональной схеме по беспозвоночным (в частности, белемнитам). Однако зачастую при стратиграфической привязке автор оперирует местными подразделениями и формациями, что затрудняет их сопоставление с глобальной шкалой и мешает точной датировке остатков. В 2008 г. катранообразные, описанные И.А. Далинкевичиусом были ревизованы С. Адне, А. Каппетта и Р. Мертинене (Adnet et al., 2008). Для сеноманских отложений И.А. Далинкевичиус приводит следующий перечень видов эласмобранхий: *Acrodus giedroyci* (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 34, 35) (в работе приводится первоописание вида), *Hybodus (Polyacrodus) grewinki* (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 36–38) (в работе приводится первоописание вида), *Spinax major* Agassiz, 1843 (Dalinkevičius, 1935, pl. II, fig. 59) (материал представлен только ихтиодорулитами), *Ptychodus decurrens* Agassiz, 1839, *Ptychodus mammillaris* Agassiz, 1839 (Dalinkevičius, 1935, tab. III, fig. 62), *Notidanus* sp., *Acanthias appendiculatus* Leriche, 1929 (Dalinkevičius, 1935, text-figs. 1–3, pl. I, fig. 1–4) (С. Аднет с соавторами определяют остатки данного вида из сеномана Литвы как *Protosqualus glickmani* Averianov, 1997 (Adnet et al., 2008)), *Centrophorus(?) balticus* Dalinkevičius (Dalinkevičius, 1935, text-figs 4–7, pl. I, fig. 5–9) (С. Адне с соавторами определяют зуб на fig. 8a как *Protosqualus* sp., на text-figs. 4a, 4c, 5a, 5c, fig. 5a, 6a, c как *Squaliodalatias* sp., на text-figs 6a, c, 7a, fig. 7a, 9a, c как *Protocentrophorus balticus* (Dalinkevičius, 1935) new comb. (Adnet et al., 2008)), *Squatina decipiens* (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 10–17) (в работе приводится первоописание вида), *Scyllium antiquum* Agassiz, 1843 (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 18) (валидное ныне наименование *Scyliorhinus antiquus* (Agassiz, 1843)), *Scyllium* sp., *Ginglymostoma lithuanica* (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 19, 20)

(в работе приводится первописание вида), *Ginglymostoma parvula* (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 21) (в работе приводится первописание вида), *Cestracion canaliculatus* Egerton, 1850 (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 22–28) (ныне вид относится к роду *Heterodontus*), *Cestracion upnikensis* (Dalinkevičius, 1935, pl. I, fig. 29–33) (в работе приводится первописание вида, ныне вид должен быть отнесен к роду *Heterodontus*), *Scapanorhynchus raphiodon* Agassiz, 1843 (Dalinkevičius, 1935, pl. III, fig. 70–75), *Odontaspis subulata* Agassiz, 1843 (Dalinkevičius, 1935, pl. III, fig. 77–83) (ныне вид рассматривается как *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843)), *Odontaspis (Synodontaspis) striatula* (Dalinkevičius, 1935, pl. IV, fig. 84–95) (вероятно, приведены изображения зубов нескольких видов мелких ламнообразных), *Odontaspis macrorhiza* Cope, 1875 (Dalinkevičius, 1935, pl. IV, fig. 96–101) (вероятно, приведены изображения *Protolamna* cf. *sokolovi* Carretta, 1980), *Odontaspis gigas* Woodward, 1889 (Dalinkevičius, 1935, pl. IV, fig. 102, 103) (качество изображения не позволяет ассоциировать зубы с каким-либо валидным видом), *Lamna appendiculata* Agassiz, 1843 (Dalinkevičius, 1935, pl. V, fig. 104–109) (качество изображения не позволяет ассоциировать зубы с каким-либо валидным видом, зуб на fig. 106, возможно принадлежал представителю рода *Dwardius*), *Lamna* cf. *semiplicata* Agassiz (Dalinkevičius, 1935, pl. V, fig. 110, 111) (качество изображения не позволяет ассоциировать зубы с каким-либо валидным видом), *Lamna* cf. *crassa* Agassiz (Dalinkevičius, 1935, pl. V, fig. 112, 113) (качество изображения не позволяет ассоциировать зубы с каким-либо валидным видом), (?) *Oxyrhina primaeva* (Dalinkevičius, 1935, pl. V, fig. 114–118) (изображенные зубы можно отнести к виду *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957)), *Oxyrhina* cf. *angustidens* Reuss (Dalinkevičius, 1935, pl. V, fig. 119, 120) (качество изображения не позволяет ассоциировать зубы с каким-либо валидным видом), *Corax falcatus* Agassiz, 1843 (Dalinkevičius, 1935, pl. III, fig. 63–67) (проверить родовую и видовую принадлежность анакорцид не представляется возможным вследствие низкого качества изображения), *Synechodus nitidus* Woodward (Dalinkevičius, 1935, pl. II, fig. 39–49), *Synechodus recurvus* Trautschold, 1872 (Dalinkevičius, 1935, pl. II,

fig. 50–58) (ныне вид рассматривается как *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold, 1877)).

В 1970–2000-е гг. меловая фауна эласмобранхий Литвы исследуется Р.А. Шважайте (Мертинене). В 1978 г. она с использованием зональной схемы по акулам определяется возраст есяской свиты как верхнеальбский (Мертинене, 1978). Фауна эласмобранхий используется и при сопоставлении разрезов.

Видам *Eoanacorax dalinkeviciusi* и *Paraisurus macrorhiza* приписывается статус руководящей фауны. В дальнейшем последний из них будет использоваться в этом качестве и в других районах Восточно-Европейской платформы, например, в Поволжье.

В 1980 г. выходит диссертация Р.А. Мертинене «Зубы эласмобранхий альбских и сеноманских отложений западной части Восточно-Европейской платформы и их стратиграфическое значение». Опираясь на значительный материал (10000 зубов) из Прибалтики и Украины, автор разбивает весь имеющийся в его распоряжении комплекс на 21 вид, 16 родов, 12 семейств. Описывается 1 новый вид, а еще 8 впервые описываются для данной территории. В систематической части также продолжается начатое в более ранних работах выяснение филогенетических взаимоотношений внутри анакорацид. Р.А. Мертинене предлагает выделение трех зон по анакорацидам для верхнего альба (*Eoanacorax dalinkeviciusi*), нижнего (*Palaeoanacorax volgensis*) и верхнего (*Palaeoanacorax obliquus*) сеномана (в соответствии с принятой тогда двучленной схемой деления данного яруса). Зоны по акулам сравниваются с зонами по аммонитам и фораминиферам. В дополнение к совместной работе с Л.С. Глимманом (1971) автор не ограничивает зону *Eoanacorax dalinkeviciusi* территорией Литвы, а расширяет ее на Францию и Мангышлак. Также для каждой зоны дается характерный комплекс эласмобранхий (Мертинене, 1980).

Скрупулезно рассматриваются морфологические и гистологические особенности зубов. Анализируются их функциональные типы. В противоположность Л.С. Гликману литовская исследовательница не придерживается мнения, что микростроение зубов является решающим

признаком при систематизации эласмобранхий. Упоминается установление существования зубов промежуточного типа между ортодентиновыми и остеодентиновыми. Кроме того, отмечаются различия эмалеподобного (энамелоидного) слоя у разных родов. На основании вышеперечисленных данных микроструктуру зубов предлагается считать родовым (или даже видовым) признаком. А по наличию у гетеродонтид и ортодонтных и остеодонтных зубов, предполагается вывести данное семейство из отряда гексанхид и выделить в самостоятельный отряд, даже за рамками инфраклассов ортодонтов и остеодонтов. Для объективизации описания зубного материала автор разработала более детальную схему описания зуба.

Положения диссертации нашли отражение и в последующих работах Р.А. Мертинене. В 1982г. публикуется ее статья по гистологии зубов эласмобранхий. В ней рассматривается микроструктура зубов акул из 12 семейств. Также обсуждается и происхождение энамелоида. Разбирается строение зубов нескольких распространенных ламнообразных. Отдельное место уделяется птиходонтидам, как носителям остеодентиновых зубов, но отличающихся по строению от зубов других остеодонтов (Мертинене, 1982а). Обращается внимание и на более примитивные группы. Так палеоспинаксовые акулы причисляются к ортодонтам. А ортокодонтиды и полиакродонтиды сочетают признаки как ортодонтов, так и остеодонтов. Автор продолжает придерживаться мысли, что микроструктура зубов – родовой (или даже видовой) признак. Фактически система эласмобранхий Л.С. Гликмана ставится под сомнение (хотя об этом и не говорится прямо).

В том же 1982 г. Р.А. Мертинене продолжает выяснение вопроса о стратиграфическом значении ископаемой фауны эласмобранхий. Основной руководящей группой в ней признаются анакорациды, по которым выделяются следующие зоны: *Eoanacorax dalinkevichiusi*, соответствующая верхнему альбу, *Palaeoanacorax volgensis* – нижнему сеноману и *Palaeoanacorax obliquus* – верхнему сеноману. Однако автор выходит за рамки руководящей фауны в узком смысле этого слова и переходит к рассмотрению комплексов акул, характерных для

обозначенных зон. При этом для каждой зоны называются наиболее типичные виды. Например, для зоны *Eoanacorax dalinkevichiusi* это *Scapanorhynchus subtilis* (ныне *nomen nudum*), для зоны *Palaeoanacorax volgensis* – *Scapanorhynchus raphiodon*. А зона *Palaeoanacorax obliquus* характеризуется появлением первых представителей рода *Ptychodus*. То есть констатируется факт, что те или иные отложения могут быть охарактеризованы не только отдельными видами, но и всем ископаемым сообществом эласмобранхий (Мертинене, 1982б).

В среднеазиатском регионе исследования комплексов эласмобранхий начинаются в 1950-х гг. В 1957 г. Л.С. Гликман описывает следующий комплекс хрящевых рыб из турона Таджикистана: *Odontaspis divaricatus* (Leidy), *Leptostyrax Williston*, *Ptychodus deccurrens* Ag., *Anacorax falcatus* Ag., *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.). Материал сравнивается с американскими и европейскими формами (Гликман, 1957г). К сожалению, отсутствие изображений не дает возможности проверить корректность этих определений.

В своей монографии 1980 г. Л.С. Гликман в составе альбских комплексов Литвы указывает виды *Paraorthacodus* ex gr. *recurvus*, *Pseudoisurus* ex gr. *tomosus*, *Cretolamna* ex gr. *appendicuiata*, *Paraisurus macrorhiza*, *Eoanacorax dalinkevichiusi* Glückman et Shvazhaite, 1971 (ныне валидность сомнительна), *Synechodus* ex gr. *dispar* и рода *Meristodon*, *Polyacrodus*, *Squalus*, *Squatina*, *Gyropleurodus* (ныне считается синонимом рода *Heterodontus*), *Pseudoheterodontus* (ныне считается синонимом рода *Heterodontus*), *Scyliorhinus*. К сожалению, материал не проиллюстрирован, поэтому проверка определений невозможна. Для альба Украины приведены (без изображений) виды *Notidanus* ex gr. *microdon* (ныне отнесен к роду *Hexanchus*), *Paraorthacodus* ex gr. *recurvus*, *Pseudoisurus* ex gr. *tomosus*, *Cretolamna* ex gr. *appendiculata*, *Paraisurus macrorhiza*, *Synechodus* ex gr. *dispar* и рода *Meristodon*, *Squatina*, *Scyliorhinus*. В альбе Мангышлака и Южного Приаралья отмечается (без изображений) наличие видов *Notidanus* ex gr. *microdon*, *Paraorthacodus* ex gr. *recurvus*, *Pseudoisurus* ex gr. *macrorhiza*, *Pseudoisurus* ex gr. *tomosus*, *Eostriatolamia* ex gr. *subulata*, *Cretaspis* ex gr. *gigas*, *Cretolamna* ex gr. *appendicuiata*, *Paraisurus macrorhiza*, *Synechodus* ex gr. *dispar*, родов *Meristodon*,

Polyacrodus, *Sphenodus*, *Squalus*, *Squatina*, *Gyropleurodus*, и скатов *Batoidei* без упоминания родовой принадлежности.

Сеноманские комплексы автор выделяет на Русской плите (*Paraorthacodus* ex gr. *recurvus*, *Eostriatolamia* ex gr. *subulata*, *Pseudoisurus* ex gr. *tomosus*, *Cretolamna* ex gr. *appendiculata*, *Synechodus* ex gr. *dispar*, *Corina* ex gr. *primaeva*, рода *Meristodon*, *Acrodus*, *Squalus*, *Squatina*, *Scyliorhinus* без указания вида), на Украине (*Paraorthacodus* ex gr. *recurvus*, *Pseudoisurus* ex gr. *tomosus*, *Synechodus* ex gr. *dispar*), в Крыму (*Notidanus* ex gr. *microdon*, *Pseudoisurus* ex gr. *macrorhiza*, *Cretolamna* ex gr. *appendiculata*, *Cretoxyrhina* ex gr. *denticulata*, *Palaeoanacorax* ex gr. *volgensis*, род *Ptychodus* без указания вида), на территории Приаралья, Примугоджарья, Мангышлака, Таджикистана, Большого Балхана и Туркмении (*Paraorthacodus* ex gr. *recurvus*, *Pseudoheterodontus* sp. (Гликман, 1980, табл. XVI, фиг. 10–12), *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* sp. nov. (Гликман, 1980, табл. XII, фиг. 38) (несмотря на ссылку изображение отсутствует), *Eostriatolamia* ex gr. *subulata*, *Pseudoisurus* ex gr. *macrorhiza*, *Pseudoisurus* ex gr. *tomosus*, *Cretolamna* ex gr. *appendiculata*, *Cretoxyrhina* ex gr. *denticulata*, *Palaeoanacorax* ex gr. *volgensis*, *Synechodus* ex gr. *dispar*, *Corina* ex gr. *primaeva*, рода *Meristodon*, *Hybodus*, *Acrodus*, *Polyacrodus*, *Ptychodus*, *Sphenodus*, *Squalus*, *Squatina*, *Gyropleurodus*, *Pseudoheterodontus*, *Scyliorhinus* без указания вида). К сожалению, большинство указанных форм не проиллюстрировано, вследствие чего проверка определений не представляется возможной.

В туроне Средней Азии, Мангышлака и Примугоджарья отмечается присутствие *Scapanorhynchus darvasicus* (Гликман, 1980, табл. XIX, фиг. 9, 10), *Palaeoanacorax intermedius* Glückman, 1971 (Гликман, 1980, табл. XII, фиг. 1–7) (вероятно, синоним *Squalicorax falcatus* Agassiz, 1843), *Palaeoanacorax pamiricus* (Glückman, 1971) (Гликман, 1980, табл. XII, фиг. 16–18) (ныне отнесен к роду *Squalicorax*), *Praeptychocorax curvatus* (Williston 1900). Без изображений приводятся следующие виды: *Scapanorhynchus* ex gr. *eorhaphiodon*, *Rhaphiodus* ex gr. *texanus* (ныне отнесен к роду *Scapanorhynchus* (Cappetta, 2012)), *Eostriatolamia* ex gr. *subulata*, *Cretaspis* ex gr. *gigas* (ныне отнесен к роду *Hispidaspis* (Cappetta,

2012)), *Pseudoisurus* ex gr. *macrorhiza*, *Pseudoisurus* ex gr. *tomosus*, *Cretolamna* ex gr. *appendiculata*, *Cretoxyrhina* ex gr. *denticulata*, *Palaeoanacorax* ex gr. *volgensis*, рода *Meristodon*, *Hybodus*, *Ptychodus*, *Gyropleurodus*, упоминаются скаты *Batoidei*. К сожалению, проверка корректности определений невозможна вследствие отсутствия изображений. Для турона Русской плиты отмечается присутствие *Cretoxyrhina* ex gr. *denticulata*, *Scapanorhynchus* ex gr. *eorhaphiodon*, *Eostriatolamia* ex gr. *subulata*, *Cretolamna* ex gr. *appendiculata*, *Palaeoanacorax* ex gr. *volgensis* и представителей рода *Ptychodus* без конкретизации видов. Поскольку материал не проиллюстрирован, проверка определений невозможна.

В 1978 М.И. Соколов издает книгу «Зубы акул как руководящие ископаемые при зональном расчленении меловых отложений Туранской плиты». В ней он отстаивает идею использования остатков акул в качестве руководящей фауны, для чего предлагает обратить внимание на семь родов с наиболее высокими темпами эволюции: *Anacorax*, *Hispidaspis*, *Scapanorhynchus*, *Megarhizodon*, *Paraisurus*, *Semiplicatodus*. Особое положение отводится анакорацидам. Причем, автор для их описания оперирует иными видовыми названиями, чем у Л.С. Гликмана. Кроме того, впервые в СССР была сделана попытка на практике учесть такой фактор как разнозубость. В книге приведены ряды озубления для нескольких видов, реконструированные автором. Как итог работы предлагается зональная схема от альба до маастрихта (Соколов, 1978). В 1986 г. Л.А. Несов и Н.И. Удовиченко описывают из верхнеальбско-верхнесеноманских пород Средней Азии *Pseudohypolophus lapilliferous* Nesson, из верхнетуронско-коньякских – *Myledaphus tritus* Nesson, а из сантонских – *Parapaleobates glickmani* Nesson и *Baibishia baibishe* Nesson (Несов, Удовиченко, 1986). В 1991 г. Р.А. Мертинене и Л.А. Несов описывают пять видов полиакродонтид из апта, альба, сеномана, турона-коньяка Ср. Азии и Монголии. Авторы относят четыре из них к роду *Polyacrodus*, а один – к роду *Asiadontus* (Мертинене, Несов, 1991). Уже тогда было ясно, что среднеазиатские комплексы эласмобранхий отличаются от европейских. Осмысление причин этого

происходило в 1990-х гг. Накопленного материала было достаточно для палеобиогеографических выводов.

В 1997 г., уже после смерти автора, выходит книга Л.А. Несова «Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии». Основное внимание в книге уделяется среднеазиатским местонахождениям. Рассмотрению подвергается большое количество групп позвоночных. Не оставляются в стороне и такие аспекты как тафономия, палеоклиматология, палеогеография. Видное место в труде занимают и эласмобранхии. Упор делается на анализ развития сообществ этих рыб в течение мелового периода по периферии океана Тетис. Пожалуй, это единственное отечественное исследование, обращающее внимание на архаичных, примитивных, малоизученных акул, таких как гибодонты и палеоспинациды. Лагунные, опресненноводные и солоноватоводные окраины океана Тетис объявляются Л.А. Несовым своеобразным «домом престарелых», местом «почетной пенсии» таких древних, доживающих свой век групп как большинство гибодонтных акул, вытесненных из нормально-морских биотопов представителями более прогрессивных групп, в частности, ламнообразными (Несов, 1997).

Помимо этого автором приводятся данные по сеноманским комплексам эласмобранхий как из работ Л.С. Гликмана (1953, 1980), так и по сборам, сделанным лично или коллегами. Для местонахождения Саратов-2 приводится следующий список форм: *Synechodus dispar*, *Heterodontus canaliculatus*, *Squatina* sp. или *Cretorectolobus* sp.; *Eostriatioamia* sp., *Odontaspis* sp. cf. *O. subulata*, *Odontaspis* sp. cf. *O. macrorhiza*" (= *Protolamna sokolovi*), *Squalicorax volgensis*(?), *Ptychodus* sp.

На территории Зауралья и Казахстана многие годы исследования проводились В.И. Железко. В 1990 г. он становится автором раздела «Рыбы (селахии)» в книге «Верхнемеловые отложения Южного Зауралья (район Верхнего Притоболья)». В труде был приведен филогенетический ряд нового рода *Acrolamna*, рассмотрены его состав и история развития. В том числе, для верхнего альба-нижнего сеномана выделяется вид *A. kolbajensis*, для нижнего

сеномана – *A. sulukarjenica*, для среднего-верхнего сеномана – *A. saratovi*. Скорее всего, предлагаемые виды являются *nomen nudum* вследствие низкого качества изображений (фотографий нет вообще) и упоминания их лишь в данной работе. А. Каппетта, вероятно справедливо, полагает, что под этими названиями описаны представители рода *Archaeolamna*, поскольку морфология их коронок сильно отличается от типичных зубов *Acrolamna* (Cappetta, 2012). Также подверглись анализу состав и история эволюции рода *Protolamna* (Железко, 1990).

В 1995 взгляды В.И. Железко на эволюцию и стратиграфическое применение эласмобранхий формулируются в его докторской диссертации «Биостратиграфия фосфоритоносных формаций мела-палеогена Зауралья и Северо-Западного Казахстана по эласмобранхиям». Работа носила комплексный характер. В том числе обсуждались и геологическое строение фосфоритоносных формаций, и фосфоритогенез. Значимое место занимают и характеристики местонахождений ископаемых акул в районе исследований. Систематика акул в диссертации была построена по Л.С. Гликману с изменениями, относившимися к составу некоторых родов. Автор также рассматривает особенности направленного характера морфологических преобразований дифференцированных признаков зубного аппарата, как наиболее важного для систематики ископаемых эласмобранхий. Анализируется эволюция зубных аппаратов родов *Isurolamna*, *Protolamna*, *Eostriatolamia*. Больше, чем у Л.С. Гликмана, внимание обращено на терминологию, которая несколько более дифференцирована. В.И. Железко детальнее рассматривает развитие отдельных признаков. Как и прежде, основным направлением развития зубного аппарата у различных групп пелагических акул объявляется усиление режущей функции (Железко, 1995).

Эти взгляды находят приложение в разработанной автором зональной схеме для мела по акулам. Схема базируется в основном на анакорацидах, как наиболее динамично меняющейся группе, но с привлечением и других таксонов. Предпринимается попытка рассмотрения всего сообщества в комплексе на тот или иной момент времени. Для верхнего мела предлагается шестнадцать зон, сопоставляемых с зонами по другим группам фауны. Что интересно,

Palaeoanacorax pamiricus, относимый ранее Л.С. Гликманом к турону, удревняется и помещается в верхний сеноман. Зоны признаются неравновесными, проводится их калибровка по степени обоснованности, подчеркивается явно неоднородная степень охарактеризованности фауной эласмобранхий разных интервалов разреза верхнего мела. Но даже с подобной оговоркой акулам приписывается статус ортостратиграфической группы, при помощи которой возможны корреляция разнофациальных отложений и характеристика границ стратонов (ярусов и систем). В своем труде В.И. Железко не ограничивается рамками заявленного в заглавии региона. Его положения всегда обосновываются сравнением с материалами из других регионов страны и из-за рубежа (Железко, 1995, 1997).

Результаты последних исследований В.И. Железко выходят в 2000 г. В статье «Классификация, методы изучения и особенности эволюции зубных систем акул отряда Lamniformes» проводится анализ изменчивости различных морфологических типов зубных систем во времени. Большое внимание уделяется боковым зубцам, описываются четыре этапа их развития. Не ослабевает интерес автора к пелагическим акулам вследствие их широкого распространения и высоких темпов эволюции. Производится выделение филетических рядов направленной изменчивости, проводится связь «дробления» видов с абиотическими событиями. Автор отмечает факт отсутствия эталонной шкалы признаков. Подвид же объявляется им категорией свободного пользования. В итоге провозглашается независимое выделение видовых признаков для каждой филетической линии. В качестве причин частых параллелизма и конвергенции рассатриваются сходство структурного плана зубов, общность в направлении их эволюции и генетическая близость. Отмечаются почти одинаковые закономерности в эволюции разных филетических линий. Основным путем развития зубов называется эволюция от различных начальных форм к ножевидным зубам. На этом пути выделяется пять этапов развития зуба. Выделяются два генеральных направления развития зубов (с боковыми зубцами, со временем сливающимися с основной вершиной и без таковых) (Железко,

2000а).

Статья «О развитии зубного аппарата пелагических акул рода *Hispidaspis* Sokolov, 1978 (по материалам из отложений среднего и верхнего мела Средней Азии и Казахстана)» является продолжением исследований М.И. Соколова. Появление рода *Hispidaspis* относится автором к раннему мелу. Отмечается и быстрое эволюционное развитие группы. Так, уже к среднему альбу приурочивается появление крупных зубов. Дальнейшие представители рода в интервале от позднего альба и на протяжении всего позднего мела – уже полноценные пелагические хищники. В.И. Железко выводит четкую последовательность видов в филетической линии на основе анализа морфологии зубов. Уделяется внимание и функциональному анализу зубного аппарата. На восемь видов публикуются диагнозы (Железко, 2000б).

Иная группа пелагических ламнообразных рассматривается в статье «Эволюция зубных систем акул рода *Pseudoisurus* Glückman, 1957 – крупнейших пелагических акул Евразии». Автором проводится ревизия рода *Pseudoisurus*. Роды *Pseudoisurus* и *Cretoxyrhina* объявляются синонимами. Но приоритет все же оставляется за *Pseudoisurus*. Выделяется пять этапов эволюции рода, которым соответствуют пять видов. На этом пути зубы развиваются от рвущее-режущего до режущего типа. Параллельно с анализом морфологии зубов проводится и их функциональный анализ (Железко, 2000в).

Известны и труды, обобщающие данные по меловым эласмобранхиям по всей территории СССР. Так, в 1987 г. в книге «Стратиграфия СССР. Меловая система» авторами раздела, посвященного хрящевым рыбам стали Л.С. Гликман, Р.А. Мертинене и Л.А. Несов. Для биостратиграфии бассейнов с нормальной соленостью особая роль отводится ламнообразным и птиходонтидам. А для отложений лиманного, солоноватоводного генезиса биостратиграфия строится по гибодонтидам, гиполофидам, склероринхидам и полиакродонтидам.

В работе приведен краткий перечень акул по ярусам мела (начиная с готерива) из разных регионов СССР. В целом весь раздел представляет собой достаточно сжатую, но емкую характеристику группу именно в аспекте ее

возможностей для стратификации меловых отложений. Отмечается, что *Paraisurus* исчезает в конце альба, с сеномана – появляется *Palaeoanacorax*, а с позднего сеномана (при двухчленном делении яруса) – *Ptychodus* (Гликман и др., 1987).

В 2000–2010 гг. происходит поступление новых данных о меловых акулковых рыбах и из некоторых других регионов. В 2000 г. А.О. Аверьянов описывает *Hispidaspis prisca* Sokolov, 1978 из готерива Крыма (Averianov, 2000). Примечательно, что находка остатков акул в раннем мелу уже сама по себе – редкость. Здесь же фигурировало довольно раннее, но уже типичное ламнообразное. Песчаные акулы и кретоксирины в нижнем мелу Крыма фиксируются Ф.А. Триколиди (2002). Им же исследуются как крымские (Триколиди, 2008, 2013, 2014), так и сахалинские меловые шестижаберникообразные (Триколиди, Назаркин, 2016).

В данный период в ряде регионов работали и зарубежные исследователи. Например, У. Кеннеди с соавторами детально изучен альб-сеноманский разрез близ Кольбая (п-ов Мангышлак, Казахстан). Он охарактеризован литологически и по фауне аммонитов. Из интервала, соответствующего рубежу альбского и сеноманского ярусов описан комплекс эласмобранхий, включающий зубы хорошей сохранности и представленный следующими формами: *Meristodon* sp. ('*Hybodus*'), *Polyacrodus illingworthi*, *Polyacrodus* spp., *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina decipiens*, *Squalus* sp., *Heterodontus* sp., *Orectoloboides parvulus*, *Cretorectolobus doylei*, ?*Cederstromia* or *Cretorectolobus* sp., *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax* cf. *baharijensis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretalamna appendiculata* (вероятно, встречен иной представитель рода, поскольку *C. appendiculata* характерна для более поздних отложений (Siversson et al., 2015)), *Dwardius woodwardi*, *Cretoxyrhina denticulata* (впоследствии установлена (Siverson et al., 2013) принадлежность данных зубов к более раннему виду *C. vraconensis*), *Protolamna sokolovi*, *Cretodus longiplicatus*, *Hispidaspis lasuri*, *Paraisurus macrorhizus*, *Scapanorhynchus praeraphiodon*,

Carcharias sp., *Protoscyliorhinus lamaudi*, *Squatirhina thiesi*, *Turonibatis cappettai*, *'Rhinobatos'* sp. (Kennedy et al., 2008).

На сегодняшний день остатки эласмобранхий из альбско-туронского интервала известны с довольно обширных территорий бывшего СССР. Подводя итог истории их исследования можно сделать следующие выводы:

1. Верхнемеловые отложения в целом охарактеризованы остатками эласмобранхий неравномерно, что напрямую связано с фациальным составом отложений и, в частности, наличием зон концентрации в виде, например, фосфоритовых горизонтов. Так, в Поволжье наиболее часто остатки акулорыб встречаются в фосфоритовых отложениях сеномана, несколько реже кампана, а в Пензенской области – еще и сантона. В остальных ярусах ископаемая фауна эласмобранхий довольно редка. Данные из альба и турона Поволжья и иных регионов бывшего СССР гораздо более скудны вследствие малого количества сборов и трудности извлечения материала (например, из карбонатных отложений турона Поволжья). С 2010-х годов ситуация начала меняться в связи с ростом числа опробований указанных интервалов и ревизиями ранее полученных данных (см., напр., Sokolskyi, Guinot, 2021).

2. Слабо изучены неламноидные и мелкоразмерные эласмобранхии, такие как гибодонты, палеоспинациды, сквалиды, скаты, по сравнению со странами Запада. Материалы по данным группам до последних двух десятилетий почти не собирались.

3. Дискуссионны статус и состав большинства групп ламноидов вследствие отсутствия четкой системы и хорошо очерченных критериев выделения таксонов от вида и выше.

4. Несмотря на доказанный стратиграфический потенциал эласмобранхий и обилие публикаций по данной теме за последние сорок лет, использование предложенных ранее зональных схем не представляется возможным из-за несоблюдения требования о непрерывности разреза для биостратиграфических зон (Стратиграфический кодекс, 2019). В альб-туронском интервале Поволжья подавляющее большинство фаунистических остатков происходит из горизонтов

концентрации, что и порождает данное противоречие (Бирюков, 2018).

5. Немного внимания уделялось и таким проблемам как палеоэкология и палеобиогеография эласмобранхий верхнего мела. Исключение составляют ряд работ Л.С. Гликмана и Л.А. Несова.

Отечественная палеонтология меловых эласмобранхий, обладая обширным накопленным материалом, сегодня находится на стадии его осмысления. Ни одну из первоочередных задач нельзя назвать решенной, но к этому существуют объективные предпосылки. Решение затрудняется нехваткой кадров. Количество палеонтологов в стране неуклонно снижается, что видно из убыли числа членов Палеонтологического общества при РАН с 694 на 2016 г. до 620 на 2020 г. (Суяркова, 2017, 2021).

Глава 2. СТРАТИГРАФИЯ СЕНОМАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПОВОЛЖЬЯ

2.1 История изучения сеноманских отложений Поволжья

Первые упоминание возможно сеноманских отложений в Поволжье приходится на рубеж XVIII–XIX вв., ознаменовавшийся проведением академических экспедиций по Поволжью, Уралу и Сибири. Так, И.И. Лепехин в своих "Дневных записках путешествия по разным провинциям Российского государства в 1768–1769 г." указывает на присутствие южнее Саратова песков, вероятно, сеноманского возраста. И.А. Гольденштедт в работе «Путешествие по России и Кавказу» отмечает присутствие по правому берегу Хопра выходов песков и песчаников, перекрытых белым мелом. Также пески, лежащие под мелом и мергелями с фосфоритами, фиксируются им и в нижнем течении Бузулука. Каких-либо детальных описаний, так же, как и сборов фаунистических остатков, в те годы сделано не было (Иванов, 2007).

Со второй четверти XIX столетия полевые исследования принимают более систематический характер. В 1832 г. П.М. Языков делает попытку обстоятельного описания и расчленения верхнемеловых образований на территории нынешнего Ульяновского Поволжья, а также пробует их сопоставить с аналогичными подразделениями Западной Европы. В 1846–1847 гг. выходит в свет сводка по геологии Европейской России и Урала, в которой Р.И. Мурчисон, А. Вернейль и А.А. Кейзерлинг на основании данных, предоставленных горными инженерами из России, рассматривают среди прочего и отложения верхнего мела Поволжья. Например, описываются образования данного возраста близ Саратова, в составе которых выделяются ниже- и верхнесенонские и сеноманские (Иванов, 2007).

С 1860-х гг. в Поволжье плодотворно работает И.Ф. Синцов. В 1870 г. он публикует «Геологический очерк Саратовской губернии», где описывает сеноманские отложения к югу и западу от Саратова. Также им был описан ставший классическим разрез сеноманских отложений на Хопре близ с. Пады. И.Ф. Синцов подчеркивает сходство пород сеномана окрестностей Саратова и

бассейна Хопра, характеризует их как рыхлые пески с остатками рыб, обращает внимание на фауну, содержащуюся в них, сравнивает ее с одновозрастной западноевропейской. В 1883 г. И.Ф. Синцов производит описание сеноманских образований по рекам Медведица и Бурлук (Иванов, 2007).

Н. Барбот де Марни в 1874 г. датирует как сеноманские фосфориты в основании белого мела и подстилающую их песчаную толщу. Он же констатирует присутствие в упомянутой толще зубов акул и костных остатков пресмыкающихся (Иванов, 2007).

С 1880-х гг. предпринимаются попытки расчленения сеноманских отложений на литологической основе, выделения в них фаунистических комплексов и проведения некоторых палеогеографических реконструкций. Уже упомянутый И.Ф. Синцов в 1885 г. при описании 93-го листа десятиверстной общей геологической карты Европейской России определяет как сеноманский возраст глинисто-сланцевых песчаников и низов перекрывающих их песков. В последних отмечается наличие фауны *Exogyra conica* Sow., *Ostrea halioidea* Sow., *O. hippopodium* Nilsson. Наличие устричных банок трактуется как признак мелководных условий. И.Ф. Синцов указывает на тот факт, что фауна двустворчатых моллюсков встречается на юге и юго-западе Саратовской губернии, а близ Саратова к ним добавляются остатки ихтиофауны и пресмыкающихся, что объясняется им как признак роста глубин в северо-восточном направлении (Иванов, 2007).

В 1888 г. С.Н. Никитин, опираясь на обнаруженные фоссилии, указывает на присутствие сеноманских песков в пределах г. Балашова. Впервые предполагается непрерывный переход от песчаного гольта к песчаному же сеноману (Иванов, 2007).

Породы сеномана выделяются в бассейне Дона А.А. Штукенбергом (1895), который оперирует и фаунистическими данными. А Н. Лебедев (1892) описывает глауконитовые пески и песчаники по правому берегу Дона и по Медведице.

Появление новых представлений на стратиграфию сеномана региона связано с именем А.П. Павлова. Он датирует как сеноманские пески с *Exogyra*

conica Sow. и, в отличие от И.Ф. Синцова, не разделяет их на горизонты. В рамках съемочных работ над 75-м листом десятиверстной карты России А.П. Павловым описывались сеноманские отложения на Нижней Волге, Медведице, на Дону. Также он обращает внимание на фаунистические остатки, содержащиеся в фосфоритовых горизонтах (Иванов, 2007).

А.Д. Архангельский, подобно А.П. Павлову, предлагает обосновывать расчленение верхнемеловых отложений на основе палеонтологических данных. Он же предполагает, что поволжский разрез сеномана можно сопоставить с нижней зоной западноевропейского сеномана (Иванов, 2007).

Ф.В. Лунгерсгаузен в 1909 г. приводит детальное описание разреза в окрестностях с. Пады. Он указывает и наиболее характерные для него фаунистические формы: *Exogyra conica* Sow., *E. haliotoidea* Sow., *Ostrea hippopodia* Nilsson, *Janira quinquecostata* Sow., *Actinocamax* aff. *plenus* Blainv., *Pecten orbicularis* Sow., *Avicula* aff. *pectinata* Sow. (Иванов, 2007).

Оживление интереса к верхнемеловым отложениям Поволжья в начале XX в. связано с поисковыми работами на фосфориты, проводимые А.Д. Архангельским, С.А. Добровым и А.Н. Семихатовым. Изучению подверглись наиболее информативные разрезы к югу от Саратова. Особый акцент был сделан на границе сеномана и турона с приуроченным к ней мощным фосфоритовым горизонтом (1911). В том же году А.В. Павлов исследует разрезы Правобережья Хопра, также уделяя особое внимание фосфоритовым горизонтам. Для смежных районов им описывается фауна, полученная из этого интервала, включающая в себя *Exogyra conica* Sow., *E. haliotoidea* Sow., *Pecten* cf. *asper* Lam., *Rhynchonella nucijormis* Sow., *R. latissima* Sow (Павлов, 1914).

В эти годы начинается выделение различными авторами биостратиграфических подразделений для сеномана Поволжья. А.Д. Архангельский в 1912 г. в качестве таковых предлагает нижнюю зону *Exogyra conica* Sow. и *Actinocamax plenus* Arkh (соответствует нижней части сеномана) и слой с *Lingula krausei* Dames (верхний сеноман). В отношении этих слоев у автора возник вопрос об их самостоятельности как биостратиграфического

подразделения, высказывается мнение о вероятности того, что это лишь прибрежная фация нижней зоны. Также А.Д. Архангельский затрагивает в работе и историю сеноманского бассейна в Поволжье (Архангельский, Семихатов, 1912).

А.Н. Семихатов в своих работах 1912–1914 гг. уделяет внимание как характеру границы сеномана с нижележащими образованиями, так и характеру его литологического состава. К сеноману он наряду с песчаной толщей относит и перекрывающий ее песчанистый мел.

В геологическом очерке Саратовской губернии А.Д. Архангельского и С.А. Доброва (1913) на площади между Аткарском и Камышиным выделяются нерасчлененный гольт–сеноман (пески и песчаники с прослоями глин). К югу и западу от Саратова авторы описывают сеноман с характерной фауной. Песчанистому мелу с туронской и сеноманской фауной они присваивают туронский возраст.

И.Ф. Синцов не соглашается с мнением А.Д. Архангельского по поводу туронского возраста песчанистого мела. В той же работе он предлагает выделить в сеномане отдельную зону с *Lingula krausei* Dames и *Inoceramus orbicularis* Sow. Представления о биозонах и слоях в сеномане, заданные А.Д. Архангельским и И.Ф. Синцовым в целом сохранились в работах исследователей мела Поволжья до конца 1980-ых годов, различаясь в основном по руководящим формам (Иванов, 2007).

В 1916 г. А.Д. Архангельский констатирует общность сеноманских отложений Пензенской губернии и разреза Пады. Автор отмечает нахождение и на Хопре, и в пензенских разрезах *Lingula krausei* и *Schloenbachia* sp. (Иванов, 2007).

А.Н. Мазарович (1917) обращается к проблеме границы гольта и сеномана. Им подвергается сомнению наличие пограничного горизонта и утверждается возможность проведения четкой границы, хотя и не во всех районах Поволжья (в частности, на севере региона граница этот переход постепенный).

Н.С. Шатский в работе 1922 г. отмечает наличие *Lingula krausei* в сеномане междуречья Иловли и Волги. Песчанистый мел с фосфоритами датируется им как

сеноманский (констатируется наличие плавного перехода от нижележащей песчаной толщи) (Шатский, 1922).

В.Н. Крестовников для донского Правобережья предлагает выделение в сеноманских отложениях двух горизонтов: нижнего в составе глауконитовых песков с фосфоритами и верхнего, представленного известковыми песками и песчаниками. Отмечается невыдержанность мощности обоих горизонтов по площади. В низах разреза автором фиксируется наличие *Actinocamax primus*, в середине (на границе горизонтов) – *Exogyra haliotoidea*, вверху – *Ostrea nikitini* (Иванов, 2007).

В 1920-е гг. А.Н. Мазарович отмечает присутствие в бассейне Иловли четкой границы гольта и сеномана с приуроченной к ней фосфоритовой плитой. В той же работе он анализирует сходства и различия сеноманских отложений бассейна Иловли и окрестностей с. Нижняя Банновка. Кроме того, автор уделяет внимание перекрывающим отложениям. Так, к северу он констатировал наличие туронского фосфоритового горизонта, сменяющегося к югу мергелями с фосфоритами. А.Н. Мазарович отметил присутствие фосфоритового горизонта в подошве сеномана в разрезе в окрестностях с. Меловатка (Мазарович, 1926).

В сборнике «Фосфориты СССР» (1927) в статье А.Н. Семихатова приводится перечень сеноманских ископаемых форм, встречающихся, главным образом в нижней части интервала и в верхнем фосфоритовом горизонте.

Работавший в Правобережье Хопра в Ф.Ф. Голынец, в 1926 и 1929 гг. публикует работы, где отмечает присутствие нерасчлененной альб-сеноманской толщи, представленной песками, переслаиваемыми с песчаниками, глинами и фосфоритами. В верхах толщи автор отмечает наличие сеноманской фауны. В 1928 г. он указывает на присутствие сеноманских песков, подстилаемых гольтскими глинами, в скважинах в окрестностях пос. Увек. В 1930 г. Ф.Ф. Голынец картирует альб-сеноманские отложения в Правобережье Хопра (Голынец, 1928, 1929а,б, 1930).

Работа Н.Т. Зонова и Ю.А. Петроковича по фосфоритам и бурым железнякам бассейна Хопра, вышедшая в 1934 г., обращает внимание и на

сеноманский интервал. В верхах сеномана фиксируется наличие двух фосфоритовых горизонтов, в верхнем отмечается присутствие фауны (Зонов, Петрокович, 1934).

Н.Т. Зонов и Ю.А. Петрокович в 1932 и 1934 гг. публикуют работы, касающиеся мела в бассейнах Хопра, Бузулука, Арчады, Медведицы. В верхах сеномана ими отмечается присутствие песчаной, фосфоритово-песчаной и известковисто-песчаной пачек. В последней фиксируются большое количество фауны и редкие фосфориты. Авторами делается вывод о сильном уменьшении глубин бассейна к концу сеномана (исходя из наличия фосфоритов и грубой зернистости песков). Однако ими отрицается возможность полного отступления моря на рубеже турона.

В 1935 г. Е.В. Милановский описывает сеноманские отложения в бассейне р. Голубой. Как сеноманский он датирует и перекрывающий пески песчаный мел. Суммарная мощность сеномана, по мнению автора, составляет свыше 60 м (Милановский, 1935а, б).

В 1938 г. В.И. Воронин, подводя итоги работы Доно-Медведицкой геологоразведочной партии, отмечает присутствие песчаной толщи, перекрываемой песчаным мелом. В самой толще им выделяются сиротинская и осиновская свиты, датирующиеся как альб-сеноманские, возраст третьей – хмелевской определяется как сеноманский. Таким образом, впервые был предложен вариант свитного деления сеномана (Иванов, 2007).

Работая в начале 1940-х гг. в окрестностях Саратова, З.А. Чернышевская и Л.Г. Паламарчук в 1941 и 1942 гг. присоединяются к мнению А.А. Киреева, что на основании фаунистических и минералого-петрографических данных песчаная толща близ Саратова должна быть разделена на четыре свиты. Три нижние свиты относятся к сеноману, а перекрывающая их – к турону (Иванов, 2007).

Д.В. Дробышев в 1945 г. уделяет внимание фациальному составу и маркирующим горизонтам верхнемеловых отложений Нижнего Поволжья. В работе он констатирует стабильность литологического состава и мощностей сеномана в регионе. Уменьшение мощностей и выклинивание сеноманских

отложений севернее Саратова интерпретируется как следствие размыва во время наступлений туронского и сантонского бассейнов. Сам сеноманский бассейн характеризуется им как мелководный, с активной гидродинамикой (Иванов, 2007).

В отношении северной границы сеноманского бассейна Е.В. Рухина в 1944 г. делает вывод, что его береговая линия в целом совпадает с северной границей распространения сеноманских отложений. Доказательством подобной точки зрения служит выклинивание сеноманских толщ к северу и огрубление песчаных зерен в том же направлении (Рухина, 1945).

В бассейнах Волги и Карамыша А.П. Рождественский (1944–1945) обращает внимание на альб-сеноманскую границу. В ряде разрезов он отмечает присутствие на границе фосфоритового горизонта (Иванов, 2007).

В районе Донской Луки Н.И. Воронин (1945) вслед за Е.В. Милановским отмечает присутствие аптской, альбской и сеноманской свит, в верхнем интервале последней им фиксируется фосфоритовый горизонт. Что касается залегающего выше песчанистого мела, то по фаунистическим данным его нижний интервал датирован им как сеноманский, а вышележащая часть – как туронская.

В ходе съемки двухсоттысячного масштаба в 1944 г. Б.А. Можаровский и Н.П. Красильникова при исследовании меловых разрезов по правому берегу Волги между селами Ахмат и Трубино обнаружили перерыв на границе гольта и сеномана, образовавшийся, вероятно, вследствие размыва при наступлении сеноманского морского бассейна. Авторами отрицается наличие в Поволжье пород с *Pecten asper*, а низами сеномана предлагается считать отложения с *Schloenbachia varians*. Б.А. Можаровский придерживается мнения о широком распространении *Pecten orbicularis* и вследствие этого считает необходимым выделение самостоятельного горизонта в верхней части зоны *Schloenbachia varians*. В отношении известковых песков Б.А. Можаровский выдвигает версию об их туронском возрасте (на основании совместного нахождения сеноманской и туронской фауны и лучшей сохранности последней). Кроме того, озвучивается мысль о наличии перерыва на сеноман-туронской границе (Иванов, 2007).

П.М. Быстрицкая, опираясь на результаты съемки к югу от Саратова, приходит к выводу об отсутствии перерыва между глинистыми альбскими и песчаными сеноманскими отложениями. Также она не соглашается с мнением А.А. Киреева, З.А. Чернышевской и Л.Г. Паламарчук о возможности выделения в сеноманской толще самостоятельных горизонтов (Иванов, 2007).

Для междуречья Хопра и Медведицы и хоперского Правобережья С.Н. Краузе (1947–1948) указывает на наличие на альб-сеноманской границе фосфоритового горизонта в разрезах более западного положения и отсутствие такого в восточных разрезах. Кроме того, им обращается внимание на сходство низов разрезов, незначительные различия их средних частей и заметные – в верхах (Иванов, 2007).

В 1949 г. П.Л. Астафьева осуществляет съемку в верховьях р. Щелкан. Ею обращается внимание на присутствие фосфоритовых горизонтов как в подошве, так и в кровле сеноманской толщи (Иванов, 2007).

П.А. Миротворцев в отчете за 1947–1948 гг. отмечает, что к югу от Саратова на границе сеномана и турона имеется фосфоритовый горизонт, причем отмечает факт его раздвоения в некоторых разрезах. Кроме того, зоне *Actinosatax plenus* им присваивается туронский возраст (Иванов, 2007).

В 1947 г. выходит в свет «Атлас руководящих форм ископаемых фаун Саратовского Поволжья». В нем В.Г. Камышева-Елпатьевская и А.Н. Иванова уделяют внимание, в том числе, и литологическому составу сеноманских отложений, и содержащимся в них ископаемым остаткам (Камышева-Елпатьевская, Иванова, 1947).

А.Ф. Мишин в 1947г. в ходе съемки пятидесятитысячного масштаба описывает сеноманские разрезы в окрестностях с. Баланда (ныне г. Калининск). Им локально фиксируется фосфоритовый горизонт в низах сеномана, он отмечает присутствие в данном интервале глинистых отложений. Что касается верхов сеномана, то в них автор отмечает наличие двух фосфоритовых горизонтов (Иванов, 2007).

В том же 1947 г. С.П. Рыков, Н.С. Морозов и А.К. Пичугин составляют

отчет, в котором приводятся описания сеноманских отложений бассейнов рек Медведица, Иловля, Терса, Черная, проводится их сопоставление с одновозрастными образованиями смежных районов. В работе высказаны мысли о вероятности наличия в низах разреза зоны *Pecten asper*, а также о принадлежности двух фосфоритовых горизонтов в верхней части сеномана зоне *Lingula krausei* (Иванов, 2007).

Значительное место описанию сеноманских отложений и содержащейся в них ископаемой фауне отведено в пояснительной записке к листу геологической карты для участка правого берега Волги между селами Формосово и Золотое. Авторы записки – Н.С. Морозов и С.П. Рыков (Иванов, 2007).

А.П. Рождественский, проводя в 1946–1947 гг. съемку в бассейнах рек Карамыша и Горючки, выявил в нижней части сеномана присутствие смешанной альб-сеноманской микрофауны, что было проинтерпретировано им как переотложение альбской микрофауны вследствие размыва альбских отложений при сеноманской трансгрессии. Он же придерживается мнения о наличии перерыва на границе альба и сеномана, а также утверждает невозможность выделения зоны *Lingula krausei*.

В конце 1940-х – начале 1950-х гг. сеноманским отложениям уделяется достаточно много внимания в отчетах многих авторов. Так, М.Ф. Колбин, Н.С. Морозов и В.П. Философов приводят описания сеноманских отложений в среднем течении Иловли. Е.Л. Коновалов, Г.С. Фрадкин и Т.Л. Лазарева отмечают в сеномане смену литологического состава с севера на юг. В этом направлении глины сменяются мергелями, а также падает значение мощностей вплоть до выклинивания. И.Н. Сулимов (1949–1950), наряду со скрупулезным описанием литологии и анализом изменения мощностей констатирует присутствие фосфоритового горизонта на альб-сеноманской границе.

В своей диссертации 1950 г. А.П. Рождественский обращает пристальное внимание на характеристику альб-сеноманской границы. Опираясь на обширный геологический и фаунистический материал, автор утверждает невозможность достаточно точного ее установления по Правобережью Волги и в районе

Саратовских дислокаций. В пределах Доно-Медведицких дислокаций, отмечается четкость границы и ее недостаточная палеонтологическая обоснованность.

В.И. Курлаев и В.П. Семенов (1951) для бассейна Хопра указывают на присутствие фосфоритового горизонта в подошве сеномана, допускают выделение зоны *Pecten asper* – *Pecten orbicularis*. Кроме того, ими отмечается возможность присутствия в верхах сеномана зоны *Actinocamax plenus* и доказывают вероятность существования зоны *Exogyra conica*.

В.Г. Камышева-Елпатьевская в 1951 г. утверждает, что в сеномане Саратовского Поволжья нет опорных горизонтов широкого значения. По ее мнению, контакт сеномана с глинистой свитой альба и прослой фосфоритов в песчаной толще сеномана могут иметь значение лишь в качестве вспомогательных маркирующих горизонтов (Иванов, 2007).

А.Н. Иванова предлагает деление сеномана на три зоны: нижнюю *Pecten orbicularis*, среднюю *Exogyra conica* и верхнюю *Lingula krausei*. Особая значимость для стратификации сеномана ею придается *Actinocamax primus*. Трехзонального расчленения сеномана придерживаются также и Ю.Д. Горшенин и Е.Т. Шкатов (1951).

Для правого берега Волги и верховьев Иловли и Карамыша Р.Ф. Серова в своем отчете 1952 г. указывает на присутствие *Exogyra conica*. Что касается зоны *Lingula krausei*, то автор отрицает возможность ее выделения на основании отсутствия как остатков данного вида, так и крупнозернистых песков, якобы присущих данной зоне (Иванов, 2007).

В диссертации В.И. Курлаева 1950 г. для правого берега Хопра между Новохоперском и станицей Кумылженской отслеживается динамика литологического состава и мощности сеноманских отложений. В низах сеномана им выделяется зона *Pecten asper*. Вышележащую же толщу на основании палеонтологических данных, по мнению автора, расчленить невозможно (Иванов, 2007).

О.В. Флерова и А.Д. Гурова в отчете 1954 г. по верхнему мелу центра Русской плиты анализируются условия залегания сеномана в различных районах.

Кроме того, предлагается деление сеноманской толщи на нижнюю – песчано-глинистую и верхнюю – песчаную пачки. Ими же констатируется слабая фаунистическая охарактеризованность сеномана Поволжья, что осложняет его зональное расчленение. Однако авторами выделяется зона *Lingula krausei* в верхах сеномана, а также утверждается невозможность разделения зон *Pecten asper* и *Schloenbaehia varians* в нижней части разреза (Иванов, 2007).

В 1954 г. В.Я. Дорохов и Е.И. Денисенкова для сеномана Саратовской области выделяют следующие типы разрезов: песчаный, песчано-глинистый и глинисто-песчаный. В отношении стратиграфии сеномана они придерживаются схемы А.Н. Ивановой (Иванов, 2007).

Тогда же Т.Л. Дервиз в своей работе по юре и мелу Волго-Уральской нефтегазоносной провинции приводит литолого-фациальные карты, также и для сеномана. Для данного временного отрезка, по мнению автора, характерна регрессия, что подтверждается присутствием в разрезах к юго-западу от Саратова кварцевых песков. Однако под Балашовом, в верхнем течении Хопра и Терсы фиксируется наличие глауконитовых песков, рассматриваемых как маркеры более глубинных условий (Иванов, 2007).

В.И. Барышникова в своей диссертации 1954 г. анализирует редкую сеноманскую микрофауну. Для верхов сеномана Правобережья Хопра и Правобережья Медведицы ею приводится следующий комплекс: *Gubelitria senomana* (Keller), *Anomalina pseudofalcata* Balachm., *Bolivinita euovigeriniformis* Keller, *Anomalinoides berthelini* Keller. Подчеркивается его сходство с туронским (Иванов, 2007).

В 1954 г. Д.П. Найдин обращает внимание на особенности распространения позднемеловых белемнитов, связывая их с климатическими условиями (Найдин, 1954). Н.С. Морозов, опираясь на его работу, утверждает типичность для сеномана Нижнего Поволжья *Actinocamax primus* Arkh., а для более западных и юго-западных регионов – более теплолюбивого *Actinocamax plenus* Bleinv.

С 1950-х гг. на фоне накопления большого количества разнородного фактического материала начинается разработка и официальное утверждение

стратиграфических схем для мезозоя Русской плиты. В 1954 г. на Всесоюзном совещании принимается схема, в которой сеноман делится на нижний (зона *Neohibolites ultimus* и *Pecten asper*) и верхний (зона *Acanthoceras rothomagense* и *Actinocamax plenus*) подъярусы. В схеме 1956 г. с нижним сеноманом соотнесена зона *Neohibolites ultimus* и *Actinocamax primus*, а с верхним – зона *Acanthoceras rothomagense* и *Scaphites aequalis*. О.В. Флерова и А.Д. Гурова (1958) выделяют в сеномане Поволжья нижнюю зону *Pecten asper* и верхнюю зону *Lingula krausei*.

«Решения МСК» в 1958г. делят сеноман на зону *Neohibolites ultimus* и *Pecten asper* внизу и зону *Acanthoceras rothomagense* и *Scaphites aequalis* вверху. В 1964 г. МСК делит сеноман на нижнюю зону *Actinocamax primus* и верхнюю зону *Actinocamax plenus*, что и делалось около десятилетия (Иванов, 2007).

Н.С. Морозов в монографии по верхнему мелу Дона, Северского Донца и Волго-Донского водораздела (1962) датирует фосфоритовый горизонт, перекрывающий сеноманскую толщу, как туронский. В той же работе констатируется трудность проведения четкой нижней границы сеномана в том случае, если он подстилается альбскими отложениями вследствие сходства составов обеих толщ.

А.Е. Глазунова в монографии 1972 г. подразделяет сеноман Поволжья на нижнюю и верхнюю части, которым отвечают зоны *Actinocamax primus* и *Actinocamax plenus* соответственно. Первая из них делится также на подзоны *Syncyclonema orbicularis* и *Amphidonta conica* (Глазунова, 1972).

МСК СССР в 1979 г. предлагает схему с трехчленным делением сеномана на зоны *Mantelliceras mantelli*, *Acanthoceras rothomagense*, *Acanthoceras jukesbrownei*. А в схеме 1987 г. при трехчленном делении сеномана для нижнего сеномана выделяются зоны *Mantelliceras mantelli*, *Mantelliceras dixonii*, для среднего – зона *Acanthoceras rothomagense*, а для верхнего – зоны *Acanthoceras jukesbrownei* и *Calycoceras querangeri* (Таблица 2). Для Поволжья практическое применение данной схемы затруднялась слабой фаунистической охарактеризованностью разрезов и почти полным отсутствием находок руководящих форм (Иванов, 2007).

Таблица 2. Общие черты эволюции взглядов на стратиграфию сеномана юго-востока Русской плиты (по А.В. Иванову, 2007)

ОСШ		А.Д. Архангельский, 1912	И.Ф. Синцов, 1915	В.Н. Крестовников, 1924	В.И. Воронин, 1938	В.И. Курлаев, В.П. Семенов, 1951	Первое всес. совещ по разработке, стр. схемы, 1954	О.В. Флёрва, А.Д. Гурова, 1954		
Ярус	Подъярус									
СЕНОМАНСКИЙ	ВЕРХНИЙ	Слои с <i>Lingula crausei</i>	Зона <i>Lingula crausei</i> , <i>Inoceramus</i> <i>orbicularis</i>	горизонт известковистых песков и песчаников	<i>Ostrea</i> <i>nikitini</i>	СЕНО- МАН	Хмельёвская свита	Зона <i>Actinocamax</i> <i>plenus</i>	Зона <i>Acanthoceras</i> <i>rothomagense</i> , <i>Actinocamax</i> <i>plenus</i>	Зона <i>Lingula crausei</i>
	НИЖНИЙ									
					<i>Actinocamax</i> <i>primus</i>		Сиротинская свита			

Унифицированная схема, 1956	А.Н. Иванова, 1957	О.В. Флёрва, А.Д. Гурова, 1958	Решения..., 1958	Унифицированная схема, 1957	А.Е. Глазунова, 1972	МСК СССР, 1979	ОСШ		МСК СССР, 1987
							Ярус	Подъярус	
Зона <i>Acanthoceras</i> <i>rothomagense</i> , <i>Scaphites</i> <i>aequalis</i>	Зона <i>Lingula</i> <i>crausei</i>	Зона <i>Lingula crausei</i>	Зона <i>Acanthoceras</i> <i>rothomagense</i> , <i>Scaphites</i> <i>aequalis</i>	Зона <i>Actinocamax</i> <i>plenus</i>	Зона <i>Actinocamax</i> <i>plenus</i> , <i>Lingula crausei</i>	<i>Acanthoceras</i> <i>jukesbrowni</i>	СЕНОМАНСКИЙ	ВЕРХНИЙ	<i>Calicoceras</i> <i>querangeri</i> , <i>Alternacanthoceras</i> <i>jukesbrowni</i>
	Зона <i>Exogira</i> <i>conica</i>								Зона "Pecten" <i>asper</i>
Зона <i>Neohibolites</i> <i>ultimus</i> , <i>Actinocamax</i> <i>primus</i>	Зона <i>Pecten</i> <i>orbicularis</i>	Зона <i>Actinocamax</i> <i>primus</i>	Зона <i>Actinocamax</i> <i>primus</i>	Подзона <i>Sincyclonema</i> <i>orbicularis</i> (?)	<i>Mantelliceras</i> <i>mantelli</i>	<i>Mantelliceras</i> <i>dixonii</i> , <i>Mantelliceras</i> <i>mantelli</i>			

С середины 90-х годов – новая парадигма стратиграфии совпала с новой волной исследователей саратовской школы – разработка свитного строения меловых, сеноманских, образований на основе изучения ранее мало известных или неизученных групп, таких как губки, аммониты, фораминиферы, хрящевые рыбы, рептилии.

Также в 1990-е гг. оживляется интерес к местной стратиграфической схеме. Геологами Саратовского университета предлагается выделение меловатской свиты в составе трех подсвит на основе литолого-фациальных и фаунистических данных (Первушов и др, 1999б). Также было выдвинуто предположение, что меловатская свита в общей шкале соответствует сеноману.

С конца 1980-х по настоящее время в регионе существенно активизировалось пристальное изучение различных групп ископаемой фауны. Так, Е.М. Первушовым проводились исследования верхнемеловых губок. При сравнительной бедности сеноманских отложений остатками данных организмов им для этого интервала предложены слои с губками для верхней части среднего и верхнего сеномана, установлены зональные формы (Первушов, 2014). Работы А.В. Иванова связаны как с двустворчатыми моллюсками, так и с проблематичной группой неясного систематического статуса – марианкулатами (Иванов, 1995, 1996). Н.Ю. Зозыревым проводились работы по изучению фораминифер (Зозырев, 2006а, б, в), а В.Б. Сельцером (2010 (в соавт. с А.В. Ивановым)) – аммонитов. Не остались без внимания и позвоночные. Так, хрящевые рыбы, в частности химеры стали предметом плодотворного интереса Е.В. Попова (2000 (в соавторстве с А.В. Лапкиным), 2004).

Интересные результаты по биоте сеномана этой палеобиохории дали исследования остатков рептилий и птиц (Григорьев и др., 2009; Курочкин и др., 2006).

Для меловатской свиты А.Г. Олферьевым и А.С. Алексеевым (2005) были предложены два интервала слоев с фауной аммонитов (см. таблицу 3), В.Б. Сельцером (2010) – один. По бентосным фораминиферам Н.Ю. Зозырев (2006а) выделяет две лоны, по двустворчатым моллюскам Л.Н. Якушин и А.В. Иванов

(2001) выделили слой с фауной в среднемеловатской подсвите, по губкам в той же среднемеловатской подсвите Е. М. Первушовым (2002) предложены два слоя с фауной. По химерам для всей меловатской свиты Е. В. Попов (2004) выделяет три слоя с фауной. По морским рептилиям выделяются два слоя с фауной (Первушов и др., 1999г), причем для одного из них предлагается форма с открытой номенклатурой. Данный аспект способствует росту стратиграфического значения иных групп, в частности, эласмобранхий.

Одновременно все более очевидной становилась необходимость комплексирования данных, полученных разными методами при разных направлениях стратиграфических исследований. Сеноманские отложения исследовались группами специалистов как биостратиграфическими, так и литолого-фациальными, и палеомагнитными, и петромагнитными методами (Первушов и др., 1999а).

Тенденция к максимальному комплексированию данных прослеживается в работах Н.Ю. Зозырева (2006а, б, в) по сеноману юго-востока Рязано-Саратовского прогиба. Сеноманские отложения исследуются на значительной площади (в пределах Волжского, Доно-Медведицкого, Балашовского и Калининского участков). Автором используется большой объем палеонтологических (главным образом микропалеонтологических), литологических, промыслово-геофизических данных. Им же предлагается применение метода перспективной корреляции. На этой основе анализируется объем меловатской свиты, предлагается выделение в ее составе трех подсвит: нижней – медведицкой, средней – красноярской, верхней – калининской (Рисунок 3, табл. 3) (Зозырев, 2006б, в).

Таким образом, за более чем сто лет изучения сеноманских отложений Поволжья был

- **накоплен огромный фактический материал.** Однако вследствие специфичности литологического состава, слабой фаунистической охарактеризованности интервала, недостаточной изученности многих групп фауны до сих пор:

- **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) в данной проблеме обозначилась выработка консенсуса.

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

В подобной ситуации вполне логичным будет рассмотрение стратиграфического значения групп, ранее редко привлекавшихся для решения стратиграфических задач, но остатки представителей которых встречаются в сеномане региона чрезвычайно часто. Одной из таких групп являются эласмобранхии.

2.2 Сеноманские отложения Среднего и Нижнего Поволжья

На сегодняшний день сеноманский ярус традиционно подразделяется на три подъяруса. Отложения яруса широко развиты в Правобережье Среднего и Нижнего Поволжья в пределах восточного крыла Воронежской антеклизы (Тамбовская моноклиналь, Хоперская моноклиналь, Приволжская моноклиналь), Волго-Уральской антеклизы (Муромско-Ломовский прогиб, Ульяновско-Саратовский прогиб) и повсеместно представлены терригенными породами: песками и алевроитами, реже – песчаниками, часто глауконитовыми, с прослоями глинистого материала. Практически везде в описываемых районах в сеноманских отложениях присутствуют зоны концентрации в виде фосфоритовых горизонтов (Стратиграфия СССР, 1986). В верхней части может присутствовать карбонатная

примесь. На упомянутых территориях сеноманский ярус залегает на нижнемеловых отложениях (альбский ярус). Характерен рост доли алевроитистой и глинистой составляющих с запада на восток. Также, по мере движения на восток от Воронежской антеклизы возрастают и мощности от 25 – 35 м на восточном склоне Воронежской антеклизы и 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 сильно сокращается, составляя, например близ с. Лох Саратовской области 5 – 15 м (вероятно, в пределах положительных структур) и выклиниваясь к востоку от него (Геология СССР, 1967). В Ульяновском и Самарском Поволжье мощность также сильно сокращена и достигает лишь 6 м (Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы, 2005). Часто в подошве сеномана фиксируется фосфоритовый горизонт или конгломерат (Геология СССР, 1949, 1967, 1970).

На Русской плите сеноманскому ярусу соответствует брянский надгоризонт в составе полпинского (нижний подъярус и нижняя треть среднего подяруса) 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*)

На значительной части территории правобережного Поволжья в качестве такого местного подразделения рассматривается меловатская свита. Она признается соответствующей сеноманскому ярусу в пределах Хоперской моноклинали (междуречье рр. Хопра и Медведицы), отчасти Муромско-Ломовского прогиба (бассейн верховьев рр. Мокша и Хопер), западной части Ульяновско-Саратовского прогиба (северная часть Саратовского и Пензенское Поволжье), Приволжской моноклинали (южная часть Саратовского Поволжья, Волгоградское Правобережье) (Таблица 4) (Стратиграфическая схема ..., 2005).

Меловатская свита выделена Е.М. Первушовым, А.В. Ивановым, Е.В.

Поповым (Иванов, 1995; Первушов и др., 1999б). Свое название подразделение получило в честь села Меловатка Жирновского района Волгоградской области, в окрестностях которого располагаются стратотипические разрезы.

Н.Ю. Зозыревым была отмечена разница в литологическом составе внутри свиты и выделены внутри нее три пачки. Нижняя – алевритово-песчаная представлена глауконитово-кварцевыми мелкозернистыми алевритистыми песками, присутствуют прослои алевритов малой мощности. Мощность пачки варьирует от 13 до 36 м. Средняя – алевритово-глинистая представлена разнозернистыми, сильно слюдистыми алевритами, присутствуют прослои темно-серых глин. Мощность составляет от 5 до 56 м. Верхняя – песчаная вследствие развития туронской и сантонской трансгрессий уничтожена на значительной части территории (южная часть Саратовского Поволжья и Волгоградское Правобережье), состоит из светло-серых с зеленоватым оттенком мелкозернистых полевошпатово-кварцевых песков с глауконитом. В нижней части присутствует алевритистость. Мощность меняется от 0–2 до 30–44 м. Суммарная мощность сеноманских отложений составляет от 35,5 м (Меловатка) до 92 м (Саратов) (Рисунок 3) (Зозырев, 2006б). Во всех трех пачках содержатся 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 объеме не представлена ни в одном из разрезов. Также необходимо отметить, что практически везде отсутствует терминальная часть меловатской свиты (сеноманского яруса), уничтоженная вследствие размыва при дальнейших позднемеловых трансгрессиях (Стратиграфическая схема..., 2005).

Опираясь на описанные литологические пачки, метод перспективной корреляции и схему по бентосным фораминиферам, Н.Ю. Зозырев предлагает деление меловатской свиты на три подсвиты. Согласно данным представлениям нижняя подсвита меловатской свиты (медведицкая) соответствует лоне *Gavelinella senomanica*, сложена породами нижней

алевритово-песчаной пачки и соотносится с нижнесеноманским подъярусом Международной стратиграфической шкалы. Таким образом, Н.Ю. Зозырев расширяет объем нижней подсвиты и нижнего подъяруса соответственно на всю лону *Gavelinella senomanica*. В качестве стратотипа предлагалось обнажение Меловатка-6 (Жирновский район Волгоградской области). Средняя подсвита меловатской свиты (красноярская) выделяется внутри лоны *Lingulogavelinella globosa*, сложена породами средней алевритово-глинистой пачки и соотносится со среднесеноманским подъярусом Международной стратиграфической шкалы. В качестве стратотипа предлагалось обнажение Красный Яр-1 (Жирновский район Волгоградской области). Верхняя подсвита меловатской свиты (калининская) – выделяется внутри лоны *Lingulogavelinella globosa*, сложена породами верхней песчаной пачки и соотносится с верхнесеноманским подъярусом Международной стратиграфической шкалы. В качестве стратотипа предлагалось обнажение Безобразовка-1 (Калининский район Саратовской области) (Зозырев, 2006б).

Среди исследованных рамок данной работы разрезов нижняя подсвита представлена в разрезах Мирошники-3, Меловатка-5 и Иловля. Средняя подсвита обнажается в разрезах Нижняя Банновка, Пачелма, Безобразовка-1, Карамышка, Саратов-4. Отложения верхней подсвиты вскрыты в разрезах Карамышка, Безобразовка-1, Саратов-4, Саратов-3, Саратов-2, Саратов-1, Багаевка-1, Балашов-1 (приложения Б, В).

Подстилаются породы меловатской свиты, как правило, терригенными и глинистыми альбскими отложениями (моисеевская свита в пределах Саратовского Поволжья, Волгоградского Правобережья). Меловатская свита несогласно (вследствие уничтожения заметного интервала в ходе туронской и сантонской трансгрессий) 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 Хопер) (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. Тем не менее, некоторые группы беспозвоночных используются при стратификации обсуждаемых отложений. Так, Н.Ю. Зозырев выделяет для меловатской свиты две лоны по бентосным фораминиферам – лону *Gavelinella senomanica* (соответствует нижней подсвите) и лону *Lingulogavelinella globosa* (соответствует средней и верхней подсвитам) (Зозырев, 2006а). Однако из всей меловатской свиты фораминиферы известны в единичных экземплярах. По моллюскам нижней и нижней половине средней подсвит соответствуют лоны *Turrilites costatus* – *Schloenbachia varians* / *Praeactinocamax primus primus* – *Neohibolites ultimus* / *Inoceramus crispus*. С верхней половиной средней подсвиты соотносятся лоны *Acanthoceras rhotomagense* / *Inoceramus crispus*. Верхней подсвите соответствуют лоны *Inoceramus pictus pictus* / *Praeactinocamax plenus longus*, *Inoceramus pictus bohemicus*, *Mytiloides hattini*. Остатки моллюсков также встречаются в меловатской свите редко. Например, находки аммонитов (преимущественно в виде ядер) случаются в виде одного-двух экземпляров в год. Остатки белемнитов и иноцерамов еще более редки. Последние, например, известны из разреза Нижняя Банновка (Сельцер, личное сообщение).

Остатки хрящевых рыб, как и остальных позвоночных (например, морских рептилий), сосредоточены главным образом в зонах концентрации (фосфоритовых горизонтах). Фауна эласмобранхий (разной степени сохранности и в разных количествах) встречается практически в каждом разрезе сеноманского яруса, в котором имеются такие зоны. Исключение составляют разрезы, где фаунистические остатки не приурочены непосредственно к уровням концентрации (Багаевка-1, Иловля).

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 (Таблица 4) (Стратиграфическая схема..., 2005). Сложена светло-серыми мелкозернистыми песками, в подошве грубозернистыми. Отмечается наличие позвонков и зубов эласмобрахий (Стратиграфическая схема..., 2005). Мощность до 4 м. 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 подсвитам 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 (Таблица 4) (Стратиграфическая схема..., 2005). Сложена зеленовато-серыми мелко-тонкозернистыми глауконит-кварцевыми и глауконитовыми песками, глинисто-алевритовыми, известковистыми, биотурбированными. Отмечено наличие зубов эласмобранхий и нанопланктона зоны SS10. В основании – 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 качестве материала для подготовки работы использовались зубы эласмобранхий сеноманского возраста из коллекции СГУ № 155, собиравшиеся с конца 1980-х гг. и по сегодняшний день на территории Саратовской и Волгоградской областей. Сборы проводились как автором в составе исследовательской группы «Эласмодус», так и другими лицами: преподавателями СГУ, юными геологами, коллекционерами-любителями, 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), фоссилизированные экскременты (копролиты) (Рисунок 4) Однако в силу своей слабой диагностичности (невозможности их соотнесения с таксонами низкого уровня) данные материалы практически не используются.

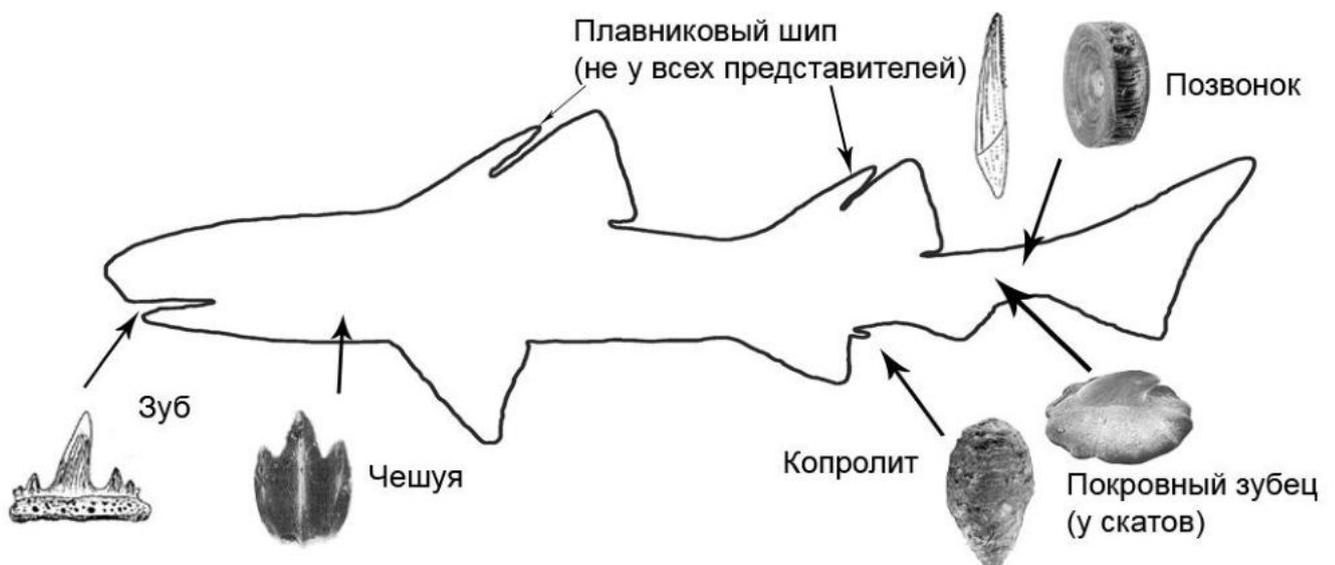


Рисунок 4. Ископаемые остатки эласмобранхий.

Копролиты время от времени привлекали внимание различных исследователей. Но поскольку соотнести их различные типы с определенными

таксонами чаще всего не представлялось возможным, предлагались различные варианты парасистематики. Любопытно, что некоторые копролиты изначально определялись как принадлежащие кистеперым рыбам *Macropoma mantelli* Agass., но на ошибочность этого определения и на принадлежность таких копролитов эламсобранхиям указал еще Л.С. Гликман (Хозацкий, Вялов, 1980). Любопытно, что именно на основе материалов из сеномана Поволжья Л.И. Хозацкий и О.С. Вялов предложили новый парасистематический таксон *Selachicorpus volgensis* Khozatsky et Vialov 1980.

Любопытно утверждение А.Н. Орлова (1992), что наличие копролитов указывает на отсутствие переноса во время осадконакопления, в противном случае (при активной гидродинамике) экскременты быстро бы разрушились. Также нужно учесть, что копролиты в сеномане Поволжья известны практически всегда из фосфоритовых горизонтов. Исходя из этих двух предпосылок, можно предположить чрезвычайно быструю фосфатизацию экскрементов – во временном интервале от начала накопления толщи до ее перемыва – неперменного этапа формирования фосфоритовых горизонтов.

Е.В. Попов (1993) отмечает, что в верхнемеловых и, в частности, сеноманских отложениях Поволжья встречаются копролиты представителей различных групп животных. Он указывает на то, что доля копролитов эласмобрахий с характерной спирально-конусной структурой значительно выше, чем у копролитов, вероятно принадлежавших морским рептилиям.

Вероятно, наиболее разработанную классификацию и терминологию копролитов дает в своих работах Э.П. Хант с соавторами (2012а,б; 2015). В частности, в данных работах рассматриваются не только копролиты, но и иные близкие к ним материалы, сформировавшиеся благодаря деятельности пищеварительной или выделительной систем тех или иных животных, в частности, кололиты – фоссилизованный переваренный пищевой материал, сохранившийся в желудочно-кишечном тракте после желудка (Hunt et Lucas, 2012а). Рассмотрению подвергаются копролиты почти всех групп позвоночных от палеозоя до кайнозоя включительно. Также выделяются и рассматриваются

парасистематические таксоны (Hunt et Lucas, 2012a, б, Hunt et al., 2015). С хрящевыми рыбами, как и у других авторов, ассоциируются копролиты спиральной формы. К сожалению, несмотря на такую хорошо развитую классификацию и терминологию, все еще не появилась возможность точной привязки определенных типов копролитов к конкретному низкоуровневому таксону эласмобранхий.

Плакоидные чешуи эласмобранхий, хотя и известны в геологической летописи, остаются малоинформативными. Это связано с тем, что конкретные морфотипы чешуй довольно затруднительно отнести к тем или иным таксонам низкого уровня. По сей день предпринимаются попытка решить данную проблему и использовать данные по зубам и чешуям в комплексе (Триколиди, 2022).

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, на исследуемой же территории примеров подобной сохранности не наблюдается. Также проблематично использование зубов нестандартной морфологии – комиссуральных, симфизных и парасимфизных, интермедиальных (глазных), а также зубов наиболее заднего положения. Хотя они и немногочисленны в основной массе находок, но нуждаются в более длительном определении, которое не всегда можно довести до уровня вида или даже рода. Поэтому в данной работе они использовались мало.

Материал происходит из 15 местонахождений: Мирошники-3 (местонахождение обнаружено исследователями СГУ в 2014 г.), Меловатка-5, Нижняя Банновка, Иловля (местонахождение обнаружено исследовательской группой «Эласмодус» в ходе экспедиции в 2015 г.) (Бирюков и др., 2017), Безобразовка-1, Пачелма (местонахождение обнаружено исследовательской группой «Эласмодус» в ходе экспедиции в 2014 г.), Карамышка, Саратов-1, Саратов-2, Саратов-3, Саратов-4, Багаевка-1, Балашов-1, Климовка, Подвалье (Рисунок 5) (Описания типовых разрезов и колонки местонахождений см. в приложениях Б и В).

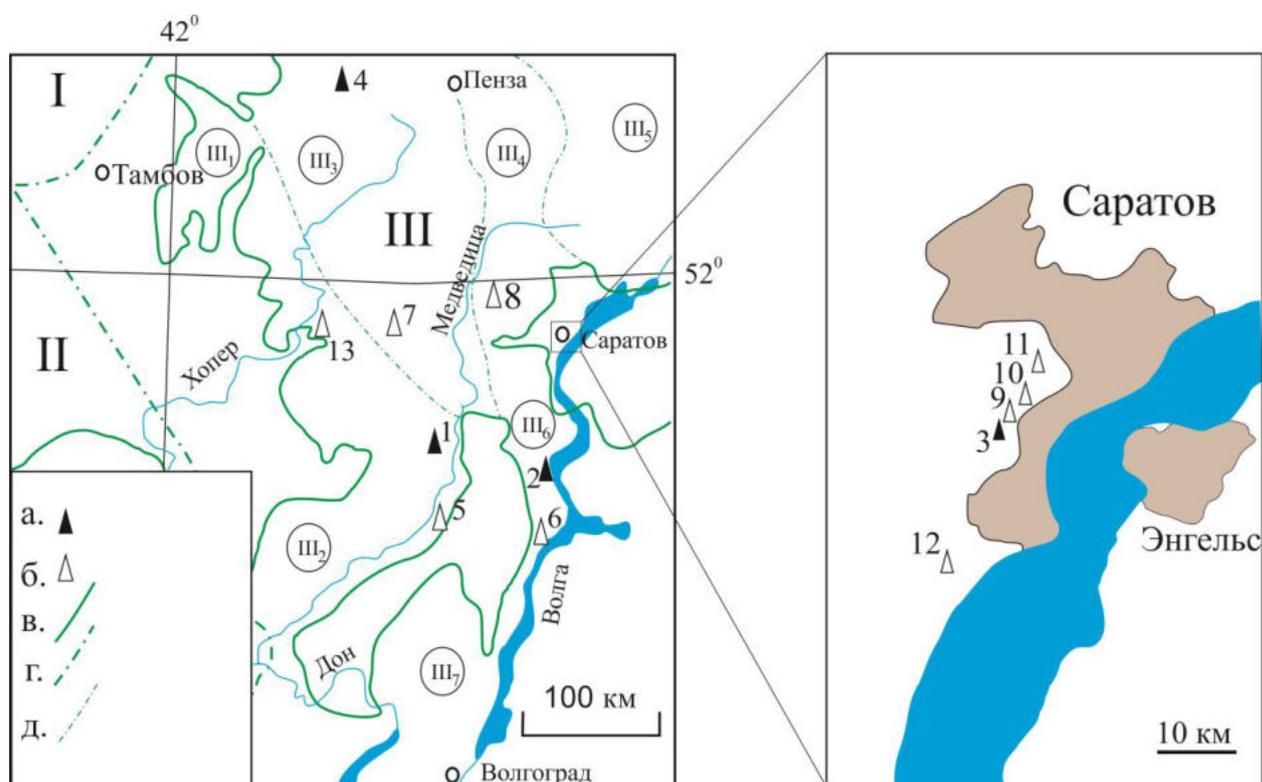


Рисунок 5. Местонахождения сеноманских эласмобранхий

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 – Кармышка, 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; Ш₁. – Воронежская антеклиза. Тамбовская моноклиналь; Ш₂. – Воронежская антеклиза. Хоперская моноклиналь; Ш₃. – Волго-Уральская антеклиза. Муромско-Ломовский прогиб; Ш₄. – Волго-Уральская антеклиза. Западная часть Ульяновско-Саратовского прогиба; Ш₅. – Волго-Уральская антеклиза. Восточная часть Ульяновско-Саратовского прогиба; Ш₆. – Воронежская антеклиза. Приволжская моноклиналь (южная часть Саратовского Поволжья); Ш₇. – Воронежская антеклиза. Приволжская моноклиналь (Волгоградское Правобережье) (по Олферьеву, Алексееву, 2005).

Везде, за исключением местонахождений Иловля и Багаевка-1, подавляющее большинство зубов отобрано с уровней концентрации – из фосфоритовых горизонтов (из осыпей известна довольно незначительная доля находок). Для 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 продатирован уже как туронский (а, возможен и коньякский возраст), 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 объемных проб с последующими промывкой или просеиванием на ситах и отбором ископаемых остатков из концентрата. В случае отсутствия 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 общей сложности за период в 2011–2022 гг. было обработано 95 проб. Определена систематическая принадлежность свыше 35 тыс. зубов (Таблица 5).

Как сравнительный материал были изучены коллекции зубов эласмобранхий в Британском Музее Естественной истории (Лондон, Великобритания), Государственном Дарвиновском музее (Москва, РФ) и частной коллекции Д. Дж. Уорда (Орпингтон, Великобритания). Использовались ископаемые остатки и челюсти современных акул и скатов.

Таблица 5. Обработанный ископаемый материал

Местонахождение		K ₂ S ₁		K ₂ S ₂ ¹		K ₂ S ₂ ²		K ₂ S ₃	
		Пробы	Число зубов	Пробы	Число зубов	Пробы	Число зубов	Пробы	Число зубов
Мирошники-3		<i>EL 492, EL 556, EL 557, EL 567, EL 582, EL 583</i>	1390						
Меловатка-5		<i>EL 329, EL 442, EL 491, EL 546</i>	3008						
Иловля		<i>EL 550, EL 551, EL 552, EL 581, EL 584, EL 585, EL 600, EL 612, сборы Т.П. Мальшикиной</i>	1016						
Нижняя Банновка	НФГ ²			EL 137, EL 186, EL 216, EL 230, EL 272, EL 444	2536				
	ВФГ ³			EL 56, EL 185, EL 198, EL 215, EL 231, EL 441	1599				
Пачелма						<i>EL 520, EL 521</i>	2537		
Безобразовка-1, ФГ ⁴ 0						EL 227, EL 229, EL 305, EL 362, EL 384	270		
Карамышка								EL 27, EL 33, EL 115, EL 130, EL 131, EL 132, EL 133, EL 270, EL 275, EL 387, EL 391	8633
Саратов-4	НФГ							EL 77, EL 81,	446

² Здесь и далее – нижний фосфоритовый горизонт³ Здесь и далее – верхний фосфоритовый горизонт⁴ Здесь и далее – фосфоритовый горизонт

							EL 230, EL 236, EL 271	
	СФГ ⁵						EL 52, EL 67, EL 85, EL 195, EL 234, EL 257, EL 260	2119
Саратов-3	НФГ						EL 69, EL 75, EL 87, EL 196	555
	СФГ						EL 76, EL 204	337
Саратов-2							EL 65, EL 68, EL 73, EL 290	1676
Саратов-1							EL 64, EL 66, EL 71, EL 74, EL 184, EL 274	3898
Багаевка-1							EL 18, EL 26, EL 139, EL 143, EL 144, EL 145, EL 168, EL 286, EL 364	2698
Балашов-1	НФГ						EL 506	685
	СФГ						EL 93, EL 149, EL 150, EL 244, EL 507, EL 545	1592
Климовка							EL 580	77
Подвалье							EL 573	34
Число зубов по подразделениям		5414		4135		2807		22750
Общее число зубов: 35106								

Курсивом выделены пробы, взятые с 2011 по 2021 гг.

⁵ Здесь и далее – средний фосфоритовый горизонт

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. Впоследствии производились отсеивание или отмывка проб 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 – мелкогабаритные 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 чистке посредством ультразвуковой ванны. Работа с образцами из мелкогабаритных фракций осуществлялась при помощи налобной лупы и бинокулярных микроскопов МБС-1 и «Микромед МС2 Zoom 1а». Фотографирование проводилось фотоаппаратами FUJIFILM FINEPIX T300, Nikon COOLPIX 8400, Nikon D5100 с макрообъективом и кольцами, USB-камерой (на микроскопе «Микромед»), для ряда мелкогабаритных объектов (зубы скатов) использовался сканирующий электронный микроскоп в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (г. Москва).

При определении полученного материала необходимо было учесть факт наличия у эласмобранхий (особенно у ламнообразных акул) разнозубности в той или иной степени и форме развития. Поэтому для адекватного определения

систематической принадлежности зубов зачастую следовало достоверно определить прижизненное положение зуба в челюсти. При решении данной проблемы применялись как публикации с реконструкцией озубления эласмобранхий (например, для крупных ламнообразных – статьи М. Сиверсона с соавторами (2013, 2015)), так 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

Поскольку в ископаемом состоянии от эласмобранхий в большинстве случаев остаются зубы (как наиболее прочные части организма), то на них, главным образом, и строится систематика ископаемых представителей группы. При этом следует отметить огромное морфологическое разнообразие зубов акулых рыб. Морфология зуба зависит не только от таксономической принадлежности его носителя, но и от положения самого зуба в челюсти, а иногда от пола и возраста животного. Подобное явление носит название гетеродонтности или разнозубости. Кроме того, очевидна возможность разделения зубов на морфофункциональные типы, имеющие связь с типом питания. Для систематики также имеют значение васкуляризация корня и гистологическое строение зуба.

4.1 Особенности строения зубного аппарата эласмобранхий и терминология

В отношении описательной терминологии, касающейся как характеристики положения зуба в челюсти, так и особенностей его строения, среди отечественных и зарубежных авторов единое мнение отсутствует. В данной работе за основу взят терминологический аппарат Анри Каппетты (Cappetta, 2012).

В челюстях зубы располагаются порядками и рядами (Рисунок 6). Хотя эти термины, казалось бы, исключают двусмысленность, они часто используются неправильно, между данными терминами возникает путаница. Так, К. Шимада (Shimada, 2002), обсуждая проблемы использования термина «ряд», неправильно использует данное понятие, следуя, вероятно Л. Компаньо (Comragno, 1988). Ряд – это серия зубов, расположенная мезио-дистально, т.е. параллельно краю челюсти, а не перпендикулярно, как ошибочно определяет К. Шимада. Порядок – серия зубов перпендикулярная краю челюсти (у К. Шимады именуется «зубным рядом») и соответствует «зубному семейству» у В. Райфа (Reif, 1978)). То, что К. Шимада называет «зубной серией» фактически соответствует ряду, а называемое им «зубным рядом» – порядку. Л. Льюсифора с соавторами (Lucifora et al., 2003)

также используют термин «ряд» вместо термина «порядок». Возможно, целесообразно использование терминов "ряд" (параллельно челюсти) и "серия" – перпендикулярно ей. Таким образом, можно говорить о зубах передних, передне-боковых, боковых серий. Кроме того, эти термины не будут создавать путаницы, как "ряд" и "порядок" ввиду их меньшей схожести.

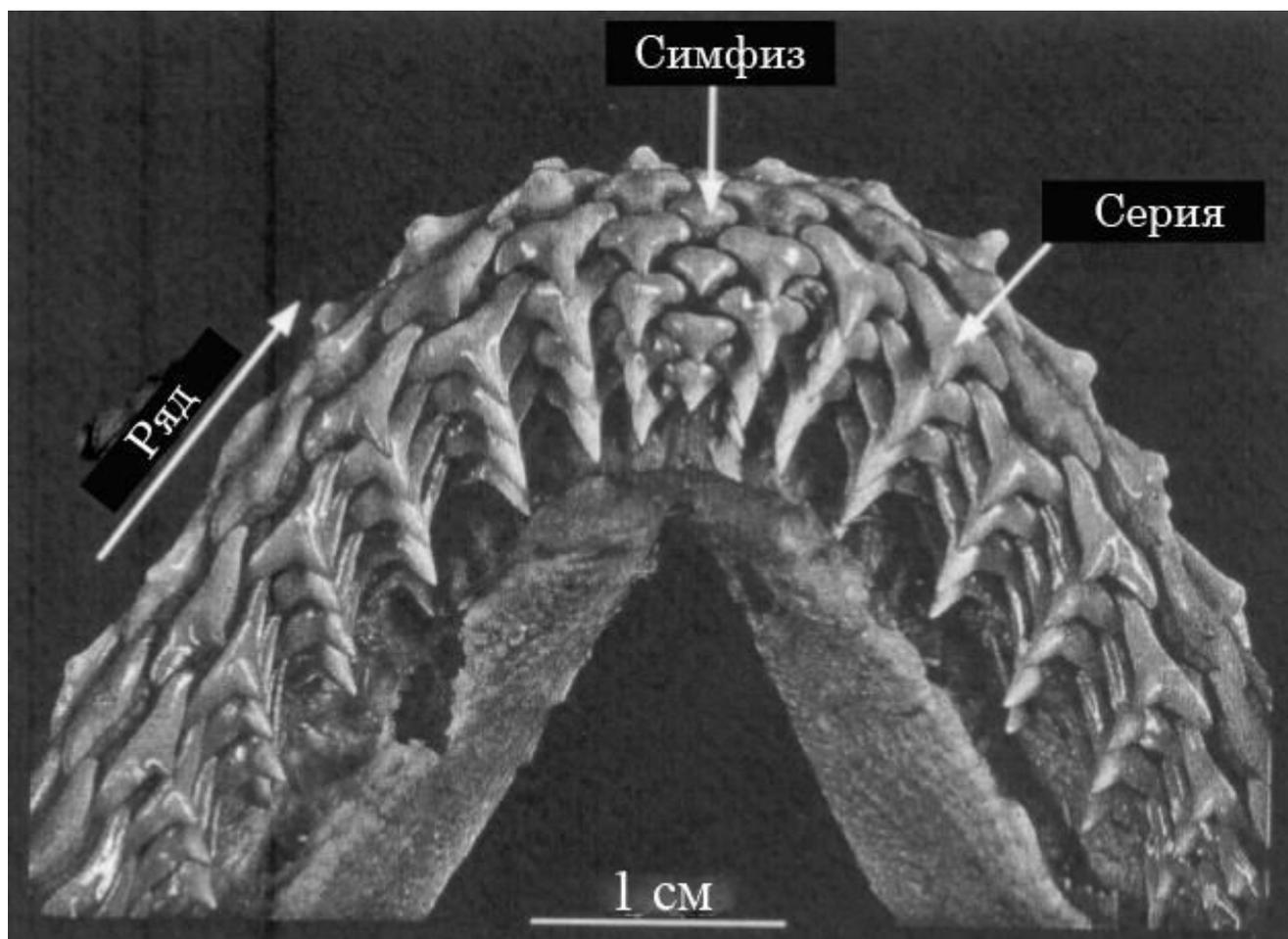


Рисунок 6. Нижняя челюсть *Sphyrna tiburo*, самка, общ. длина = 924 мм. Совр., Тринидад, Вест-Индия (Carpetta, 2012 с изменениями)

Количество серий не является постоянным признаком рода или вида; в действительности оно может меняться у одной особи с разными значениями в правой и левой ветвях челюсти, а также и внутри популяции.

Л. Люсифора с соавторами (Lucifora et al., 2003) показывают, что это число меняется у популяций *Carcharias taurus* из различных ареалов (Восточно-Китайское море, северо-западная Атлантика, юго-западная Атлантика). Тем не менее, отличия касаются очень небольшого количества серий. Действительно, наиболее важно верное определение таксона в зависимости от корректной

идентификации различных категорий зубов для вида.

Зубы формируются на внутренней части зубной пластинки, а минерализация начинается на уровне коронки. Ряды в ходе формирования перемещаются лабиально, постоянно и непрерывно, как сворачивающийся ковер, к краю челюсти, где они занимают место рабочих рядов, чаще всего теряющихся в процессе питания (Рисунок 7).

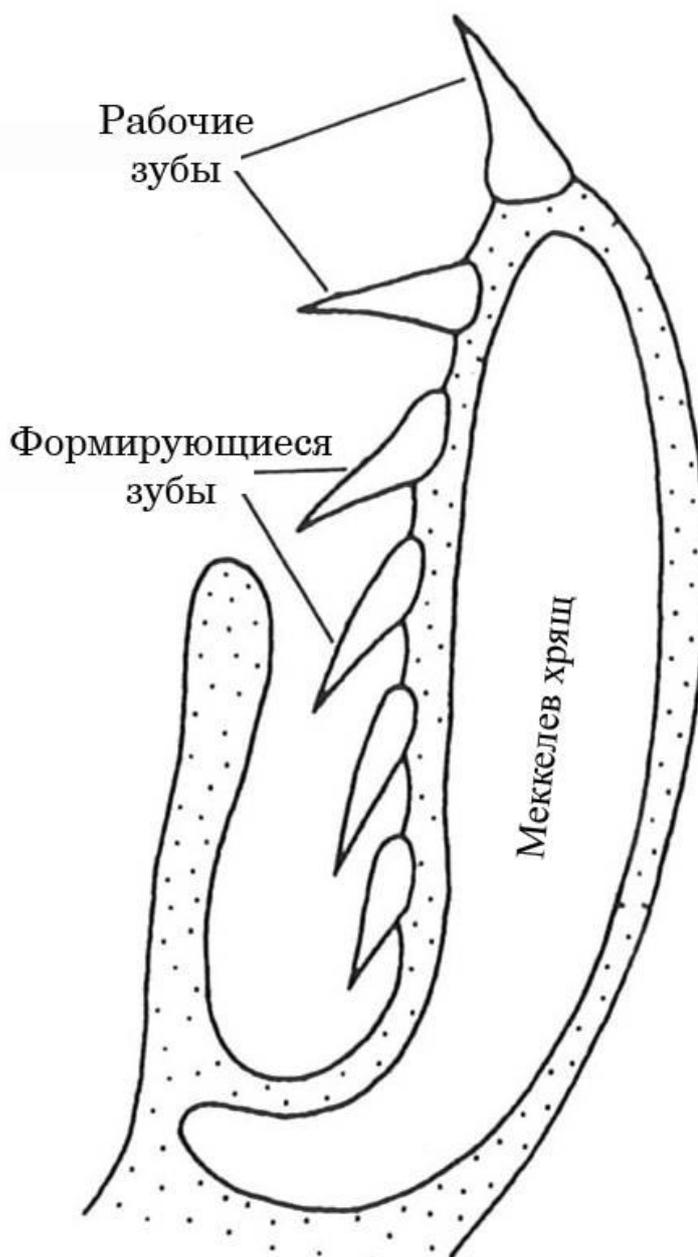


Рисунок 7. Меккелев хрящ акулы в разрезе, показано размещение зубных рядов (Cappetta, 2012).

У эласмобранхий зубы состоят из части, покрытой энамелоидом – коронки

и хорошо развитой базальной части – корня, посредством которого осуществляется их крепление к волокнам соединительной ткани покрытой слизистой оболочкой челюсти. Зубы формируются из биогенного фосфата $Ca_5(PO_4, CO_3, F)_3(OH, F, Cl, CO_3)$. Минерализованная матрица состоит большей частью из фторапатита $Ca_5(PO_4, F)$ и карбонат-апатита $Ca_5(PO_4, CO_3, F(OH, F))$. Фторапатит является наименее растворимым апатитом и вследствие этого наиболее стоек к диагенетическим изменениям (Vennemann et al. 2001).

У акул (Рисунок 8) коронка, как правило, состоит из более или менее отчетливого острия, основной вершины, лабиальной (внешней) и лингвальной (внутренней) сторон, ограниченных более или менее острыми режущими краями. Эти режущие края могут быть и тупыми, а могут и пропадать, как у некоторых передних зубов. Режущие края могут быть гладкими, а иногда зазубренными. Энамелоид может быть гладким (у ламновых) или складчатым на лабиальной (у многих меловых воббегонгообразных) или лингвальной (у *Mitsukurina*) стороне коронки или же на обеих сторонах (у многих сцилиоринидкошачьих акул). С любой стороны основной вершины могут присутствовать от одной до нескольких пар более или менее развитых боковых зубцов, могущих быть гладкими или покрытыми складками.

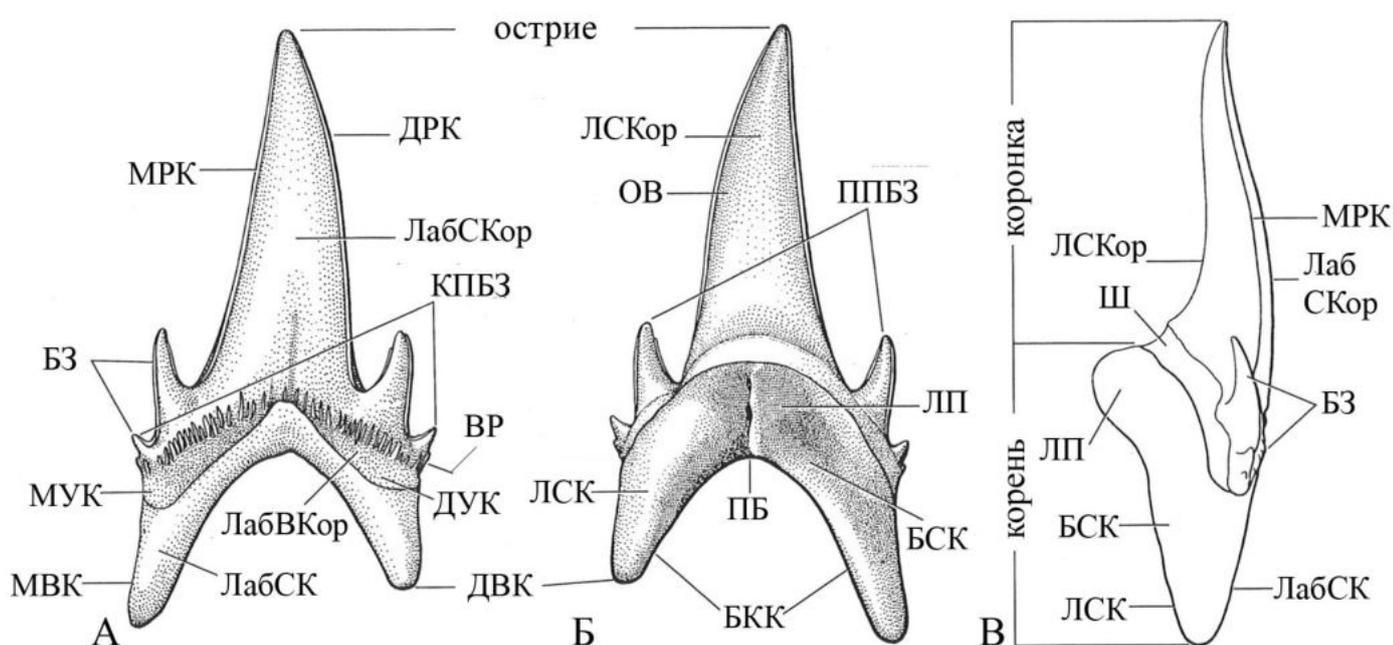


Рисунок 8. Зубная терминология акул (передний зуб *Palaeohypotodus rutoti*).

А – лабиальный вид; Б – лингвальный вид; В – мезиальный вид; ОВ – основная вершина; ЛабСКор – лабиальная сторона коронки; ЛСКор – лингвальная сторона коронки; МРК – мезиальный режущий край; ДРК – дистальный режущий край; БЗ – боковые зубцы; КПБЗ – крайняя пара боковых зубцов; ППБЗ – проксимальная пара боковых зубцов; МУК – мезиальный уступ коронки; ДУК – дистальный уступ коронки; ЛабВКор – лабиальный выступ коронки; ВР – вертикальные ребрышки; Ш – шейка; МВК – мезиальная ветвь корня; ДВК – дистальная ветвь корня; ЛабСК – лабиальная сторона корня, ЛСК – лингвальная сторона корня; БСК – базальная сторона корня; БКК – базальный край корня; ПБ – питательная борозда; ЛП – лингвальный протуберанец (Carpetta, 2012).

Корень может обладать длинными и хорошо обособленными ветвями с ясно выраженным лингвальным протуберанцем с более или менее резко выраженной осевой бороздой (у песчаных акул), или же он может быть массивным, с плоской базальной поверхностью более или менее сердцевидных очертаний (акулы-няньки). Основание лабиальной стороны коронки может выступать над корнем лабиальным выступом, несущим иногда короткие вертикальные складки. У зубов без лабиального выступа лабиальная сторона коронки и лабиальная сторона корня лежат практически в одной плоскости. У зубов с длинными ветвями корня (как у ламнообразных) базальная сторона, как правило, выпуклая и лишенная ясной границы с лингвальной стороной коронки. А у зубов с плоской базальной стороной (у многих представителей семейства кошачьих акул (*Scyliorhinidae*) и отряда воббегонгообразных (*Orectolobiformes*)), лабиальная и лингвальная стороны корня развиты хорошо. У сплюснутых лабио-лингвально зубов (отряд шестижаберникообразных (*Hexanchiformes*), отряд катранообразных (*Squaliformes*)) базальная и лингвальная стороны корня отделены от лингвального выступа, а лабиальная сторона корня обычно хорошо развита. У акул граница корня и коронки часто отмечена узкой бороздой и лишена энамелоида, шейка видна на лингвальной стороне зуба. У батоидов с дробящим озублением воротничок может быть виден со всех сторон границы корня и коронки при базальном виде.

У многих зубов, лишенных боковых зубцов, основание главной вершины мезиально и дистально вытянуто более или менее обозначенными энамелоидными лезвиями, киями (Рисунок 9В).

У шестижаберникообразных зубная коронка включает в себя ряд вершин, уменьшающихся к дистальной части зуба (исключая *Heptranchias*). Конус наиболее мезиального положения у любого зуба, как правило, более развит, чем остальные и иногда называется акроконом.

У катранообразных (Рисунок 9А, Б), вследствие лабио-лингвального уплощения нижних зубов и перекрывания зубных серий, корни демонстрируют мезиолабиальную и дистолингвальную впадины. Коронка обладает изменчиво длинным и толстым лабиальным расширением, называемым апрон, тогда как меньшее лингвальное расширение почти центрального положения называется увулой. У акул апрон также встречается у акул-ангелов, пилоносообразных и у большинства воббегонгообразных (за исключением *Parascyllium* и *Pararhincodon*). У скатов и большинства родов пил-рыб зубы обладают апроном.

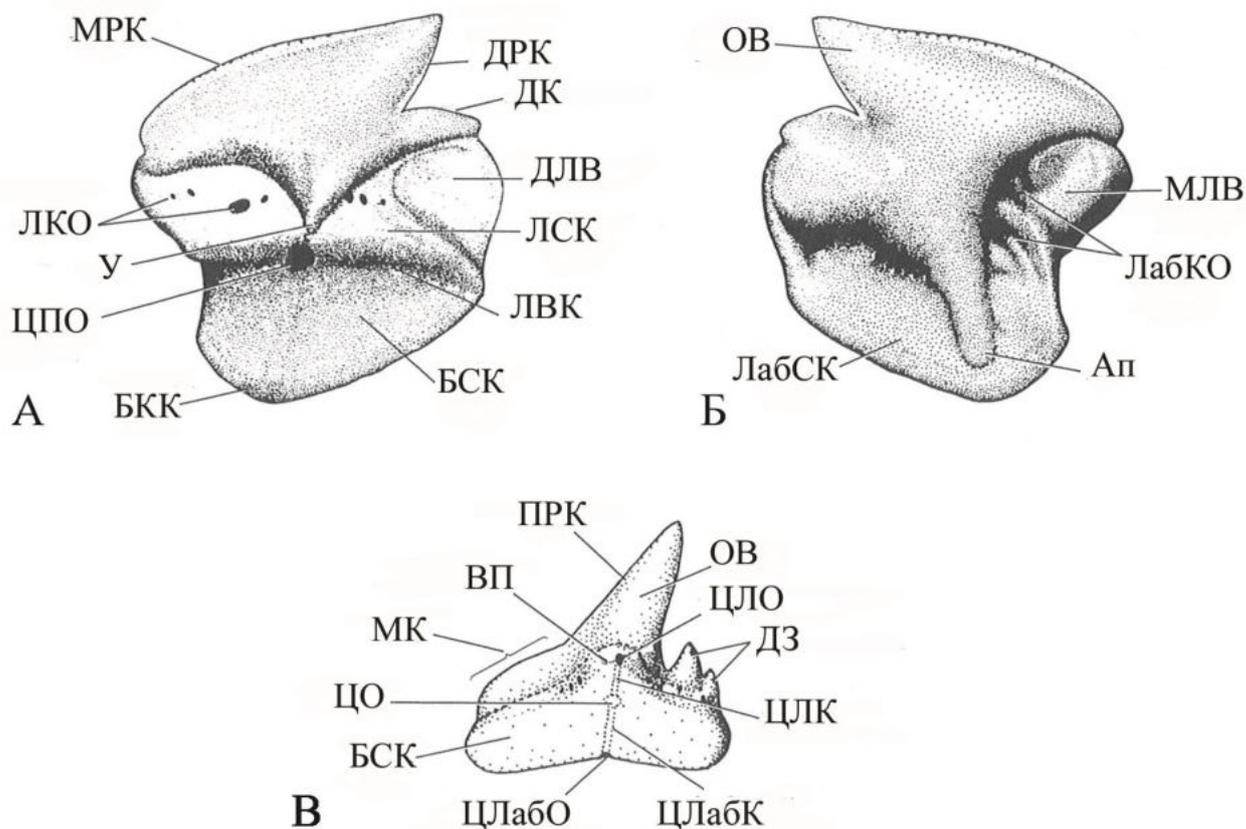


Рисунок 9. Зубная терминология акул.

А – Б – *Centrophorus granulosus*. А – нижний боковой зуб, лингвальный вид; Б – лабиальный вид.

В – Зуб гипотетической акулы, лингвальный вид; МРК – мезиальный режущий край; ДРК – дистальный режущий край; У – увула; ЦПО – центральное питательное отверстие; БСК – базальный край корня; БКК

– базальная сторона корня; ЛВК – лингвальный выступ корня; ЛСК – лингвальная сторона корня; ДЛВ – дисталингуальная впадина; ДК – дистальный киль; ОВ – основная вершина; ЛабСК – лабиальная сторона корня; Ап – апрон; ЛабКО – лабиальные краевые отверстия; МЛВ – мезиолабиальная впадина; ПРК – полный режущий край; ВП – внутренний протуберанец; МК – мезиальный киль; ЦО – центральное отверстие; ЦЛабО – центральное лабиальное отверстие; ЦЛабК – центральный лабиальный канал; ДЗ – дистальные зубы; ЦЛО – центральное лингвальное отверстие (Carpetta, 2012).

У скатов с дробящим типом озубления зубы довольно различаются морфологически. В общем, коронка лишена острия, за исключением электрических скатов (*Torpediniformes*) и самцов некоторых скатообразных (*Rajiformes*) и представителей надсемейства *Dasyatoidea*. У последних (Рисунок 10) коронка шаровидная и несущая более или менее высокий и острый пересекающий гребень, разделяющий лабиальную и лингвальную стороны. Лабиальная сторона коронки может быть выпуклой или впалой, энамеллоид может быть орнаментирован. Обычно присутствуют хорошо обозначенные боковые углы. Лабиальный край называется лабиальным козырьком и сильно нависает над лабиальной стороной корня, нижняя часть козырька более или менее широкая, иногда плоская, иногда выпуклая. Лингвальная сторона коронки обыкновенно гладкая, часто с центрально-лингвальным ребром. Нижняя часть лингвального козырька узкая. Корень разделен на ветви и часто лингвально смещен, ветви могут быть узкими, с выпуклой базальной стороной или широкими, с плоской базальной стороной. Ветви разделены глубокой, лабиолингвально направленной бороздой с центральным отверстием и/или двумя парацентральными отверстиями, открывающимися по бокам на уровне центрального отверстия. Лабиальная сторона корня обычно хорошо развита и может нести мелкие отверстия. Лингвальная сторона корня лишена отверстий.

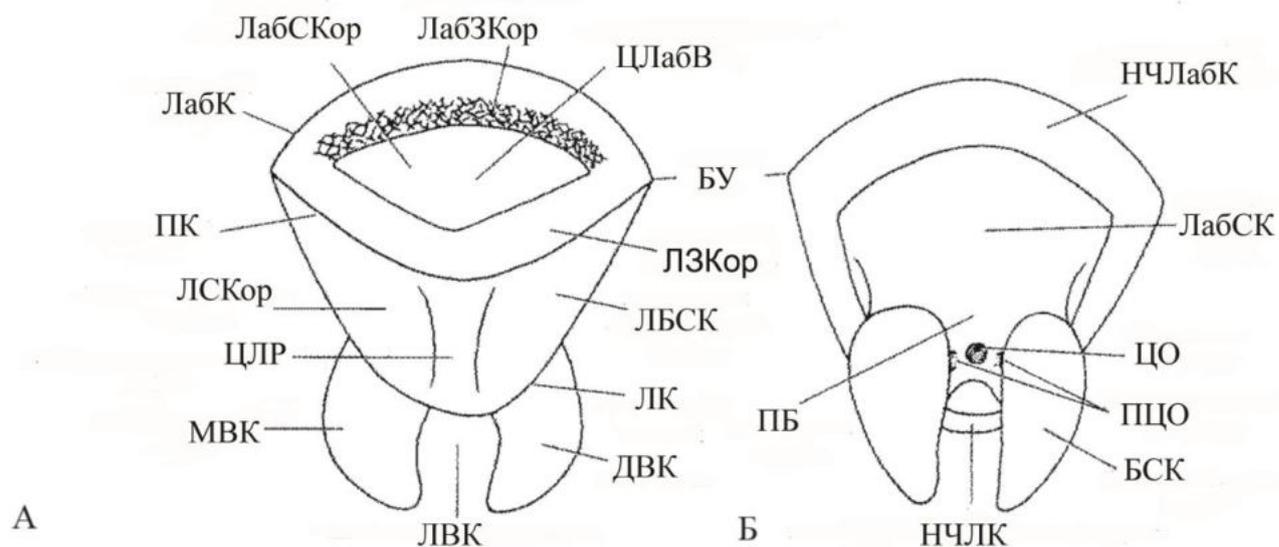


Рисунок 10. Зубная терминология скатов.

Зуб *Taeniurops* sp.; А – окклюзивный вид; Б – базальный вид; ЦЛабВ – центральная лабиальная впадина; ЛабЗКСор – лабиальная зона коронки; ЛабСКСор – лабиальная сторона коронки; ЛабК – лабиальный козырек; ПК – поперечный киль; ЛСКор – лингвальная сторона коронки; ЦЛР – центральное лингвальное ребро; МВК – мезиальная ветвь корня; ЛВК – лингвальная выемка корня; ДВК – дистальная ветвь корня; ЛК – лингвальный козырек; ЛБСК – лингвальная боковая сторона корня; ЛЗКСор – лингвальная зона коронки; БУ – боковые углы; ПБ – питательная борозда; НЧЛК – нижняя часть лингвального козырька; БСК – базальная сторона корня; ЦО – центральное отверстие; ПЦО – парацентрические отверстия; ЛабСК – лабиальная сторона корня; НЧЛабК – нижняя часть лабиального козырька (Cappetta, 2012).

У гитарниковых скатов (Рисунок 11) коронка проще и обычно гладкая, не считая мелких складок на основании лингвальной стороны коронки. Лингвальный козырек с одним или тремя протуберанцами или увулами. Центро-лингвальная увула представлена всегда и очень отчетлива, тогда как лингвально-боковые увулы могут отсутствовать. Лингвально-боковые стороны корня обычно несут одну или несколько пар лингвально-боковых отверстий. Данная терминология в диссертации применена для скатов – представителей родов *Squatirhina* Casier, 1947, *Turoniabatis* Landemaine, 1991 и семейства Sclerorhynchidae Cappetta, 1974.

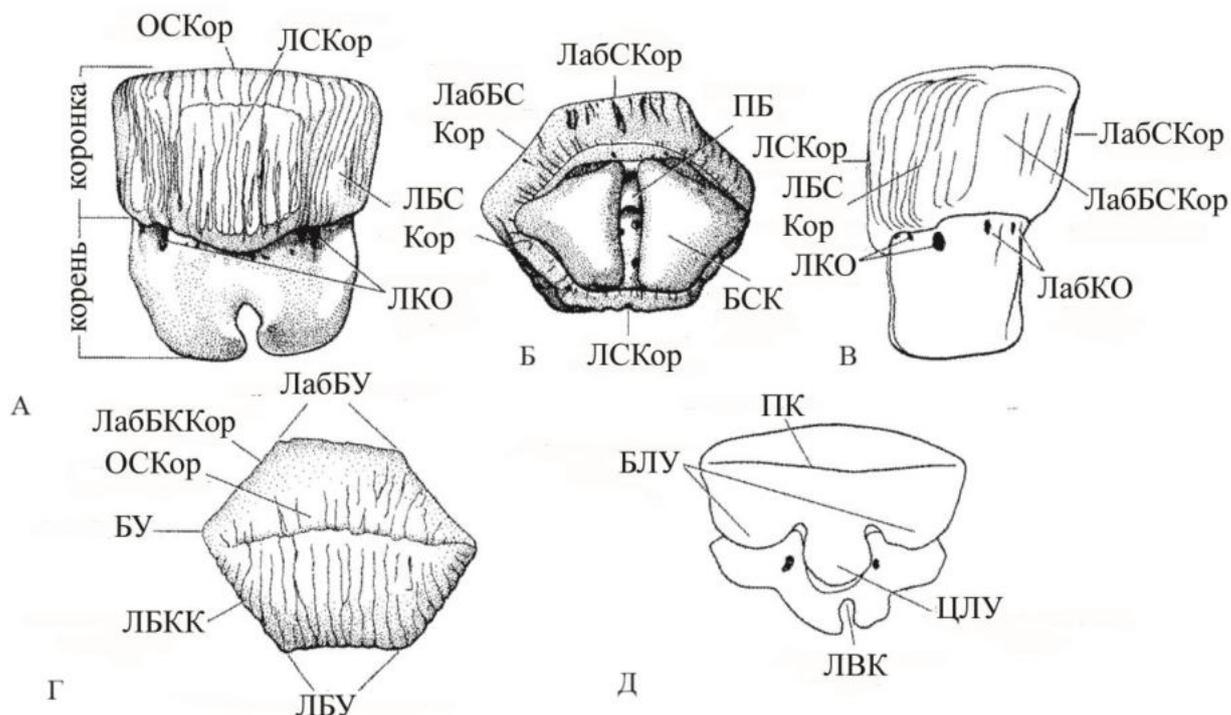


Рисунок 11. Зубная терминология скатов (продолжение).

А – Г – *Myledaphus bipartitus*. А – лингвальный вид; Б – базальный вид; В – вид в профиль; Г – окклюзивный вид.

Д – *Platyrhina sinensis*, боковой зуб самки, окклюзивный вид; ОСКор – окклюзивная сторона коронки; ЛСКор – лингвальная сторона коронки; ЛБС Кор – лингвальная боковая сторона коронки; ЛКО – лингвальные краевые отверстия; ЛабБС Кор – лабиальная боковая сторона коронки; ЛабС Кор – лабиальная сторона коронки; ПБ – питательная борозда; ЛабКО – лабиальные краевые отверстия; ЛабБУ – лабиальные боковые углы; ЛабБК Кор – лабиальный боковой край коронки; БУ – боковой угол; ЛБКК – лингвальный боковой край коронки; ЛБУ – лингвальные боковые углы; ПК – поперечный киль; БЛУ – боковые лингвальные увулы; ЦЛУ – центральная лингвальная увула; ЛВК – лингвальная выемка корня (Cappetta, 2012).

У многих скатов лабиальный козырек демонстрирует выступающее центральное расширение, соответствующее настоящему апрону, оно особенно различимо у пил-рыб и некоторых ромбовых скатов.

У скатов с перетирающим (Рисунок 11) озублением зубы становятся высокими, а коронка обладает ромбическими или шестиугольными очертаниями при виде сверху. Боковые углы всегда отчетливые, другие углы, такие как два лабиально-боковых и два лингвально-боковых, тоже могут быть заметными. У тесно посаженных зубов присутствуют высокие и плоские боковые лабиальная и лингвальная стороны; эти стороны обычно несут энамеллоид со

складками. Лингвальный выступ часто присутствует у основания лингвальной стороны коронки. У перетирающих голвакоризных зубов корень с двумя ветвями, на базальной стороне широкий и плоский.

Апрон у зубов скатов может рассматриваться как гомологичный таковому у катранообразных, воббегонгообразных, акул-ангелов и пилоносообразных. Увула у ромботелых скатов может рассматриваться как гомологичная таковой у катранообразных и расширению, покрывающему лингвальный протуберанец корня у воббегонгообразных, акул-ангелов и пилоносообразных. Тем не менее, сложно рассматривать эти признаки как апоморфии. По мнению А. Каппетты (Carpetta, 2012), они могут независимо рассматриваться как результат морфофункциональных адаптаций озубления, которое было в целом хватательного типа у воббегонгообразных, акул-ангелов, пилоносообразных и ромботелых скатов и режуще-хватательного типа у катранообразных.

Для определения различных категорий зубов в челюсти А. Каппетта (Carpetta, 2012) в качестве примера использовал озубление *Carcharias taurus* (Рисунок 12).

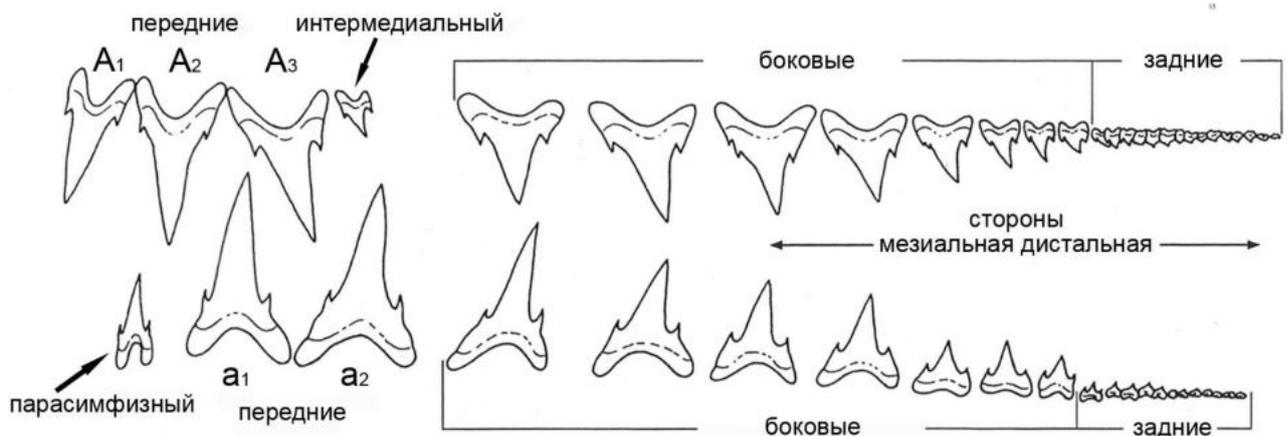


Рисунок 12. Озубление *Carcharias taurus* (Carpetta, 2012).

Поблизости от симфиза нижней челюсти можно наблюдать редуцированный зуб с деформированным и асимметричным корнем, могущий называться симфизным. Зуб сидит рядом с симфизом, вследствие чего более корректно называть его парасимфизным. Термин «симфизный» должен быть ограничен непарными зубами по обе стороны симфиза, как можно наблюдать в

нижней челюсти шестижаберникообразных, катранообразных или воббегонгообразных. Однако некоторые авторы (Ward, 1988, Siverson, 1999, Shimada, 2002, 2005) продолжают использование термина «симфизный зуб» для ламнообразных, хотя А. Каппетта (Carpetta, 2012) считает его анатомически некорректным.

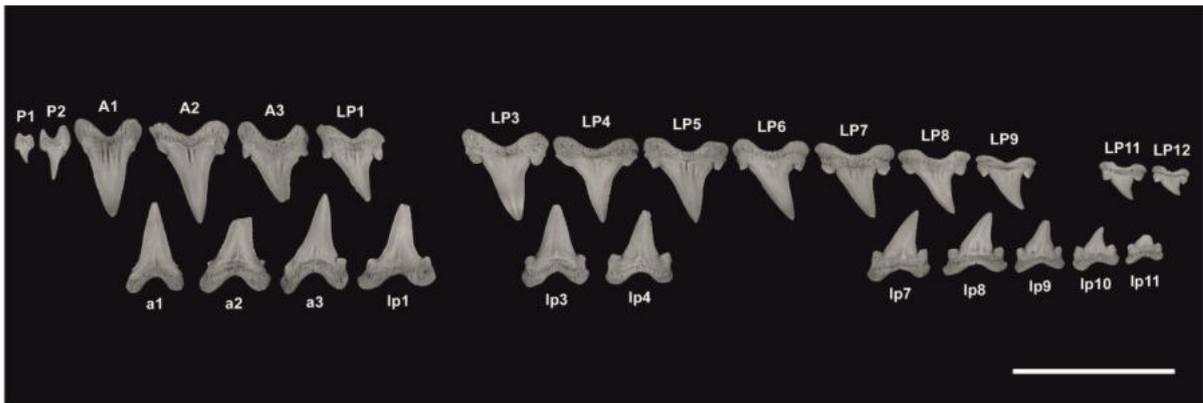
За парасимфизными зубами следуют две серии зубов, обладающих отчетливо высокими и острыми коронками – передние зубы, как, например у *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977) (Рисунок 13Б). Однако возможно и иное их количество. Например, у *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko 2000) таких серий три (Рисунок 13А).

Далее по направлению к комиссуре присутствуют более мелкие зубы, все более уменьшающиеся к задней части челюсти и обладающие прямой коронкой. Они именуются боковыми зубами. Эпплгейт (Applegate, 1965) предлагает термин «задние» для зубов, которые Лериш (Leriche, 1905) называет зубами угла челюсти. Эти зубы обладают весьма толстыми коронкой и корнем и обыкновенно мельче, чем большинство боковых зубов и часто называются комиссуральными зубами.

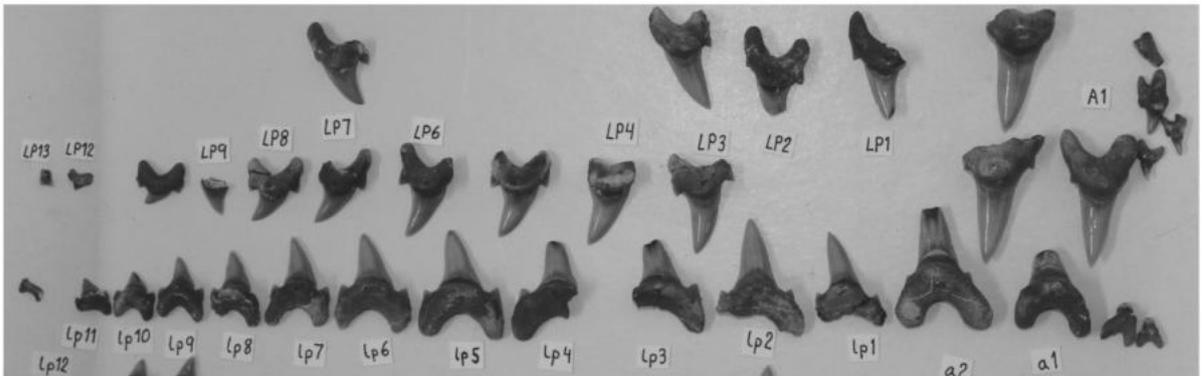
В верхней челюсти присутствуют три хорошо развитых передних серии, за которыми следует серия редуцированных, иногда искривленных зубов. Они называются интермедиальными или глазными зубами. Далее следуют около семи серий боковых зубов, обладающих коронками, наклоненными назад. Затем располагаются около пятнадцати задних серий, состоящих из редуцированных зубов. Верхние передние и боковые зубы появляются из разделенных полостей, тогда как интермедиальные – из промежуточной перемычки (см. Siverson, 1999). Эти серии, безусловно, подвержены вариациям среди ламнообразных (Рисунок 12, Рисунок 13А, Б). Может меняться как количество серий, так и их наличие. Последнее особенно касается парасимфизных зубов, которые могут отсутствовать в верхней (Рисунок 12) или нижней челюсти (Рисунок 13А).

Единого взгляда на серии зубов среди разных исследователей не существует. В частности, М. Сиверсон объединяет категории боковых и задних

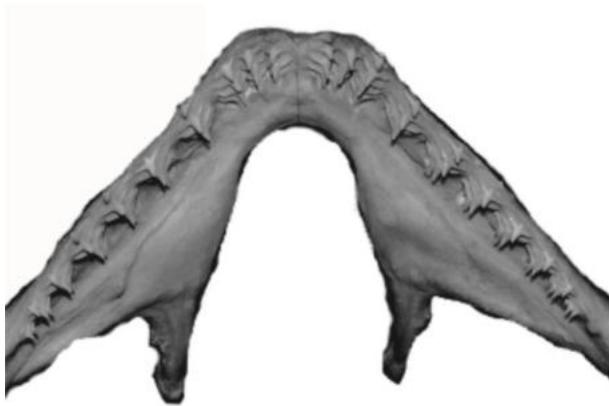
зубов в единую – заднебоковые (Siversson et al., 2015).



А



Б



В



Г

Рисунок 13. Озубление некоторых эласмобранхий

А – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko 2000), реконструкция (Siversson et al., 2015); Б – *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977), реконструкция (личная коллекция М. Сиверсона, Западная Австралия); В – *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) (личная коллекция Д. Уорда, Орпингтон, Великобритания); Г – *Heterodontus zebra* (Grey, 1831) (личная коллекция Д. Уорда, Орпингтон, Великобритания)

Необходимо заметить, что разнозубость присуща практически всем эласмобранхиям. Разница заключается в степени ее проявления. Она ярко выражена, например у ламнообразных (Рисунок 12, Рисунок 13А, Б) или разнозубообразных (Рисунок 13Г) или проявляется несколько слабее, более плавно, например, у морских ангелов (Рисунок 13В). Но даже у некоторых ламнообразных встречается такое явление как вторичная гомодонтность – практически полное единообразие зубов. Подобное встречается, например, у представителей рода *Pseudomegahasma* (Shimada et al., 2015) и продиктовано, вероятно, особенностями питания (в данном случае, планктофагией) (Shimada et al., 2015) (Фототаблица III, фиг. 8).

4.2 Типы разнозубости

Главная трудность при идентификации зубов ископаемых эласмобранхий проистекает из важного признака их озубления – разнозубости, являющейся общей нормой и хорошо выраженной у многих родов. Вероятно, первым данный термин к эласмобранхиям применил С. Эпплгейт (Applegate, 1965) (ранее термин использовался для млекопитающих) по случаю исследования зубов современной акулы *Carchrias taurus*, у которой он определил моногнатическую и дигнатическую разнозубость. Тем не менее, Л. Компаньо (Compagno, 1970) ясно определил различные типы разнозубости, встречающиеся среди эласмобранхий. Он охарактеризовал моногнатическую, дигнатическую, половую и онтогенетическую разнозубость. Д. Уорд (Ward, 1983), К. Даффин и Д. Уорд (Duffin et Ward, 1993) переопределили эти типы разнозубости без добавления новых элементов. Фактически, в 1838 г. Л. Агассиц в части «Зубы плакоидов» своей фундаментальной работы по ископаемым эласмобранхиям (Agassiz, 1843) ясно осветил несколько вариаций зубов в зависимости от положения в челюсти (моногнатическая разнозубость), между зубами верхней и нижней челюстей одной и той же особи (дигнатическая разнозубость), между самцами и самками одного и того же вида (половая разнозубость) и между ювенильными и взрослыми особями одного и того же вида (онтогенетическая разнозубость). Очевидно также, что многие авторы, работавшие над исследованием фаун ископаемых

эласмобранхий, особенно над реконструкцией зубных серий, принимали во внимание разнозубость, даже если не делали этого явно.

М.И. Соколов (1978) подчеркивает зависимость облика зубов ламнообразных от положения в челюсти. На этом основании им предпринимаются попытки реконструкции озубления некоторых их представителей.

Л.С. Гликман (1980) констатировал, что у ламнообразных особенности строения зубов сильно зависят от положения зуба в челюсти. Он утверждает, что особенности устройства зубных аппаратов стабильны для представителей разных семейств и родов внутри данной группы. К сожалению, он практически не касается вопроса разнозубости у других эласмобранхий. Возможно, это привело, в частности, к использованию им рода *Gyropleurodus*. Позднее же оказалось, что зубы, относимые к нему, являются передними зубами представителей рода *Heterodontus* Blainville, 1816. Таким образом, совершенно правильный тезис реализовывался им лишь частично.

Безусловно, следует учесть определенные трудности реконструкции озубления вымерших эласмобранхий в случае, если в ископаемом состоянии не встречено ассоциированное озубление. Тогда используются данные по родственным группам (ископаемым или ныне живущим), чей характер озубления известен. Именно наличие разнозубости делает эласмобранхий группой непростой для исследования. Для точного диагностирования таксона (чаще вида) иногда необходимо использовать зубы нескольких порядков.

4.2.1 Мононатическая разнозубость

Разнозубость может носить мононатический характер, когда зубы в одной челюсти морфологически различаются. Мононатическая разнозубость в высшей степени выражена среди ламнообразных (Рисунок 13А, Б), особенно у песчаных акул (Рисунок 12). В нижней челюсти у ламнообразных можно выделить редуцированную парасимфизную серию, две передних серии, пять – шесть серий боковых зубов и несколько серий сильно редуцированных задних зубов. В верхней челюсти присутствуют три передних серии, серия редуцированных

интермедиальных зубов, семь – восемь боковых серий и пятнадцать очень мелких задних зубов. Эти различные типы зубов легко идентифицируются, и смена морфологии вполне строгая от одной категории к другой (Compagno, 1970).

У большинства кархариновых и кошачьих акул изменения между передними и боковыми сериями очень постепенные. Такая разнозубость известна как градуальная. В конечном итоге, наиболее передние зубы сильно отличаются от задних той же серии. В названных семействах зубы околосоимфизного положения обычно совершенно отличаются от зубов первых передних серий по размеру и морфологии. В этом случае наблюдается обособленная разнозубость между парасимфизной и передней частями челюсти. У некоторых родов кархариновых (*Loxodon*, *Rhizoprionodon*, *Scoliodon*, *Physogaleus*) и у *Leptocharias* (*Leptochariidae*) существующий половой диморфизм зубов хорошо выражен в нижних передних сериях самцов. Это сопровождается очень существенной мононатической разнозубостью между боковыми и передними зубами.

Наиболее крайние примеры разнозубости можно наблюдать у представителей рода *Heterodontus* с передними отчетливо заостренными и вытянутыми боковыми зубами с низкой и выпуклой коронкой (Рисунок 13Г).

У ромбовых скатов (*Raja*), хвостоколов (*Dasyatis*) или гитарниковых скатов, мононатическая разнозубость чаще постепенная.

4.2.2 Дигнатическая разнозубость

Зубы верхней и нижней челюстей имеют разную морфологию (Рисунок 14). В результате челюсти эласмобранхий могут нести зубы нескольких довольно разных конфигураций. Дигнатическая разнозубость присуща практически всем акулам кроме некоторых редких исключений (например, некоторые катрановые).

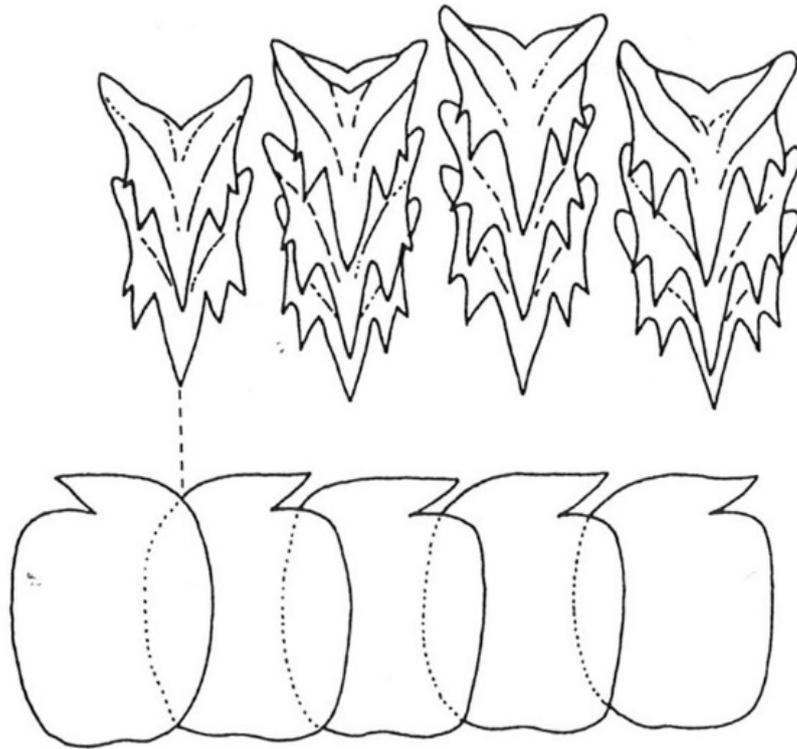


Рисунок 14. Дигнатическая разнозубость *Etmopterus hillianus* (Carretta, 2012).

4.2.3 Половая разнозубость

Половая разнозубость отмечается только у особей, достигших половой зрелости, особенно ярко у скатов (Рисунок 15). Обычно, самки обладают зубами с округлыми коронками (Рисунок 15Б, В, Д), тогда как зубы самцов более или менее четко заострены (Рисунок 15А, Г, Е).

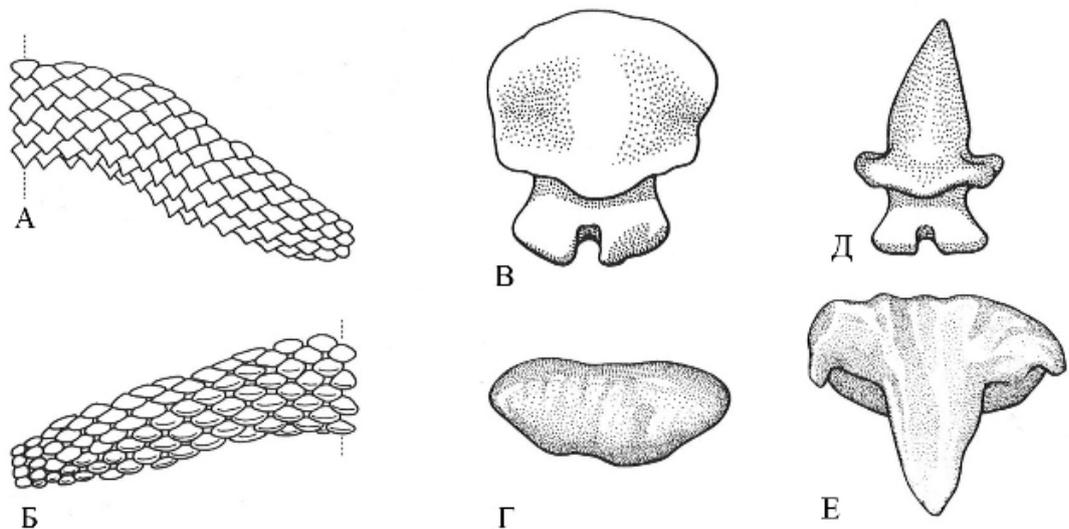


Рисунок 15. Половой зубной диморфизм зубов эласмобранхий.

А – Б – *Dasyatis americana*. А – ветвь челюсти самца; Б – ветвь челюсти самки, совр.

В – Г – *Raja clavata*. Зубы. В – самка, лингвальный вид; Г – самец, лингвальный вид.

Д – Е – *Mobula hypostoma*. Зубы. Д – самка, окклюзивный вид; Е – самец, окклюзивный вид (Carretta, 2012).

Среди акул половая разнозубость часто выражена слабее, чем у скатов. Она существует у шестижаберникообразных и катранообразных. У ламнообразных, воббегонгообразных, акул-ангелов и разнозубообразных продемонстрирована нечетко.

У кархаринообразных половая разнозубость выражена в разной степени: ясно у кошачьих акул и лептохариевых, слабее в родах *Loxodon*, *Rhizoprionodon*, *Scoliodon*, *Physogaleus*, очень слабо у рода *Carcharhinus*.

Среди имеющегося в распоряжении автора материала из сеномана Поволжья форм с половой разнозубостью не выявлено, возможно, вследствие малочисленности потенциальных обладателей данной характеристики (скаты, некоторые шестижаберникообразные).

4.2.4 Онтогенетическая разнозубость

Онтогенетическая разнозубость обычна для эласмобранхий. Всегда есть морфологические, иногда значительные, различия между зубами молодых и взрослых особей одного и того же вида. Онтогенетическая разнозубость особенно выражена у форм с сильной половой разнозубостью. В этих случаях зубы ювенильных особей очень отличаются от зубов взрослых, как, например, у большинства дазиатид и у многих райид.

У рода *Heterodontus* существенные онтогенетические изменения происходят в передних и передне-боковых сериях (Reif, 1976) (Рисунок 16) с перемалывающими боковыми зубами, отсутствующими у новорожденных и эмбрионов.

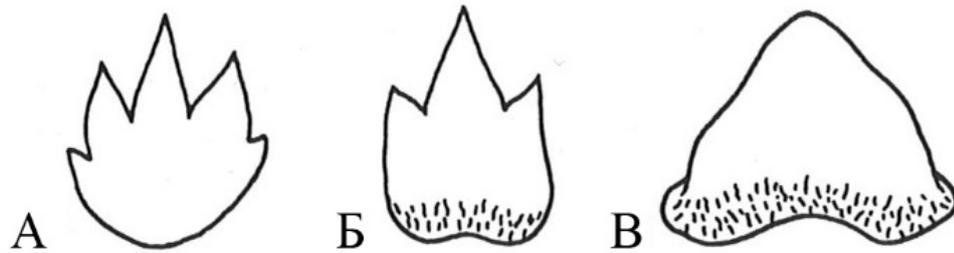


Рисунок 16. Возрастные морфологические изменения симфизных зубов у *Heterodontus portusjacksoni*: А – зуб особи с общей длиной 200 мм; Б – зуб особи с общей длиной 500 мм; В – зуб особи общей длиной 1000 мм (Carpetta, 2012).

У ювенильных особей шестижаберникообразных число добавочных конусов на нижних зубах значительно меньше (Adnet, 2006). У молодых кошачьих акул передние зубы обладают большим количеством боковых зубцов и более пупырчатым энамелоидом. У ювенильных особей ламноидов зубы гораздо более гладкие и тонкие. Кроме того, зубы ювенильных особей ламнообразных могут отличаться наличием или отсутствием боковых зубцов. Вследствие подобных различий зубы ювенильных и взрослых особей одного и того же вида ископаемых эласмобранхий иногда могут быть отнесены к разным видам. Хотя А. Каппетта (Carpetta, 2012) утверждает, что сообщества ископаемых эласмобранхий в большинстве своем состоят из зубов взрослых и почти взрослых особей, ювенильный материал довольно редок. Тот же автор отмечает, что эласмобранхии разных возрастных категорий не смешиваются, так как более крупные из них охотятся на более мелких, хотя бы и своего вида.

У скатов с голавлакоризным озублением ювенильные особи несут зубы с более простым строением, чем у взрослых, часто корень обладает частично закрытой главной бороздой.

Из местонахождений Нижняя Банновка, НФГ; Пачелма; Карамышка; Саратов-1, НФГ известны четыре зуба схожие с ювенильными зубами представителей рода *Cretoxyrhina* (sensu Shimada et al., 2006) (Фототаблица V, фиг. 12). Малочисленность материала в некоторой степени подтверждает данную точку зрения.

Существование морфологических различий, иногда очень заметное в

пределах одного вида, помогает объяснить изобилие ископаемых «видов», которыми загромождена литература. Понимание разнозубости основывается на обильном и разнообразном современном материале, что важно в отношении корректной интерпретации озубления ископаемых таксонов, прежде чем новый таксон получит имя.

Благодаря разнозубости, некоторые типы зубов с различной морфологией можно отнести к верхней или нижней челюсти. Это особенно очевидно у ламнообразных и некоторых шестижаберникообразных. Наоборот, разнозубость менее очевидна у кархаринообразных, у которых, как правило, присутствует дигнатическая разнозубость, а также едва заметна у воббегонгообразных и большинства скатов. Для последних, по сути, нельзя говорить о разнозубости, поскольку непрерывный спектр морфологических различий наблюдается от симфиза до челюстного сустава. Возможно подсчитать точное количество признаков, наблюдающихся у многих групп:

1. Передние зубы острее и уже, чем боковые.
2. Зубы в верхней челюсти довольно широки, с основной вершиной обыкновенно наклоненной назад (за исключением катранообразных и шестижаберникообразных).
3. Зубы нижней челюсти обладают более узкой, обычно прямой, основной вершиной.
4. У форм с зазубренными зубами зазубренность больше на зубах верхней челюсти.

Вероятно, первая закономерность связана с тем, что у передних зубов многих таксонов преобладает хватательная функция. Три остальных закономерности, видимо, указывают на развитие у зубов верхней челюсти режущей функции в большей степени, чем у зубов нижней челюсти, служащих для удержания добычи (уместна будет аналогия, что зубы верхней челюсти работают как нож, а нижней – как вилка).

4.3 Морфофункциональные типы зубов

На основе внешнего строения и приспособления зубов к определенному типу питания выделяются различные морфофункциональные типы зубов. В данной работе за основу взята классификация морфофункциональных типов, предложенная А. Каппеттой (2012). Классификация включает в себя хватающий, рвущий, режущий, дробящий, перемалывающий, хватающе-перемалывающий, режуще-перемалывающий и дробяще-перемалывающий типы.

4.3.1 Хватательный тип (Рисунок 17А)

Озубление обычно слабо дифференцировано, с незначительной дигнатической разнозубостью, за исключение таких семейств, как кошачьи и плащеносные акулы. Зубы обычно мелкие, сидящие в нескольких функциональных рядах, с более или менее многочисленными боковыми зубцами. Коронка гладкая или покрыта складками на лабиальной, лингвальной или обеих сторонах. Зубы могут быть тонкими, без боковых зубцов или же с хорошо различимыми боковыми зубцами. Тип встречается у многих бентических таксонов.

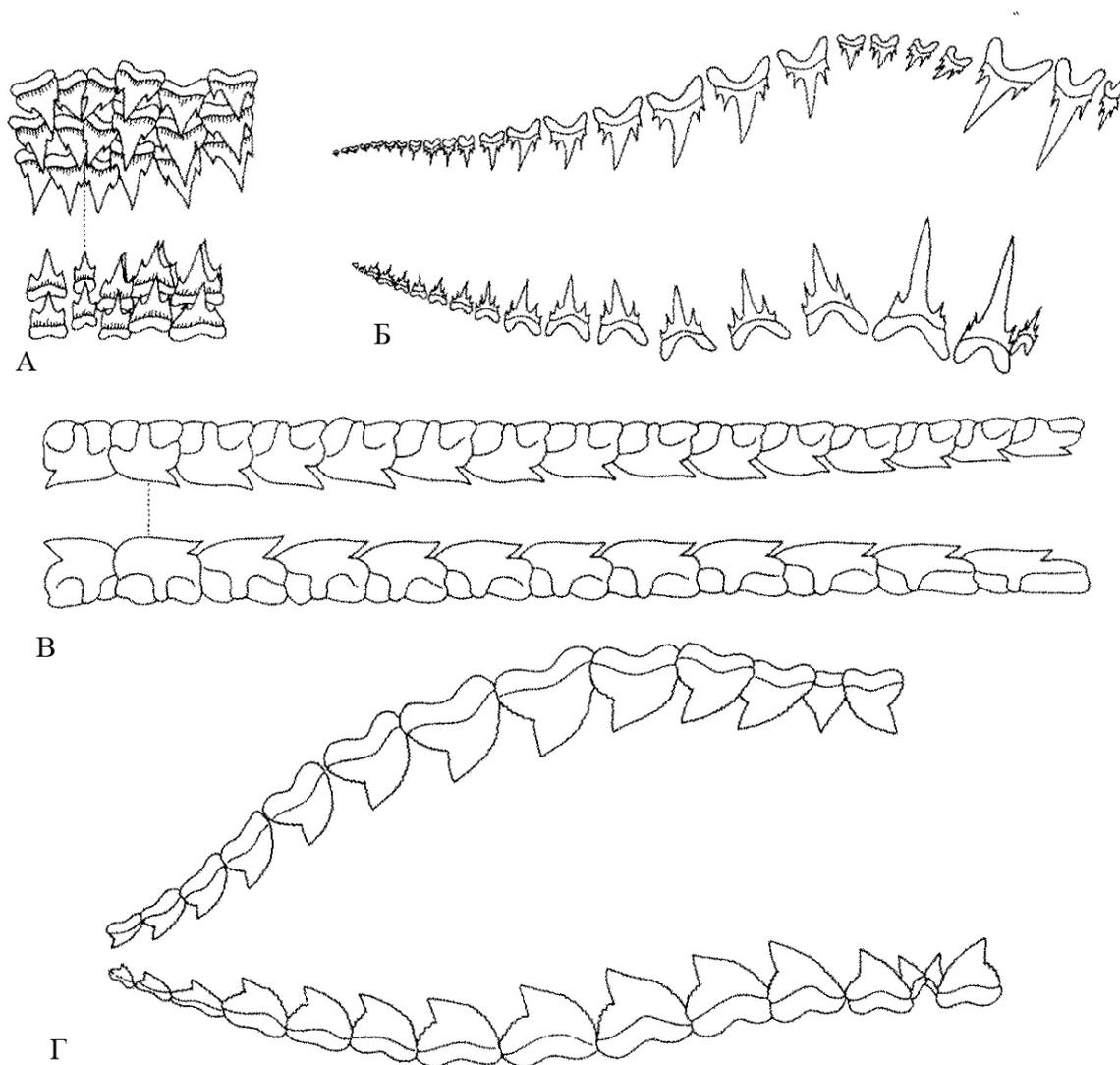


Рисунок 17. Морфофункциональные типы зубов эластобранхий.

А – хватательный тип (*Scyliorhinus retifer*); Б – рвущий тип (*Odontaspis ferox*); В – режущий тип (*Squalus acanthias*), с цельным режущим краем; Г – режущий тип (*Galeocerdo cuvier*), с зазубренным режущим краем (Cappetta, 1986).

4.3.2 Рвущий тип (Рисунок 17Б)

Хорошо выражена обособленная моногнатическая разнозубость. Зубы с узкими коронками в передних сериях и незначительно расширенные в боковых. Функциональные ряды многочисленнее в передней области челюсти. Обычно зубы обладают выраженными режущими краями и часто одной или несколькими парами мелких боковых зубцов, хотя боковые зубцы могут быть выражены нечетко и даже исчезать (род *Anomotodon*). Энамеллоид на лингвальной стороне главной вершины может быть гладким или сильно складчатым.

Данный тип встречается как у архаичных акул (гибодонтообразные), так и у

многих ламнообразных, обитающих в различных обстановках. У скатов данный тип не встречается.

4.3.3 Режущий тип

Режущий тип – гораздо более сложный тип озубления. Он может быть подразделен на два подтипа – режущий подтип в узком смысле и режуще-хватательный подтип. В целом режущее озубление характеризуется лабио-лингвальным сжатием зубов.

Режущий подтип *sensu stricto* (Рисунок 17В–Г)

Моногнатическая разнозубость очень постепенная на уровне боковых серий (напротив, она может быть хорошо обозначена между зубами симфизной области и передними зубами, как, например, у представителей семейства *Anacogacidae*). Дигнатическая разнозубость слабая.

Зубы становятся более широкими и уплощенными лабио-лингвально как в области коронки, так и корня, его базальная сторона становится очень широкой. Главная вершина обычно отклонена назад, по крайней мере, в передне-боковых сериях. Имеется только один функциональный ряд, оформленный как почти непрерывное острое лезвие (за некоторыми исключениями). Подтип представлен у ряда ламнообразных, кархариновых, катрановых и некоторых немногочисленных гибодонтообразных. У ламнообразных коронка может быть как прямой, так и отклоненной назад (например, у анакорацид). В ряде случаев зубы могут обладать в разной степени зазубренными краями.

Режуще-хватательный подтип (Рисунок 18)

Для подтипа характерна сильная дигнатическая разнозубость и постепенная моногнатическая разнозубость в целом, но зачастую с обособлением между зубами симфизной области и передними зубами или между передними и боковыми зубами у шестижаберникообразных. В одной из челюстей зубы становятся шире и шире в лабио-лингвальном направлении, а в другой они сохраняют высокие и узкие главные вершины, по крайней мере, в передних и переднебоковых сериях.

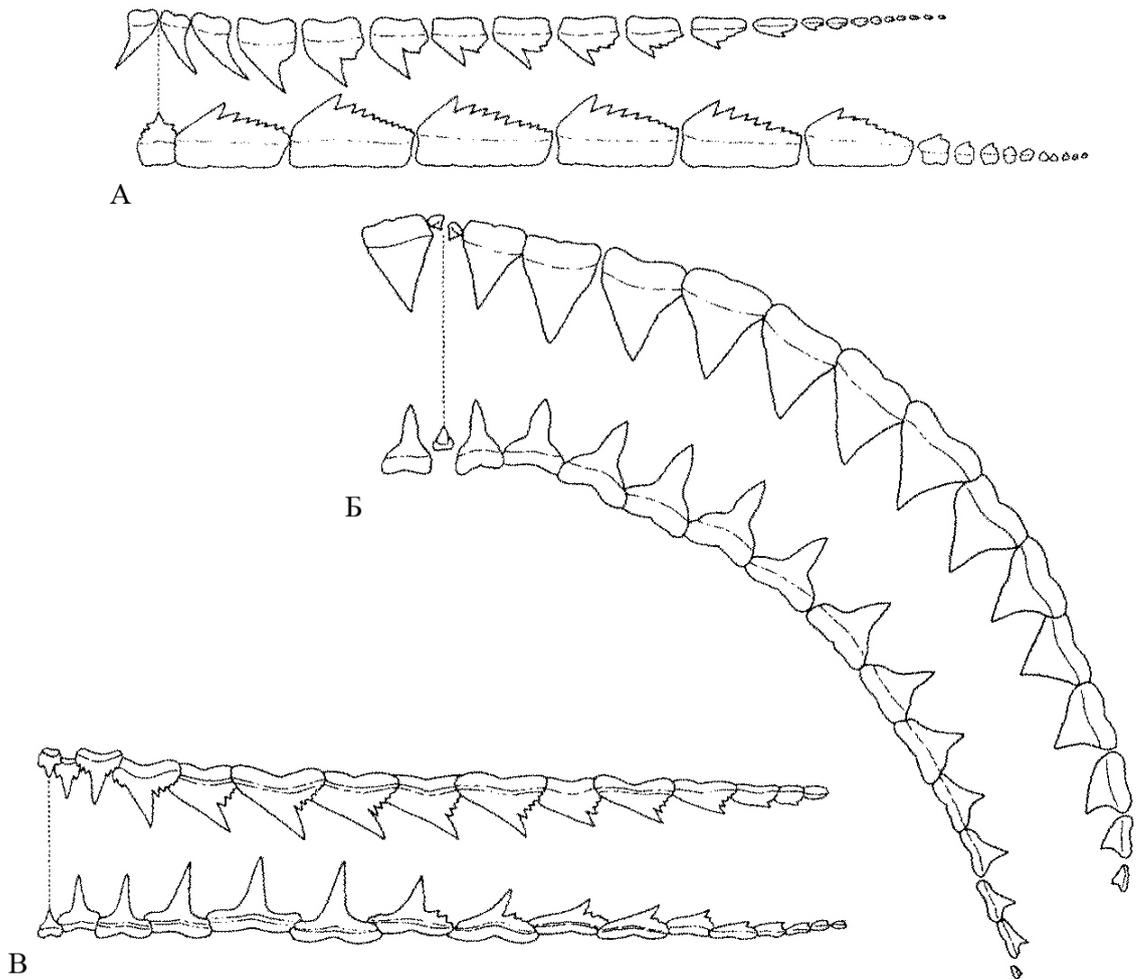


Рисунок 18. Морфофункциональные типы зубов эласмобранхий, режуще-хватательный подтип. А – *Hexanchus griseus*; Б – *Carcharinus longimanus*; В – *Paragaleus pectoralis* (Cappetta, 1986).

4.3.4 Дробящий тип (Рисунок 19А)

Тип присутствует в основном у бентических форм – у многих скатов и немногочисленных акул. Среди ископаемых форм тип представлен у некоторых гибодонтообразных, таких как представители родов *Lonchidion* и *Lissodus*. Обычно зубы довольно узкие, черепицеобразные. Число зубных серий значительно, так же как и количество функциональных рядов. Обычно коронки зубов раздуты, зачастую с поперечным килем, либо гладкие, либо чаще с пупырчатым или ямчатым энамелойдом. Вместе все коронки образуют не плоскую, а скорее рельефную поверхность. Самцы могут обладать хватательным типом озубления, а самки – дробящим.

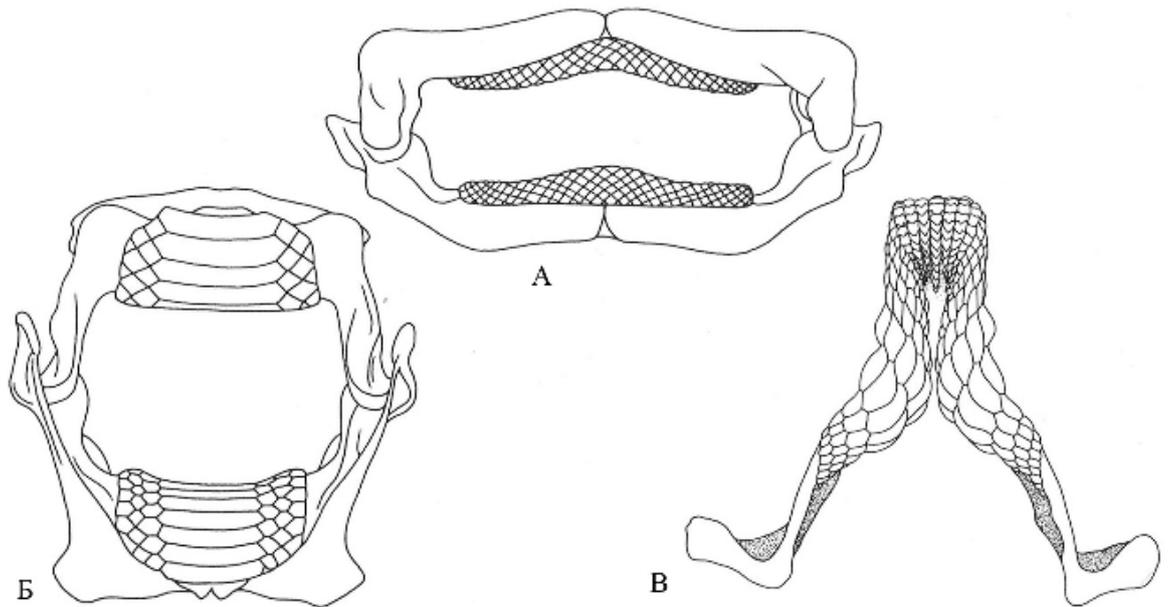


Рисунок 19. Морфофункциональные типы зубов эласмобранхий.

А – дробящий тип (*Raja clavata*); Б – перемалывающий тип (*Myliobatis*); В – хватательно-перемалывающий тип (*Heterodontus*) (Cappetta, 1986).

4.3.5 Перемалывающий тип (Рисунок 19Б)

Встречается в основном у бентосных форм. Зубы обладают высокой коронкой с полигональными (четырёх- или шестиугольными) очертаниями. Они очень тесно посажены друг к другу, образуя настоящую зубную пластину с почти плоской поверхностью. Поверхность окклюзивной стороны коронки может нести поперечный киль или закругляться в середине.

Помимо скатов перемалывающий тип озубления существует у некоторых гибодонтообразных (*Acrodus*, *Ptychodus*). У примитивных форм, таких как гибодонтообразные, энамеллоид обычно толстый. Поверхность энамелоида может быть как гладкой, так и скульптурированной.

4.3.6 Хватательно-перемалывающий тип (Рисунок 19В)

Представлен только у разнозубообразных, чьи передние зубы (обыкновенно с боковыми зубцами, по крайней мере, у ювенильных особей) принадлежат к хватательному типу, тогда как плоские и широкие боковые зубы относятся к перемалывающему типу. Для семейства характерна онтогенетическая разнозубость дополняющаяся сильной моногнатической разнозубостью. У

молодых особей озубление, по сути, полностью хватательного типа. Боковые перемалывающие зубы постепенно развиваются у взрослых особей. Зубы, особенно боковые, обладают толстым слоем энамелоида, покрытым ямками и пупырышками.

4.3.7 Режуще-перемалывающий тип (Рисунок 20А–3)

Специфический режуще-перемалывающий тип наблюдается только у меловых анакорацид рода *Ptychocorax* Glückman et Istchenko in Glickman (1980). Мононатическая разнозубость выражена сильно: передние и передне-боковые зубы режущего типа, а боковые и задние – перемалывающего типа. Переход от режущего к перемалывающему типу представляется довольно быстрым.

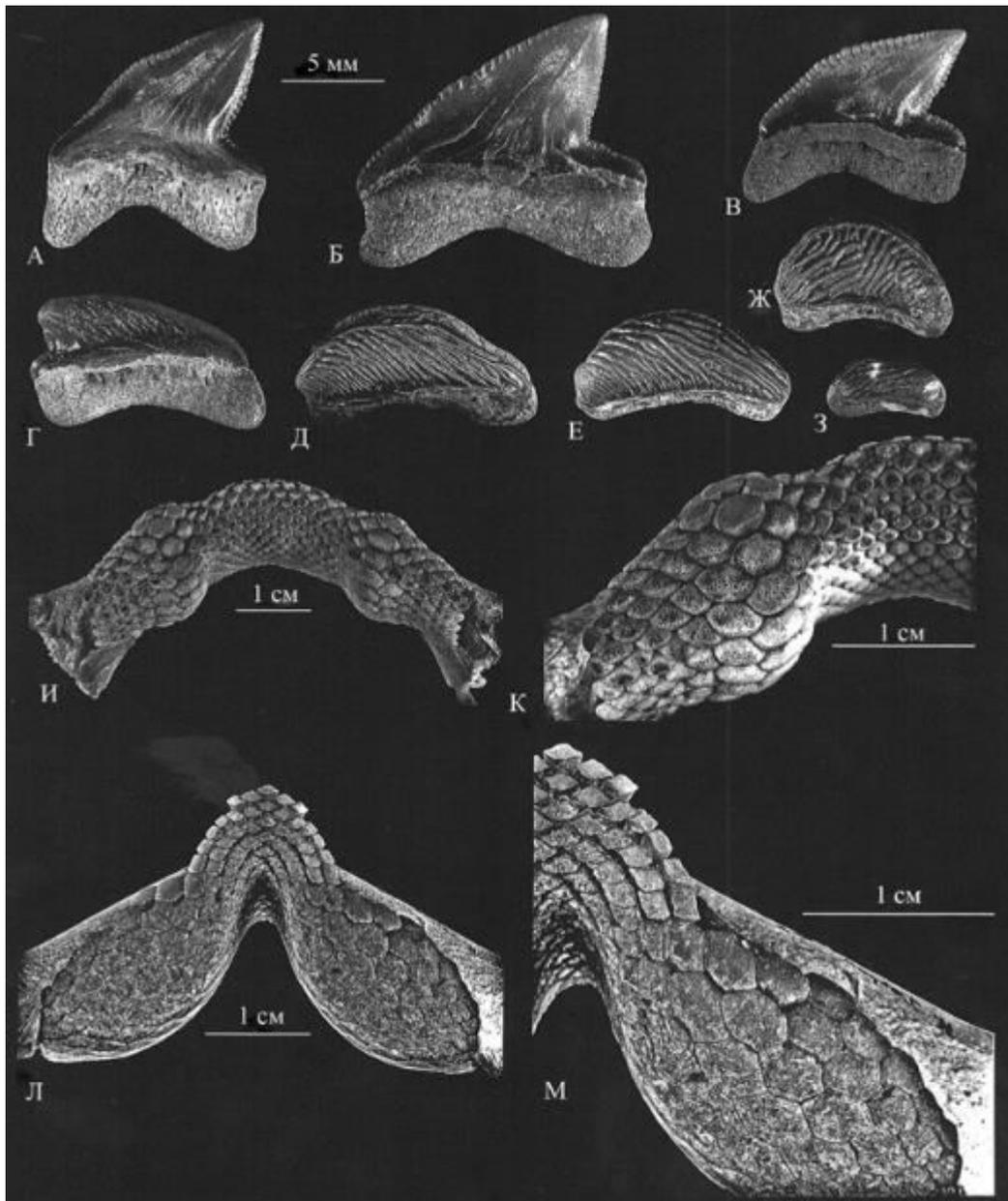


Рисунок 20. Морфофункциональные типы зубов эласмобранхий.

А – З – режуще-перемалывающий тип, *Ptychocorax*. – сантон, верхний мел, Узбекистан.

И – К – дробяще-перемалывающий тип, *Potamotrygon* sp., пол и размер неизвестны. И – верхняя челюсть; К – фрагмент боковой части озубления. – совр., Боливия.

Л – М – верхняя челюсть *Pastinachus sephen*, самец, ширина по дуге = 75 см. Л – общий вид; М – расширение боковой части озубления. Совр., Ява, Индонезия (Cappetta, 2012).

4.3.8 Дробяще-перемалывающий тип (Рисунок 20 И–М)

Тип наблюдается только у скатов. Характеризуется хорошо обозначенной мононатической разнозубостью, с несколькими сериями дробящих зубов, но с преобладанием зубов перемалывающего типа.

Типы озубления делают возможным изучение ископаемых эласмобранхий

вне зависимости от их систематической структуры и лучше понимать их образ жизни и пищевые предпочтения. Схожие типы озубления современных и ископаемых форм без прямых родственных связей указывают на сопоставимые пищевые предпочтения и образ жизни. Относительно низкое число типов озубления также делает возможным объяснение многих случаев морфологической конвергенции, как у акул, так и у батоидов.

Интересно отметить, что различные типы озубления не всегда сосуществовали в фаунах, сменяющих друг друга во времени.

Различные типы озубления не соответствуют однородным систематическим единицам. Тем не менее, хватательно-перемалывающий тип характерен для разнозубообразных. Другие типы озубления разбросаны по различным отрядам.

Существует прямая связь между типом озубления и экологией.

- Хватательный тип встречается в наибольшей степени у бентосных и глубоководных форм, обитающих как в неритической, так и в батииальной зонах. Крупные пелагические акулы-планктофаги также обладают озублением данного типа.

- Режущий в узком смысле тип представлен как у мелких (катраны), так и крупных акул, обитающих близ дна или в открытом море – в неритической, батииальной и пелагической областях. Режуще-хватательный подтип встречается у литоральных, глубоководных, батииальных и эпипелагических форм.

- Рвущий тип особенно присущ ламнообразным, литоральным, батииальным, эпибатииальным и пелагическим формам.

- Дробящий, перемалывающий и дробяще-перемалывающий типы ограничиваются бентосными и эпибентосными формами преимущественно неритической зоны.

Изучение морфофункциональных типов озубления ископаемых сообществ делает возможной реконструкцию различных типов пищевого поведения и различных трофических уровней. Типы озубления, обнаруженные у ископаемых форм могут напрямую соотноситься с таковыми у живущих ныне эласмобранхий. Этот метод позволяет делать вывод о пищевых предпочтениях ископаемых форм

и их образе жизни даже при отсутствии родственных связей между ископаемыми и современными формами.

4.4 Васкуляризация корня

Корень, в отличие от коронки, не сильно меняется морфологически в пределах группы. Часто случается, что филетически обособленные группы обладают вследствие конвергенции очень схожими зубами по причине идентичных объектов питания. Однако структура корня, тщательно исследованная Э. Казье (1947 а, б, в), обыкновенно дает возможность различать зубы в подобных случаях. Э. Казье по расположению отверстий и эволюции васкуляризации корня различает четыре структурных стадии, отражающих эволюционный уровень, достигнутый различными группами. Анавлякоризная стадия характерна для архаичных форм, таких как гибодонтообразные. Гемии- и голавлякоризная стадии появляются у многих продвинутых форм акул и скатов начиная с юры и до наших дней, тогда как полиавлякоризная стадия встречается только у сильно обособленных форм скатов. Псевдополиавлякоризная стадия встречается у двух различных отрядов – шестижаберникообразных и синеходонтиморфов.

Анавлякоризная стадия (Рисунок 21А). Широкая плоская базальная сторона корня лишена борозд и почти перпендикулярна оси коронки. Лабияльная сторона корня обыкновенно вогнута и выступает над коронкой. Множественные поры, хаотично распределены на базальной стороне корня, некоторые более крупные располагаются в лабиальной части корня и соединяются каналами с отверстиями, открывающимися на его лингвальной стороне.

Среди имеющегося материала анавлякоризные корни имеются у представителей родов *Meristodonoides* Underwood et Cumbaa, 2010, *Polyacrodus* Jaekel, 1889, *Acrodus* Agassiz, 1838, *Lissodus* Brough, 1935, *Ptychodus* Agassiz, 1838, *Heterodontus* Blainville, 1816 (боковые и задние зубы).

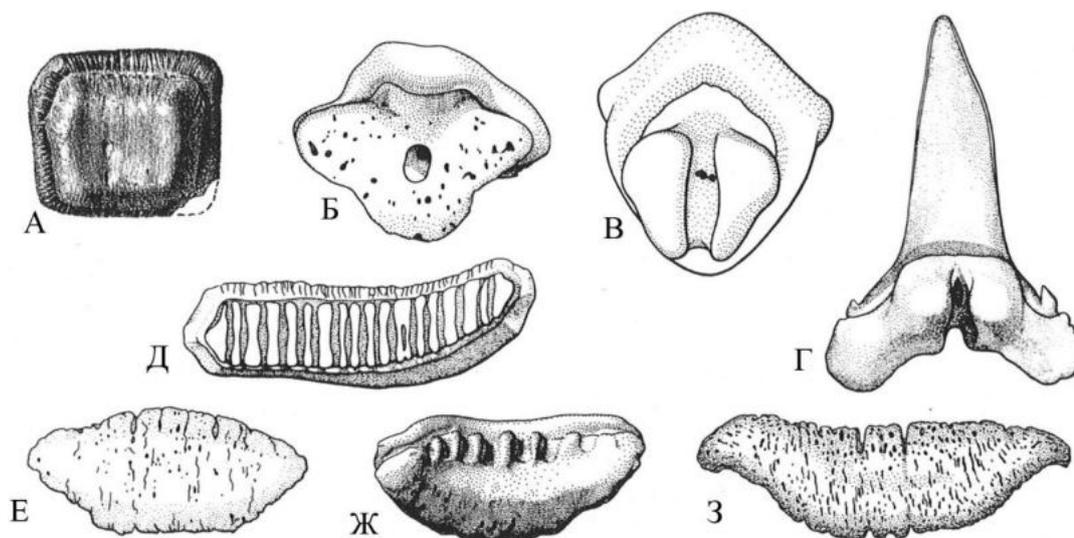


Рисунок 21. Стадии васкуляризации корня у эластобранхий (зубы в базальном виде).

А – анавлакоризная стадия (*Ptychodus decurrens*); Б – гемиавлакоризная стадия (*Nebrius*); В – голавлакоризная стадия (*Raja*); Г – голавлакоризная стадия (*Chaenogaleus*); Д – полиавлакоризная стадия (*Igdabatis*); Е – З – псевдополиавлакоризная стадия; Е – *Sphenodus*; Ж – *Synechodus*; З – *Welcommia* (по А. Каппетте, 2012).

Гемиавлакоризная стадия (Рисунок 21Б) Базальная сторона корня, более или менее перпендикулярная оси коронки, внизу обладает центральной полостью, где открывается центральное отверстие. Медио-экстернальное отверстие открывается выше и только позади борозды. Отверстие соединяется с медио-интернальным каналом, идущим параллельно поверхности, а медио-интернальное отверстие открывается в задней части лингвального протуберанца. Стадия существует у скватиноидного типа, представленного у акул-ангелов и пресцилиориноидного типа у некоторых воббегонгообразных. Разнозубовые также могут быть отнесены к гемиавлакоризным формам, особенно когда передние зубы морфологически очень схожи с зубами воббегонгообразных. Боковые зубы обладают корнем с плоской базальной стороной, лишенной борозды, как у гибодонтообразных, но с единственным каналом, проходящим через корень лабио-лингвально и открывающимся лингвальным и лабиальным отверстиями.

Среди имеющегося материала гемиавлакоризные корни имеются у представителей родов *Squatina* Dumeril, 1806, *Heterodontus* Blainville, 1816,

Cederstroemia Siverson, 1995, *Cantioscyllium* Woodward, 1889.

Головлакоризная стадия (Рисунок 21В–Г). Полное открытие васкуляризационного канала на данной стадии позволяет выделить борозду, делящую корень на две части. Казье (Casier, 1947а, б, в) выделил сцилиориноидный тип с питательным отверстием, открывающимся в задней части борозды и ринобатоидный тип с отверстием, открывающимся в центральной части борозды. К первому из этих типов (сцилиориноидному) относятся ламнообразные и кархаринообразные, чьи зубы обычно обладают хорошо развитыми ветвями корней. Второй тип (ринобатоидный) встречается у ромботелых скатов, гньюсообразных и хвостокколообразных. Ветви корней хорошо развиты и обыкновенно смещены назад.

Среди имеющегося материала головлакоризные корни имеются у представителей родов *Protosqualus* Cappetta, 1977, *Cederstroemia* Siverson, 1995, *Orectoloboides* Cappetta, 1977, *Anomotodon* Arambourg, 1952, *Scapanorhynchus* Woodward, 1889, *Eostriatolamia* Glückman, 1980, *Carcharias* Rafinesque, 1810, *Johnlongia* Siverson, 1996, *Pseudomegachasma* (Shimada et al., 2015), *Dwardius* Siverson, 1999, *Archaeolamna* Siverson, 1996, *Cretolamna* Glückman, 1958, *Cretoxyrhina* Glückman, 1958, *Paraisurus* Glückman, 1957, *Protolamna* Cappetta, 1980, *Pseudoscapanorhynchus* Herman, 1977, *Palaeoanacorax* Glückman, 1971, *Squalicorax* Whitley, 1939, *Protoscyliorhinus* Herman, 1977, *Galeorhinus* Blainville, 1816, *Squatirhina* Casier, 1947, *Turoniabatis* Landemaine, 1991 и семейства Sclerorhynchidae Cappetta, 1974.

Полиавлакоризная стадия (Рисунок 21Д). Может наблюдаться поперечное расширение корня, сопровождающееся увеличением числа борозд, часто глубоких и разделенных более или менее широкими пластинками. Главного отверстия нет, но присутствует много мелких отверстий, расположенных беспорядочно на дне борозд и на передней и задней сторонах корня. Тип характерен для орляковидных и некоторых вымерших и ныне живущих видов мобылид.

Среди имеющегося материала обладателей полиавлакоризных корней не зафиксировано.

Псевдополиавлакоризная стадия (Рисунок 21Е–3). Наблюдается у синеходонтиморфов и шестижаберникообразных. Базальная сторона корня делится на две отдельные области: лингвальную, более плоскую и более или менее аркообразную, в зависимости от положения зуба в челюсти, и лабиальную, более или менее вогнутую. Лабиальная зона характеризуется хорошо различимыми параллельными долями, закругленными на лабиальных окончаниях, разделенных глубокими бороздами и ориентированными лабио-лингвально. Довольно крупные отверстия открываются на лингвальном окончании каждой борозды. На передних зубах палеоспинаксовых в лабиальном виде основание лабиальной стороны коронки заметно выступает над этими долями и бороздами. Этот тип отчасти напоминает полиавлакоризную стадию. Отличие заключается в том, что полиавлакоризная стадия происходит от голавлакоризной путем увеличения числа борозд и долей, тогда как псевдополиавлакоризная, вероятно, происходит от анавлакоризной через обособление борозд и долей в лабиальной части базальной стороны корня.

Среди имеющегося материала псевдополиавлакоризные корни имеются у представителей родов *Gladioserratus* Underwood et al., 2011, *Paraorthacodus* Glückman, 1957, *Synechodus* Woodward, 1888.

4.5 Гистология зубов

По особенностям внутреннего строения зубы эласмобранхий можно разделить на два типа – ортодонтный и остеодонтный (Рисунок 22). Первый тип характеризуется тем, что в центре зуба располагается обширная пульпарная полость, окруженная ортодентином (Рисунок 22А). У второго сердцевина зуба сложена остеодентином, пронизанным небольшими канальцами (Рисунок 22Б). Корень может состоять из ортодентина или остеодентина. Снаружи коронка покрыта слоем энамелоида, состоящего из фторапатита.

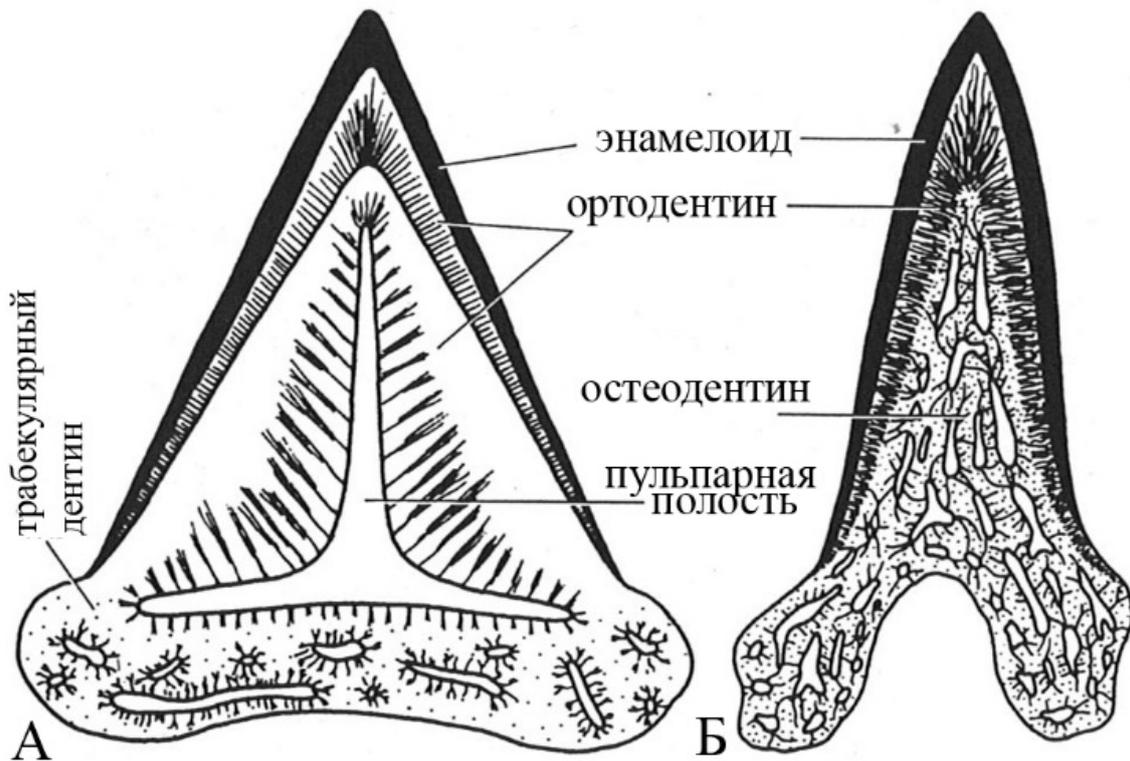


Рисунок 22. Гистология зубов эласмобранхий.

А – ортодонтный тип (*Carcharhinus*); Б – остеодонтный тип (*Lamna*) (по Carretta, 2012).

Ортодонтный тип строения присущ большинству эласмобранхий, как, например, кархариновым. Остеодонтные зубы характерны, главным образом, для ламнообразных. Систематическое значение микростроения зубов по сей день остается дискуссионным. Л.С. Гликман (1980), например, абсолютизировал эти характеристики и предлагал на этой основе деление эласмобранхий на два инфракласса – ортодонтов и остеодонтов. Данная точка зрения поддержки не нашла. Уже Р.А. Мертинене (1982) подвергла подобные взгляды сомнению. Ею устанавливается наличие промежуточных типов между ортодентиновым и остеодентиновым. Микростроение зубов она предлагает рассматривать как признаки видového или родового ранга. Во всяком случае, ни один из авторов не разделяет идеи выделения крупных таксономических категорий на базе особенностей их микростроения.

В последние два десятилетия благодаря быстрому прогрессу в электронной микроскопии и томографии интерес к гистологическим исследованиям зубов

эласмобранхий не ослабевает. Так, Ж. Эрман, М. Ховестаadt-Ойлер и Д. Ховестаadt провели серию исследований особенностей микростроения зубов эласмобранхий при помощи сканирующего электронного микроскопа и применили эти данные для дифференциации видов, рассматривающихся ранее как близкие. Было установлено, что даже такие формы могут относиться к разным морфотипам (Herman et al., 2005).

П. Ямбура с соавторами исследовали особенности гистологии зубов эласмобранхий при помощи компьютерной микротомографии. Одним из итогов стало выявление у большеглазых акул рода *Hemipristis* нового гистотипа – третьего после остедонтного и ортодонтного. Авторы назвали его псевдоостедонтным, подчеркивая внешнее сходство этих двух гистотипов, но сочли его развитием ортодонтного гистотипа. Одновременно они вновь поднимают вопрос о значении гистологии зубов для выявления особенностей хода эволюции эласмобранхий и родственных связей их различных групп (Jambura et al., 2018). Данному аспекту посвящена следующая работа коллектива, в которой на основе гистологии зубов рассматриваются связь ламнообразных с другими эласмобранхиями. Разбирается и вопрос уникальности остедентинового строения зубов в плане возможности его применения в систематике и эволюционных исследованиях (Jambura et al., 2019). Можно утверждать, что гистологические исследования зубов эласмобранхий все еще обладают очевидным потенциалом и могут впоследствии дать любопытные результаты.

Ф. Триколиди применил данные, полученные при исследовании гистологии зубов акул из мела и палеогена Крыма, для идентификации представителей рода *Sphenodus*. При этом применялись как микротомография, так и изучение шлифов (Триколиди, 2022).

При исследовании сеноманской фауны эласмобранхий в Поволжье гистологические методы не применялись. Причины этого заключаются в первую очередь в отсутствии технических возможностей (отсутствие оборудования для микротомографии и электронной микроскопии). Но гистологические особенности всех таксонов, встреченных в сеномане Поволжья, неплохо известны (Cappetta,

2012) и необходимости привлечения этих данных для решения задач систематического или биостратиграфического характера на сегодняшний день, вероятно, нет.

Глава 5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Вследствие очевидно более слабой изученности ископаемой фауны эласмобранхий сеномана Поволжья, в отличие от одновозрастных комплексов Западной Европы и Северной Америки, возникла необходимость ревизии ее таксономического состава с целью приведения в соответствие с современными представлениями о группе. В период с 2011 по 2022 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 (подчеркиванием 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., *Protoscyliorhinus* 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 vracoenensis* (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, 2014б), *Kenolamna* cf. *gunsoni* (Бирюков, 2014б), (?)*Hispidaspis gigas*, *Leptostyrax* sp., *Cretodus* sp. (Первушов и др., 1999),

отмечавшееся в нем ранее, следует считать ошибочными по причине некорректных определений.

За основу взяты систематические взгляды А. Каппетты (Cappetta, 2012) (от уровня рода и выше), за исключением отношения рода *Eostriatolamia* Glückman 1980 к семейству Odontaspidae Müller et Henle, 1839 (sensu Underwood (Underwood et Cumbaa, 2010)), признания валидности рода *Palaeoanacorax* Glückman, 1971, а также включения в систему вновь выделенных подсемейства Johnlonginae Shimada et al., 2015 и рода *Pseudomegachasma* Shimada et al., 2015 и рассмотрения семейства Ptychodontidae Jaekel, 1898 как принадлежащего к гиבודонтам, 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

Типовой вид – *Hybodus rajkovichi* Case, 2001.

Видовой состав. *Meristodonoides rajkovichi* Case, 2001, *M. butleri* Thurmond, 1971, *M. montanensis* Case, 1978, *M. novojerseyensis* Case et Cappetta, 2004.

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт – маастрихт Северной Америки (Underwood et Cumbaa, 2010), (?)альб – сеноман Поволжья.

Зубы демонстрируют слабую мононатическую и дигнатическую разнозубость. Высота зубов, как правило, достигает 8 – 20 мм. Зубы относительно симметричные, с основной вершиной в центре коронки. Высота основной вершины в два-три раза больше ширины у основания. Имеются одна-две пары низких или даже зачаточных боковых зубцов. Зубы с более сильно развитыми основными вершинами считаются (по аналогии с другими гиבודонтами)

занимавшими верхнюю переднюю позицию.

Замечания. Очевидное отличие от представителей родов *Polyacrodus* Jaekel, 1889 и *Acrodus* Agassiz, 1838 заключается в гораздо лучше развитой основной вершине.

Meristodonoides sp.

Фототаблица I, фиг. 1, 2

Материал. 4 зуба: Саратов-2, НФГ (3 зуба); Иловля (1 зуб, экз. СГУ № 155/218 изображен)

Стратиграфическое и географическое распространение. Граница нижнего и среднего сеномана, верхний сеноман Поволжья, средний сеноман Канады (Underwood et Cumba, 2010).

Описание. Имеющиеся в коллекции зубы в высоту достигают 8 – 10 мм. Основная вершина слегка изогнута в лингвальном направлении, а у некоторых зубов имеет легкий дистальный наклон. Слегка выпуклая лабиальная сторона основной вершины отделяется от более сильно выпуклой лингвальной стороны маленькой, но непрерывной режущей кромкой. Скульптурирование в виде тонких, но заметных и частых, почти прямых, четко выраженных струек представлено на обеих сторонах коронки. Число струек на каждой стороне немногим более десяти (около 12). Струйки идут от основания коронки примерно на 3/4 основной вершины. Скульптурирование почти достигает границы корня и коронки как на лабиальной, так и на лингвальной сторонах.

Корни и боковые зубцы у всех имеющихся в распоряжении зубов не сохранились.

Замечания. В отложениях старше позднего сеномана в Поволжье известна единственная находка представителя этого рода – из интервала, соответствующего границе нижнего и среднего сеномана в местонахождении Иловля. Остальные экземпляры представителей этого рода в бассейне Волги известны из отложений верхнего сеномана (местонахождение Саратов-2, НФГ). Плохая сохранность не позволяет определить эти экземпляры до уровня вида. Но

характер скульптуры и высокая основная вершина встреченных зубов свидетельствуют о близости к *Meristodonoides rajkovichi* (Case, 2001) из среднего сеномана Северной Америки (Underwood et Cumbaa, 2010) (в этих отложениях остатки названного вида сравнительно часты). Однако у американского вида скульптурирование на лабиальной стороне ограничивается нижней частью (от четверти до половины) основной вершины и представлено 6 – 12 продольными ребрами, усиливающимися по направлению к основанию. Скульптурирование на лингвальной стороне в целом схоже, но тоньше, с ребрами, иногда почти достигающими вершины основной вершины. Зубы из сеномана Поволжья несут примерно одинаковую мелкую и более частую струйчатость на обеих сторонах коронки, что не позволяет отнести их к *Meristodonoides rajkovichi*. Зубы других близких видов – *M. butleri* имеют более грубую скульптуру и более низкую основную вершину.

В коллекции Государственного Дарвиновского музея (г. Москва) находится, по меньшей мере, 10 зубов чрезвычайно схожих с описываемыми. Материал происходит из сеномана окрестностей г. Саратова (КП ОФ 16510, 16546, 16933, 17167) (данные любезно предоставлены научным сотрудником отдела фондов ГДМ Е.М. Байкиной, за что автор выражает ей сердечную благодарность). Вероятно, семь зубов собраны из верхнесеноманского подъяруса (верхнемеловатская подсвета), поскольку именно этот интервал сеномана повсеместно обнажается на западных окраинах г. Саратова. Однако местом сбора трех зубов (КП ОФ 16546) (Фототаблица I, фиг. 2) указан Увек – поселок на южной окраине города. Там вскрываются и более ранние образования вплоть до альбского яруса (Первушов и др., 1999). Таким образом, стратиграфический интервал распространения обсуждаемой формы может быть несколько шире, чем следует из имеющегося в распоряжении автора материала.

Семейство *Polyacrodontidae* Glückman, 1964

Род *Polyacrodus* Jaekel, 1889

Типовой вид – *Hybodus polycyphus* Agassiz, 1843.

Видовой состав. *Polyacrodus angulatus* Stensiö, 1921, *P. balabansaiensis*

Nessov et Kaznyshkin, 1988, *P. brabanticus* Leriche, 1930, *P. brevicostatus* (Patterson, 1960), *P. claveringensis* Stensiö, 1932, *P. grammani* Duffin et Thies, 1997, *P. grewingki* Dalinkevičius, 1935, *P. illingworthi* (Dixon, 1850), *P. maiseyi* Landemaine, 1991, *P. parvus* (Rogovich, 1860), *P. prodigialis* Nessov et Kaznyshkin, 1988, *P. pyramidalis* Stensiö, 1921, *P. siversoni* Rees, 1999, *P. torosus* Nessov et Mertiniene, 1991.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний триас – нижний кампан Европы, Гренландии (Carpetta, 2012).

Замечания. От представителей рода *Acrodus* Agassiz, 1838, род *Polyacrodus* Jaekel, 1889 отличается наличием невысокой, массивной, тупой основной вершины и часто дополнительных боковых зубцов. В сеноманских отложениях Поволжья этот род распространен, но немногочислен, как и другие, гибодонты, за исключением рода *Ptychodus* Agassiz, 1838. Я. Рис (Rees, 2008) объявил род *poenodubium* вследствие отсутствия диагностических признаков по типовому виду (типовой экземпляр утрачен). Однако А. Каппетта (Carpetta, 2012) считает, что виды, включаемые в состав рода, вряд ли могут быть отнесены к другим родам гибодонтов на основании зубной морфологии. Автор считает данное мнение вполне резонным до тех пор, пока не произведена ревизия.

***Polyacrodus illingworthi* (Dixon, 1850)**

Фототаблица I, фиг. 3, 4

1872 *Hybodus* sp.: Синцов, табл. XXI, фиг. 3, 4.

1964a *Polyacrodus grewingki* Dalinkevičius: Гликман, табл. II, фиг. 1.

1971 *Polyacrodus illingworthi* Dixon: Железко, Гликман, с. 183, фиг. 4.

1977 *Hybodus illingworthi* (Dixon F.) 1850: Herman, pl.1, fig. 1.

1991 *Polyacrodus* ex. gr. *illingworthi* (Dixon, 1850): Мертинене, Несов, с. 56, фиг. 5, 6.

1993 *Polyacrodus illingsworthi* (Dixon 1850): Welton et Farish, p. 51, fig. 1, 2.

1997 *Polyacrodus* ex. gr. *P. illingworthi*: Несов, табл. 2, фиг. 6, 11, 12.

2010 *Polyacrodus illingworthi* (Dixon): Ward, p. 280, pl. 52, fig. 3.

2017 *Polyacrodus illingworthi* (Dixon 1850): Siversson et Machalski, p. 440, fig.

4 А–С.

Материал. 66 зубов: Мирошники-3 (3 зуба); Меловатка-5, НФГ (11 зубов); Иловля (3 зуба); Нижняя Банновка, НФГ (1 зуб), ВФГ (2 зуба); Пачелма (2 зуба); Карамышка (11 зубов); Саратов-1, НФГ (12 зубов, экз. СГУ № 155/4, 5 изображены); Саратов-2, НФГ (1 зуб); Саратов-3, НФГ (3 зуба); Саратов-4, НФГ (5 зубов), СФГ (4 зуба); Багаевка-1 (2 зуба); Балашов-1, СФГ (3 зуба); Климовка (2 зуба); Подвалье (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб Англии (Ward, 2010), Польши (Siversson et Machalski, 2017), альб-сеноман Казахстана (Мангышлак) (Kennedy et al., 2008), сеноман Англии, Поволжья, Казахстана (Железко, Гликман, 1971), Средней Азии (Несов, 1997), турон Техаса (Welton, Farish, 1993).

Описание. Зубы среднеразмерные (10 – 15 мм длиной), дробящего типа. У некоторых зубов при виде сверху наблюдается изогнутость в лабиальном направлении. Иногда наблюдается аркообразная вертикальная изогнутость коронки. Коронка массивная. Основная вершина и 3 – 4 пары боковых зубцов неострые, пирамидальные, массивные. Энамелоид скульптурирован частой грубой струйчатостью. Некоторые зубы имеют низкий неровный неразвитый режущий гребень, вытянутый по центральной оси коронки от мезиального к дистальному краям. На лабиальной стороне некоторых зубов может присутствовать заметный округлый апрон.

Корень анавлакоризный, лишенный питательных борозд. У большинства имеющихся зубов разрушен.

Замечания. От близкого таксона *Polyacrodus grewingki* Dalinkevičius, 1935 из альба Литвы вид отличается размерами (зубы *P. grewingki* достигают в длину около 1 см (Dalinkevičius, 1935), тогда как *P. illingworthi* заметно крупнее). В одной из работ Л.С. Гликмана (1964а) изображен зуб *P. illingworthi* ошибочно идентифицированный как *P. grewingki*. От более молодого *P. brabanticus* вид отличается более частой, грубой и сильнее ветвящейся струйчатостью энамелоида (Железко, Гликман, 1971). Виду присуще широкое географическое и стратиграфическое распространение. Для сеномана Поволжья вид обычен, но

немногочислен. Любопытно, что в сеномане Средней Азии *P. illingworthi* характерен для опресненноводных отложений, что Л.А. Несов интерпретирует вытеснением архаичных форм из акваторий с нормальными морскими условиями более молодыми таксонами (Несов, 1997).

Семейство *Acrodontidae* Casier, 1959

Род *Acrodus* Agassiz, 1838

Типовой вид – *Acrodus gaillardoti* Agassiz, 1837.

Видовой состав. *Acrodus gaillardoti* Agassiz, 1837, *A. anningiae* Agassiz, 1843, *A. giedroyci* Dalinkevičius, 1935, *A. nitidus* Woodward, 1888, *A. nobilis* Agassiz, 1837, *A. oppenheimeri* Stensiö, 1921, *A. scaber* Stensiö, 1921, *A. spitzbergensis* Hulke, 1873, *A. undulatus* Agassiz, 1843, *A. vermiformis* Stensiö, 1921.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний триас – сеноман Европы, Южной Америки, Центральной Азии (Carpetta, 2012).

Замечания. От задних зубов рода *Heterodontus* Blainville, 1816 зубы *Acrodus* Agassiz, 1838 отличаются более примитивным строением корня и отсутствием S-образного изгиба в мезиодистальной плоскости.

Acrodus giedroyci Dalinkevičius, 1935

Фототаблица I, фиг. 5

1935 *Acrodus giedroyci* nov. sp.: Dalinkevičius, pl. I, fig. 34, 35.

1964а *Acrodus giedroyci* Dalinkevičius: Гликман, табл. III, фиг. 15.

1971 *Acrodus levis* Woodw.: Железко, Гликман, с. 183, фиг. 1.

1997 *Acrodus levis*: Несов, табл. 56, фиг. 10.

Материал. 14 зубов: Меловатка-5, НФГ (1 зуб); Нижняя Банновка, ВФГ (2 зуба); Безобразовка-1, ФГ №0 (5 зубов); Карамышка (2 зуба); Саратов-2, НФГ (2 зуба, экз. СГУ № 155/6, изображен); Саратов-4, НФГ (1 зуб); Багаевка-1 (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб-сеноман Казахстана (Железко, Гликман, 1971), сеноман Литвы (Dalinkevičius, 1935), Поволжья (Гликман, 1964а; Железко, Гликман, 1971), Средней Азии (Несов, 1997).

Описание. Зубы среднеразмерные (в среднем 1,5 – 2 см длиной), вытянутые мезиодистально, перемальвающего типа. Коронка массивная, высокая, выпуклая в центре и с лабиальной стороны, с едва наметившейся основной вершиной, закругленная по оконечностям. Энамеллоид скульптурирован частой струйчатостью, которая иногда радиально расходится из центральной части зуба. Хорошо заметен медиальный гребень, тянущийся примерно по центральной оси коронки от мезиального края к дистальному. В центральной части коронки может присутствовать фасетка истирания.

Корень анавлакоризный, лишенный питательных борозд. У большинства имеющихся зубов корни разрушены.

Замечания. Долгое время описываемые зубы рассматривались как принадлежащие виду *Acrodus levis* Woodward, 1887. Но вследствие ревизии, проведенной К. Даффином (1985) вид *levis* был отнесен к роду *Lissodus* Brough, 1935. Рассматриваемые же материалы, а также зубы, приведенные в работах В.И. Железко и Л.С. Гликмана (1971), Л.А. Несова (1997) по частой струйчатости, наличию медиального гребня обладают обликом типичным для рода *Acrodus* Casier, 1959 и вполне соответствуют первоначальному описанию *Acrodus giedroyci* Dalinkevičius, 1935. Ч. Андервуд отметил, что это, пожалуй, единственный морской представитель рода в послееюрское время (Underwood, личное сообщение, 05.12.2012). Вероятно, в сеномане это уже был угасающий таксон, на что указывают его редкость и малочисленность.

Семейство **Lonchidiidae** Herman, 1977

Род *Lissodus* Brough, 1935

Типовой вид – *Hybodus africanus* Broom, 1909.

Видовой состав. *Lissodus africanus* Broom, 1909, *L. anitae* (Thurmond, 1972), *L. babulskii* (Cappetta et Case, 1909), *L. breve* (Patterson, 1966), *L. cassangensis* (Teixeira, 1956), *L. crenulatus* (Patterson, 1966), *L. cristatus* Delsate et Duffin, 1999, *L. curvidens* Duffin et Thies, 1997, *L. delsatei* Guennegues et Biddle, 1989, *L. griffisi* Case, 1987, *L. guenneguesi* Delsate, 2003, *L. hasleensis* Rees 1998, *L. heterodon*

(Patterson, 1966), *L. humblei* (Murry, 1981), *L. indicus* Rees (Yadagiri, 1986), *L. johnsonorum* Milner et Kirkland, 2006, *L. lacustris* Gebhardt, 1988, *L. leiodus* (Woodward, 1887), *L. leiopleurus* (Agassiz, 1843), *L. lepagei* Duffin, 1993, *L. levis* (Woodward, 1887), *L. lopezae* Soler-Gijon, 1997, *L. marocensis* Duffin et Sigogneau-Russell, 1993, *L. microselachos* (Estes et Sanchiz 1982), *L. minimus* (Agassiz 1843), *L. montesechi* (Gomez Pallerola, 1979), *L. multicuspidatus* Duffin et Thies, 1997, *L. nodosus* (Seilacher, 1943), *L. noncostatus* Duffin et Thies, 1997, *L. ornatus* (Woodward, 1889), *L. pattersoni* Duffin, 1985, *L. pectinatus* Lebedev, 1996, *L. pustulatus* (Patterson, 1966), *L. rugianus* Ansorge, 1990, *L. selachos* (Estes, 1964), *L. striatus* (Patterson, 1966), *L. wardi* Duffin, 1985, *L. weltoni* Duffin, 1985, *L. wirksworthensis* Duffin, 1985, *L. zideki* (Johnson, 1981).

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний девон – маастрихт Европы, Северной Америки, Южной Африки (Duffin, 2001).

Замечания. В 1985 г. род ревизован К. Даффином (Duffin, 1985) на основе сравнения коллекций из британских и европейских музеев, а также литературных данных. В результате, состав рода значительно расширился, к нему отнесены виды, ранее рассматривавшиеся в составе иных родов, например, *Polyacrodus* Jaekel, 1889, *Acrodus* Agassiz, 1838 и *Lonchidion* Estes, 1964. Соответственно, вырос и временной интервал распространения рода. Тех же позиций автор придерживается и в более поздних публикациях (см., например, Duffin, 2001).

Lissodus sp.

Фототаблица I, фиг. 6

Материал. 11 зубов: Нижняя Банновка, НФГ (2 зуба); Саратов-4, НФГ (1 зуб); Саратов-2, НФГ (1 зуб, экз. СГУ № 155/7, изображен); Саратов-1, НФГ (5 зубов); Багаевка-1 (2 зуба)

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний – верхний сеноман Поволжья, триас – (?) ранний кампан Европы (Fisher, 2008) (А. Карпетта ограничивает распространение альбом (Carpetta, 2012)), триас – маастрихт Северной Америки (Carpetta, 2012), триас Анголы, Южной Африки

(Fisher, 2008), триас – юра Индии, триас Японии, юра – ранний мел Таиланда (Fisher, 2008).

Описание. Зубы дробящего типа, мелкие (в среднем шириной 7 – 8 мм), мезиодистально вытянутые. Коронка узкая в лабиолингвальном направлении, низкая, с толстым слоем энамелоида. Поверхность энамелоида гладкая, с небольшими фестончатыми выступами. Посередине коронки проходит зачаточный продольный гребень, перпендикулярно которому идет такой же небольшой поперечный гребень. Основная вершина едва заметна. Хорошо выделяется узкий остроугольный лабиальный апрон.

Корень аनावлакоризный, расположенный перпендикулярно к оси коронки. В большинстве случаев корни практически не сохраняются.

Замечания. Присутствие рода в сеномане Поволжья впервые установлено в 2015 г. (Porov et Biriukov, 2015). Малое количество материала и слабая изученность группы пока не позволяют четко определить видовую принадлежность зубов, не исключено присутствие «большого количества эндемичных видов» (Underwood, личное сообщение, 05.12.2012). К. Даффин в целом поддержал отнесение имеющегося материала к роду *Lissodus*, но счел его несколько странным. Небольшой лабиальный апрон, гладкая и довольно фестончатая коронка отличают имеющиеся зубы от всех других известных позднемеловых представителей вида (Duffin, личное сообщение, 16.03.2022). Не исключено, что в коллекции содержатся представители ранее не описанного вида.

Семейство **Ptychodontidae** Jaekel, 1898

Замечания. А Каппетта обращает внимание на тот факт, что представители семейства обладали набором как примитивных (анавлакоризные корни зубов, однослойный энамелюид, вероятное наличие плавниковых шипов), так и прогрессивных (кальцификация тел позвонков) признаков. Последний признак у данного семейства является общим с неоселахиями. На этом основании А. Каппетта не относит уверенно птихоходонтид ни к гибодонтам, ни к неоселахиям, упоминая, что кальцификация тел позвонков могла возникнуть у этих групп параллельно (Cappetta, 2012). По вопросу систематической принадлежности

семейства единства мнений не существует. Так, Ч. Андервуд и С. Кумбаа относят птиходонтид к эуселахиям, но принадлежность к тому или иному отряду оставляют неопределенной (Underwood et Cumbaа, 2010). С. Хамм помещает семейство в подкогорту неоселахий в рамках вновь выделенного отряда *Ptychodontyformes* (птиходонтообразных) (Hamm, 2008, 2020). Г. Гуино с соавторами предположительно относит птиходонтид к гибодонтам неопределенного систематического положения (Guinot et al., 2013). Принимая во внимание анавлакоризный тип васкуляризации корня (и более примитивный по сравнению с любыми неселахиями) автор данной работы также склонен рассматривать птиходонтид в составе гибодонтов.

Род *Ptychodus* Agassiz, 1838

Типовой вид – *Ptychodus mammillaris* Agassiz, 1838.

Видовой состав. *Ptychodus anonymus* Williston, 1900, *P. atcoensis* Hamm 2008, *P. decurrens* Agassiz, 1838, *P. latissimus* Agassiz, 1837, *P. mammillaris* Agassiz, 1838, *P. marginalis* Agassiz, 1839, *P. martini* (Williston, 1900), *P. mortoni* Agassiz, 1839, *P. occidentalis* (Leidy, 1868), *P. oweni* Dixon, 1850, *P. polygyrus* Agassiz, 1838, *P. rugosus* Dixon, 1850, *P. whipplei* Marcou, 1858.

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – кампан Европы, Северной и Южной Америки, Северной и Западной Африки, Азии (Carpetta, 2012).

Замечания. В сеномане Поволжья фиксируется присутствие *Ptychodus decurrens* Agassiz, 1838, *P. mammillaris* Agassiz, 1838, *P. latissimus* Agassiz, 1837. Наличие отмечающихся по литературным данным в сеномане Поволжья *Ptychodus polygyrus* Ag. (Синцов, 1872), *P. rugosus* Dixon (Sinzow, 1899) и *P. polygyroides* n. sp. (Sinzow, 1899) не подтверждается. Также не подтверждается и наличие в сеномане западных губерний России *Ptychodus polygyrus* Ag. (Kiprijanoff, 1852 б) и *P. oweni* Dixon (Kiprijanoff, 1881), определенных В.А. Киприяновым. Подобные случаи являются следствием ошибок авторов в определении образцов, что будет обсуждено ниже.

***Ptychodus decurrens* Agassiz, 1838**

Фототаблица I, фиг. 7

18526 *Ptychodus decurrens* Ag.: Kiprijanoff, Tab. XIII, fig. 4.

18526 *Ptychodus polygyrus* Ag.: Kiprijanoff, Tab. XIII, fig. 6.

1860 *Ptychodus decurrens* Ag.: Рогович, табл. II, фиг. 2.

1977 *Ptychodus decurrens* Agassiz L. 1835: Herman, pl. 2, fig. 1.

1993 *Ptychodus decurrens* Agassiz 1843: Welton et Farish, p. 59, fig. 1–7.

2008 *Ptychodus decurrens* (Agassiz 1835): Hamm, p. 58–60, pl. 5 A–C.

2010 *Ptychodus ex. gr. decurrens* Agassiz, 1838: Underwood et Cumba, p. 913, pl. 3, fig. 1–6.

2010 *Ptychodus decurrens* Agassiz: Ward, p. 280, pl. 52, fig. 4.

2020 *Ptychodus decurrens* Agassiz 1835: Hamm, p. 36–46, fig. 37–48.

Материал. 61 зуб: Безобразовка-1, ФГ №0 (1 зуб); Пачелма (7 зубов, экз. СГУ № 155/209, изображен); Карамышка (16 зубов); Саратов-1, НФГ (16 зубов); Саратов-4, СФГ (9 зубов); Багаевка-1 (1 зуб); Балашов-1, НФГ (1 зуб), СФГ (10 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Один из первых предшественников рода *Ptychodus* в мире. Средний – верхний сеноман Поволжья, сеноман Европы, Северной Америки, Австралии, турон Северной Америки (Hamm, 2008).

Описание. Озубление демонстрирует сильную мононатическую и слабую дигнатическую разнозубость. Зубы перемалывающего типа, с низкими коронками, некрупные (как правило около 1 см и менее в ширину). Форма зубов в плане близка к прямоугольной. Зубы переднебоковых позиций мезиодистально вытянуты. Коронки обыкновенно уплощены или слегка выпуклые у переднебоковых зубов. Чем более боковое положение занимает зуб, тем коронка более уплощенная. Энамелойд крупных симметричных медиальных и переднебоковых зубов в обеих челюстях несет около десяти поперечных ребер. У зубов более бокового положения число ребер снижается до пяти – шести. Дистальные окончания продольных ребер раздваиваются на боковых участках, и между ними формируются новые маленькие и тонкие ребра. Все ребра тянутся

поперек боковых участков и лежат перпендикулярно краям коронки. Корень анавлакоризный.

Замечания. Зубы *Ptychodus decurrens* отличаются от остальных известных в сеномане Поволжья представителей рода как размерами, так и перпендикулярным расположением окончаний продольных ребер относительно края коронки.

В.А. Киприянов в работе 1852 г. приводит изображение зуба из сеноманских отложений Орловской губернии, определяемого как *Ptychodus polygyrus* Ag. (Kiprijanoff, 1852 б, Tab. XIII, fig. 6). Данное определение следует признать ошибочным, поскольку зуб уступает в размерах зубам *P. polygyrus* и обладает гораздо более тонкими перечными ребрами энамелоида на окклюзивной поверхности. Помимо морфологических особенностей, следует отметить, что *P. polygyrus* характерен для сантон-кампанских отложений (Hamm, 2020) и его присутствие в сеномане исключено. Изображенный зуб, судя по облику, принадлежит *Ptychodus decurrens*. В 1881 В.А. Киприянов относит к *Ptychodus oweni* Dixon (Kiprijanoff, 1881) зуб, описанный им ранее как принадлежащий *Ptychodus decurrens* Ag. (Kiprijanoff, 1852 б, Tab. XIII, fig. 4), качество изображения, сохранность и индивидуальные особенности зуба не позволяют достоверно установить его видовую принадлежность). Любопытно, что позднее *P. oweni* на территории России никогда более не фиксировался, хотя вполне типичен, например, для среднего сеномана США (Hamm, 2020).

Ptychodus mammillaris Agassiz, 1838

Фототаблица I, фиг. 8, 9, 10

1852б *Ptychodus mammillaris* Ag.: Kiprijanoff: Tab. XII, fig. 3, Tab. XIII, fig. 3.

1860 *Ptychodus decurrens* Ag.: Рогович, табл. II, фиг. 1.

1935 *Ptychodus mammillaris* Agassiz, 1839: Dalinkevičius, tab. III, fig. 62.

1977 *Ptychodus mammillaris* Agassiz L. 1835: Herman, pl. 2, fig. 4, 5.

1993 *Ptychodus mammillaris* Agassiz 1835: Welton et Farish, p. 61, fig. 1.

2008 *Ptychodus mammillaris* (Agassiz 1835): Hamm, p. 52–54, pl. 4 A–C.

2013 *Ptychodus mammillaris*: Guinot et al., p. 592, fig. 3 E–F.

2020 *Ptychodus mammillaris* Agassiz 1835: Hamm, p. 49–55, fig. 52–60.

Материал. 16 зубов: Карамышка (8 зубов, экз. СГУ № 155/212, 213, 214, изображены); Саратов-1, НФГ (2 зуба); Саратов-3, НФГ (1 зуб), СФГ (1 зуб); Саратов-4, СФГ (2 зуба); Балашов-1, СФГ (2 зуба)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья, турон – коньяк Северной Америки (Hamm, 2008), турон Англо-Парижского бассейна (Guinot et al., 2013).

Описание. Озубление, вероятно, типичное для рода *Ptychodus*, с сильной мононатической и слабой дигнатической разнозубостью. Зубы перемалывающего типа, довольно крупные (более 1,5 см), с высокими соскообразными коронками, слегка уплощенными на окклюзивной стороне. Энамелоид снабжен шестью – десятью выступающими, упорядоченно расположенными поперечными ребрами, тянущимися через основную вершину к ее основанию, где они оборачиваются вокруг нее и сливаются с боковыми участками. Переход от основной вершины к боковым участкам четкий, но достаточно плавный, под тупым углом. Энамелоид на боковых участках скульптурирован гранулами, выстроенными концентрическими рядами. Корень анавлакоризный.

Замечания. От остальных известных в сеномане Поволжья представителей рода *Ptychodus* вид отличается высокой коронкой, а также концентрическими рядами гранул на ее боковых участках.

И.Ф. Синцов в работе 1899 приводит изображения зубов из сеноманского фосфоритового горизонта окрестностей Саратова, идентифицируемых им как Dixon. (Sinzow, 1899 Taf. IV, Fig. 7–9). Хотя изображения и обладают довольно низким качеством, а зубы несут следы сильной окатанности, все же на их коронках видны остатки заметных поперечных ребер энамелоида, являющихся диагностическим признаком *Ptychodus mammillaris*. Помимо этого, *Ptychodus rugosus* является довольно поздним, представители появляются не ранее позднего коньяка (Hamm, 2020), и не могут оказаться в сеноманских отложениях, тем более, со следами аллохтонного захоронения.

***Ptychodus latissimus* Agassiz, 1837**

Фототаблица I, фиг. 11

18526 *Ptychodus latissimus* Ag.: Kiprijanoff, Tab. XII, fig. 1, 2.1964a *Ptychodus latissimus* Agassiz: Гликман, табл. III, фиг. 13.1947 *Ptychodus mammillaris* Ag.: Камышева-Елпатьевская, Иванова, табл. XX, фиг. 5, 6.1964б *Ptychodus latissimus*: Гликман, табл. V, фиг. 8.1977 *Ptychodus latissimus* Agassiz L. 1843: Herman, pl. 2, fig. 9.1993 *Ptychodus latissimus* Agassiz 1843: Welton et Farish, p. 60, fig. 1–7.2008 *Ptychodus latissimus* (Agassiz, 1843): Hamm, p. 128–129, pl. 14 A–B.2020 *Ptychodus latissimus* Agassiz, 1835: Hamm, p. 62–66, fig. 67–71.**Материал.** 1 зуб: Саратов-1, НФГ (экз. СГУ № 155/10 изображен)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья, турон – коньяк Северной Америки, Англии, турон Польши, Анголы, коньяк Японии (Hamm, 2008).

Описание. Озубление, вероятно, типичное для рода *Ptychodus* Agassiz, 1838, с сильной мононатической и слабой дигнатической разнозубостью. Зуб перемалывающего типа, шириной 2 см. Коронка куполовидная, уплощенная. Явственная основная вершина отсутствует. Энамелоид скульптурирован семью массивными слегка изогнутыми поперечными ребрами с клиновидными окончаниями. Боковые участки широкие, скульптурированные беспорядочно расположенными складками и гранулами. Анавлякоризный корень практически уничтожен.

Замечания. От других представителей рода вид отличается грубым скульптурированием и массивностью зубов.

В работе 1872 г. И.Ф. Синцов приводит изображения трех зубов из сеноманского фосфоритового горизонта окрестностей Саратова, определяемых им как *Ptychodus polygyrus* Ag. (Синцов, 1872, табл. XX, фиг. 1–3). Зуб, изображенный на фиг. 1 также приводится и в работе 1899 г., но уже как представитель нового вида *Ptychodus polygyroides* n. sp. (Sinzow, 1899, Taf. IV, Fig.

б). В той же работе упоминается и *Ptychodus polygyrus*, но без иллюстраций. Зубы, представленные на изображениях, следует признать принадлежащими *P. latissimus* Agassiz, 1837, поскольку поперечные ребра энамелоида на окклюзивной поверхности не формируют петли, что характерно для *P. polygyrus*, а сходятся под довольно острым углом. Описание якобы нового вида *P. polygyroides* не приводится вообще, он провозглашен в назывном порядке даже без диагноза. Вероятно, зубы, благодаря которым в списке видов работы 1899 г. фигурирует *P. polygyrus* тоже принадлежали *P. latissimus*.

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

Типовой вид – *Notidanus aptiensis* Pictet, 1865.

Видовой состав. *Gladioserratus aptiensis* (Pictet, 1865), *G. magnus* Underwood et al., 2011.

Стратиграфическое и географическое распространение. Готерив – сеноман Европы, Австралии, Индии (Underwood et al., 2011).

Gladioserratus magnus Underwood et al. 2011

Фототаблица II, фиг. 1

2011 *Gladioserratus magnus* sp. nov.: Underwood et al., p. 542, fig. 3 A–J.

2015 *Gladioserratus magnus* Underwood et al., 2011: Verma, p. 59, fig. 3 a–d.

Материал. 1 зуб: Саратов-1, НФГ (экз. СГУ № 155/11 изображен)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья, нижний сеноман Индии (Carpetta, 2012).

Описание. Зуб неполной сохранности. Сохранились основная вершина и одна дистальная вершинка и фрагмент корня. Высота 6 мм. Вершины имеют наклон в дистальную сторону. Режущие кромки у обеих хорошо развиты. С

мезиальной стороны основной вершины присутствует зазубренность, доходящая до верхней трети вершины. Зубчики обособлены и хорошо оформлены. Дистальная вершинка ниже основной вершины лишь на 1 мм. У обеих лабиальные стороны почти плоские, а лингвальные – выпуклые.

Корень высокий, по высоте почти равный коронке. С лингвальной стороны ниже границы корня и коронки проходит валик. Лабиальная сторона корня практически плоская.

Замечания. От вида *Gladioserratus aptiensis* (Pictet, 1865) зуб отличается более крупными размерами и регулярность зазубренности на мезиальной стороне основной вершины.

Семейство *Paraorthacodontidae* Glückman, 1958

Род *Paraorthacodus* Glückman, 1957

Типовой вид – *Sphenodus recurvus* (Trautschold, 1877).

Видовой состав. *Paraorthacodus andersoni* Case, 1978, *P. clarkii* (Eastman, 1901), *P. eocaenus* (Leriche, 1902), *P. jurensis* (Schweizer, 1964), *P. kruckowi* (Thies, 1983), *P. nerviensis* (Leriche, 1929), *P. recurvus* (Trautschold, 1877), *P. sulcatus* (Davis, 1888), *P. validus* (Chapman, 1918).

Стратиграфическое и географическое распространение. Синемюр – палеоцен Европы, Новой Зеландии, Северной Америки (Cappetta, 2012).

Paraorthacodus recurvus (Trautschold, 1877)

Фототаблица II, фиг. 2

1860 *Hybodus dispar* Reuss: Рогович, табл. III, фиг. 12.

1877 *Sphenodus recurvus*: Trautschold, p. 335, tab. 5, fig. 4.

1889 *Synechodus recurvus*: Woodward, p. 329, pl. 11, p. fig. 22–23.

1935 *Synechodus recurvus* (Trautschold): Dalinkevičius, p. 17, pl. 2, figs 50–58.

1957 *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold): Гликман, с. 115, табл. 1, фиг. 6–13.

1964б *Paraorthacodus recurvus*: Гликман, табл. V, фиг. 7.

1977 *Synechodus recurvus* (Trautschold): Herman, p. 30.

1980 *Paraorthacodus recurvus*: Гликман, табл. XVII, фиг. 8.

2010 *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold): Ward, p. 282, pl. 52, fig. 9.

2021 *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold, 1877): Sokolskyi et Guinot, fig. 2 S–T.

Материал. 122 зуба: Мирошники-3 (10 зубов); Меловатка-5, НФГ (45 зубов, экз. СГУ № 155/12 изображен); Иловля (16 зубов); Нижняя Банновка, НФГ (3 зуба), ВФГ (7 зубов); Пачелма (3 зуба); Безобразовка-1, ФГ №0 (5 зубов); Карамышка (12 зубов); Саратов-1, НФГ (6 зубов); Саратов-2, НФГ (2 зуба); Саратов-3, НФГ (4 зуба), СФГ (1 зуб); Саратов-4, НФГ (1 зуб), СФГ (3 зуба); Багаевка-1 (3 зуба); Балашов-1, НФГ (1 зуб); Климовка (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, Литвы (Dalinkevičius, 1935), альб-сеноман Казахстана (Kennedy et al., 2008), альб Англии (Ward, 2010).

Описание. Зубы среднеразмерные (11 – 12 мм высотой), с хватательной функцией. Коронка в три раза выше корня. Основная вершина коническая, круглая в плане. По бокам от основной вершины присутствуют три пары конических, круглых в плане боковых зубцов. Боковые зубцы обособлены как друг от друга, так и от основной вершины. Энамелоид чаще всего не скульптурирован.

Корень псевдополиавлакоризный, сильно выступающий с лингвальной стороны. Базальная сторона корня плоская, разделенная несколькими питательными бороздами.

Замечания. Долгое время разными авторами (см., например Ward, 2010) род относился к синеходонтообразным, однако согласно Г. Каппетте принадлежит к многожаберниковым (Cappetta, 2012). От сильно похожих зубов рода *Synechodus* Woodward, 1888 зубы рода *Paraorthacodus* отличаются круглыми в плане основной вершиной и боковыми зубцами и отсутствием энамелоидных перемычек между ними.

Отряд **Squaliformes** Goodrich, 1909

Семейство **Squalidae** Bonaparte, 1834

Род *Protosqualus* Cappetta, 1977

Типовой вид – *Protosqualus sigei* Cappetta, 1977.

Видовой состав. *Protosqualus sigei* Cappetta, 1977, *P. albertsi* Thies, 1981, *P. glickmani* Averianov, 1997, *P. pachyrhiza* Underwood et Mitchell, 1999.

Стратиграфическое и географическое распространение. Баррем – коньяк Европы (Cappetta, 2012).

Protosqualus glickmani Averianov, 1997

Фототаблица II, фиг. 3

1935 *Acanthias appendiculatus* Leriche, 1929: Dalinkevičius, text-figs. 1–3, pl. I, fig. 1–4.

1964б *Squalus orpiensis* (Winkler, 1874): Гликман, табл. IV, фиг. 6.

1997 *Protosqualus glickmani* sp. n.: Averianov, p. 320, fig. 1,2.

2008 *Protosqualus glickmani* Averianov, 1997: p. 714, fig. 2.

2021 *Protosqualus* cf. *glickmani* Averianov, 1997: Sokolskyi et Guinot, fig. 6 U–V.

Материал. 126 зубов: Мирошники-3 (83 зуба); Меловатка-5 (1 зуб); Нижняя Банновка, НФГ (18 зубов), ВФГ (2 зуба); Саратов-4, СФГ (1 зуб); Саратов-2, НФГ (1 зуб); Багаевка-1 (2 зуба, экз. СГУ № 155/13 изображен); Балашов-1, СФГ (1 зуб); Климовка (10 зубов); Подвалье (7 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, альб, сеноман, кампан Литвы (Adnet et al., 2008).

Описание. Зубы мелкоразмерные (максимум 5 мм в длину). Коронка низкая. Основная вершина сильно наклонена в дистальном направлении. Хорошо развиты апрон и увула. Апрон свисает ниже основания корня. Увула узкая, с прямоугольной оконечностью. Боковой зубец низкий.

Корень низкий, типичный для катранов.

Замечания. Единственный представитель катранов в сеномане Поволжья. Описан по материалам из Саратовской области (Averianov, 1997). По имеющимся данным, возможно, ареал ограничен лишь Литвой и Поволжьем.

Отряд **Squatiniformes** Buen, 1926

Семейство **Squatinidae** Bonaparte, 1838

Род **Squatina** Dumeril, 1806

Типовой вид – *Squalus squatina* Linnaeus, 1758.

Видовой состав. *Squatina hassei* Leriche, 1929, *S. cranei* Woodward, 1888, *S. subserrata* Münster, 1846.

Стратиграфическое и географическое распространение. Оксфорд – ныне Европы, Северной Африки, Северной и Южной Америки, Антарктики, Азии, ныне – все тропические и теплые моря планеты (Carpetta, 2012).

Squatina cranei Woodward 1888

Фототаблица II, фиг. 4

1872 *Squatina mülleri* Reuss.: Синцов, табл. XXI, фиг. 8–10.

1964а *Squatina melleri* Reuss: Гликман, табл. III, фиг. 4, 6.

1977 *Squatina cranei* Woodward A.S. 1888: Herman, pl. 5, fig. 2.

2010 *Squatina cranei* Woodward: Ward, p. 289, pl. 53, fig. 1.

2021 *Squatina (Cretascyllium) cranei* Woodward, 1888b: Sokolskyi et Guinot, fig. 2 W–X.

Материал: 465 зубов: Мирошники-3 (60 зубов); Меловатка-5, НФГ (32 зуба, экз. СГУ № 155/14 изображен); Иловля (4 зуба); Нижняя Банновка, НФГ (49 зубов), ВФГ (24 зуба); Пачелма (13 зубов); Безобразовка-1, ФГ №0 (3 зуба); Карамышка (42 зуба); Саратов-1, НФГ (75 зубов); Саратов-2, НФГ (6 зубов); Саратов-3, НФГ (12 зубов), СФГ (1 зуб); Саратов-4, НФГ (3 зуба), СФГ (21 зуб); Багаевка-1 (83 зуба); Балашов-1, НФГ (14 зубов), СФГ (16 зубов); Климовка (6 зубов); Подвалье (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сенومان Поволжья, валанжин Польши (Rees, 2005), альб Франции (Biddle, 1993), сенومان Англии (Ward, 2010), Германии (Müller et Diedrich, 1991), даний Дании (Adolfssen et Ward, 2015).

Описание. Зубы мелкоразмерные (в среднем 8 мм в ширину и 5 мм в высоту), с хватательной функцией. Коронка грацильная. Основная вершина

коническая, с намеченными режущими краями, переходящими у основания в низкие кили. Апрон закругленный, достигающий основания корня.

Корень плоский, перпендикулярный коронке, субтреугольный при виде снизу, с почти плоской базальной стороной. В центре базальной стороны корня располагается крупное питательное отверстие.

Замечания. Зубы демонстрируют сходство с представителями рода *Cederstroemia* Siverson, 1995, отличаясь от них формой основной вершины и строением корня. Впервые в регионе данные зубы были описаны И.Ф. Синцовым (1872) как *Squatina mülleri* Reuss, 1846 и это наименование использовалось до 2014 г. В 2015 г. была произведена ревизия коллекции (Бирюков, Попов, 2015) и вид был идентифицирован как *Squatina cranei*.

Надотряд **Galeomorphii** Compagno, 1973

Отряд **Heterodontiformes** Berg, 1937

Семейство **Heterodontidae** Gray, 1851

Род **Heterodontus** Blainville, 1816

Типовой вид – *Squalus phillippi* Schneider, 1801.

Видовой состав. *Heterodontus cainozoicus* (Chapman et Pritchard, 1904), *H. canaliculatus* (Egerton in Dixon, 1850), *H. coleridgensis* (Chapman, 1918), *H. canaliculatus* (Egerton in Dixon, 1850), *H. creamridgensis* Case, Schwimmer, Borodin et Leggett, 2001, *H. danicus* (Rosencrantz, 1920), *H. francisci* (Girard, 1854), *H. havreensis* Herman, 1977, *H. lonzeensis* Herman, 1977), *H. novozelandicus* (Chapman, 1918), *H. patagonicus* (Ameghino, 1935), *H. pineti* Case, 1981, *H. rugosus* (Agassiz, 1839), *H. sarstedtensis* Thies, 1983, *H. semirugosus* (Plieninger, 1847), *H. upnikensis* (Dalinkevičius, 1935), *H. vincenti* (Leriche, 1905), *H. wardenensis* Casier, 1966.

Стратиграфическое и географическое распространение. Аален – ныне Европы, Северной и Южной Америки, Северной Африки, Новой Зеландии, Австралии, Азии (Carretta, 2012).

Heterodontus canaliculatus (Egerton in Dixon, 1850)

Фототаблица II, фиг. 5, 6

- 1872 *Acrodus polydictios* Reuss.: Синцов, табл. XXI, фиг. 5а, b.
- 1860 *Acrodus rugosus* Ag.: Рогович, табл. II, фиг. 11.
- 1860 *L. (Odontaspis) minuta* Rog.: Рогович, табл. VII, фиг. 22.
- 1935 *Cestracion canaliculatus* Egerton, 1850: Dalinkevičius, pl. I, fig. 22–28.
- 1964а *Gyropleurodus canaliculatus* (Egerton): Гликман, табл. II, фиг. 4, табл. III, фиг. 20.
- 1977 *Heterodontus canaliculatus* (Egerton P.M.G.) 1850: Herman, pl. 3, fig. 1.
- 1980 *Gyropleurodus canaliculatus* (Egerton): Гликман, табл. XVI, фиг. 4.
- 1991 *Heterodontus* cf. *canaliculatus* (Egerton 1850): Müller et Diedrich, p. 91, pl. 15, fig. 7a–b.
- 1993 *Heterodontus* cf. *canaliculatus* (Egerton in Dixon 1850): Welton et Farish, p. 79, fig. 1–4.
- 2010 *Heterodontus canaliculatus* (Egerton, in Dixon): Ward, p. 289, pl. 53, fig. 3–4.
- 2013 *Heterodontus canaliculatus* Egerton in Dixon, 1850: Guinot et al., p. 602, fig. 6 A–B.

Материал. 54 зуба: Мирошники-3 (3 зуба); Меловатка-5, НФГ (1 зуб); Иловля (1 зуб); Нижняя Банновка, НФГ (15 зубов), ВФГ (3 зуба); Карамышка (8 зубов); Саратов-1, НФГ (6 зубов); Саратов-3, НФГ (1 зуб); Саратов-4, СФГ (3 зуба, экз. СГУ № 155/16 изображен); Багаевка-1 (4 зуба, экз. СГУ № 155/15 изображен); Балашов-1, СФГ (3 зуба); Климовка (5 зубов); Подвалье (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, альб Франции (Biddle, 1993), альб-сеноман Англии (Ward, 2010), сеноман Германии (Müller et Diedrich, 1991), Литвы (Dalinkevičius, 1935), турон Бельгии и северной Франции (Carpetta, 2012), коньяк – кампан Техаса (Welton et Farish, 1993).

Описание. Озубление хватательно-перемалывающего типа демонстрирует резко выраженную моногонатическую разнозубость в обеих челюстях. Передние зубы хватательного типа, с высокой коронкой, как правило, мелкие (в среднем 3 – 4 мм в высоту) Основная вершина коническая, острая или затупленная, иногда

несущая фасетку истирания, лингвально наклоненная, снабженная небольшими режущими кромками. Присутствует пара низких конических, массивных, острых или затупленных боковых зубцов. С лабиальной стороны энамелоид формирует нависающий над корнем раздвоенный апрон с U-образным вырезом по центру и округлыми окончаниями. Лингвальная увула покатая, образующая с основной вершиной тупой угол. Энамелоид может быть скульптурирован вертикальной струйчатостью (чаще всего струйки короткие, хотя некоторые могут почти достигать верхушки основной вершины) или не нести никакой скульптуры.

Задние зубы перемалывающего типа, с сильно уплощенной коронкой, мезиодистально вытянутые (в среднем 2 – 3 см в ширину). В плане заметен характерный S-образный изгиб. В центре может присутствовать зачаточная основная вершина, зачастую сработанная до фасетки истирания. По центру зуба проходит очень низкий продольный гребень, от которого в направлении краев тянутся тесно посаженные тонкие складки энамелоида.

Корень низкий, гемиавлакоризный. Зачастую корни почти не сохраняются.

Замечания. От внешне схожих зубов гибодонтов, зубы отличаются более прогрессивным строением корня, характерным S-образным изгибом коронок задних зубов в мезиодистальной плоскости, в ряде случаев – отсутствием скульптурирования на энамелоиде передних зубов. Л.С. Гликманом вид относился к роду *Gyropleurodus* Gill, 1862 (Гликман, 1980), признанного позднее синонимом рода *Heterodontus*.

Отряд **Orectolobiformes** Applegate, 1972

Семейство **Orectolobidae** Jordan et Fowler, 1903

Род *Cederstroemia* Siverson, 1995

Типовой вид – *Cederstroemia triangulata* Siverson, 1995.

Видовой состав. *Cederstroemia triangulata* Siverson, 1995, *C. havreensis* Herman, 1977, *C. nilsi* Siverson, 1995.

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – кампан Европы, Северной Америки, Центральной Азии (Carpetta, 2012).

Cederstroemia cf. *triangulata* Siverson, 1995

Фототаблица II, фиг. 7

1995 *Cederstroemia triangulata* n. gen. and sp.: Siverson, p. 976, fig. 1.

Материал. 131 зуб: Мирошники-3 (15 зубов); Меловатка-5, НФГ (16 зубов, экз. СГУ № 155/16 изображен); Иловля (2 зуба); Нижняя Банновка, НФГ (10 зубов), ВФГ (3 зуба); Пачелма (17 зубов); Карамышка (4 зуба); Саратов-1, НФГ (13 зубов); Саратов-2, НФГ (4 зуба); Саратов-3, НФГ (2 зуба); Саратов-4, СФГ (6 зубов); Багаевка-1 (24 зуба); Балашов-1, НФГ (1 зуб), СФГ (5 зубов); Климовка (6 зубов); Подвалье (3 зуба)

Стратиграфическое распространение. Сеноман Поволжья.

Описание. Зубы мелкоразмерные (около 10 мм в ширину и 7 мм в высоту), с развитой хватательной функцией. Коронка низкая. Основная вершина субтреугольной формы, с наклонными острыми режущими киями по бокам. Кили почти слиты с основной вершиной. Основная вершина либо вертикальная, либо дистально наклонена. Режущие края заметны, но зачастую почти исчезают к нижней части основной вершины. Увула плоская. Апрон достигает основания корня.

Корень плоский, голавлакоризный или гемиавлакоризный, субтреугольный при виде снизу, с прямым лабиальным краем. На базальной стороне корня присутствуют либо широкая питательная борозда, делящая корень пополам в лабиолингвальном направлении, либо крупное питательное отверстие в центре.

Замечания. От представителей рода *Squatina* Dumeril, 1806 зубы отличаются субтреугольной основной вершиной с острыми киями, а также наличием голавлакоризного корня. До 2012 года зубы данного облика в Поволжье считались принадлежащими к роду *Squatina*. Затем, после ревизии коллекций, было подтверждено существование рода *Cederstroemia* в сеномане Поволжья. Разница в возрасте с видом *Cederstroemia triangulata* Siverson, 1995 (описан из кампана Монтаны (Siverson, 1995)) позволяет использовать лишь открытую номенклатуру.

Род *Orectoloboides* Carretta, 1977

Типовой вид – *Ginglymostoma parvula* Dalinkevičius, 1935.

Видовой состав. *Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935), *O. parvulus* (Dalinkevičius, 1935), *O. angulatus* Underwood et Cumbaa, 2010, *O. multistriatus* Werner, 1989, *O. reyndersi* Adnet, 2006, *O. gijseni* Herman et Van Den Eeckhaut, 2010.

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – бурдигаль Европы, Северной Африки, Северной Америки (Carretta, 2012).

***Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935)**

Фототаблица II, фиг. 8, 9, 10

1935 *Ginglymostoma parvula* sp. nov.: Dalinkevičius, pl. I, fig. 21.

1993 *Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935): Biddle, p. 229, pl. 1, fig. 7–8.

1999 *Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935): Underwood et Mitchell, pl. 6, fig. 1.

2010 *Orectoloboides parvulus* Dalinkevičius: Ward, p. 289, pl. 53, fig. 6–8.

Материал. 3 зуба: Мирошники-3 (1 зуб, СГУ № 155/294); Климовка (2 зуба, СГУ № 155/291, 292)

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний и (?)верхний сеноман Поволжья, альб Франции (Biddle, 1993), альб-сеноман Англии (Underwood et Mitchell, 1999; Ward, 2010) и Казахстана (Kennedy et al., 2008), верхний сеноман Литвы (Dalinkevičius, 1935).

Описание. Зубы мелкоразмерные (1 – 1,5 мм в высоту). Два обнаруженных зуба (местонахождения Климовка и Мирошники-3) – бокового положения (Фототаблица II, фиг. 8, 9). Третий (местонахождение Климовка), судя по более массивной коронке, вероятно, задний. Его сохранность несколько слабее, чем у двух остальных – утрачены ветви корня и боковые части коронки (Фототаблица II, фиг. 10).

Коронка низкая. Основная вершина низкая, коническая, массивная, заостряющаяся к вершине. По бокам от основной вершины присутствуют низкие, массивные, тупые, слабо развитые боковые зубцы (Фототаблица II, фиг. 8, 9). У

зуба из местонахождения Мирошники-3 заметна зачаточная вторая пара боковых зубцов (Фототаблица II, фиг. 9). На энамелоиде с лабиальной стороны присутствует орнаментация в виде грубых редких вертикальных складок. Там же хорошо заметен низкий узкий длинный апрон, тянущийся примерно до середины основной вершины. С лингвальной стороны присутствует субтреугольная в плане увула.

Корень голавлакоризный, низкий, в плане субтреугольный. Форма корня приближается к аркообразной за счет изгиба ветвей. От лингвального края к середине базальной стороны корня идет широкая питательная борозда, в которую раскрывается крупное питательное отверстие (Фототаблица II, фиг. 9). С лингвальной стороны на корне имеется хорошо развитый протуберанец.

Замечания. От *Orectoloboides angulatus* Underwood et Cumbaa, 2010 из среднего сеномана Канады имеющиеся в коллекции зубы отличаются низкими массивными основными вершинами (Underwood et Cumbaa, 2010). У американского вида они более высокие и тонкие. Отличие от египетского верхнесеноманского *Orectoloboides multistriatus* Werner, 1989 кроется в характере орнаментации энамелоида – у африканского вида струйчатость на лабиальной стороне коронки мелкая и частая (Werner, 1989), в противоположность грубым редким складкам на описываемых в данной работе зубах.

Обращает на себя внимание стратиграфическое распространение материала. Остатки вида встречены лишь в местонахождениях Мирошники-3 (Бирюков и др., 2021) и Климовка. Первое, вероятно, содержит самый ранний в сеномане Поволжья комплекс эласмобранхий (видимо, низы меловатской свиты). Из второго же происходит комплекс эласмобрахий скорее всего соответствующий самому исходу сеномана. Таким образом, вид и весь род фиксируются лишь в подошве и терминальной части яруса. Наиболее логичным объяснением подобной парадоксальной ситуации видится в том, что мелкоразмерные формы долгое время не попадали в поле зрения исследователей вследствие несовершенства методик сбора материала. Этому способствовала, вероятно, и малочисленность представителей рода в здешних водах. Отсутствие представителей рода и вида в

течение большей части сеноманского века вследствие неподходящих условий представляется маловероятным, поскольку в Русском море на данном временном этапе смена условий шла плавно и незначительно, о чем свидетельствует, например, литологический состав сеноманских отложений.

Семейство **Ginglymostomatidae** Gill, 1862

Род **Cantioscyllium** Woodward, 1889

Типовой вид – *Cantioscyllium decipiens* Woodward, 1889.

Видовой состав. *Cantioscyllium decipiens* Woodward, 1889, *C. alhaulfi* Kriwet, 1999, *C. hashimiaensis* Mustafa, Case et Zalmout, 2002, *C. meyeri* Case et Cappetta, 1997, *C. nessovi* Ward et Averianov, 1999.

Стратиграфическое и географическое распространение. Баррем – маастрихт Европы, Северной Африки, Северной Америки, Ближнего Востока, Центральной Азии.

Cantioscyllium cf. *decipiens* Woodward, 1889

Фототаблица II, фиг. 11

1977 *Cantioscyllium decipiens* Woodward A.S. 1889: Herman, pl.6, fig. 1.

1993 *Cantioscyllium decipiens* Woodward 1889: Welton et Farish, p. 82 fig. 1–3.

2007 *Cantioscyllium* cf. *decipiens* Woodward, 1889: Vullo et al., p. 103, fig. 2 B.

2013 *Cantioscyllium decipiens* Woodward, 1889: Guinot et al., p. 606, fig. 8 N–

U.

Материал. 1 зуб: Балашов-1, СФГ (экз. СГУ № 155/19)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья, сеноман Шаранты (Vullo et al., 2007), кампан Нью-Джерси (Callahan et al., 2014).

Описание. Зуб плохой сохранности. Уцелели 2/3 коронки, гемиавлакоризный корень почти уничтожен. Зуб переднебокового положения. Основная вершина массивная, короткая, прямая, конусовидная, слегка наклоненная лингвально, снабженная двумя режущими кромками. Из двух низких массивных боковых зубцов сохранился только один. С лабиальной стороны

коронки присутствует заметный округлый апрон.

Замечания. Плохая сохранность и малое количество материала позволяет использовать только открытую номенклатуру.

Отряд **Lamniformes** Berg, 1937

Семейство **Mitsukurinidae** Jordan, 1898

Род **Anomotodon** Arambourg, 1952

Типовой вид – *Anomotodon plicatus* Arambourg, 1952.

Видовой состав. *Anomotodon plicatus* Arambourg, 1952, *A. principalis* Cappelletta, 1975, *A. cravenensis* Case, 1980, *A. toddi* Case et Cappelletta, 1997.

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт – приабон Европы, Северной Америки, Северной и Западной Африки, Азии (Cappelletta, 2012).

Anomotodon principalis Cappelletta, 1975

Фототаблица II, фиг. 12, 13

1993 *Anomotodon principalis* Cappelletta, 1975: Biddle, p. 204, pl. 3, figs 5–8.

1999 *Anomotodon principalis* Biddle, 1993, *non* Cappelletta, 1975: Underwood et Mitchell, p. 27, fig. 6 A–B.

2013 *Anomotodon cf. principalis* Cappelletta, 1975: Guinot et al., p. 642, fig. 19 N–P.

Материал. 27 зубов: Меловатка-5, НФГ (4 зуба, экз. СГУ № 155/20 изображен); Иловля (6 зубов); Нижняя Банновка, НФГ (2 зуба); Пачелма (2 зуба); Карамышка (1 зуб); Саратов-3, НФГ (2 зуба); Саратов-4, СФГ (1 зуб, экз. СГУ № 155/21 изображен); Саратов-2, НФГ (1 зуб); Саратов-1, НФГ (1 зуб); Багаевка-1 (3 зуба); Балашов-1, СФГ (1 зуб); Климовка (3 зуба)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сенومان Поволжья, верхний апт Франции (Cappelletta, 1975), верхний альб (Underwood et Mitchell, 1999) и нижний – средний сенومان Англии (Guinot et al., 2013).

Описание. Зубы мелкоразмерные (до 11 мм в высоту), с заметной рвушей функцией, но и с некоторыми чертами режущей. Коронка высокая, изящная. Основная вершина вертикальная или несколько наклоненная дистально.

Намеченные режущие края, переходят в острые кили по бокам основной вершины. Кили выступают за края корня. Энамелоид на лабиальной стороне коронки гладкий. С лингвальной стороны присутствует струйчатость, иногда слегка различимая. Боковые зубцы отсутствуют.

Корень аркообразный, с широко расставленными ветвями. Мезиальная ветвь корня вытянута сильнее. Присутствует невысокий лингвальный протуберанец, вертикально пересеченный питательной бороздой.

Замечания. Зубы данного вида хорошо отделимы от всех остальных мелкогабаритных ламноидов по отсутствию боковых зубцов и острым килем по бокам основной вершины. Л.С. Гликман (1980) утверждает, что редукцией боковых зубцов до килей отличается вид *Eostriatolamia angustidens* (Reuss 1845). Однако валидность данного вида сомнительна вследствие плохого качества иллюстративного материала. От очень схожих зубов представителей рода *Paranomotodon* Herman in Cappetta et Case, 1975 отличие заключается в присутствии складок энамелоида на лингвальной стороне коронки (энамелоид на зубах *Paranomotodon* всегда гладкий) (Herman, 1977).

Род *Scapanorhynchus* Woodward, 1889

Типовой вид – *Rhinognathus lewisii* Davis, 1887.

Видовой состав. *Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991, *S. perssoni* Siverson, 1992, *S. raphiodon* (Agassiz, 1843), *S. temiricus* Zhelezko, 1987.

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт – маастрихт Европы, Северной и Южной Америки, Северной и Западной Африки, Ближнего востока, Азии.

Scapanorhynchus minimus Landemaine, 1991

Фототаблица II, фиг. 14, 15; Фототаблица III, фиг. 1

1991 *Scapanorhynchus minimus* nov. sp.: Landemaine, pl. 6–8.

2013 *Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991: Guinot et al., p. 642, fig. 19 N–P.

Материал. 7 зубов: Саратов-1, НФГ (3 зуба, экз. СГУ № 155/23 изображен);

Саратов-2, НФГ (1 зуб, экз. СГУ № 155/24 изображен); Саратов-4, СФГ (3 зуба, экз. СГУ № 155/22 изображен)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья, нижний сеноман Шаранты (Carretta, 2012), средний-верхний сеноман Астурии (Vullo et al., 2009), сеноман – турон Англо-Парижского бассейна (Guinot et al., 2013).

Описание. Озубление демонстрирует явственную моногнатическую и дигнатическую разнозубость. Хорошо развита хватательная функция. Зубы достигают высотой 1,5 – 2 см. У зубов переднего положения основная вершина высокая, грацильная, с едва заметным S-образным изгибом в лабиолингвальной плоскости. Лабиальная сторона слабовыпуклая, почти плоская. Лингвальная сторона выпуклая. Энамелоид на лабиальной стороне практически гладкий (лишь близ самого основания присутствуют 1 – 2 короткие вертикальные складки). На лингвальной стороне энамелоид скульптурирован тонкой вертикальной струйчатостью, тянущейся до верхней трети основной вершины. По сторонам от основной вершины имеется пара низких, тонких боковых зубцов. Боковые зубцы могут быть раздвоены. На границе корня и коронки присутствует очень узкая шейка.

Корень аркообразный, с U-образным вырезом. Присутствует округлый короткий лингвальный протуберанец, образующий с лингвальной стороны корня небольшой козырек. Окончания ветвей закруглены и уплощены. Ветви корня с лингвальной стороны разделены питательной бороздой.

Замечания. От представителей рода *Eostriatolamia* Glückman, 1980 зубы отличаются более тонкими основными вершинами, сильнее редуцированными боковыми зубцами, более сильной уплощенностью окончаний ветвей корня. В Поволжье вид редок, вероятно, вследствие более бореальных условий, чем в других частях его ареала.

Семейство **Odontaspididae** Müller et Henle, 1839

Род *Eostriatolamia* Glückman, 1980

Типовой вид – *Lamna venusta* Leriche, 1906.

Видовой состав. *Eostriatolamia venusta* (Leriche, 1906), *E. aktobensis* Zhelezko, 1987, *E. lerichei* Glückman et Zhelezko, 1977, *E. segedini* Glückman et Zhelezko, 1977, *E. striatula* (Dalinkevičius, 1935).

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт – маастрихт Европы и Центральной Азии (Carpetta, 2012).

Замечания. Некоторые авторы (см., напр., Carpetta, 2012) считают систематическое положение рода среди ламнообразных или его валидность спорными. Г. Гуино с соавторами (Guino et al., 2013, Sokolskyi et Guinot, 2021), Ч. Андервуд и С. Кумбаа (Underwood et Cumbaа, 2010) признают валидность рода и включают его в состав семейства Odontaspidae. Однако два последних автора делают оговорку, что само семейство, вероятно, полифилетично, что ставит его валидность под сомнение и порождает необходимость ревизии. Пока же подобная ревизия не произведена отнесение рода *Eostriatolamia* к Odontaspidae вполне правомочно. Сомнению подвергается и валидность входящих в состав рода видов вследствие сложности их отделения друг от друга на основании таких признаков как присутствие скульптуры на энамелоиде, относительная ширина ветвей корней, коронки, боковых зубцов. Возможно, подобные разногласия порождены разными точками зрения на значение морфологических признаков на уровне рода и вида.

***Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843)**

Фототаблица III, фиг. 2 – 5

1854 *Lamna subulata* Ag.: Kiprijanoff, p. 394, pl. 3, figs 39–45.

1860 *Lamna (Odontaspis) subulata* Ag.: Рогович, табл. VII, фиг. 18–20)

1872 *Lamna subulata* Ag.: Синцов, с. 103, табл. 20, фиг. 18–20.

1911 *Scapanorhynchus subulatus* (Agassiz): Woodward, p. 212, tab. 44, figs 18 – 21.

1935 *Odontaspis subulata* Agassiz, 1843: Dalinkevičius, p. 25, pl. 3, fig. 77 – 83.

1947 *Lamna subulata* Ag.: Камышева-Елпатьевская, Иванова, табл. XX, фиг. 7.

1991 *Eostriatolamia? subulata* (Agassiz, 1844): Müller & Diedrich, p. 29, pl. 21, figs 1–6.

1998 *Eostriatolamia subulata* (Ag., 1843): Гликман, Аверьянов, с. 59, рис. 5.

2013 *Eostriatolamia subulata* Agassiz, 1843: Guinot et al., p. 647, fig. 21 J–R.

2021 *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843b): Sokolskyi et Guinot, fig. 6 A`–D`.

Материал: 7020 зубов: Мирошники-3 (144 зуба); Меловатка-5, НФГ (332 зуба); Иловля (218 зубов, экз. СГУ № 155/244, 245, 246, 247 изображены); Нижняя Банновка, НФГ (468 зубов), ВФГ (399 зубов); Пачелма (619 зубов); Безобразовка-1, ФГ №0 (69 зубов); Карамышка (1923 зуба); Саратов-1, НФГ (570 зубов); Саратов-2, НФГ (369 зубов); Саратов-3, НФГ (112 зубов), СФГ (144 зуба); Саратов-4, НФГ (76 зубов), СФГ (756 зубов); Багаевка-1 (645 зубов); Балашов-1, НФГ (33 зуба), СФГ (136 зубов); Климовка (5 зубов); Подвалье (2 зуба)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сенومان Поволжья, Англии (Guinot et al., 2013), Литвы (Dalinkevičius, 1935), Германии (Müller et Diedrich, 1991).

Описание. Зубы мелкоразмерные (до 11–12 мм в высоту). Хорошо развита хватательная функция. Коронка высокая, составляющая примерно три четверти высоты зуба. Основная вершина тонкая, изящная. Режущие края выражены слабо, чем более заднее положение занимал зуб, тем сильнее, благодаря чему эти зубы относительно шире передних. У зубов более переднего положения основная вершина вертикальная, у более задних слегка наклонена дистально. Лабиальная сторона основной вершины почти плоская, лабиальная – выпуклая. Скульптура на энамелоиде практически отсутствует. По бокам основной вершины обязательно присутствует пара острых боковых зубцов близких по форме к равнобедренным треугольникам с очень узким основанием. От последней боковые зубцы либо отделены узкой выемкой, либо соединяются с ней энамелоидной перемычкой (у боковых и задних зубов). С лингвальной стороны между корнем и коронкой заметна узкая шейка.

Корень аркообразный, у передних зубов почти симметричный. У боковых и

задних зубов мезиальная ветвь корня более вытянута. С лингвальной стороны видна питательная борозда на заметном, но не сильно выступающем протуберанце.

Замечания. Вид сложно отделяется от других мелких ламнообразных. Зубы более грацильны (корни и коронки гораздо тоньше), чем у представителей рода *Archaeolamna* Siverson, 1996, а основные вершины относительно более узки и несут гораздо более слабо развитые режущие края. Основным отличием от рода *Carcharias* Rafinesque, 1810 служит наличие только одной пары боковых зубцов. По сравнению с представителями рода *Scapanorhynchus* коронки и корни относительно более широкие, основные вершины относительно ниже, боковые зубцы присутствуют всегда, скульптурированность энамелоида слабее или совсем отсутствует.

Вид является численной доминантой для средне- и позднемеловатских комплексов эласмобранхий в Поволжье.

Род *Carcharias* Rafinesque, 1810

Типовой вид – *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810.

Видовой состав. *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810, *C. aasensis* Siverson 1992, *C. acutissima* (Agassiz, 1843), *C. adneti* (Vullo, 2005), *C. holmdelensis* (Cappetta et Case, 1975), “*C.*” *koerti* (Stromer, 1910), *C. sternbergensis* Reinecke, Moths, Grant et Breitkreuz, 2005.

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман – ныне Европы, Северной Америки, Северной и западной Африки, Дальнего Востока, ныне – тропические и тепловодные акватории Средиземноморья, Атлантики, Индийского и западной части Тихого океана (Cappetta, 2012).

?*Carcharias* sp.

Фототаблица, III фиг. 6

Материал. 6 зубов: Багаевка-1 (экз. СГУ № 155/27 изображен)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья.

Описание. Озубление демонстрирует мононатическую разнозубость. Зубы мелкие (в среднем до 1 см в высоту). Развита хватательная функция. Основные вершины тонкие, острые, у передних зубов вертикальные, у зубов более заднего положения – наклоненные в дистальном направлении. С мезиальной и дистальной сторон основная вершина соседствует с парой раздвоенных боковых зубцов. У основания главного бокового зубца от него отходит другой, гораздо меньший по размеру. Боковые зубцы острые, расходящиеся от основной под острым углом. Энамелоид гладкий. На лингвальной стороне заметна U-образная шейка.

Корень довольно низкий, аркообразный, с широким U-образным вырезом. У передних зубов корень симметричен, у зубов более заднего положения возрастает асимметрия за счет увеличения длины мезиальной ветви. Окончания ветвей закруглены. Посередине корня, разделяя ветви, проходит питательная борозда с раскрывающимся в ней питательным отверстием.

Замечания. Присутствие данной форма в сеномане Поволжья выявлено в 2014 г. (Бирюков, Попов, 2015). От близкого рода *Eostriatolamia* Glückman, 1980 зубы отличаются раздвоенными боковыми зубцами.

Немногочисленность, плохая сохранность и слабая изученность материала не позволяет пока уверенно отнести его к роду *Carcharias* Rafinesque, 1810 и определить видовую принадлежность.

Подсемейство **Johnlonginae** Shimada et al., 2015

Замечания. Подсемейство выделено К. Шимада с соавторами (Shimada et al., 2015). Диагностическими признаками его представителей являются сильно изогнутые в лингвальном направлении основные вершины передних зубов, экстремально развитый лингвальный протуберанец, сильно выраженная питательная борозда, делящая лингвальный протуберанец надвое, одно или несколько увеличенных боковых питательных отверстий, расположенных с мезиальной дистальной сторон шейки зуба. Подобные признаки отличают два рода, (*Johnlongia* Siverson, 1996 и *Pseudomegachasma* (Shimada et al., 2015)) от всех остальных представителей семейства *Odontaspidae*. Помимо перечисленных признаков следует также упомянуть характерные короткие ветви корня.

Род *Johnlongia* Siverson, 1996

Типовой вид – *Johnlongia allocotodon* Siverson, 1996

Видовой состав. *Johnlongia allocotodon* Siverson, 1996, *J. parvidens* (Carpetta, 1973).

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – сантон Европы, Северной Америки, Австралии (Carpetta, 2012).

Johnlongia allocotodon Siverson, 1996

Фототаблица III, фиг. 7

1996 *Johnlongia allocotodon* gen. et sp. nov.: Siverson, p. 839, 840, pl. 5, fig. 1–15 text-fig. 5 A–F.

2015 *Johnlongia allocotodon* Siverson 1996: Shimada et al., fig. 2.

Материал: 24 зуба: Меловатка-5, НФГ (7 зубов); Пачелма (2 зуба, зкз. СГУ № 155/28 изображен); Карамышка (1 зуб); Саратов-1, НФГ (7 зубов); Саратов-3, НФГ (1 зуб); Багаевка-1 (4 зуба); Балашов-1, СФГ (2 зуба)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, альб-сеноман Австралии (Siverson, 1996).

Описание. Зубы мелкие (около 8,5 мм высотой), с развитой хватательной функцией. Коронка высокая. Основная вершина тонкая, коническая, у большинства зубов дистально наклоненная. Режущие края присутствуют лишь в верхней трети. Слабые складки энамелоида могут присутствовать на лабиальной стороне. Присутствуют один (на мезиальной стороне коронки) или два низких острых боковых зубца, более развитых у боковых зубов.

Корень массивный, раздутый, сильно асимметричный. Ветви корня короткие, толстые. Мезиальная ветвь гораздо длиннее дистальной.

Присутствует мощный, толстый лингвальный протуберанец, разделенный широкой и глубокой питательной бороздой почти надвое.

Замечания. Зубы хорошо отделяются от всех мелкогабаритных ламноидов благодаря своей сильной асимметрии и характерному облику корня.

Род *Pseudomegachasma* (Shimada et al., 2015)

Типовой вид – *Eorhincodon casei* Nessoв, 1999.

Видовой состав. *Pseudomegachasma casei* (Nessoв, 1999), *P. comanchensis* (Shimada, 2007).

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман – (?) ранний турон России и США (Shimada et al., 2015).

Замечания. Род описан в 2015 г. К. Шимада с соавторами на основе отечественных и североамериканских материалов. В составе рода были объединены два вида – *Eorhincodon casei* Nessoв, 1999 и *Megachasma comanchensis* Shimada 2007 как близкие морфологически друг другу формы со вторичной гомодонтностью и вероятной планктофагией. Остатки ранее описанных представителей рода *Eorhincodon* ныне недоступны, поэтому валидность рода сомнительна (Shimada et al., 2015). От представителей рода *Johnlongia* Siverson, 1996 зубы отличаются характерным строением корня, особенно слабым развитием его ветвей.

***Pseudomegachasma casei* (Nessoв, 1999)**

Фототаблица III, фиг. 8

1997 *Eorhincodon casei* Nessoв: Нессов, табл. 1, фиг. 14.

1999 *Eorhincodon casei* sp. nov.: Нессов, с. 101, фиг. а–с.

2015 *Pseudomegachasma casei* (Nessoв, 1999): Shimada et al., fig. 3.

Материал. 36 зубов: Меловатка-5, НФГ (21 зуб, экз. СГУ № 155/84 изображен (по Shimada et al., 2015)); Нижняя Банновка, НФГ (2 зуба), ВФГ (2 зуба); Пачелма (2 зуба); Карамышка (1 зуб); Саратов-1, НФГ (4 зуба); Саратов-4, НФГ (1 зуб), СФГ (1 зуб); Багаевка-1 (1 зуб); Балашов-1, СФГ (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, ранний сеноман Белгородской области, (?)ранний сантон Пензенской области (Shimada et. al., 2015).

Описание. Зубы мелкоразмерные (до 8,1 мм высотой). Коронка высокая (порядка трети высоты зуба). Основная вершина в лабиальном виде коническая. Присутствует S-образный изгиб в лабиолингвальной плоскости. Лабиальная и лингвальная поверхности выпуклые. У основания лабиальной стороны имеется

несколько коротких складок энамелоида. С мезиальной и дистальной сторон имеются слабые режущие кромки. По сторонам основной вершины присутствует пара очень коротких конических боковых зубцов, соединенных с ней энамелоидными перемычками.

Корень массивный, раздутый, асимметричный. Ветви корня чрезвычайно короткие, почти неразвитые. Базальная сторона корня выпуклая или почти плоская. Чрезвычайно развит сильно выступающий лингвальный протуберанец, несущий посередине широкую и глубокую питательную борозду.

Замечания. Вид описан Л.А. Несовым как китовая акула *Eorhincodon casei* (Несов, 1999). В 2015 г. году коллективом авторов проведена ревизия, в результате которой вид вместе с другим схожим видом – *Megachasma comanchensis* объединены в новый род *Pseudomegachasma* (Shimada et al., 2015). Отличия *Pseudomegachasma casei* от *Pseudomegachasma comanchensis* заключаются в более сильно выраженных режущих кромках по сторонам основной вершины, наличии скульптуры на энамелоиде, более выпуклой лабиальной стороне коронки у основания, наличии или (реже) более крупных размерах боковых зубцов. Территория Поволжья и Белгородской области отводится под ареал вида *Pseudomegachasma casei*, а близкий ему вид *Pseudomegachasma comanchensis* (Shimada, 2007) локализуется в среднем – позднем сеномане и, возможно, туроне США (Shimada et al., 2015).

Семейство **Cardabiodontidae** Siverson, 1999

Род ***Dwardius*** Siverson, 1999

Типовой вид – *Cretolamna woodwardi* Herman, 1977.

Видовой состав. *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977), *D. siversoni* (Zhelezko, 2000), *D. sudindicus* Underwood et al., 2011.

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – коньяк Европы, Северной Америки, Центральной Азии, Индии (Carpetta, 2012).

Dwardius woodwardi (Herman, 1977)

Фототаблица III, фиг. 9 – 14

1854 *Otodus basalis* Giebel.: Kiprijanoff, p. 388, pl. 2, figs 31–38, pl. 2, figs 31–38, pl. 3, figs 1–10.

1872 *Otodus basalis* Gieb.: Синцов, с. 102, табл. 20, фиг. 14–15, 21.

1957 *Pseudoisurus tomosus*: Гликман, с. 113, табл. 1, фиг. 17–20.

1964a *Pseudoisurus tomosus* Glückman: Гликман, табл. IV, фиг. 6.

1977 *Cretolamna woodwardi* nov. sp.: Herman, p. 207, pl. 9, fig. 1.

1980 *Pseudoisurus tomosus* Gl.: Гликман, табл. XVII, фиг. 14.

1999 *Dwardius woodwardi* gen. nov: Siverson, p. 57.

2013 *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977): Siverson et al., p. 91, fig. 3.

2013 *Dwardius woodwardi* Herman, 1977: Guinot et al., p. 644, fig. 16 R–Y.

Материал. 140 зубов: Иловля (117 зубов, экз. СГУ № 155/248, 251, 254, 255, 256 изображены); Нижняя Банновка, ВФГ (1 зуб); Пачелма (12 зубов); Саратов-2, НФГ (2 зуба); Саратов-4, НФГ (1 зуб), СФГ (3 зуба, экз. СГУ № 155/29 изображен); Багаевка-1 (1 зуб); Балашов-1, СФГ (3 зуба)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, альб Франции (Biddle, 1993), альб-сеноман Казахстана (Kennedy et al., 2008), сеноман Англии (Carpetta, 2012; Guinot et al., 2013), Австралии (Siverson, 1999), сеноман-турон Аризоны (Lucas et Heckert, 2005), турон Техаса (Welton et Farish, 1993).

Описание. Озубление демонстрирует заметную мононатическую и слабую дигнатическую разнозубость с заметной режуще-хватательной функцией. Зубы крупные (в среднем 3 – 3,5 см высотой). Чаще высота зуба превосходит его ширину. Передние зубы несут высокую основную вершину. Режущая кромка тянется непрерывно от вершины основной вершины до основания боковых зубцов. Основная вершина треугольная, у передних зубов – прямая, иногда сужающаяся к основанию, у зубов более заднего положения – наклоненная в дистальном направлении (чем более заднее положение занимает зуб, тем наклон сильнее).

Лингвальная сторона основной вершины выпуклая, лабиальная – плоская или слабо выпуклая. С мезиальной и дистальной сторон присутствуют два

хорошо оформленных острых боковых зубца треугольной формы, направленных от основной вершины под острым углом. Боковые зубцы обособлены, но соединены с основной вершиной энамелоидными перемычками. Энамелоид почти не скульптурирован, только у ряда зубов на лабиальной стороне основной вершины присутствует короткая морщинистость вертикальной ориентации. Широкая U-образная шейка хорошо заметна на лингвальной стороне зуба.

Корень массивный, аркообразный, с U-образным вырезом, у передних зубов почти симметричный. Асимметрия корня возрастает в дистальном направлении: мезиальная ветвь становится все более длинной, чем дистальная. Ветви корня хорошо развиты. Оконечности ветвей корня закруглены и сжаты лабиолингвально. Имеется заметный округлый лингвальный протуберанец. Немного ниже верхушки протуберанца расположено округлое питательное отверстие. На лабиальной стороне, ниже границы коронки и корня имеется большое количество хаотично расположенных мелких питательных отверстий.

Замечания. От представителей близкого рода *Cardabiodon* Siverson, 1999 вид отличается крупными размерами передних зубов, большей обособленностью боковых зубцов, U-образной шейкой, хаотическим расположением питательных отверстий на лабиальной стороне корня. Возможно, *Dwardius* и *Cardabiodon* различались и по условиям обитания. Первый тяготел к открытым бассейнам, а второй – к более замкнутым, наподобие Центрального Североамериканского (Siversson, личное сообщение, 2016).

Зубы из сеномана Поволжья в целом соответствуют диагнозу вида «*woodwardi*» из работы Ж. Эрмана (Herman, 1977) и поэтому могут считаться принадлежащими к этому виду. Но Сиверсон и Махальский (Siversson et Machalski, 2017) предполагают, что в сеномане в Англии, Германии, Польше, Дании и России присутствует неописанный местный обычно таксон, близкий к *D. woodwardi*. Однако этот вопрос пока остается открытым. Кроме того, из сеномана Индии Андервуд и соавторы (Underwood et al., 2011) описали близкий вид *D. sudindicus*. Найденные зубы отличаются от этого вида сжатыми ветвями корней.

На территории Поволжья и сопредельных регионов представители рода

Dwardius ранее были идентифицированы как представители рода *Pseudoisurus* Glückman, 1957 (Железко, 2000в). Ныне этот род сводится к синониму рода *Dwardius* (Siverson et al., 2013). Изображенные в работе Гликмана (1957б) зубы *Pseudoisurus tomosus* Glückman, 1957 очень похожи на изображенные здесь зубы *Dwardius*. Однако вид, предложенный Л.С. Гликманом, считается *nomen dubium*, поскольку изображенные в статье синтипы не были обнаружены последующими исследователями в местах хранения и, возможно, утрачены (Siverson et Machalski, 2017).

Семейство *Cretoxyrhinidae* Glückman, 1958

Замечания. На состав семейства единый взгляд отсутствует. М. Сиверсон назвал его «мусорной корзиной» и предложил оставить в нем лишь сам род *Cretoxyrhina* Glückman 1958 (Siverson, 1999). Однако автор придерживается точки зрения А. Каппетты (2012), что, по крайней мере, пока правомерно оставить приведенные ниже рода в составе единого семейства. Обоснования этого будут даны ниже для каждого рода отдельно (за исключением типового *Cretoxyrhina* Glückman, 1958).

Род *Archaeolamna* Siverson, 1996

Типовой вид – *Odontaspis kopingensis* Davis, 1890.

Видовой состав. *Archaeolamna kopingensis* (Davis, 1890), *A. aduncata* (Zhelezko, 1990), *A. arcuata* (Zhelezko, 1990), *A. haigi* Siverson, 1996, (?) *A. incussidens* (De Vis, 1911).

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – маастрихт Европы, Северной Америки, Центральной Азии, Австралии.

Замечания. Ч. Андервуд и С. Кумбаа (2010) предлагают выделить род в состав отдельного семейства *Archaeolamnidae* Underwood et Cumbaa, 2010 на основании зубной формулы, отличающей род от иных меловых и кайнозойских ламнообразных. Характерной ее чертой является наличие верхних и нижних парасимфизных зубов, а также и интермедиальных, что не встречается ни у какого иного члена отряда. Это провозглашается примитивным признаком,

поскольку для эволюции ламнообразных характерна редукция позиций в зубной формуле (Underwood et Cumbaа, 2010). Но автор считает, что точка зрения А. Каппеты (2012), не выделяющего обсуждаемый род в отдельное семейство, более взвешена, поскольку авторы нового таксона проводили исследование только по изолированным зубам (Underwood et Cumbaа, 2010) и их выводы, вероятно, преждевременны.

Archaeolamna cf. *kopingensis* (Davis, 1890)

Фототаблица IV, фиг. 1 – 5

- 1964а *Odontaspis macrorhiza* (Cope): Гликман, табл. IV, фиг. 8.
 1980 *Pseudoisurus macrorhiza* (Cope): Гликман, табл. XX, фиг. 22, 23.
 1990 *Cretodus* sp.: Case et al., p. 1090, fig. 7a–f.
 1996 *Archaeolamna* aff. *kopingensis* (Davis, 1890): Siverson, p. 825, pl. 2, figs 1–6.
 2001 *Cenocarcharias tenuiplicatus* (Cappetta & Case): Case, pl. 2, figs 4, 6.
 2006 *Archaeolamna* sp.: Cumbaа et al., p. 146, fig. 4.10.
 2006 *Cretodus semiplicatus* (Münster in Agassiz, 1843): Cumbaа et al., p. 146, fig. 4.11.
 2008 *Archaeolamna* cf. *A. kopingensis* (Davis, 1890): Cook & al., p. 1192, fig. 5C.
 2013 *Archaeolamna kopingensis* Davis, 1890: Guinot et al., p. 642, fig. 15B'–Q'.
 2021 *Archaeolamna* ex gr. *kopingensis* (Davis, 1890): Sokolskyi et Guinot, fig. 4 M–T.

Материал. 3264 зуба: Мирошники-3 (61 зуб); Меловатка-5, НФГ (841 зуб); Иловля (422 зуба, экз. СГУ № 155/258, 259, 260, 261, 262 изображены); Нижняя Банновка, НФГ (90 зубов), ВФГ (116 зубов); Пачелма (167 зубов); Безобразовка-1, ФГ №0 (49 зубов); Карамышка (715 зубов); Саратов-1, НФГ (334 зуба); Саратов-2, НФГ (99 зубов); Саратов-3, НФГ (20 зубов), СФГ (18 зубов); Саратов-4, НФГ (15 зубов), СФГ (125 зубов); Багаевка-1 (141 зуб); Балашов-1, НФГ (8 зубов), СФГ (36 зубов); Климовка (4 зуба); Подвалье (3 зуба)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман

Поволжья, альб – нижний сеноман Казахстана (Kennedy et al., 2008), альб – маастрихт Европы, Англии, Северной Америки, Австралии (Guinot et al., 2013).

Описание. Зубы среднеразмерные (максимум 18 мм в высоту) с режущехватательной функцией. Основная вершина относительно вытянутая, треугольная и меняющаяся по ширине.

Лингвальная сторона основной вершины сильно выпуклая, тогда как лабиальная – плоская или слабо выпуклая. Режущие края основной вершины хорошо развитые, непрерывные и отделяются от режущих краев боковых зубцов небольшой выемкой, менее заметной у боковых зубов. Основная вершина окружена парой треугольных боковых зубцов, у которых высота превышает ширину (исключая задние зубы).

Корень большой, U-образные ветви с закругленными оконечностями. Имеется хорошо различимый лингвальный протуберанец, пронизанный лингвальным отверстием.

Нижние зубы симметричны, тогда как верхние боковые обладают дистально наклоненными вершинами. Некоторые более грацильные зубы обладают такой же морфологией, но демонстрируют более тонкие основные вершины более узкие ветви корня. Большая часть зубов обладает гладкими коронками, но несколько вертикальных параллельных складок может присутствовать на основании лабиальной стороны коронки у боковых и задних зубов.

Многочисленные отверстия расположены в случайном порядке с лабиальной стороны коронки, но характерной является линия из овальных отверстий, открывающихся под границей коронки и корня с лабиальной стороны зуба.

Замечания. От остальных представителей семейства *Cretoxyrhinidae* зубы отличаются меньшими размерами и меньшим развитием режущей функции. Отличие от *Eostriatolamia subulata* заключается в большей массивности зубов и лучшем развитии режущей функции – большей ширине основных вершин, лучшем развитии режущих краев, большей массивности ветвей корня. Многие авторы отмечают сложность идентификации различных видов в рамках рода

Archaeolamna вследствие большой схожести их основных признаков (см., например, Guinot et al., 2013). Именно данная ситуация, а также то, что вид *Archaeolamna kopingensis* описан из кампана Швеции (столь широкое стратиграфическое распространение вида сомнительно) делает возможным использование лишь открытой номенклатуры.

Вид численно доминирует в раннемеловатских комплексах эласмобранхий в Поволжье.

Род *Cretolamna* Glückman, 1958

Типовой вид – *Otodus appendiculatus* Agassiz, 1843.

Видовой состав. *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843), *C. aschersoni* (Stromer, 1905), *C. biauriculata* (Wanner, 1902), *C. borealis* (Priem, 1897), *C. catoxodon* Siversson et al., 2015, *C. deschutteri* Siversson et al., 2015, *C. ewelli* Siversson et al., 2015, *C. gertericorum* Siversson et al., 2015, *C. hattini* Siversson et al., 2015, *C. maroccana* (Arambourg, 1935), *C. nigeriana* (Cappetta, 1972), *C. sarcoportheta* Siversson et al., 2015, *C. twiggsensis* (Case, 1981).

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – приабон Европы, Северной и южной Америки, Вест-Индии, Северной африки, Ближнего Востока, Дальнего Востока (Cappetta, 2012), Австралии.

Замечания. М. Сиверсон считает, что род относится к семейству Otodontidae на основании поразительного сходства морфологии зубов палеогеновых акул из группы *Otodus obliquus* Agassiz, 1838 и позднемеловых представителей рода *Cretolamna* Glückman, 1958 (Siversson et al., 2015). А. Каппетта напротив считает (Cappetta, 2012), что род должен оставаться в составе семейства Cretoxyrhinidae Glückman, 1958. Автор придерживается последней точки зрения. М. Сиверсон указывает, что особенным сходством обладают зубы наиболее переднего положения в нижней челюсти. Вероятно, к подобному аргументу следует относиться осторожно, тем более, что примеры ассоциированного озубления *Otodus obliquus* хотя и известны из палеоцена Марокко, но официально пока не описаны (Siversson et al., 2015). Поэтому, несмотря на возможное родство двух родов, пока более приемлема концепция А.

Каппетты.

Имеются две точки зрения на правописание названия рода. М. Сиверсон (Siversson et al., 2015) считает правильным написание в варианте «*Cretalamna*», поскольку это написание использовалось Л.С. Гликманом (1958) в первой статье с выделением этого рода. Но А. Каппетта (2012) придерживается мнения, что слово «*Cretolamna*» пишется правильно, поскольку вариант «*Cretalamna*» был задействован Л.С. Гликманом только в упомянутой выше статье. Во всех последующих работах Л.С. Гликман использовал написание «*Cretolamna*». Автор придерживается точки зрения А. Каппетты, поскольку написание «*Cretolamna*» грамматически более правильное, и вполне возможно, что в 1958 г. по техническим причинам была допущена опечатка.

Cretolamna ex gr. *borealis* (Priem, 1897)

Фототаблица IV, фиг. 6 – 8

1872 *Otodus appendiculatus* Ag.: Синцов, табл. XXI, фиг. 1, 2.

1964а *Cretolamna appendiculata* (Agassiz): Гликман, табл. V, фиг. 15.

1964б *Cretolamna appendiculata*: Гликман, табл. III, фиг. 4–6.

1980 *Cretolamna appendiculata* (Ag.): Гликман, табл. XXI, фиг. 6–21.

Материал. 151 зуб: Меловатка-5, НФГ (29 зубов); Иловля (16 зубов, экз. СГУ № 155/264 изображен); Нижняя Банновка, НФГ (1 зуб), ВФГ (1 зуб); Пачелма (5 зубов); Безобразовка-1, ФГ №0 (3 зуба); Карамышка (38 зубов); Саратов-1, НФГ (27 зубов); Саратов-2, НФГ (5 зубов); Саратов-3, НФГ (4 зуба), СФГ (1 зуб); Саратов-4, НФГ (1 зуб), СФГ (13 зубов); Багаевка-1 (7 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья.

Описание. Крупные зубы (24 – 18 мм в высоту) с мононатической и дигнатической разнозубостью и режуще-хватательной функцией. Передние зубы оснащены узким острием; прямые, очень незначительно изогнутые или умеренно наклонены дистально. У более задних зубов изогнутость и дистальный наклон возрастают. Лабиальная сторона коронки плоская, лингвальная – выпуклая. Боковые зубцы острые, имеют вид равнобедренных треугольников с широким

основанием.

Корень лабио-лингвально симметричен у первых верхних и нижних передних зубов, при базально виде обе ветви слегка сжаты в лабиолингвальном направлении. Лингвальный протуберанец корня заметно выступает как при виде снизу, так и при виде сбоку, нависая над шейкой.

Замечания. Ранее данные остатки традиционно рассматривались как принадлежащие виду *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843) (Бирюков, 2014б). Ревизия показала, что от данного вида имеющийся материал отличается гораздо более тонкими ветвями корней передних зубов, меньшей шириной основной вершины и наличием у нее сигмоидного изгиба при дистальном или мезиальном виде (Siversson et al., 2015). Также, М. Сиверсон с соавторами ограничивают стратиграфическое распространение *Cretolamna appendiculata* туронским ярусом. В 2014 г. имеющийся материал был идентифицирован как принадлежащий или близкий к виду *Cretolamna catoxodon* Siversson 2015. Однако у обнаруженных зубов присутствуют острые боковые зубцы, тогда как у *Cretolamna catoxodon* Siversson, 2015 они тупые и закругленные. Кроме того, зубы *Cretolamna catoxodon* Siversson, 2015 обладают лабиолингвально сжатыми дистальными ветвями корня, а у имеющихся в нашем распоряжении зубов слегка сжаты обе ветви. Также зубы, обнаруженные в сеномане Поволжья, демонстрируют заметно выступающий при виде снизу лингвальный протуберанец, но у *Cretolamna catoxodon* Siversson, 2015 он не выступает за общие очертания корня. Перечисленные признаки позволяют считать описываемый материал близким к группе видов линии *Cretolamna borealis* (Priem, 1897) (Siversson et al., 2015) (наряду с упомянутым видом туда входят *Cretolamna gertericorum* Siversson 2015 и *Cretolamna ewelli* Siversson, 2015). Однако большая разница во времени (*Cretolamna gertericorum* Siversson, 2015 описана из раннего турона Франции, *Cretolamna ewelli* Siversson, 2015 – из позднего коньяка США, *Cretolamna borealis* (Priem, 1897) – из сантона Японии, кампана Швеции, Бельгии, Франции, России, Узбекистана и США), а также более изящное строение корней и коронок, не позволяют отнести материал ни к одному из известных представителей данной группы видов. Это обусловило

использование открытой номенклатуры – *Cretolamna* ex gr. *borealis* (Priem, 1897). Вполне вероятно присутствие в сеномане ранее неизвестного, наиболее раннего представителя данной линии. Присутствие вида выявлено в результате ревизии таксономического состава ископаемого комплекса эласмобрахий из местонахождения Иловля.

Род *Cretoxyrhina* Glückman, 1958

Типовой вид – *Oxyrhina mantellii* Agassiz, 1843.

Видовой состав. *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000), *C. denticulata* (Glückman 1957), *C. mantelli* (Agassiz, 1843).

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – сантон Европы, Северной Америки, Бразилии, Северо-Западной Африки, Мадагаскара, Центральной Азии (Carpetta, 2012), Австралии.

Cretoxyrhina vracconensis (Zhelezko, 2000)

Фототаблица IV, фиг. 10; Фототаблица V, фиг. 1 – 9

1860 *Otodus appendiculatus* Ag.: Рогович, табл. V, фиг. 1–5.

2000 *Pseudoisurus vracconensis* sp. nov.: Железко, с. 138, табл. 1, фиг. 3–4.

2013 *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000): Siverson et al., p. 97, figs 4–9.

2017 *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko 2000): Siverson et Machalski, p. 440, fig. 5 M–U.

Материал. 78 зубов: Меловатка-5, НФГ (22 зуба, экз. СГУ № 155/200, 201 изображены); Иловля (56 зубов, экз. СГУ № 155/265 – 269, 271, 273, 275 изображены)

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний сеноман Поволжья, альб-нижний сеноман Казахстана (Kennedy et al., 2008).

Описание. Зубы крупные (до 35 мм в высоту), с четко выраженной режущей функцией. Присутствует мононатическая и несколько меньшая дигнатическая разнозубость. Коронка высокая (у передних больше двух третей общей высоты зуба). Основная вершина широкая, треугольная, либо прямая, либо (у большинства верхнечелюстных, заднебоковых и задних зубов) наклоненная

дистально. Режущие края тянутся от вершины до основания коронки. Лабиальная сторона основной вершины почти плоская, лингвальная – выпуклая. Скульптура на обеих сторонах отсутствует. По бокам от основной вершины большинства зубов располагается пара выраженных боковых зубцов субтреугольной формы. Боковые зубцы невелики, у передних зубов они почти сливаются с основной вершиной.

Встречены зубы с редукцией одного бокового зубца до кия. Чем более заднее положение занимает зуб, тем боковые зубцы более выражены.

Корень аркообразный, массивный, с U-образным вырезом и заметным лингвальным протуберанцем, несущем на вершине питательное отверстие. Ветви корня асимметричны. Мезиальная ветвь более вытянута, дистальная – слегка сплюснута в лабиолингвальном направлении. Ветви корней зубов более заднего положения расставлены шире, чем у передних.

Замечания. От более поздней *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957) зубы переднего положения отличаются наличием боковых зубцов хотя бы с одной стороны основной вершины. Присутствие вида впервые выявлено в результате ревизии таксономического состава фауны эласмобранхий из нижнего фосфоритового горизонта местонахождения Меловатка-5 в 2014 г. (Бирюков, 2014б). Ранее данные остатки традиционно рассматривались как принадлежащие виду *Cretoxyrhina denticulata*.

Вид был описан из сеномана Казахстана как *Pseudoisurus vracconensis* Zhelezko, 2000, но позже был подвергнут ревизии и отнесен к роду *Cretoxyrhina* (Siverson et al., 2013).

***Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957)**

Фототаблица V, фиг. 10, 11, 12

1854 *Otodus subbasalis*: Кирпиджанов, р. 390, pl. 3, figs 11–21.

1860 *Oxyrhina mantellii* Ag.: Рогович, табл. VIII, фиг. 6, 7.

1872 *Otodus subbasalis* Кирпиджан.: Синцов, с. 102, табл. 20, фиг. 16–17.

1935 (?) *Oxyrhina primaeva* nov. sp.: Далinkevičius, pl. V, fig. 114–118.

1957a *Isurus denticulatus* sp. n.: Гликман, с. 105, рис. 1–4, 6–17.

- 1964a *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman): Гликман, табл. V, фиг. 14.
- 1964b *Cretoxyrhina denticulata* Glück.: Гликман, табл. VIII, фиг. 5.
- 1980 *Cretoxyrhina denticulata* Glück.: Гликман, табл. X, фиг. 7.
- 1993 *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz 1843): Welton et Farish p. 101, figs 1–12, p. 102, figs 1–2.
- 1996 *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz, 1843): Siverson, p. 821, figs 1–18.
- 2000 *Pseudoisurus denticulatus* (Gluckman 1957): Железко, табл. 2, фиг. 1–5.
- 2006 *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz, 1843): Cumba et al., p. 146, fig. 4.13.
- 2013 *Cretoxyrhina denticulata* Glickman, 1957: Guinot et al., p. 644, fig. 16N–Q.

Материал. 72 зуба: Нижняя Банновка, НФГ (4 зуба), ВФГ (5 зубов); Пачелма (7 зубов); Безобразовка-1, ФГ №0 (1 зуб, экз. СГУ № 155/207 изображен); Карамышка (27 зубов); Саратов-1, НФГ (6 зубов); Саратов-3, СФГ (1 зуб); Саратов-4, НФГ (1 зуб), СФГ (11 зубов); Багаевка-1 (6 зубов); Балашов-1, СФГ (3 зуба, экз. СГУ № 155/208 изображен)

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний – верхний сеноман Поволжья, сеноман Казахстана (Kennedy et al., 2008), нижний-средний сеноман Англии (Guinot et al., 2013), средний сеноман Северной Америки (Underwood et Cumba, 2010).

Описание. Зубы крупные (в среднем около 3 – 3,5 см высотой). Озубление с высокой степенью мононатической и дигнатической разнозубости. У зубов переднего и переднебокового положения высота превосходит ширину.

Хорошо развита режущая функция. Коронки треугольной формы. У передних зубов основная вершина практически вертикальная, у зубов более заднего положения наблюдается дистальный наклон, постепенно несколько усиливающийся к более задним позициям. Основная вершина сжата в лабиолингвальном направлении. Лабиальная сторона коронки почти плоская, лингвальная – слегка выпуклая. Режущие кромки острые, достигающие с обеих сторон до основания главной вершины. Энамеллоид не скульптурирован.

Граница коронки и корня дугообразная, изогнутая вверх. Узкая U-образная шейка заметна только с лингвальной стороны. Высота зубов уменьшается в

дистальном направлении, однако боковые зубы относительно шире и несут одну пару небольших, но заметных боковых зубцов субтреугольной формы.

Массивный корень лабиолигвально сжат, асимметричен, с более длинной мезиальной ветвью и U-образным вырезом. Окончания ветвей корня закруглены. Имеется слабо выступающий, но заметный лингвальный протуберанец с маленьким питательным отверстием на вершине. Ряд других, очень мелких, питательных отверстий располагается с лабиальной стороны ниже границы коронки и корня.

Замечания. У *Cretoxyrhina denticulata* боковые зубцы на зубах переднего расположения редуцированы до килей. Это отличает вид и от более раннего *Cretoxyrhina vraconensis* (у него передние зубы обладают боковыми зубцами), и от последующего *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz, 1843) с зубами полностью лишенными боковых зубцов.

Вид и род *Cretoxyrhina* были описаны Л.С. Гликманом по материалам сеномана Поволжья (Гликман, 1957а, 1958). Из местонахождений Нижняя Банновка, НФГ; Пачелма; Карамышка; Саратов-1, НФГ известны четыре зуба схожие с представителями рода *Telodontaspis*, описанным Ч. Андервудом и С. Кумбаа (Underwood et Cumbaа, 2010) (Фототаблица V, фиг. 12). Единого мнения на валидность данного рода нет. Так, К. Шимада с соавторами (Shimada et al., 2006) считают, что данные зубы принадлежали ювенильным особям рода *Cretoxyrhina*, а М. Ньюбрей с соавторами (Newbray et al., 2015) выделяют на основе данного материала новый вид – *Cretoxyrhina agassizensis* (Underwood et Cumbaа 2010). Вследствие малого количества фактического материала из сеномана Поволжья на сегодняшний день логичнее выглядит первая точка зрения.

Семейство **Paraisuridae** Herman, 1979

Род *Paraisurus* Glückman, 1957

Типовой вид – *Oxyrhina macrorhiza* Pictet et Campiche, 1858.

Видовой состав. *Paraisurus macrorhizus* (Pictet et Campiche, 1858), *P. amudarjensis* Mertiniene, Nesson et Nazarkin, 1994, *P. compressus* Sokolov, 1978, *P. elegans* Sokolov, 1978, *P. lanceolatus* Sokolov, 1978.

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт – альб Европы, Северной Америки, Центральной Азии, Австралии (Carpetta, 2012).

Paraisurus macrorhizus (Pictet et Campiche, 1858)

Фототаблица V, фиг. 13, Фототаблица VI, фиг. 1, 2

1860 *Otodus monstrosus* Rog.: Рогович, табл. V, фиг. 12.

1964a *Paraisurus macrorhiza* (Pictet et Campiche 1858): Гликман, табл. V, фиг. 13.

1978 *Paraisurus macrorhiza* Pictet et Campiche: Соколов, с. 69, табл. V.

1980 *Paraisurus macrorhiza* (Cope): Гликман, табл. X, фиг. 9.

2010 *Paraisurus macrorhiza* (Pictet and Campiche): Ward, p. 297., pl. 55, fig. 3

2021 *Paraisurus macrorhizus* (Pictet & Campiche, 1858): Sokolskyi et Guinot, fig. 6 A–F.

2021 *Paraisurus macrorhizus* (Pictet & Campiche, 1858): Amalfitano, p. 161, fig. 4, p. 162, fig. 5.

Материал. 2 зуба: Меловатка-5, НФГ (экз. СГУ № 155/39, 40)

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб Поволжья (Гликман, 1957б, 1964а, 1980), Швейцарии (Carpetta, 2012), Италии (Amalfitano, 2021), Казахстана (Соколов, 1978; Kennedy et al., 2008), Украины (Sokolskyi et Guinot, 2021), альб – (?)сеноман Техаса (Welton et Farish, 1993), нижний сеноман Поволжья (материал, вероятно, переотложен) (Бирюков, 2014в).

Описание. Зубы рвущего типа, высотой порядка 15 мм, сжатые мезиодистально.

Коронка массивная. Основная вершина широкая, низкая, стреловидная, с заметными режущими краями. Лабияльная сторона практически плоская, лингвальная – сильно выпуклая. Боковые зубцы отсутствуют.

Корень массивный, аркообразный, превышающий по высоте коронку. Ветви расставлены нешироко. Характерен массивный, выступающий лингвальный протуберанец. У обоих обнаруженных экземпляров ветви корней частично утрачены (у одного почти полностью). Оба зуба несут сильные следы

окатанности.

Замечания. От представителей семейства Pseudoscaranorhynchidae зубы отличаются большими размерами, массивностью, режущей функцией и отсутствием боковых зубцов.

Наряду с обсуждаемым видом М.И. Соколов выделяет в составе рода *P. elegans* (нижний альб), *P. lanceolatus* (низы среднего альба), *P. compressus* (верхний альб (вракон)) (Соколов, 1978). *P. compressus* отделяется им от *P. macrorhizus* на основании более сильного сжатия зубов с боков, сильнее выступающего лингвального протуберанца (тоже сильнее сжатого) и почти трехкратного преобладания высоты над шириной (у *P. macrorhizus* высота превышает ширину примерно в два раза) (Соколов, 1978). Р.А. Мертинене с соавторами (1994) описывает для верхнего апта *P. amudarjensis*. Валидность всех перечисленных видов дискуссионна. М. Сиверсон и М. Махальский в целом поддерживают выделение *P. compressus* как самостоятельного вида, но они же указывают на плохую изученность представителей рода, в частности, на возможную онтогенетическую изменчивость зубов. *P. macrorhizus* назван ими «мусорной корзиной» из-за слабой проработки концепции, в частности, слабого знакомства с типовыми экземплярами. Вследствие этого, возможно, таксономия рода может быть несколько сложнее (Siversson, Machalski, 2017). Т. Сокольский и Г. Гуино (2021) полагают, что все перечисленные формы являются хроновидами, а *P. compressus*, вероятно, – младший синоним *P. macrorhizus*. Дж. Амальфитано (2021) на основании статистического анализа утверждает самостоятельность *P. macrorhizus* и *P. compressus*. Однако малая величина выборки (одиннадцать экземпляров для первого вида и девять для второго) позволяет усомниться в этом выводе.

Вследствие слабой изученности систематики рода, логичным будет присоединиться к точке зрения Т. Сокольского и Г. Гуино (2021). Таким образом, *P. macrorhizus* является старшим формальным видом, а валидность остальных видов, в частности, *P. compressus*, все еще нуждается в более весомых подтверждениях.

Также нет и единого взгляда на стратиграфическое распространение рода. Так, М.И. Соколов (1978) ограничивает его альбом. В Поволжье, в частности, в Волгоградской области зубы *P. macrorhizus* (Фототаблица VI, фиг. 2, фото предоставлено Е. Байкиной, хранителем Государственного Дарвиновского музея, экз. КП ОФ 17406/94) также известны из среднесеноманских отложений (разрез Красный Яр). Но его альбский возраст специально оговаривается в одной из работ Л.С. Гликмана (19576). Этот же зуб изображается и в некоторых других его трудах (1964 а, табл. V, фиг. 13; 1980, табл. X, фиг. 9). Возможно в Поволжье род продолжил существование до среднего сеномана, но это нуждается в проверке и уточнении вследствие малочисленности материала. На рубеже альба и сеномана проводится верхняя граница распространения рода и согласно работе У. Кеннеди с соавторами (2008). Лишь Б. Велтон и Р. Фариш указывают на находку единственного зуба, принадлежащего этому роду, в сеномане Техаса (1993). Они же утверждают, что в коньяке Техаса присутствует неописанный вид, принадлежащий этому же роду (Welton et Farish, 1993). Данная точка зрения другими исследователями не поддерживается. М. Сиверсон (личное сообщение, 16.02.2022) ограничивает распространение рода альбом. Д. Уорд (личное сообщение, 04.03.2022) также сомневается в существовании рода после альба, в частности, в коньяке. Таким образом, следует признать, что, скорее всего, выше альба род не распространяется, и зубы, найденные в Меловатке-5, переотложены из альбских слоев. Это же позволяет предположить и сильная окатанность обоих зубов.

Семейство *Pseudoscapanorhynchidae* Herman, 1979

Род *Protolamna* Cappelletta, 1980

Типовой вид – *Protolamna sokolovi* Cappelletta, 1980.

Видовой состав. *Protolamna sokolovi* Cappelletta, 1980, *P. acuta* Müller et Diedrich, 1991, *P. borodini* (Cappelletta et Case, 1975), *P. carteri* (Cappelletta et Case, 1999), *P. roanokeensis* (Cappelletta et Case, 1999).

Стратиграфическое и географическое распространение. Валанжин – маастрихт Европы, Северной Америки, Северной Африки, Австралии.

Protolamna cf. *sokolovi* Carpetta, 1980

Фототаблица VI, фиг. 3 – 5

1860 *Otodus appendiculatus* Ag.: Рогович, табл. V, фиг. 6, 10, 11.

1935 *Odontaspis macrorhiza* Cope, 1875: Dalinkevičius, pl. IV, fig. 96–10.

1964a *Odontaspis macrorhiza* (Cope): Гликман, табл. IV, фиг. 4.

1964b *Odontaspis macrorhiza* Cope: Гликман, табл. III, фиг. 2.

1980 *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope): Гликман, табл. 17, фиг. 5.

1980 *Protolamna sokolovi* nov. gen. nov. sp.: Carpetta, p. 32, fig. 2.

1993 *Protolamna* aff. *sokolovi* Carpetta 1980: Welton et Farish, p. 110, figs 1–9, p. 111.

2021 *Protolamna* cf. *sokolovi* Carpetta, 1980: Sokolskyi et Guinot, fig. 6 G–Q.

Материал. 142 зуба: Мирошники-3 (8 зубов); Меловатка-5, НФГ (28 зубов); Иловля (37 зубов, экз. СГУ № 155/279 – 281 изображены); Нижняя Банновка, НФГ (5 зубов), ВФГ (3 зуба); Пачелма (10 зубов); Карамышка (17 зубов); Саратов-1, НФГ (10 зубов); Саратов-3, НФГ (1 зуб), СФГ (2 зуба); Саратов-4, НФГ (2 зуба), СФГ (3 зуба); Саратов-2, НФГ (5 зубов); Багаевка-1 (9 зубов); Балашов-1, НФГ (1 зуб), СФГ (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, баррем Франции (Biddle et Landemaine, 1988) и Испании (Kriwet, 1999), апт Франции, альб – сеноман Техаса (Welton et Farish, 1993), Казахстана (Kennedy et al., 2008).

Описание. Зубы хватательного типа, в среднем достигающие 11 – 12 мм в высоту. Коронка и корень по высоте примерно одинаковы. Основная вершина довольно массивная, в лингвальном или лабиальном виде имеет форму равнобедренного треугольника с более длинными боковыми сторонами. Лабиальная сторона почти плоская, с немногочисленными довольно короткими вертикальными параллельными складками энамелоида у основания. Лингвальная сторона довольно выпуклая, гладкая. Присутствует пара остроконечных боковых зубцов субтреугольной формы, довольно высоких и расходящихся от основной вершины под углом около 45° .

Корень высокий, массивный, аркообразный, с сильно развитым лингвальным протуберанцем, иногда несущем питательную борозду. Ветви корня длинные, сильно сближенные, зачастую массивные. Зубы почти симметричны.

Замечания. От представителей рода *Pseudoscapanorhynchus* зубы отличаются большей массивностью, расходящимися боковыми зубцами, почти равными друг другу по высоте корнем и коронкой. Отличие от *Paraisurus macrorhizus* заключается в колющей функции зубов, наличии боковых зубцов, меньших размерах и большей грацильности.

Наличие этой формы в сеномане Поволжья было обнаружено в 2014 г. (Бирюков, 2014в). Так как вид (Cappetta, 2012) был описан в апте Франции, можно использовать только открытую номенклатуру из-за большой временной разницы.

Род *Pseudoscapanorhynchus* Herman, 1977

Типовой вид – *Pseudoscapanorhynchus compressidens* Herman, 1977.

Видовой состав. *Pseudoscapanorhynchus compressidens* Herman, 1977.

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – турон Европы, Северной Америки, Центральной Азии (Cappetta, 2012).

Pseudoscapanorhynchus cf. *compressidens* Herman, 1977

Фототаблица VI, фиг. 6

1964а *Odontaspis macrorhiza* (Cope): Гликман, табл. V, фиг. 27.

1977 *Pseudoscapanorhynchus compressidens* nov. sp.: Herman, pl. 7, fig. 8.

1993 *Leptostyrax compressidens* (Herman, 1975): Stewart et Martin, p. 245, pl. 1 e–g.

1999 *Protolamna compressidens* (Herman, 1977): Cappetta & Case, p. 25, pl. 2, figs 1–2.

2021 *Pseudoscapanorhynchus compressidens* Herman, 1977: Sokolskyi et Guinot, fig. 6 R–Z.

Материал. 529 зубов: Мирошники-3 (6 зубов); Меловатка-5, НФГ (71 зуб, экз. СГУ № 155/42 изображен); Иловля (36 зубов); Нижняя Банновка, НФГ (51 зуб), ВФГ (25 зубов); Пачелма (32 зуба); Безобразовка-1, ФГ №0 (7 зубов); Карамышка

(125 зубов); Саратов-1, НФГ (68 зубов); Саратов-2, НФГ (24 зуба); Саратов-3, НФГ (7 зубов), СФГ (2 зуба); Саратов-4, СФГ (20 зубов); Багаевка-1 (45 зубов); Балашов-1, НФГ (2 зуба), СФГ (8 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, нижний сеноман Германии (Müller et Diedrich, 1991), нижний – средний сеноман Англии, коньяк Ирландии (Guinot et al., 2013), турон-коньяк Бельгии и Франции (Herman, 1977), Техаса (Carpetta et Case, 1999).

Описание. Зубы хватательного типа, достигающие в высоту в среднем около 14 мм. Присутствует сильное мезиодистальное сжатие. Коронка высокая, изящная, лабиальная сторона немного выпуклая к основанию и больше близ верхушки, а лингвальная сторона сильно выпуклая. Режущие края ясно выраженные.

Лабиальная сторона коронки обладает характерным профилем: довольно узкая в основании, она расширяется в нижней четверти, а затем снова уменьшается, тем самым, в лабиальном виде могут быть видны края лингвальной стороны коронки. Присутствует пара остроконечных боковых зубцов, слегка расходящихся и слабо отклоняющихся от основной вершины, от которой их отделяют глубокие впадины.

Корень аркообразный, высокий. Ветви корня длинные, сильно сближенные, зачастую идущие почти параллельно. Характерен сильно выдающийся, мезиодистально сжатый лингвальный протуберанец, несущий глубокую питательную борозду.

Замечания. От представителей рода *Protolamna* зубы отличаются большей грацильностью, слабым расхождением боковых зубцов, характерной «вывернутостью» лингвальной стороны коронки.

Присутствие данной формы в сеномане Поволжья было обнаружено в 2014 г. (Бирюков, 2014в). Для материала, описанного здесь, используется открытая номенклатура, поскольку широкое вертикальное распространение вида сомнительно (вид *Pseudoscapnorhynchus compressidens* Herman, 1977 описан из турона Бельгии).

Семейство **Anacoracidae** Casier, 1947

Род ***Palaeoanacorax*** Glückman, 1971

Типовой вид – *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971.

Видовой состав. *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971.

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – турон Европы, Казахстана, Центральной Азии.

Замечания. А. Каппетта (Cappetta, 2012) считает род *Palaeoanacorax* синонимом рода *Squalicorax* Whitley, 1939. Согласно его представлениям этот род был широко распространен от альбского до маастрихтского ярусов. Но автор придерживается мнения других исследователей (Glückman et Shvazhaite, 1971, Underwood et Cumba, 2010), утверждающих валидность рода *Palaeoanacorax* с мелкими зубами и плохо развитой режущей функцией. Микаэль Сиверсон считает род *Palaeoanacorax* nomen dubium из-за неправильного описания и некачественного изображения типовых экземпляров (Siversson et al., 2019). Он считает, что и мелкие низкие зубы со сплошной режущей кромкой или слабой зачаточной зазубренностью, и большие высокие зубы с хорошо организованной зазубренностью должны принадлежать к одному роду – *Squalicorax*. Ч. Андервуд придерживается другой точки зрения, выделяя носителей первого типа зубов в роду *Palaeoanacorax* (Underwood et Cumba, 2010). В качестве доказательства самостоятельности этого таксона он приводит интервал его распространения – он выступает как самый ранний представитель анакорацид и встречается вплоть до маастрихта (Underwood, личное сообщение). На территории России представители рода встречаются до сантона (Попов и др., 2019). Данная позиция подтверждается тем, что маловероятно, чтобы таксоны, совершенно разные по строению и экологии (мелкие акулы, сравнимые по образу жизни с катранами (Гликман, 1956б) и крупные пелагические формы) находились в составе и того же рода. Поэтому логично выделить мелких анакорацид с цельнокрайними или слабо зазубренными зубами в самостоятельный род – *Palaeoanacorax*.

Более поздние представители рода *Squalicorax* характеризуются как увеличением размеров зубов, так усилением их режущей функции. У зубов всех

последующих видов усиливается зазубренность (увеличение и обособление зубчиков, распространение их на противосимфизную сторону основной вершины и боковой зубец). Угол в выемке между основной вершиной и боковым зубцом растет вплоть до тупого. Также происходит увеличение лабиального валика на корне. Кроме того, вертикальные плоскости корня и коронки начинают располагаться под углом.

Представители рода *Squalicorax* Whitley, 1939 появляются только во второй половине среднего сеномана (Бирюков, 2018) за исключением единственного фрагмента из нижнего фосфоритового горизонта местонахождения Меловатка-5.

Palaeoanacorax volgensis Glückman, 1971

Фототаблица VI, фиг. 7 – 11

1853 *Corax heterodon* Reuss.: Kiprijanoff, p. 293, pl. 2, figs. 4, 7, 8.

1860 *Corax falcatus* Agassiz: Pictet et Campiche, p. 80–81, pl. 10, fig. 1–2.

1872 *Corax heterodon* Reuss.: Синцов, с. 103, табл. 21, фиг. 12.

1971 *Palaeoanacorax volgensis* sp. nov.: Гликман, Шважайте, с. 186, табл. 1, фиг. 5–7.

1978 *Palaeoanacorax falcatus praecursor* sp. nov.: Соколов, с. 20, фиг. 2.

1978 *Palaeoanacorax falcatus falcatus* Agassiz: Соколов, с. 21, фиг. 3.

1980 *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971.: Гликман, табл. XIII, фиг. 18.

1991 *Pseudocorax primulus* n. sp.: Müller et Diedrich; p. 40, tab. 22, fig. 1 – 5.

1996 *Squalicorax volgensis* (Glikman in Glikman and Shvazhaite, 1971): Siverson, p. 845, tab. 6, fig. 1 – 12.

1999 *Squalicorax volgensis* (Glikman in Glikman & Shvazhaite, 1971): Cappetta et Case, p. 14, tab. 4, fig. 1 – 8, p. 60, tab. 5, fig. 1.

Материал. 883 зуба: Меловатка-5, НФГ (108 зубов, экз. СГУ № 155/202, 203 изображены); Иловля (56 зубов, экз. СГУ № 155/204 – 206 изображены); Нижняя Банновка, НФГ (186 зубов), ВФГ (138 зубов); Пачелма (133 зуба); Безобразовка-1, ФГ №0 (31 зуб); Карамышка (202 зуба); Саратов-1, НФГ (2 зуба); Саратов-2, НФГ (9 зубов); Саратов-3, НФГ (3 зуба), СФГ (1 зуб); Саратов-4, НФГ (2 зуба), СФГ (11 зубов); Климовка (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, центральной России (Гликман, 1980), альб – сеноман Казахстана (Kennedy et al., 2008), нижний сеноман Германии (Müller et Diedrich, 1991). Близкий вид *Palaeoanacorax* aff. *rawrawensis* известен из нижнего и среднего сеномана Англии (Guinot et al., 2013), Северной Америки (Underwood et Cumba, 2010). Из сеномана Австралии описаны несколько похожих видов (Siversson et al., 2019).

Описание. Зубы некрупные, в среднем 6–7 мм в высоту, приближающиеся к режущему типу. Корень и коронка находятся в единой плоскости. Коронки с острым апикальным углом. На части зубов присутствует зачаточная зазубренность в виде небольших, зачастую неравномерных насечек. Чаще всего зазубренность присутствует только на симфизной стороне коронки.

Симфизная сторона коронки чаще всего прямая, иногда слабо выгнутая, реже с намечающимся волнообразным изгибом. Противосимфизная сторона коронки прямая, реже слегка дугообразно изогнутая. Боковой чаще всего зубец лишен зазубренности и отделяется от основной вершины глубокой остроугольной выемкой. Корень аркообразный, довольно низкий. Ветви корня асимметричны. У крайне незначительной части зубов на лабиальной стороне корня присутствует слаборазвитый валик.

Замечания. Род *Palaeoanacorax* и вид *Palaeoanacorax volgensis* были описаны Л.С. Гликманом и Р. Шважайте по материалам из сеномана Поволжья (местонахождения близ Саратова) (Гликман, Шважайте, 1971). *Palaeoanacorax volgensis* является единственным представителем анакорацид в нижнем сеномане и нижней половине среднего сеномана Поволжья. Он также зафиксирован и в верхней половине среднего сеномана и в верхнем сеномане Поволжья вместе с более прогрессивными анакорацидами (Бирюков, 2018).

Род *Squalicorax* Whitley, 1939

Типовой вид – *Corax pristodontus* Agassiz, 1835

Видовой состав. *Squalicorax pristodontus* (Agassiz, 1835), *S. africanus*

Cappetta, 1991, *S. coquandi* Vullo, Cappetta et Neraudeau, 2007, *S. kaupi* (Agassiz, 1835), *S. curvatus* (Williston, 1900), *S. falcatus* Agassiz, 1843, *S. yangaensis* (Dartevelle et Casier, 1943), *S. bassanii* (Gemmell-Laro, 1920), *S. papulovi* (Zhelezko, 1987), *S. pawpawensis* Siverson, Lindgren et Kelley, 2007, *S. priscoserratus* Siverson, Lindgren et Kelley, 2007.

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман – маастрихт Европы, Северной и Южной Америки, Вест-Индии, Северной и Западной Африки, Ближнего Востока, Индии, Японии, Центральной Азии, Австралии (Cappetta, 2012).

Squalicorax curvatus (Williston, 1900)

Фототаблица VI, фиг. 12, 13

1964б *Palaeocorax falcatus* (Ag.): Гликман, табл. III, фиг. 8.

1993 *Squalicorax curvatus* (Williston 1900): Welton et Farish, p. 119, fig. 1–4.

1996 *Squalicorax* ex gr. *curvatus* (Williston, 1900): Siverson, p. 841, fig. 6 I–L.

1999 *Squalicorax curvatus* (Williston, 1900): Cappetta et Case, p. 65, pl. 7, fig. 6–8.

2010 *Squalicorax curvatus* (Williston, 1900): Underwood et Cumba, p. 931, pl. 7., fig. 1–23, p. 933., pl. 8, fig. 2.

Материал. 1104 зуба: Пачелма (80 зубов, экз. СГУ № 155/210 изображен); Карамышка (176 зубов); Саратов-1, НФГ (319 зубов, экз. СГУ № 155/211 изображен); Саратов-2, НФГ (153 зуба); Саратов-3, НФГ (26 зубов), СФГ (12 зубов); Саратов-4, НФГ (9 зубов), СФГ (164 зуба); Багаевка-1 (109 зубов); Балашов-1, НФГ (8 зубов), СФГ (48 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний – верхний сеноман Поволжья, средний сеноман Канады (Underwood et Cumba, 2010), верхний сеноман – турон Западной Европы, Прибалтики, Казахстана, Узбекистана, сеноман США, Австралии (Мартенс, 2000).

Описание. Озубление с хорошо выраженной мононатической и более слабой дигнатической разнозубостью. Режущая функция хорошо выражена. Средняя высота зубов 6 – 7 мм. Плоскости корня и коронки располагаются под

углом друг к другу. Главная вершина сигмоидного профиля, с острым апикальным углом, относительно более высокая, чем у *Palaeoanacorax volgensis*. Зубы переднего положения обладают более высокой коронкой. Мезиальный край большинства зубов (особенно переднего положения) имеет волнообразный изгиб. Боковой зубец округлый, относительно высокий. Выемка, разделяющая основную вершину и боковой зубец, образует острый угол. Лабиальная сторона основной вершины плоская, лингвальная – слабовыпуклая. Большая часть зубов несет зазубренность, за исключением симфизных и нижнечелюстных. Зазубренность упорядоченная, тяготеющая к середине мезиальной стороны коронки, хотя может встречаться и на дистальной стороне, и на боковом зубце. Зубчики мелкие, имеется тенденция к их обособлению.

Корень аркообразный, низкий, асимметричный. Лабиальная сторона корня уплощена, лингвальная – выпуклая. У некоторых зубов в центральной части лингвальной стороны корня присутствует питательное отверстие. На лабиальной стороне корня представлены хорошо развитый валик и дугообразный ряд небольших питательных отверстий под ним.

Замечания. Вид представляет собой более продвинутый эволюционный уровень анакорацид. От более примитивного *Palaeoanacorax volgensis* отличается дальнейшим развитием режущей функции: расположением коронки и корня под углом, упорядоченностью и усилением зазубренности, увеличением относительной высоты и ширины основной вершины, появление волнообразного изгиба мезиального края коронки. В отечественной литературе, данному виду соответствует *Palaeoanacorax obliquus* (Reuss, 1845), чья валидность представляется сомнительной в силу недоступности типового материала.

Squalicorax falcatus Agassiz, 1843

Фототаблица VII, фиг. 1 – 3

1872 *Corax heterodon* Reuss.: Синцов, табл. XXI, фиг. 11.

1980 *Palaeoanacorax intermedius* Glückman 1971: Гликман, табл. XII, фиг. 1–7.

1993 *Squalicorax falcatus* Agassiz 1843: Welton et Farish, p. 117, fig. 1–7.

1999 *Squalicorax falcatus* (Agassiz, 1843): Cappetta et Case, p. 61, pl. 5, fig. 10–12, p. 63, pl. 6, fig. 1–3.

Материал. 155 зубов: Саратов-1, НФГ (54 зуба, экз. СГУ № 155/216, 217 изображены); Саратов-2, НФГ (20 зубов, экз. СГУ № 155/215 изображен); Саратов-3, НФГ (10 зубов), СФГ (2 зуба); 38-я школа, СФГ (29 зубов); Багаевка-1 (13 зубов); Балашов-1, НФГ (1 зуб), СФГ (26 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья, верхний сеноман – верхний сантон Евразии и Северной Америки (Мартенс, 2000).

Описание. Озубление со слабой мононатической и дигнатической разнозубостью. Зубы с хорошо выраженной режущей функцией. Средняя высота зубов составляет 8 – 9 мм. Плоскости корня и коронки располагаются под углом друг к другу. Коронки высокие, относительно широкие, с дугообразным изгибом мезиальной стороны. Зазубренность хорошо упорядочена. Зубчики обособлены и присутствуют как на мезиальной, так и на дистальной сторонах основной вершины, покрывая их на всем протяжении. Боковой зубец низкий, субпрямоугольной формы. Верхняя кромка бокового зубца образует с дистальной стороной основной вершины тупой угол. Имеется тенденция к слиянию бокового зубца и основной вершины.

Корень асимметричный, аркообразный, низкий. Лабиальная сторона корня уплощена, лингвальная – выпуклая. У некоторых зубов в центральной части лингвальной стороны корня присутствует питательное отверстие. На лабиальной стороне корня имеются хорошо развитый валик и дугообразный ряд небольших питательных отверстий под ним.

Замечания. Вид является дальнейшим продолжением эволюционной линии рода *Squalicorax* и отличается от *Squalicorax curvatus* еще большим развитием режущей функции зубов: увеличением высоты и ширины коронок, усилением зазубренности, редукцией бокового зубца и началом его слияния с основной вершиной. В отечественной литературе, данному виду соответствует *Palaeoanacorax intermedius* Glückman, 1971, чья валидность представляется

сомнительной в силу низкого качества типового материала.

Squalicorax sp.

Фототаблица VII, фиг. 4

Материал: 11 зубов неполной сохранности: Меловатка-5, НФГ (1 зуб, экз. СГУ № 155/47 изображен); Климовка (6 зубов); Подвалье (4 зуба).

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний и верхний сеноман Поволжья, альб – маастрихт России, Европы, Северной и Южной Америки, Вест-Индии, Африки, Ближнего Востока, Центральной Азии, Индии, Японии, Австралии (Cappetta, 2012).

Описание. В распоряжении имеется одиннадцать отщепов мезиальной режущей кромки зуба размером от 3 до чуть более 5 мм. В пользу принадлежности экземпляров роду *Squalicorax* свидетельствует наличие зазубренности с хорошо обособленными и оформленными зубчиками.

Замечания. Первый и пока единственный известный представитель рода *Squalicorax* в нижнем сеномане Поволжья известен из местонахождения Меловатка-5 (Фототаблица VII, фиг. 4). Плохая сохранность и наличие только одного экземпляра не позволяют провести идентификацию видовой принадлежности.

Обнаружение фрагментов зубов представителей рода *Squalicorax* с хорошо развитой зазубренностью в местонахождениях Климовка и Подвалье позволило предположительно отнести слой, содержащий остатки эласмобранхий, к позднему сеноману. На фоне отсутствия остатков руководящих форм это стало еще одним свидетельством стратиграфического потенциала группы.

Отряд **Carcharhiniformes** Compagno, 1973

Семейство **Scyliorhinidae** Gill, 1862

Род ***Protoscyliorhinus*** Herman, 1977

Типовой вид – *Protoscyliorhinus bettrechiensis* Herman, 1977

Видовой состав. *Protoscyliorhinus bettrechiensis* Herman, 1977, *P. lamaudi* Biddle et Landemaine, 1988, *P. magnus* Landemaine, 1991.

Стратиграфическое и географическое распространение. Баррем – коньяк Европы, Центральной Азии (Carpetta, 2012)

Protoscyliorhinus cf. bettrechiensis (Herman, 1977)

Фототаблица VII, фиг. 5, 6

1977 *Protoscyliorhinus bettrechiensis* nov. sp.: Herman, pl. 11, fig. 6.

2013 *Protoscyliorhinus cf. bettrechiensis* Herman, 1977: Guinot et al., p. 651, fig. 22 E, F.

Материал. 35 зубов: Нижняя Банновка, НФГ (4 зуба, экз. СГУ № 155/296 изображен), ВФГ (2 зуба); Карамышка (9 зубов, экз. СГУ № 155/295 изображен); Саратов-1, НФГ (12 зубов); Саратов-3, НФГ (1 зуб); Саратов-4, СФГ (3 зуба); Багаевка-1 (3 зуба); Балашов-1, СФГ (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний – верхний сеноман Поволжья, турон северной Франции (Herman, 1977), нижний сеноман Англии (Guinot et al., 2013).

Описание. Зубы мелкие (высота в среднем не достигает 5 мм). Коронка низкая. Основная вершина конусовидная. По бокам от основной вершины присутствуют 1 – 2 пары редуцированных боковых зубцов, иногда сливающихся с латеральными киями. Энамелоид с лабиальной стороны образует натек, сильно нависающий над корнем. Энамелоид либо не скульптурирован, либо по нижнему краю лабиального натек имеют короткие грубые вертикальные, слегка изогнутые складки.

Корень аркообразный массивный, смещенный в лингвальную сторону, с заметным лингвальным протуберанцем. Посередине корня с базальной стороны проходит довольно широкая питательная борозда, проходящая почти до лабиальной стороны. В центре питательной борозды раскрывается относительно крупное округлое питательное отверстие.

Замечания. Вследствие малых размеров и некоторого внешнего сходства коронки с представителями рода *Synechodus* Woodward, 1888 присутствие данного вида в сеномане Поволжья было выявлено лишь в 2014 г. (Попов, Бирюков, 2014).

Семейство **Triakidae** Gray, 1851

Подсемейство **Galeorhininae** Gill, 1862

Триба **Galeorhinini** Gill, 1862

Род **Galeorhinus** Blainville, 1816

Типовой вид – *Squalus galeus* Linneus, 1758

Видовой состав. *Galeorhinus goncalvesi* Antunes, Balbino et Cappetta, 1999, *G. glickmani* Popov et Lapkin, 2000, *G. mesetaensis* Noubhani et Cappetta, 1997, *G. minutissimus* Arambourg, 1935, *G. mesetaensis* Noubhani et Cappetta, 1997, *G. ypresiensis* Casier, 1946.

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Европы и Северной Африки – ныне повсеместно (Cappetta, 2012).

Galeorhinus glickmani Popov et Lapkin, 2000

Фототаблица VII, фиг. 7

2000 *Galeorhinus glickmani* sp. nov.: Popov et Lapkin, p. 73.

Материал. 2 зуба: Саратов-1, НФГ (экз. СГУ № 155/1 изображен)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний сеноман Поволжья.

Описание. Мезиальная сторона коронки слабовыгнута. В средней части коронки наблюдается слабое вздутие. С лабиальной в середине вогнутая базальная часть коронки сильно нависает над корнем (нависание исчезает в дистальном направлении). В области нависания присутствует скульптурирование в виде коротких натеков. Основная вершина дистально наклонена. С дистальной стороны присутствуют четыре зубца, уменьшающиеся в размере в дистальном направлении. Вдоль основной и дистальных зубцов проходит непрерывный режущий край. Лингвальная сторона коронки гладкая. Шейка отсутствует. Корень голавлакоризный, аркообразный, довольно низкий.

Базальная сторона корня уплощена, лингвально развернута. Корень смещен в лингвальную сторону. С лингвальной стороны корня наблюдаются две питательные борозды, в каждой из которых раскрываются по одному

питательному отверстию. Также на лингвальной стороне корня, на границе с коронкой присутствует несколько выстроенных в ряд питательных отверстий. 4 – 5 питательных отверстий располагаются на лабиальной стороне корня под нависанием коронки. Дистальная ветвь корня также несет несколько мелких питательных отверстий на границе с коронкой.

Замечания. Вид, описанный в 2000 г. (Попов, Лапкин, 2000) стал первым выявленным представителем кархаринидных акул в сеномане Поволжья. Также упомянутые авторы допустили, что описанный из верхнего кампана Казахстана «*Corax jaekeli*», вероятно, принадлежит к тому же роду. Ч. Андервуд и Д Уорд посчитали, что обсуждаемый материал должен быть определен как *Pachygaleus* sp. (Underwood et Ward, 2008). Однако аргументов в пользу подобной ревизии в статье приведено не было.

Отряд **Synechodontiformes** Duffin et Ward, 1993

Семейство **Palaeospinacidae** Regan, 1906

Род ***Synechodus*** Woodward, 1888

Synechodus dubrisiensis (Macki, 1863)

Типовой вид – *Hybodus dubrisiensis* Macki, 1863.

Видовой состав. *Synechodus dubrisiensis* (Macki, 1863), *S. faxensis* (Davis, 1890), *S. lerichei* Herman, 1977, *S. nitidus* Woodward, 1911.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний триас – даний Европы, Северной Америки (Cappetta, 2012).

Фототаблица VII, фиг. 8, 9

1872 *Hybodus dispar* Reuss.: Синцов, табл. XXI, фиг. 16–17.

1947 *Hybodus dispar* Reus.: Камышева-Елпатьевская, Иванова, табл. XX, фиг. 10.

1957 *Synechodus dispar* (Reuss): Гликман, с. 111, табл. 1, фиг. 1–5.

1964а *Synechodus dispar* (Reuss): Гликман, табл. II, фиг. 19, 20, табл. III, фиг. 5.

1964б *Synechodus dispar* (Reuss): Гликман, табл. II, фиг. 2, табл. V, фиг. 4–6.

1980 *Synechodus dispar* (Reuss): Гликман, табл. XV, фиг. 1–5.

2013 *Synechodus dubrisiensis* Macki, 1863: Guinot et al., p. 594, pl. 3, fig. 3M–S.

2013 *Synechodus tenuis* Woodward, 1889: Guinot et al., p. 594, pl. 3, fig. 3T–B’.

Материал. 1007 зубов: Мирошники-3 (88 зубов); Меловатка-5, НФГ (76 зубов); Иловля (22 зуба, экз. СГУ № 155/287 изображен); Нижняя Банновка, НФГ (41 зуб), ВФГ (41 зуб); Пачелма (140 зубов, экз. СГУ № 155/49 изображен); Безобразовка-1, ФГ №0 (10 зубов); Карамышка (124 зуба); Саратов-1, НФГ (236 зубов); Саратов-2, НФГ (49 зубов); Саратов-3, НФГ (43 зуба), СФГ (2 зуба); Саратов-4, НФГ (7 зубов), СФГ (31 зуб); Багаевка-1 (17 зубов); Балашов-1, НФГ (11 зубов), СФГ (47 зубов); Климовка (17 зубов); Подвалье (5 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, альб Франции (Biddle, 1993), альб-сеноман Казахстана (Kennedy et al., 2008), нижний сеноман Германии (Müller et Diedrich, 1991), сеноман Англии (Carpetta, 2012).

Описание. Зубы мелко- и среднеразмерные (до 9 мм шириной), хатательного типа. Коронка гораздо выше корня. Основная вершина вертикальная, несколько наклоненная в лингвальном направлении. Основная вершина окружена тремя парами мелких боковых зубцов.

Корень плоский, псевдополиавлакоризный сильно выступающий с лингвальной стороны. Плоскость корня расположена к плоскости корня почти под прямым углом. Почти плоская базальная сторона корня пересечена несколькими питательными бороздами.

Замечания. Впервые в Поволжье зубы этого облика были описаны И.Ф. Синцовым (Синцов, 1872) как *Hybodus dispar* Reuss, 1846. Л.С. Гликман (1957б) отнес их к виду *Synechodus dispar* (Reuss, 1846). В 2015 году они были идентифицированы как близкие к валидному виду *Synechodus dubrisiensis* (Поров, Biriukov, 2015).

Среди материала четко выделяются две морфы неясного таксономического статуса: «*Synechodus dubrisiensis nitidus*» и «*Synechodus dubrisiensis tenuis*». Первая, более грацильная, характеризуется наличием на энамелоиде скульптуры в

виде тонких струек. Второй морфе присущи более массивные коронки и гладкий энамеллоид, образующий с лабиальной стороны два наплыва, спускающийся ниже базальной поверхности корня. Возможно, это не что иное, как пример дигнатической разнозубости: первая морфа состоит из зубов верхней челюсти, а вторая – нижней челюсти. Д. Уорд рассматривает обе морфы как синонимы *S. dubrisiensis*, поддерживая идею разнозубости вида (Ward, 2010). С другой стороны, вероятно, что обе морфы являются неописанными еще видами (Siversson et al., 2016). Ф Моллен и Д. Ховестаadt, не отвергая возможности разнозубости этих акул, считают, что данный признак может быть характерен не для одного вида и их дифференциация, вероятно, сложнее (Mollen, Hovestadt, 2018). Соответственно, присутствует вероятность наличия двух или более близких видов. Для условий исследуемого региона наличие в одной акватории двух или более близких видов маловероятно по экологическим причинам. Поэтому логичным кажется вариант с наличием одного представителя рода – *S. dubrisiensis*.

Надотряд **Batomorphii** Cappetta, 1980

Отряд **Rajiformes** Berg, 1937

Подотряд **Rhinobatoidei** Fowler, 1941

Род ***Squatirhina*** Casier, 1947

Типовой вид – *Squatirhina lonzeensis* Casier, 1947

Видовой состав. *Squatirhina lonzeensis* Casier, 1947, *S. draytoni* Guinot et al. 2012, *S. kannensis* Herman, 1977, *S. thiesi* Biddle, 1993, *S. westfalica* Müller et Diedrich, 1991.

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт – маастрихт Европы, Центральной Азии (Cappetta, 2012).

***Squatirhina* sp.**

Фототаблица VII, фиг. 10

Материал. 1 зуб: Багаевка-1 (экз. СГУ № 155/50)

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний

сеноман Поволжья.

Описание. Зуб, шириной около 1 мм, принадлежавший мужской особи, судя по субконической форме коронки. В плане коронка субтреугольная. На присутствие заостренной вершинки указывает находящаяся на ее месте фасетка истирания. На лингвальной стороне коронки присутствуют три массивные, четко очерченные увулы. Центральная увула более длинная и тонкая, чем боковые. От фасетки истирания до центральных частей боковых увул проходит невысокий, слегка изогнутый гребень. В центре лабиальной стороны коронки имеется четко очерченный массивный округлый апрон, достигающий примерно половины ширины лингвальной стороны и сильно свисающий над корнем. Скульптура на коронке отсутствует. Корень голавлакоризный, массивный, сильно смещенный к лингвальной стороне зуба. Ветви корня широкие, короткие, разделенные питательной бороздой округлого профиля. На уровне окончания центральной лингвальной увулы симметрично расположены два крупных округлых питательных отверстия.

Замечания. От типично сеноманского вида *Squatirhina draytoni* Guinot et al., 2012 зуб отличается тремя массивными лингвальными увулами, наличием хорошо выраженного лабиального апрона и более низким корнем.

Squatirhina draytoni Guinot et al., 2012

Фототаблица VII, фиг. 11, 12

2012 *Squatirhina draytoni* sp. nov.: Guinot et al., p. 457, fig. 5.

Материал. 78 зубов: Мирошники-3 (11 зубов); Меловатка-5, НФГ (1 зуб); Нижняя Банновка, НФГ (13 зубов, экз. СГУ № 155/51 изображен); Карамышка (1 зуб); Саратов-1, НФГ (2 зуба); Саратов-3, НФГ (1 зуб), СФГ (2 зуба); Саратов-4, СФГ (6 зубов); Багаевка-1 (25 зубов, экз. СГУ № 155/52 изображен); Балашов-1, НФГ (3 зуба), СФГ (7 зубов); Климовка (6 зубов)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, сеноман – турон Англо-Парижского бассейна (Guinot et al., 2012).

Описание. Зубы мелкие (до 4 мм в высоту). У передних зубов коронка в три раза выше корня. Основная вершина колющая, коническая, сильно наклоненная в

лингвальном направлении. Апрон широкий, мощный, сильно выступающий, свисающий ниже базальной стороны корня. Лабиальный край апрона слегка раздвоен или закруглен. Лингвальная увула заметная, вытянутая, с закругленной оконечностью.

У задних зубов коронка уплощенная, в плане приближающаяся к ромбической. С лингвальной стороны над корнем нависает энамелоидный козырек. Имеется хорошо развитая, длинная лингвальная увула с закругленным окончанием. На лабиальной стороне присутствует короткий округлый апрон. По краям коронки существуют округлые волнистые вырезы.

Корень низкий, голавлакоризный. Две ветви разделены глубокой питательной бороздой. Базальные поверхности ветвей плоские. У задних зубов корень сильно смещен в лингвальную сторону. На ветвях симметрично по сторонам от лингвальной увулы размещены округлые питательные отверстия.

Замечания. Передние зубы вида известны в сеномане Поволжья уже в течение двух десятков лет. Боковые зубы обнаружены в 2015 г. в сборах из местонахождений Багаевка-1 и Нижняя Банновка, НФГ.

Род *Turoniabatis* Landemaine, 1991

Типовой вид – *Turoniabatis cappettai* Landemaine, 1991

Видовой состав. *Turoniabatis cappettai* Landemaine, 1991, *T. ornatus* (Müller et Diedrich, 1991)

Стратиграфическое и географическое распространение. Альб – сеноман Европы, Северной Америки, Центральной Азии (Cappetta, 2012).

Замечания. При описании род был предположительно отнесен к подотряду Sclerorhynchoidei Cappetta 1980 (Landemaine, 1991). А. Каппетта рассматривает как скатов с неопределенным систематическим положением (Cappetta, 2012), но общая морфология зубов позволяют считать род очень близким к гитарниковым скатам, хотя безоговорочное отнесение его к данной группе пока невозможно по причине неполного морфологического сходства (Guinot et al., 2012).

Turoniabatis cappettai Landemaine, 1991

Фототаблица VII, фиг. 13

1991 *Turoniabatis cappettai* nov. gen. nov. sp.: Landemaine, pl. 13, fig. 1–5.

Материал. 57 зубов: Меловатка-5, НФГ (2 зуба); Нижняя Банновка, НФГ (21 зуб, экз. СГУ № 155/53 изображен), ВФГ (1 зуб); Пачелма (1 зуб); Карамышка (7 зубов); Саратов-2, НФГ (2 зуба); Саратов-4, НФГ (1 зуб), СФГ (2 зуба); Багаевка-1 (18 зубов); Балашов-1, СФГ (1 зуб); Климовка (1 зуб)

Стратиграфическое и географическое распространение. Сеноман Поволжья, сеноман Франции (Vullo et al., 2007; Guinot et al., 2012).

Описание. Зубы мелкие (до 3 мм в ширину) дробящего типа. Мезиодистальная ось длиннее лабиолингвальной. Корень по высоте или равен коронке, или ее превосходит. Коронка в плане близка к эллипсу. Окклюзивная сторона слегка выпуклая.

Коронка нависает над корнем, образуя с лабиальной и лингвальной сторон зачаточные апрон и увулу. Энамелоид скульптурирован редкими широкими складками.

Головлакоризный корень, состоит из двух ветвей, разделенных глубокой питательной бороздой. Базальная сторона ветвей корня плоская.

Замечания. От близкого вида *Turoniabatis ornatus* (Müller et Diedrich, 1991) зубы отличаются более грубой и редкой скульптурой энамелоида.

Семейство *Sclerorhynchidae* Cappetta, 1974

Типовой род – *Sclerorhynchus* Woodward, 1889

Стратиграфическое и географическое распространение. Баррем – маастрихт Европы, Северной и Южной Америки, Северной и Западной Африки, Ближнего Востока, Азии (Cappetta, 2012).

Sclerorhynchidae gen. ind.

Фототаблица VII, фиг. 14

Материал. 1 зуб: Климовка (экз. СГУ № 155/293)

Стратиграфическое и географическое распространение. (?)Верхний сеноман Поволжья, мел Евразии, Северной Америки, Африки (Cappetta, 2012).

Описание. Зуб мелкоразмерный (немного более 2 мм в высоту), челюстной. Коронка конической формы, высокая, с единственной основной вершиной. С лабиальной стороны присутствует округлый в плане апрон, сильно выдающийся над корнем. В нижней трети коронки энамелоид орнаментирован несколькими заметными складками.

Корень голавлакоизный. Сохранилась лишь одна ветвь, идущая к коронке под углом около 45° и по высоте составляющая примерно треть коронки. Базальная сторона ветви плоская.

Замечания. Плохая сохранность и единичность находки не позволяют четко идентифицировать родовую и видовую принадлежность образца. Тем не менее, очевидно, что это самый древний представитель семейства *Sclerorhynchidae* на территории Поволжья. До его обнаружения в 2018 г. (Бирюков и др, 2018б, в) немногочисленные зубы пил-рыб из данного семейства фиксировались в регионе лишь в сантоне и кампане (Попов, Бирюков, 1999).

Любопытна динамика таксономического разнообразия эласмобранхий в сеномане Поволжья. Для данного интервала можно отметить две тенденции:

1. Рост числа таксонов с течением времени (от 25 родов из 18 семейств в раннем сеномане до 34 родов из 23 семейств в позднем).
2. Очень малое количество исчезнувших групп (лишь 2 вида).

Подробности динамики разнообразия сеноманской фауны эласмобранхий в Поволжье будут обсуждаться в следующей главе.

Глава 6. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОСТАТКОВ СЕНОМАНСКИХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ

Сеноманские отложения широко распространены на территории Правобережья Нижнего и Среднего Поволжья, в пределах Саратовской, Пензенской (Геология СССР, 1967), Тамбовской (Геология СССР, 1949) и Волгоградской областей (Геология СССР, 1970)

В качестве основных проблем биостратиграфии сеномана на территории Поволжья можно выделить:

- положение нижней границы (границы с альбом) и ее биостратиграфическое обоснование в разрезах терригенных пород;
- положение верхней границы (кровли) сеномана и ее биостратиграфическое обоснование;
- детальное биостратиграфическое обоснование расчленения интервала пород сеномана (меловатской свиты) на подразделения в ранге слоев с фауной;
- сопоставление выделяемых слоев с фауной с местными подразделениями (подсвитами).

Разрешению данных вопросов объективно препятствуют:

- отсутствие естественных стратиграфически полных разрезов сеномана даже на уровне подъяруса, что в целом характерно для всех верхнемеловых отложений Поволжья;
- недоступность нижних интервалов сеномана и его границы с альбом (на фоне фациальной однородности альба и низов сеномана);
- минимальное фаунистическое разнообразие низов сеномана и подстилающего его альба (декаподы, эласмобранхии, морские рептилии) – массовое вселение новых форм началось лишь в середине сеномана;
- наличие региональных предтуронского и предсантонского размывов;
- изобилие внутриформационных перерывов (горизонтов конденсации), хотя именно к ним приурочено большинство фаунистических остатков;

– приуроченность подавляющего большинства фаунистических остатков к уровням концентрации;

– слабая охарактеризованность разрезов ископаемыми остатками представителей ортостратиграфических групп – остатки представлены единичными экземплярами, слабо изучены микрофауны.

Подобная совокупность факторов делает исследования сеноманских отложений в регионе достаточно сложными, однако данный интервал долгое время привлекает внимание многих авторов.

История изучения сеноманских (как и верхнемеловых в целом) отложений в Поволжье насчитывает уже более двухсот лет. В этом процессе можно выделить несколько этапов, количество и содержание которых рассматривается с разных точек зрения (Зозырев, 2006б, Иванов, 2007).

6.1 Динамика таксономического разнообразия эласмобранхий в сеномане Поволжья

Изменение таксономического состава фауны эласмобранхий в течение сеноманского века на территории Поволжья вполне отчетливо. Если в раннем сеномане присутствуют 25 родов из 18 семейств (Рисунок 23), в первой половине среднего сеномана встречены 23 рода, принадлежащие 18 семействам (Рисунок 23). К гибодонтообразным добавляется *Lissodus* sp., появляются первые кошачьи акулы – *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, немного ранее (в конце раннего сеномана) спектр ламнообразных расширяется за счет *Dwardius woodwardi* (судя по материалам из местонахождения Иловля). Во второй половине среднего сеномана эти значения меняются до 23 родов из 15 семейств (Рисунок 23). Появляются птиходонтиды (*Ptychodus decurrens* – один из первых представителей рода (Hamm, 2020)), растет численность представителей рода *Squalicorax* до 3,16% (из раннего сеномана известен лишь единичный фрагмент). Максимум разнообразия приходится на поздний сеноман (33 рода из 25 семейств (Рисунок 23)). Отмечается рост разнообразия 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)). Подобная динамика наблюдается за счёт двух факторов: эволюции и вселения новых форм.

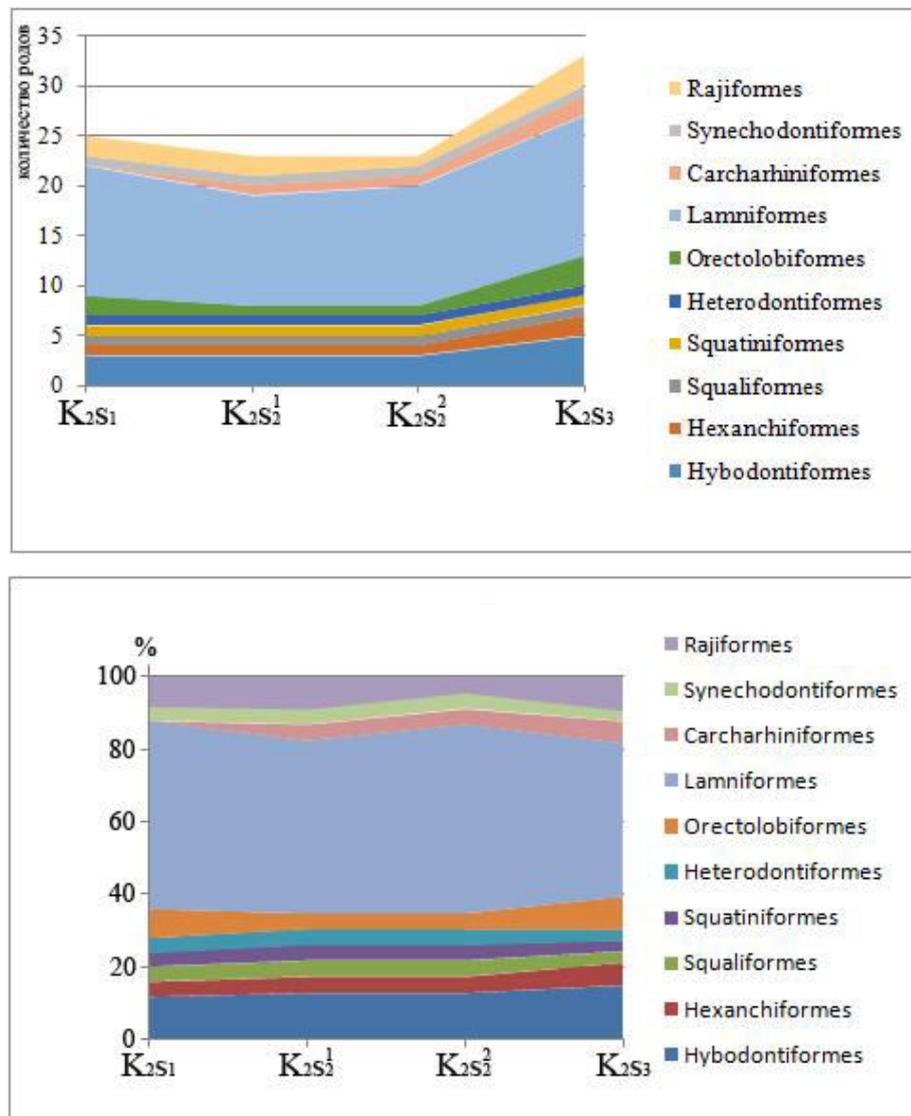


Рисунок 23. Диаграммы динамики разнообразия родов/отрядов эласмобранхий в сеномане Поволжья.

Исчезают же в сеномане лишь два таксона. В нижнем сеномане в первый и последний раз фиксируется *Paraisurus macrorhizus* (оба имеющих в коллекции зуба, вероятно, переотложены из альба). Однако зуб из коллекции Государственного Дарвиновского музея происходит из местонахождения

Красный Яр (возможно, среднесеноманские отложения), это указывает на вероятность перехода видом рубежа нижнего и среднего сеномана, но нуждается в дальнейшей проверке. На рубеже нижнего и среднего сеномана *Cretoxyrhina vracconensis* эволюционирует в *Cretoxyrhina denticulata*.

В общих чертах тенденция роста разнообразия эласмобранхий в сеномане совпадает с увеличением в это же время 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 позднемеловой эвстазии. Изменение таксономического разнообразия фауны эласмобранхий в сеномане Поволжья может использоваться как основа выделения биостратиграфических подразделений.

6.2 Стратиграфическое значение сеноманских эласмобранхий

Поскольку на территории Среднего и Нижнего Поволжья сеноманские отложения представлены в подавляющем большинстве терригенными породами (песками и алевритами) с приуроченными к ним фосфоритовыми горизонтами, разрезы сильно обеднены фаунистическими остатками.

Руководящие формы как макро- так и микрофауны встречаются в единичных экземплярах. Так, в атласе позднемеловых аммонитов Саратовского Поволжья для сеномана отмечены находки лишь 14 экземпляров (Сельцер, Иванов, 2010), что 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 (см. главу 8).

Стратиграфический потенциал меловых и палеогеновых хрящевых рыб исследовался В.В. Меннером (1928), М.И. Соколовым (1978), Л.С. Гликманом, Р.А. Мертинене (Шважайте), В.И. Железко. Трое последних в 1970–1990-е гг. перешли к разработке биостратиграфических схем по фауне эласмобранхий для территорий Поволжья, Литвы, Украины, Казахстана и Средней Азии (Таблица 6).

Таблица 6. Сопоставление предлагаемых подразделений с выделявшимися ранее подразделениями по эласмобранхиям

Общая стратиграфическая шкала				Зональная биостратиграфия по эласмобранхиям				Местные стратиграфические подразделения				
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Гликман, Шважайте, 1971	Железко, Гликман, 1971	Мертинене, 1982	Железко, 1997	Свита	Подсвита	Слои с фауной эласмобранхий (Бирюков, 2023)		
											Кл	К _{1al}
Меловая	верхний	сеноманский	верхний	Зона Palaeoanacorax pamiricus	—	—	Зона Palaeoanacorax pamiricus	К _{2bn}	—	Ptychodus spp., Cretoxyrhina cf. mantelli (нуждается в уточнении)		
				Зона Palaeoanacorax obliquus	Зона Palaeoanacorax obliquus	Зона Palaeoanacorax obliquus					верхняя	Ptychodus mammillaris - Squalicorax falcatus
				Зона Palaeoanacorax volgensis	Зона Palaeoanacorax subserratus	Зона Palaeoanacorax volgensis						
	Зона Palaeoanacorax volgensis	Зона Palaeoanacorax obliquus subserratus	Зона Palaeoanacorax volgensis		нижняя		Cretoxyrhina vraconensis					
	Кл			К _{1al}		верхний		Зона Eoanacorax dalinkevichiusi	—	Зона Eoanacorax dalinkevichiusi	Зона Eoanacorax dalinkevichiusi	К _{1ms}
		Зона Eoanacorax dalinkevichiusi	—		Зона Eoanacorax dalinkevichiusi							

К_{1ms} - моисеевская свитаК_{2bn} - банновская свита

Выделение биозон производилось, в основном, за счет ламнообразных акул, в частности, представителей семейства Anacoracidae как группы с высокой скоростью эволюции. Кроме того, Л.С. Гликманом (1955) еще ранее было обращено внимание на то, что представители рода *Ptychodus* появляются в верхнем (согласно представлениям того времени) сеномане.

В 1971 г. Л.С. Гликман и Р.А. Шважайте предлагают зональную схему для альба – турона Литвы, Поволжья и Средней Азии. Верхнему альбу соответствует зона *Eoanacorax dalinkevichiusi* Glückman et Shvazhaite, 1971, нижнему сеноману – зона *Palaeoanacorax volgensis*, верхнему сеноману – зона *Palaeoanacorax obliquus* (Reuss, 1845), а нижнему турону – зона *Palaeoanacorax pamiricus* Glückman, 1971 (Гликман, Шважайте, 1971).

В том же году Л.С. Гликман совместно с В.И. Железко для сеномана Западного Казахстана и Саратовского Поволжья предлагают зоны *Palaeoanacorax volgensis* Glikman, 1971, *Palaeoanacorax subserratus* Glückman, 1971 и *Palaeoanacorax obliquus* (Reuss, 1845). Для первой зоны также объявляется характерным наличие *Eostriatolamia acutidens* Glückman, 1971, для второй – *Eostriatolamia arkhangelskii* Glückman, 1971, для третьей – *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843) (два первых видов ныне признаются *nomen nudum*). Кроме того, констатируются, что верхняя граница распространения *Paraisurus macrorhizus* совпадает с верхней границей первой зоны. *Notidanus microdon* Agassiz, 1843, *Acrodus levis* и *Pseudoheterodontus polydictios* (Reuss, 1846) фиксируются в первой и второй зонах, а *Ptychodus decurrens* только в третьей. Также были рассмотрены и транзитные для всех трех зон виды. К сожалению, данные зоны не сопоставляются ни с какими зональными схемами по другой фауне, не соотнесены с общей стратиграфической шкалой. Авторы ограничились лишь приуроченностью зон к тем или иным литологическим телам, что крайне затруднило определение их границ и объема (Железко, Гликман, 1971) (Рисунок 24).

САРАТОВСКОЕ ПОВОЛЖЬЕ ПРИКАСПИЙСКАЯ ВПАДИНА М А Н Г Ы Ш Л А К
 БАССЕЙН р. САГИЗ

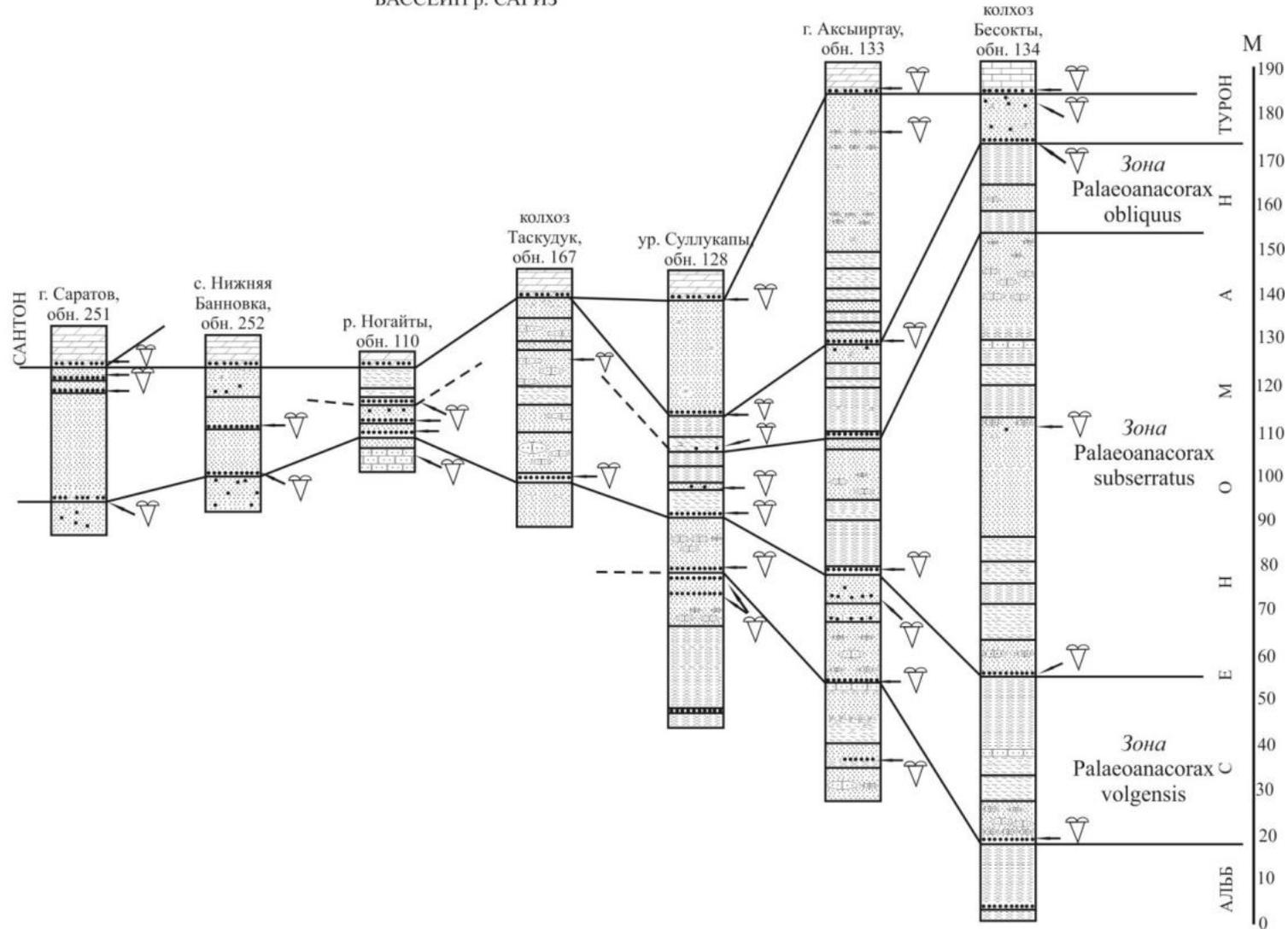


Рисунок 24. Схема сопоставления разрезов сеномана Саратовского Поволжья, Прикаспийской впадины и Мангышлака (по Железко, Гликману, 1971)
 (условные обозначения см. в Приложении Г)

В работе 1982 г. Р.А. Мертинене для альба и сеномана выделила три зоны: верхний альб – зона *Eoanacorax dalinkevichiusi* Glückman et Shvazhaite, 1971, нижний сеноман – зона *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971, верхний сеноман – зона *Palaeoanacorax obliquus* (Reuss, 1845). В статье проводится четкое сопоставление зон по эласмобранхиям с зонами по аммонитам и фораминиферам, рассматриваются комплексы хрящевых рыб, характерные для каждой зоны (как систематический состав, так процентное соотношение таксонов внутри сообществ), и географическое распространение зон (Мертинене, 1982б).

Схема В.И. Железко (1997а) более дробная. В верхнем альбе – туроне выделяется шесть зон:

1. Зона L1 – *Eoanacorax dalinkevichiusi* Glückman et Shvazhaite, 1971 – верхний альб;
2. Зона L2 – *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971 – верхний альб – нижний сеноман;
3. Зона L3 – *Palaeoanacorax obliquus subserratus* Glückman, 1980 – нижний сеноман;
4. Зона L4 – *Palaeoanacorax obliquus obliquus* (Reuss, 1845) – нижний – средний сеноман;
5. Зона L5 – *Palaeoanacorax pamiricus* Glückman, 1971 – верхний сеноман – нижний турон;
6. Зона L6 – *Palaeoanacorax intermedius* Glückman, 1971 – нижний турон.

Границы зон не совпадали с границами подразделений общей стратиграфической шкалы. Почти для каждой зоны автор приводит стратотипические разрезы, иногда с рассмотрением фауны беспозвоночных. Но перечень характерных форм эласмобранхий указан не по всем зонам.

Несмотря на доказательства стратиграфического потенциала фауны эласмобранхий, все данные схемы страдают существенным недостатком. Они противоречат требованию Стратиграфического кодекса о смыкаемости смежных

зон (Стратиграфический кодекс, 2019), то есть необходима непрерывная зональная последовательность. В данном же случае практически весь ископаемый материал происходит из уровней концентрации (в частности из фосфоритовых горизонтов), разделенных, как правило, мощными и почти немymi толщами терригенных пород. Формально эти подразделения не могут именоваться зонами.

Решение подобной проблемы для литологически сходных палеогеновых отложений выработала Т.П. Малышкина (2006), предложив выделять слои с фауной эласмобранхий. Выделение этих вспомогательных подразделений вполне возможно и для верхнего мела. Существует и проблема валидности видов, выделявшихся ранее, отсюда следует потребность в приведении взглядов на состав сеноманского комплекса эласмобранхий в соответствие с современными представлениями о системе группы. Очевидна необходимость проводить это выделение в соответствии с современными данными по стратиграфии сеномана, согласно которым интервалы, считавшиеся ранее нижнесеноманскими, сейчас следует относить к среднему сеноману (Зозырев, 2006б).

В 2011–2022 гг. автором были предприняты попытки ревизии таксономического состава сеноманских эласмобранхий Поволжья, приведшие к расширению спектра таксонов в комплексах эласмобранхий и к выявлению закономерностей их распределения во вмещающих отложениях (Таблица 7).

Сеноманский комплекс эласмобранхий меловатской свиты оказалось возможным разделить на два субкомплекса: нижний – кретоксириновый (по роду *Cretoxyrhina*, к которому относятся два вида-индекса предлагаемых слоев с фауной), и верхний – птиходусовый (по роду *Ptychodus*, чье первое появление отмечается во второй половине среднего сеномана и представители которого используются в качестве видов-индексов). Этим два субкомплекса делятся на четыре более мелких: нижнемеловатский, ниже-среднемеловатский, верхне-среднемеловатский и верхнемеловатский. Подавляющее большинство видов транзитные для сеномана. Лишь два вида – *Cretoxyrhina vracconensis* и *Paraisurus macrorhizus* – не переходят рубеж ниже- и среднемеловатской подсвит. Два зуба *Paraisurus macrorhizus* несут на себе следы явной окатанности. Возможно, они

Условные обозначения. а. – Распространение видов-индексов; б. – Распространение иных таксонов; в. – Распространение таксонов в альбе и туроне других регионов (литературные данные); Здесь и далее: K_1ms – моисеевская свита; K_2bn – банновская свита.

переотложены из подстилающих отложений (Бирюков, 2014в). Интересно, что присутствие *P. macrorhizus* (Фототаблица VI, фиг. 2, фото предоставлено Е. Байкиной, хранителем Государственного Дарвиновского музея, экз. КП ОФ 17406/94) отмечается в среднесеноманских отложениях Волгоградской области (разрез Красный Яр) Л.С. Гликманом (1957б). Зуб менее окатан, чем находки из Меловатки, видимо, он подвергся кратковременному перемыву при формировании уровня концентрации.

Два подразделения выделены по последнему и первому появлению видов-индексов, два других – по совместному нахождению двух видов-индексов. В качестве видов-индексов используются представители родов *Cretoxyrhina*, *Squalicorax*, *Ptychodus*. Большой стратиграфический потенциал семейств *Anacoracidae* и *Ptychodontidae* признавался еще предыдущими исследователями на основании высоких темпов эволюции их представителей.

Автор в отношении анакорацид придерживается мнения К.Э. Мартенса (2000) об отсутствии в данном семействе последовательной смены видов. При появлении нового вида вид-предшественник не переставал существовать, но численность его могла сильно упасть (Popov et Biriukov, 2015).

Смена видов рода *Cretoxyrhina* на рубеже нижнего и среднего сеномана также способствует разграничению двух слоев с фауной. Вспомогательную роль при выделении слоев с фауной играют и другие члены сообщества эласмобранхий (может учитываться первое и последнее появление вида в разрезе или численное доминированию таксона в отложениях конкретного возраста) (Бирюков, 2016).

Всего для сеномана предлагается четыре биостратиграфических подразделения (Бирюков, 2018) (Таблица 7). Предлагаемые слои с фауной выглядят более дробными, чем прежние подразделения по эласмобранхиям (Таблица 6) и подразделения по общепринятым ортостратиграфическим формам (Таблица 8).

1. Слои с *Cretoxyrhina vraconensis*

Состав комплекса. *Cretoxyrhina vraconensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Dwardius woodwardi*⁶, *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.⁷, *Synechodus dubrisiensis*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Orectoloboides parvulus*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappelletti*.

Комплекс характерных видов. *Cretoxyrhina vraconensis*, *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 vraconensis* (Таблица 7). Наличие данного вида, уже не встречающегося в более 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

⁶ Известен из местонахождения Иловля, занимающего, вероятно пограничное положение между нижним и верхним сеноманом.

⁷ Единственный экземпляр в нижнемеловатском комплексе известен из местонахождения Иловля, занимающего, вероятно пограничное положение между нижним и верхним сеноманом.

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 (см. приложение Б).

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

Распространение. Вид-индекс *Cretoxyrhina vraconensis* 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 (Рисунок 3), смежном с разрезом Меловатка-5, где весь интервал нижнемеловатской подсвиты соответствует означенной пачке (приложение Б)).

2. Отчасти со слоями со *Schloenbachia varians*, *S. ventriosa*, *S. cf. inflata*, *S. cf. subvariens*, *S. sharpei*, *S. cf. genixa* (Олферьев, Алексеев, 2005) (Таблица 8) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют нижнемеловатской подсвите (нижнесеноманскому подъярису) (Таблица 7).

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 cappelletti*.

Комплекс характерных видов. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapanorhynchus 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 capettai*.

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 раннесеноманский возраст комплекса.

Типовая коллекция. 155, СГУ

Стратотип. Комплекс описан из нижнего и верхнего фосфоритовых горизонтов разреза Нижняя Банновка (см. приложение Б).

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 Cumba, 2010).

Слои, вероятно, коррелируют:

1. С низами лоны *Lingulogavelinella globosa* (среднемеловатская подсвита) (Зозырев, 2006б) (автор относит к данной лоне алевритово-глинистую пачку в разрезе Нижняя Банновка (Рисунок 3), где весь интервал среднемеловатской подсвиты соответствует означенной пачке (см. приложение Б)).

2. С низами слоев со *Schloenbachia subtuberclata* (Сельцер, Иванов, 2010): фауной аммонитов охарактеризован среднесеноманский интервал (среднемеловатская подсвита) в разрезе Нижняя Банновка, вид-индекс известен из

слоя 6 (см. приложение Б), подстилающего нижний фосфоритовый горизонт (слой 5).

3. С нижней частью слоев с *Acanthoceras rothomagense* и *Turrilites* sp. (Олферьев, Алексеев, 2005) (Таблица 8) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют нижней части среднемеловатской подсветы (нижней части среднесеноманского подъяруса) (Таблица 7).

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

Состав комплекса. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapanorhynchus 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*, *Pseudoscapanorhynchus 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 среднесеноманский возраст комплекса (наряду с отсутствием таких типичных позднесеноманских видов как *Ptychodus mammillaris* и *Squalicorax falcatus*).

Типовая коллекция. 155, СГУ

Стратотип. Комплекс описан из фосфоритового горизонта разреза Пачелма (см. приложение Б).

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 Cumbaа, 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 (слой 13, см. приложение В) 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 8) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют верхней части среднемеловатской подсвиты (верхней части среднесеноманского подъяруса) (Таблица 7).

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

Состав комплекса. *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Pseudoscapnorhynchus 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. *decipiens*, *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 СФГ разреза Саратов-4 – 11 экз., тогда как оттуда 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. *decipiens*, 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 (см. приложение Б).

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 (Рисунок 3) (в данной работе – Саратов-4 (см. приложение Б)).

2. С верхней частью слоев с *Acanthoceras rothomagense* и *Turrilites* sp. (Олферьев, Алексеев, 2005) (Таблица 8) (о данном соответствии сейчас можно судить лишь по литературным данным).

Слои соответствуют верхнемеловатской подсвите (верхнесеноманскому подъярису) (Таблица 7).

При почти полном отсутствии в разрезах остатков руководящих форм

беспозвоночных, фауна эласмобранхий приобретает значение близкое к ортостратиграфическому. Слои с фауной эласмобранхий по объему сопоставимы с подъярусом или допускают и более мелкое деление. Возможно более тонкое, по сравнению со схемами по другим группам фауны, расчленение сеноманских отложений (Табл. 6). Возможно и сопоставление разрезов (Рисунки 25 – 27).

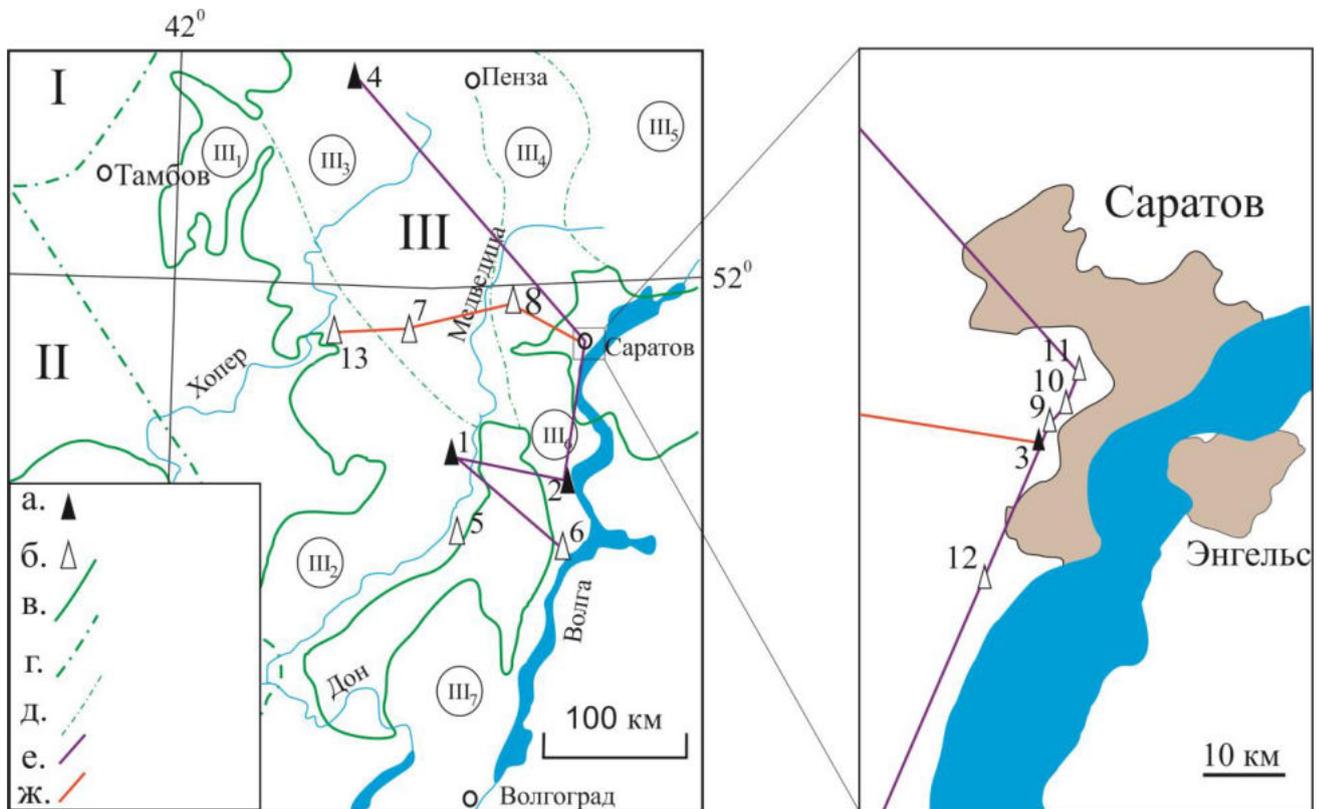


Рисунок 25. Схема расположения линий корреляционных разрезов

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 моноклираль; III₂ – Воронежская антеклиза. Хоперская моноклираль; 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 моноклираль (южная часть Саратовского Поволжья); III₇ – Воронежская антеклиза. Приволжская моноклираль (Волгоградское Правобережье) (по Олферьеву, Алексееву, 2005); е. – линия корреляционного разреза Иловля – Пачелма; ж. – линия корреляционного разреза Балашов-1 – Саратов-4.

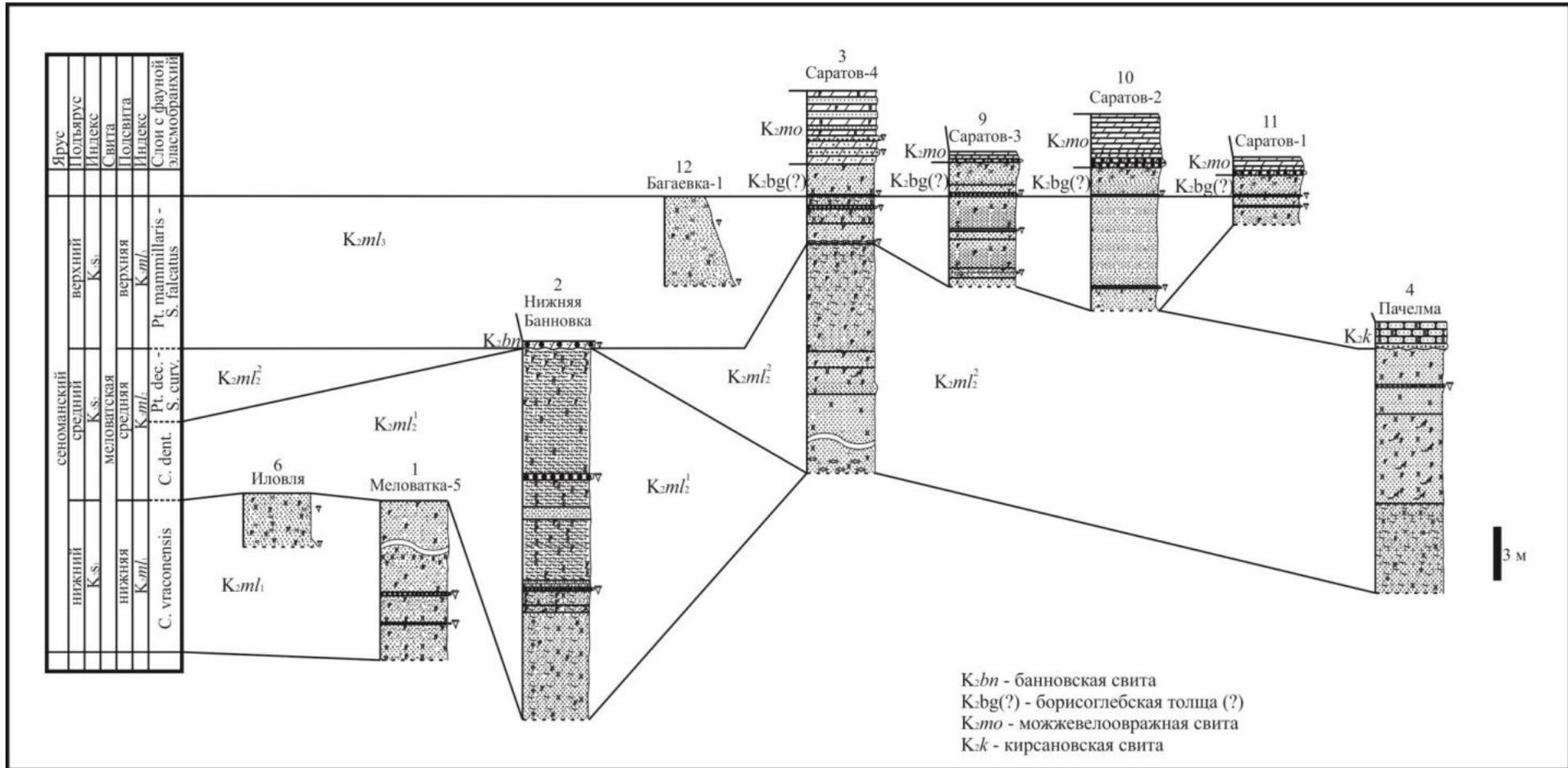


Рисунок 26. Схема сопоставления разрезов сенонанского яруса по линии Иловля – Пачелма (условные обозначения см. в Приложении Г)

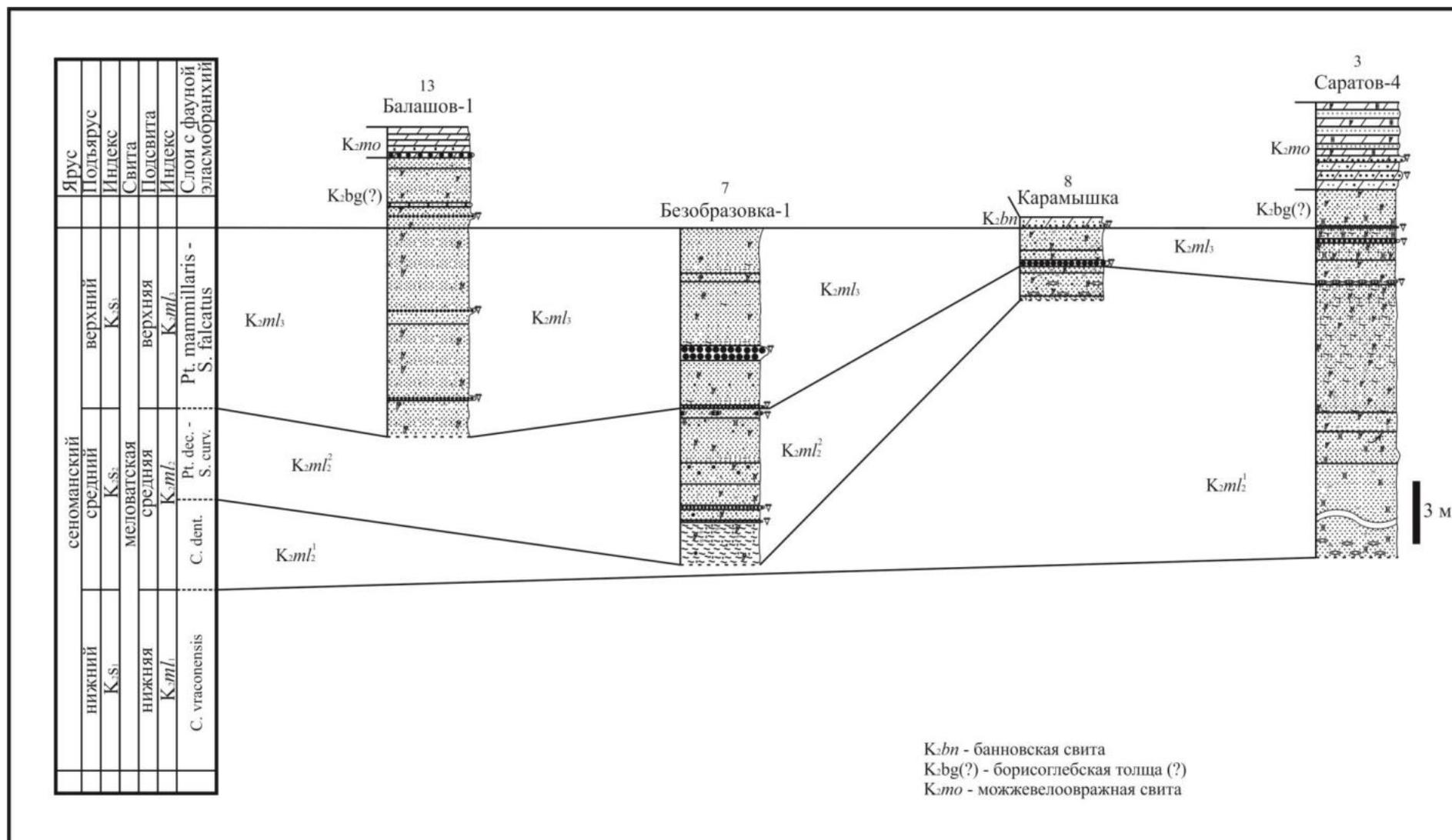


Рисунок 27. Схема сопоставления разрезов сенноманского яруса по линии Балашов-1 – Саратов-4 (условные обозначения см. в Приложении Г)

В связи с ареалами видов-индексов (в большинстве своем космополитичных) можно утверждать, что распространение предлагаемых слоев с фауной не ограничивается Поволжьем. Вероятно, данные подразделения распространяются также, как минимум, на восточный склон Воронежской антеклизы и, вероятно, Западный Казахстан.

Большинство видов-индексов встречается в фосфоритовых горизонтах достаточно часто. Это делает проблему датировки хорошо решаемой в практическом отношении при комплексных исследованиях верхнемеловых разрезов Поволжья (Первушов и др., 2017 а, б).

Необходимо упомянуть о том, что приуроченность ископаемого материала к зонам концентрации порождает вопрос о синхронности ископаемых остатков из одного фосфоритового горизонта. Подобный вопрос решается путем анализа степени сохранности материала. Более подробно этот момент будет рассмотрен в главе, посвященной тафономическим наблюдениям. Заранее же можно отметить, что, хотя среди комплексов эласмобранхий в некоторых фосфоритовых горизонтах и наблюдается некоторая асинхронность, ее размером можно пренебречь, поскольку, видимо, перемыву подвергался интервал гораздо меньше подъяруса.

Сделанные здесь выводы о заметном стратиграфическом значении эласмобранхий для сеномана и, возможно, последующих ярусов верхнего мела подтверждаются в том числе и при комплексных исследованиях разрезов, например, обнажения Озерки в Саратовской области (Первушов и др., 2017а, б). Особенно это проявляется в случае редкости или отсутствия в разрезах остатков представителей ортостратиграфических групп. Так, возраст фосфоритового горизонта в разрезе Мирошники-3 был определен как наиболее раннемеловатский за счет бедности комплекса (на фоне опробования в течение нескольких лет) и отсутствия типичных средне- и верхнемеловатских форм (Бирюков и др., 2021). А сообщества из местонахождений Климовка и Подвалье были интерпретированы как происходящие из терминального сеномана, поскольку обнаруженные в них фрагменты зубов представителей рода *Squalicorax* обладали развитыми и

обособленными зубринами, таксономическое разнообразие комплексов подтверждало этот вывод.

В дальнейшем возможно выделение биостратиграфических подразделений и для перекрывающих – туронских отложений. Но хотя фауна эласмобранхий известна оттуда, ее изученность гораздо слабее, количество материала, по сравнению с сеноманом, также невелико. Необходимы дополнительные сборы и более пристальные исследования. Кроме того, нуждается в проверке возрастная принадлежность терригенных образований предположительно отнесенных к борисоглебской толще (коньяк), что может быть осуществлено на основании известной из данного интервала фауны эласмобранхий.

Глава 7. ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ПАЛЕОЭКОЛОГИИ

7.1 Палеобиогеография

При исследованиях меловых эласмобранхий на территории бывшего СССР палеобиогеографический аспект долгое время освещался явно недостаточно. Распространение эласмобранхий анализировалось Л.С. Гликманом (1980), Л.А. Несовым (1997), более поздние авторы касались данных вопросов лишь эпизодически (Бирюков, 2013а, б, 2014в; Попов, Бирюков, 2014). За рубежом данная проблематика зачастую рассматривается совместно с палеоэкологией (Guinot, 2013; Underwood et Cumba, 2010), хотя в ряде работ ей отводятся и особые разделы (Underwood et al., 2011; Vullo et al., 2009; Verma, 2015). Между тем, на основе палеогеографических реконструкций вполне возможна оценка вероятных межрегиональных связей сообществ эласмобранхий. Таким образом, вероятно выявление возможных путей миграции акулых рыб и определения причин сходства или различия их группировок в силу географических (гидрологических причин). Сама же территория Поволжья располагалась в пределах бореальной области, что подтверждается данными по таким группам беспозвоночных как аммониты (Kennedy et al., 2008; Wright et Kennedy, 2015), белемнитам (Christensen, 1990), иноцерамам (Tröger, 1989), фораминиферам и радиоляриям (Vishnevskaya et Koraevich, 2020). Однако это была, вероятно, южная периферия области, что могло способствовать присутствию в акватории и теплолюбивых, и холодноводных форм.

Сравнение поволжских комплексов эласмобранхий проведено с использованием данных по раннесеноманским сообществам Мангышлака (Кольбай) (Kennedy et al., 2008), Англо-Парижского бассейна (Guinot et al., 2013), северо-запада Германии (Тевтобургский Лес) (Müller, Diedrich, 1991), юго-запада Франции (Шаранта) (Vullo et al., 2007), Алжира (Фортасса) (Mennad et al., 2020), Индии (бассейн Кавери) (Underwood et al., 2011), среднесеноманским сообществам Англо-Парижского бассейна (Guinot et al., 2013), Северной Америки

(Западный Внутренний бассейн) (Cumba et al., 2010), Ливана (Намура) (Forey et al., 2003), Австралии (бассейн Карнарвон) (Berrell et al., 2020), позднесеноманским сообществам Англо-Парижского бассейна (Guinot et al., 2013), Литвы (Dalinkevičius, 1935), юго-запада Франции (Шаранта) (Vullo et al., 2007), севера Испании (Астурия) (Vullo et al., 2009), Техаса (Welton, Farish, 1993; Carpetta, Case, 1999; Hamm, 2008), Египта (Бахария) (Werner, 1989), Нигерии (грабен Бенуэ) (Vullo et Courville, 2014), Анголы (бассейн Бенгуэла) (Antunes et Carpetta, 2002), Венесуэлы (бассейн Маракайбо) (Guinot, Carrillo-Briceño, 2018) и Австралии (бассейн Карнарвон) (Berrell et al., 2020) (Таблица 9). Эласмобранхии из Литвы, описанные Й. Далинкявичюсом (Dalinkevičius, 1935), приведены в соответствии с современными таксономическими представлениями (Carpetta, 2012). Поскольку у разных авторов отсутствует единая точка зрения на видовой состав региональных комплексов и на валидность отдельных видов, сравнение произведено на уровне родов, как это сделано ранее для Англо-Парижского бассейна (Guinot, 2013). Не задействованы комплексы эласмобранхий из сеномана Ливии (Rage et Carpetta, 2002), Японии (Goto et al., 1996) вследствие недостаточно определенной стратиграфической принадлежности материала (только до уровня яруса или шире). Так как нигерийский и ангольский комплексы бедны и обладают не очень точной стратиграфической привязкой (вероятно, вследствие относительно слабой изученности территории), их оценка требует некоторой осторожности. По Венесуэле приведены лишь известные данные по ламнообразным (Таблица 9).

Объективная оценка сходства между комплексами эласмобранхий проведена с использованием кластерного анализа, использовавшегося ранее Г. Гуино (Guinot, 2013). Сходство комплексов оценивалось на уровне подъяруса (Таблица 9). 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. Схожие значения были получены и для коэффициентов сходства Отиаи, Кульчинского, Дайса.

Ю. Кривет и Ш. Клуг для юрских эласмобранхий Европы (Kriwet et Klug, 2008) успешно использовали наложение результатов кластерного анализа на палеогеографические карты. Подобный метод был задействован и в данной работе с применением для сеноманского века карт, предложенных К. Скотизом (Scotese, 2014). Вынесение на карту значений коэффициента сходства позволяет оценить причины сходства между сравниваемыми сообществами с учетом расстояний между регионами и господствовавших там условий (возможных глубин, размера разделяющих их массивов суши и т.п.). Таким образом, могут быть выявлены вероятные связи между фаунами эласмобранхий, возможные пути миграции и факторы, способствующие или препятствующие их появлению.

Из раннесеноманских комплексов наиболее схож с поволжским комплекс из Мангышлака (коэффициент Жаккара (далее – КЖ) – 0,4). С комплексом Англо-Парижского бассейна сходство несколько ниже (КЖ 0,39). Он ближе к комплексу из Северо-Западной Германии (КЖ 0,47). Комплекс с юго-запада Франции одинаково далек от трех 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 (Рисунок 28а; Таблица 10). Соответственно, комплексы из Поволжья и Мангышлака образуют единый кластер, комплексы из Англо-Парижского бассейна и с северо-запада Германии оказываются в составе другого кластера. Три оставшихся сообщества оказываются в большей (Алжир) или меньшей (юго-запад Франции, Индия) мере обособленными.

В среднем сеномане отдельный кластер образуют комплексы Поволжья и Англо-Парижского бассейна (КЖ 0,49). Североамериканский (КЖ с поволжским комплексом 0,29) и австралийский (КЖ с поволжским 0,26) комплексы отстоят от них гораздо дальше. Отдельную ветвь образует саамы непохожий на остальные комплекс из Ливана (КЖ с поволжским 0,03) (Рисунок 28б; Таблица 10).

Позднесеноманские поволжский и англо-парижский комплексы сохраняют значительное сходство между собой (КЖ 0,45), литовское сообщество эласмобранхий отличается от поволжского несколько сильнее (КЖ 0,32). Более схожи друг с другом сообщества юго-запада Франции и севера Испании (КЖ 0,61), а им, в свою очередь, 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 данных кластеров (КЖ с поволжским комплексом 0,06) (Рисунок 28в; Таблица 10) (Бирюков, 2021).

Коэффициенты сходства и кластерный анализ позволяют все комплексы сеноманских эласмобранхий мира объединить в несколько фаунистических группировок, локализованных в определенном интервале широт. Группировкам

Таблица 10. Значения коэффициента Жаккара для комплексов сеноманских эласмобранхий мира

	Поволжье1	Поволжье2	Поволжье3	Мангышлак	Литва	АПБ1	АПБ2	АПБ3	СЗГ	ЮЗФ1	ЮЗФ3	СИ	СА	Техас	Венесуэла	Ливан	Алжир	Индия	Египет	Нигерия	Австралия2	Австралия3	Ангола
Поволжье1	1	0,81481	0,69697	0,4	0,28125	0,39474	0,425	0,4	0,26316	0,15909	0,125	0,10811	0,2619	0,10811	0,11111	0,03125	0	0,15385	0,02381	0,037037	0,26923	0,11111	0,11538
Поволжье2	0,81481	1	0,78125	0,38889	0,3125	0,42105	0,48718	0,46154	0,25641	0,18182	0,12121	0,10526	0,28571	0,16667	0,10714	0,030303	0	0,14815	0,047619	0,035714	0,25926	0,14815	0,11111
Поволжье3	0,69697	0,78125	1	0,39024	0,32432	0,4186	0,47727	0,45455	0,24444	0,20408	0,15789	0,13953	0,29787	0,19512	0,085714	0,025	0	0,11765	0,0625	0,028571	0,20588	0,11765	0,088235
Мангышлак	0,4	0,38889	0,39024	1	0,27273	0,31707	0,31818	0,35714	0,19512	0,2381	0,23333	0,16667	0,25581	0,23529	0,10714	0,030303	0	0,10714	0,073171	0,074074	0,21429	0,068966	0,2
Литва	0,28125	0,3125	0,32432	0,27273	1	0,27778	0,31579	0,36111	0,28125	0,073171	0,16	0,13333	0,17949	0,17241	0,15	0,04	0	0,15	0,028571	0,05	0,083333	0,21053	0,22222
АПБ1	0,39474	0,42105	0,4186	0,31707	0,27778	1	0,87879	0,79412	0,47222	0,21739	0,13889	0,21053	0,16	0,12195	0,09375	0,027027	0	0,060606	0,021277	0,03125	0,1875	0,09375	0,096774
АПБ2	0,425	0,48718	0,47727	0,31818	0,31579	0,87879	1	0,85714	0,46154	0,2	0,125	0,19048	0,19231	0,13636	0,11429	0,02439	0	0,11429	0,019608	0,027778	0,2	0,11429	0,085714
АПБ3	0,4	0,46154	0,45455	0,35714	0,36111	0,79412	0,85714	1	0,4359	0,20408	0,12821	0,19512	0,19608	0,13953	0,11765	0,025	0	0,085714	0,02	0,028571	0,17143	0,11765	0,088235
СЗГ	0,26316	0,25641	0,24444	0,19512	0,28125	0,47222	0,46154	0,4359	1	0,13333	0,090909	0,17143	0,10417	0,078947	0,071429	0,03125	0	0,11111	0	0,037037	0,1	0,11111	0,074074
ЮЗФ1	0,15909	0,18182	0,20408	0,2381	0,073171	0,21739	0,2	0,20408	0,13333	1	0,34483	0,33333	0,19149	0,25714	0	0	0	0,03125	0,069767	0,10714	0,090909	0	0,066667
ЮЗФ3	0,125	0,12121	0,15789	0,23333	0,16	0,13889	0,125	0,12821	0,090909	0,34483	1	0,61111	0,24242	0,38095	0,125	0,05	0	0,125	0,068966	0,23077	0,23529	0,058824	0,30769
СИ	0,10811	0,10526	0,13953	0,16667	0,13333	0,21053	0,19048	0,19512	0,17143	0,33333	0,61111	1	0,21053	0,25926	0,095238	0,083333	0	0,095238	0,058824	0,10526	0,18182	0,045455	0,22222
СА	0,2619	0,28571	0,29787	0,25581	0,17949	0,16	0,19231	0,19608	0,10417	0,19149	0,24242	0,21053	1	0,39394	0,09375	0,055556	0	0,09375	0,14286	0,064516	0,11765	0,12903	0,17241
Техас	0,10811	0,16667	0,19512	0,23529	0,17241	0,12195	0,13636	0,13953	0,078947	0,25714	0,38095	0,25926	0,39394	1	0,095238	0,04	0	0,045455	0,125	0,10526	0,083333	0,095238	0,22222
Венесуэла	0,11111	0,10714	0,085714	0,10714	0,15	0,09375	0,11429	0,11765	0,071429	0	0,125	0,095238	0,09375	0,095238	1	0,071429	0	0,090909	0,041667	0	0,15385	0,2	0,375
Ливан	0,03125	0,030303	0,025	0,030303	0,04	0,027027	0,02439	0,025	0,03125	0	0,05	0,083333	0,055556	0,04	0,071429	1	0	0	0,037037	0,083333	0,058824	0	0,076923
Алжир	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0,10526	0	0	0	0
Индия	0,15385	0,14815	0,11765	0,10714	0,15	0,060606	0,11429	0,085714	0,11111	0,03125	0,125	0,095238	0,09375	0,045455	0,090909	0	0	1	0,041667	0	0,15385	0,2	0,22222
Египет	0,02381	0,047619	0,0625	0,073171	0,028571	0,021277	0,019608	0,02	0	0,069767	0,068966	0,058824	0,14286	0,125	0,041667	0,037037	0,10526	0,041667	1	0	0,037037	0	0,090909
Нигерия	0,037037	0,035714	0,028571	0,074074	0,05	0,03125	0,027778	0,028571	0,037037	0,10714	0,23077	0,10526	0,064516	0,10526	0	0,083333	0	0	0	1	0,083333	0	0,125
Австралия2	0,26923	0,25926	0,20588	0,21429	0,083333	0,1875	0,2	0,17143	0,1	0,090909	0,23529	0,18182	0,11765	0,083333	0,15385	0,058824	0	0,15385	0,037037	0,083333	1	0,15385	0,16667
Австралия3	0,11111	0,14815	0,11765	0,068966	0,21053	0,09375	0,11429	0,11765	0,11111	0	0,058824	0,045455	0,12903	0,095238	0,2	0	0	0,2	0	0	0,15385	1	0,22222
Ангола	0,11538	0,11111	0,088235	0,2	0,22222	0,096774	0,085714	0,088235	0,074074	0,066667	0,30769	0,22222	0,17241	0,22222	0,375	0,076923	0	0,22222	0,090909	0,125	0,16667	0,22222	1

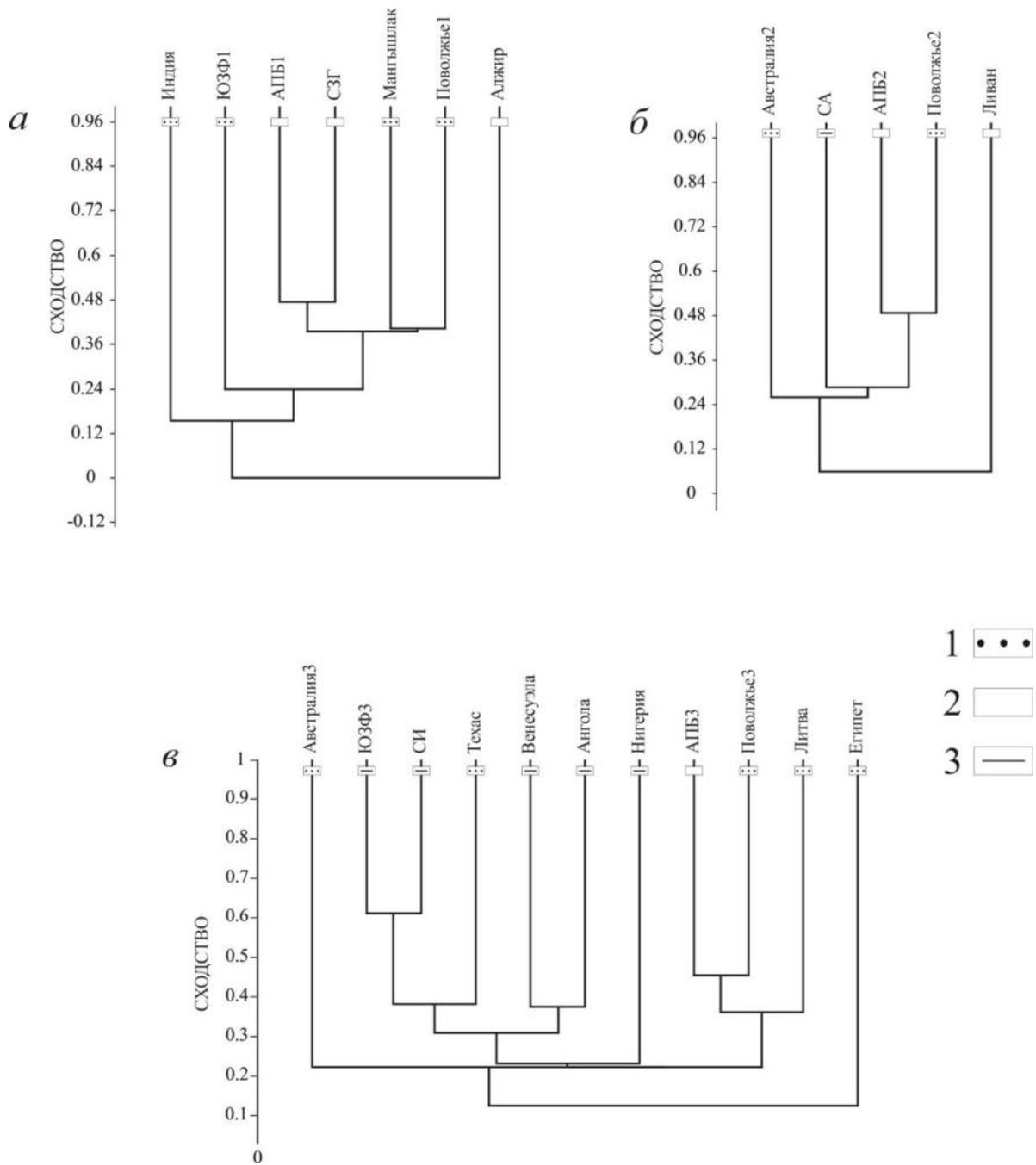


Рисунок 28. Дендрогаммы сходства комплексов эласмобранхий сеномана:

а – ранний сеноман; б – средний сеноман; в – поздний сеноман. Обозначения: 1 – терригенные отложения; 2 – карбонатные отложения; 3 – терригенно-карбонатные отложения.

можно присвоить условные наименования: 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). Отдельные группировки составляют

комплексы из Индии и Австралии. (Бирюков, 2021)

Для предположений о возможных связях между комплексами эламобранхий из различных регионов в сочетании со значениями коэффициента сходства были задействованы палеогеографические реконструкции К. Скотиза (Scotese, 2014).

Высокое значение коэффициента Жаккара для раннесеноманских комплексов Поволжья и Мангышлака хорошо объясняется их нахождением в соседних бассейнах (Поволжско-Донской и Мангышлак-Восточно-Прикаспийский по В.Н. Беньямовскому (2008)) и отсутствием значимых преград между ними (Рисунок 29а), хотя на Мангышлаке и присутствуют более теплолюбивые формы, например, роды *Cretodus* и *Hispidaspis* (Kennedy et al., 2008). *Hispidaspis* по характеру распространения отнесен Л.С. Гликманом (1980) к теплолюбивым в противоположность роду *Eostriatolamia*. Так же еще большее сходство сообществ Англо-Парижского бассейна и северо-запада Германии можно считать следствием нахождения в смежных бассейнах (Рисунок 29а). Относительно свободное сообщение друг с другом, вероятно, является причиной высоких значений КЖ между комплексами бассейнов позднемелового Русского моря и Англо-Парижского бассейна (Рисунок 29а).

Низкое сходство фауны юго-запада Франции с сообществами ранее названных акваторий, возможно, является следствием географической обособленности. Аквитанский бассейн на востоке был почти изолирован крупным островом и фактически являлся частью восточной Атлантики.

Еще более слабое сходство индийского комплекса эласмобранхий с упомянутыми сообществами, видимо происходит от его отдаленности от всех остальных. Только он находился в то время в южном полушарии (Рисунок 29а). Сообщество из Алжира обнаружило полное отсутствие сходства с остальными. Возможными причинами этого стали его нахождение на южной периферии океана Тетис и приуроченность к заливу, глубоко вдающемуся в массив суши.

Сходство комплексов Поволжья и Англо-Парижского бассейна сохраняется и в середине сеноманского века. Комплекс из Северной Америки отличается от них несколько сильнее. Наименьшим сходством с остальными обладает комплекс

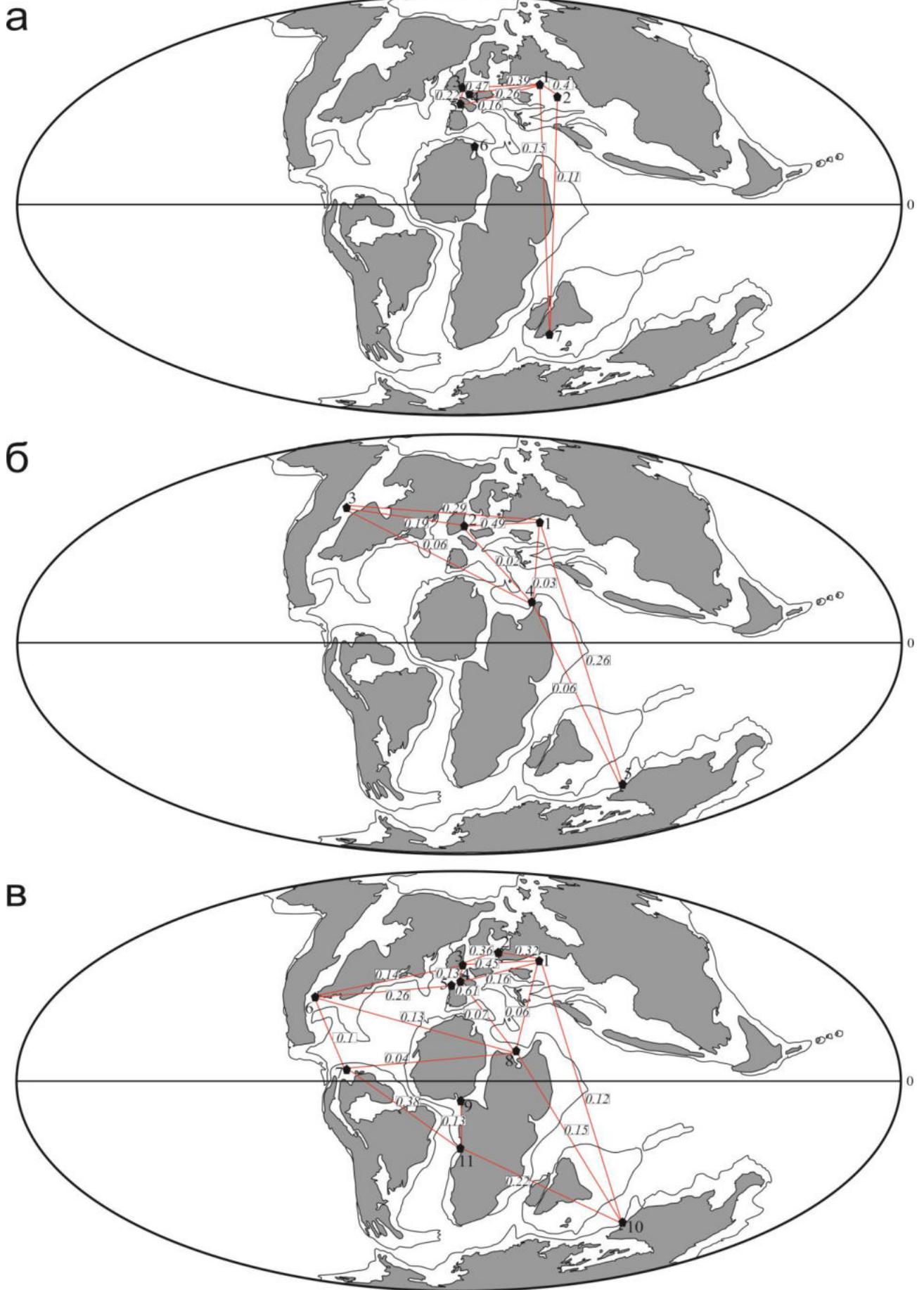


Рисунок 29. Диаграмма связей между сеноманскими сообществами эласмобранхий:

а – ранний сеноман (1 – Поволжье, 2 – Мангышлак, 3 – Англо-Парижский бассейн, 4 – северо-запад Германии, 5 – юго-запад Франции, 6 – Алжир, 7 – Индия); б – средний сеноман (1 – Поволжье, 2 – Англо-Парижский бассейн, 3 – Северная Америка, 4 – Ливан, 5 – Австралия); в – поздний сеноман (1 – Поволжье, 2 – Литва, 3 – Англо-Парижский бассейн, 4 – юго-запад Франции, 5 – север Испании, 6 – Техас, 7 – Венесуэла, 8 – Египет, 9 – Нигерия, 10 – Австралия, 11 – Ангола). В прямоугольниках приведено значение коэффициента Жаккара. Палеогеографическая основа – по Scotese (2014).

из Ливана. Это можно интерпретировать отсутствием преград и близостью по расстояниям между Поволжьем и Англо-Парижским бассейном, а с другой стороны, некоторой изолированностью Внутреннего Западного пролива Северной Америки крупными массивами суши, Ливана же – глубоководной частью океана Тетис и, возможно, сочетанием специфических местных условий (температуры, глубины, очертаний береговой линии), характерных для южной периферии океана Тетис (Рисунок 29б). Австралийский комплекс схож с европейскими и североамериканскими комплексами, возможно, из-за приуроченности к относительно открытым акваториям.

Продолжающее существовать и в позднем сеномане сходство между поволжским и англо-парижским, а также между комплексами с юго-запада Франции, севера Испании, из Техаса и, в меньшей степени, из Венесуэлы, Анголы и Нигерии хорошо объясняется отсутствием между ними крупных массивов суши (юго-запад Франции и север Испании вообще находятся в пределах Аквитанского бассейна) (Рисунок 29в). Территория же Литвы представляет собой почти замкнутый залив, обособленный от Поволжья крупным массивом суши, Восточная Атлантика также изолирована островом значительной площади от остальных европейских бассейнов. Сообщество из Австралии, отделяется ото всех остальных огромными акваториями, хотя, возможно, сохранило с ними связь. Египетская фауна приурочена к южному побережью океана Тетис, отделенному от Европы глубоководными участками, а от Америки – обширной сушей. Также, вероятно, сыграла роль близость обширного залива (Рисунок 29в).

Существует также возможность интерпретации различий между фаунами эласмобранхий с помощью значений широтной приуроченности и глубин, господствовавших на тот момент в регионах. Так, явно бореальным характером

обладают комплексы из Поволжья, Англо-Парижского бассейна, Германии, Литвы. На это указывает обилие ламнообразных, синеходонтиформных, катранообразных, многожаберных акул (Guinot, 2013). При этом в Поволжье преобладают ламнообразные акулы, что указывает, вероятно, на меньшие глубины в Русском море. В среднем и позднем сеномане Поволжья наиболее многочисленным является род *Eostriatolamia*. Л.С. Гликман (1980) рассматривал его как типично бореальный. Данные по микрофауне (Vishnevskaya, Koraevich, 2020) подтверждают выводы о мелководности и относительной холодноводности этой акватории. Заметно более тепловодным выглядит мангышлакский комплекс (наличие родов *Cretodus* и *Hispidaspis*, гитарниковые скаты *Rhinobatos*) (Kennedy et al., 2008), хотя в остальном таксономическое сходство его с поволжским чрезвычайно велико.

Из-за преобладания мелких кархариновых, оректолобиформов, скатов (в т.ч. различных склероринхид), большого числа родов гибодонтов (табл. 8) фауны юго-запада Франции (Vullo et al., 2007), севера Испании (Vullo et al., 2009), Ливана (Forey et al., 2003), Египта (Werner, 1989) имеют гораздо более теплолюбивый облик (Guinot, 2013). Эти признаки сближают их с фаунами Северной Америки (Welton, Farish, 1993; Cappetta, Case, 1999; Hamm, 2008; Cumba et al., 2010), хотя в последних гораздо выше количество и разнообразие ламнообразных. Любопытно, что между тexasским и поволжским сообществами значение КЖ (немного менее 0,2) выше, чем между поволжским и гораздо более близким к нему территориально сообществом юго-запада Франции (0,16). Исходя из фациального состава, возможно, сыграл роль фактор глубин: комплексы Техаса и Поволжья более мелководные, что и сказалось на их сходстве.

Сообщества из Венесуэлы и Африки также схожи с тexasским и комплексами Аквитанского бассейна. Наличие рода *Cretodus* указывает на тепловодный характер и индийского комплекса. Это сближает его с мангышлакским, аквитанскими, североамериканскими, египетским и ангольским комплексами и одновременно отделяет от австралийских, чьи места обитания располагались сравнительно недалеко, но сходство с бореальными сообществами

гораздо выше. Вероятно, сказался характер движения водных масс. Отличительной чертой индийского комплекса, обособляющей его ото всех остальных, является наличие шестижаберниковых рода *Notidanodon*.

Венесуэльский комплекс гораздо более схож с поволжским (КЖ 0,09), чем с более близким широтно египетским (КЖ 0,04), также сильно отличающимся от поволжского (КЖ 0,06). Вероятно, комплексы из Поволжья и Венесуэлы сближает большее количество родов ламнообразных акул, причиной чего, возможно, были местные условия — более открытое море, в отличие лагунных условий Египта.

На сходство состава средне- и познесеноманских комплексов Австралии с европейскими такого же возраста, вероятно, повлияла их приуроченность к умеренным широтам. Различие лишь в том, что австралийские сообщества принадлежали к нотальной зоне.

Поволжский комплекс эласмобранхий сравнительно беден и мелководен, он еще является и одним из наиболее консервативных (КЖ между ранне- и среднесеноманским комплексами составляет 0,81, между средне- и познесеноманским 0,78, между ранне- и познесеноманским почти 0,7). Большое значение коэффициента демонстрируют лишь сообщества Англо-Парижского бассейна (между ранне- и среднесеноманским комплексами 0,88, между средне- и познесеноманским 0,86, между ранне- и познесеноманским 0,79). Фауны иных регионов более изменчивы. КЖ между ранне- и познесеноманскими комплексами юго-запада Франции достигает 0,34, а между австралийскими средне- и познесеноманским лишь 0,15. Состав поволжского комплекса в среднем и позднем сеномане меняется за счет появления лишь нескольких родов (*Protoscyliorhinus* в первой половине среднего сеномана, *Ptychodus* и *Squalicorax* в его второй половине, *Galeorhinus* и *Cantioscyllium* в позднем сеномане). Возможно, подобный консерватизм — общая черта бореальных сообществ. Помимо консерватизма и бедности Поволжского комплекса ему присуще присутствие практически исключительно космополитных форм. В этом он схож с мангышлакским сообществом. Комплексы Англо-Парижского бассейна, напротив, включают в себя несколько эндемичных на тот момент времени родов —

Annea, *Adnetoscyllium*, *Cretascyliorhinus* и дидемиков (sensu Lebedev et Zakharenko, 2010), встреченных еще и на северо-западе Германии – *Pseudospinax* и *Pseudoscyliorhinus*. Подобное можно объяснить, анализируя условия, господствовавшие в акваториях. Местонахождения Поволжья и Мангышлака приурочены к терригенным отложениям, следовательно, сообщества были мелководными. Местонахождения Англо-Парижского бассейна и северо-запада Германии приурочены к карбонатным отложениям, соответственно, сообщества обитали при более значительных глубинах. А эндемики и дидемики представлены именно относительно глубоководными формами, из чего следует затрудненность их миграции в акватории с меньшими глубинами. Присутствие эндемиков в позднем сеномане Литвы (*Squalodalatias*, *Protocentrophorus*) можно связать с некоторой изолированностью данного бассейна крупным массивом суши. Любопытно, что оба рода – катранообразные. Парадоксально, что данный отряд преимущественно глубоководный, но в Литве эти формы обнаружены в терригенных фациях.

Эндемики составляют заметную долю фаун Аквитанского бассейна в раннем и позднем сеномане юго-запада Франции и позднем сеномане севера Испании (эндемичные скаты *Ptychotrigonoides*, *Archingeayia*, *Engolismaia* (Vullo et al., 2007; Vullo et al., 2009)), в среднем сеномане Ливана (эндемичные скаты *Libanopristis*, *Pararaja*, *Cyclobatis*). Эндемичные гиבודнты *Distobatus*, *Aegyptobatus* и скаты *Baharipristis*, *Marckgrafia*, *Sechmetia*, *Renpetia*, *Isidobatus*, *Mafdentia* в позднем сеномане Египта фактически определяют облик сообщества (Werner, 1989; Forey et al., 2003). Раннесеноманский алжирский комплекс эласмобранхий состоит исключительно из скатов-эндемиков *Baharipristis* и *Mafdentia* (Mennad et al., 2020). Все перечисленные формы можно рассматривать как региональные эндемики (Lebedev, Zakharenko, 2010).

Кроме широтной приуроченности (бореальная, тетическая, нотальная области) состав сообществ зависит и от фактора глубин. Реконструкцию примерных значений глубин возможно провести, опираясь на фациальный облик вмещающих пород (Рисунок 28) и таксономический состав сообществ.

Комплексы Англо-Парижского бассейна и северо-запада Германии представляются наиболее глубоководными, поскольку происходят из карбонатных отложений, вероятно формировавшихся на внешнем шельфе, и включают в себя представителей родов *Protosqualus*, *Squalus*, *Notorynchus*, *Cretascyliorhinus*, *Pteroscylidium*, *Scyliorhinus*, *Hexanchus*. Среднесеноманское ливанское сообщество также, вероятно, сложилось в глубоководной обстановке, так как вмещающими породами для него являются мел и известняк. Судя по отсутствию катранов, сцилиоринид и значительно меньшей доле карбонатов, комплексы из Аквитанского бассейна несколько менее глубоководны. Прочие рассмотренные комплексы обитали на гораздо более мелководных участках. А египетское и алжирское сообщества являются скорее лагунными. Дендрограммы сходства (Рисунок 28) показывают, что значения глубин влияют на состав сообществ, но, в отличие от широтного фактора, вероятно, не так непосредственно, один кластер может содержать комплексы из акваторий с разными глубинами (как поволжский и англо-парижский комплексы в среднем и позднем сеномане). Влияние фактора глубин хорошо заметно внутри группировок (сходство англо-парижского и северогерманского комплексов в европейской группировке или комплексов юго-запада Франции и севера Испании в атлантической).

Таким образом, анализ коэффициента сходства Жаккара дал возможность объединения комплексов сеноманских эласмобранхий в пять фаунистических группировок: европейскую, атлантическую, южно-тетическую, индийскую, австралийскую.

Наложение данных КЖ на палеогеографическую карту показало явную зависимость группировок от широтной приуроченности и конфигурации акваторий и массивов суши, играющих роль фактора изоляции. Очевидно и влияние очертаний береговой линии, например, обширные заливы (как в Алжире и Египте) становятся местами обитания изолированных, в значительной мере эндемичных сообществ. Наличие же открытых вод обеспечивает сходство даже географически отдаленных сообществ, как, например, между поволжским и

англо-парижским или венесуэльским и ангольским комплексами. При помощи палеогеографической карты также можно предположить существование двух путей миграции новых форм в воды на территории Поволжья. Один, вероятно, пролегал с запада, а другой – со стороны океана Тетис (Рисунок 30). Проникновение в бассейн в позднем сеномане тетических форм отчасти подтверждается находкой в местонахождении Климовка единственного зуба представителя семейства Sclerorhynchidae (типичного для южной периферии океана Тетис и ранее в сеномане Поволжья неизвестного) (Бирюков и др., 2018б, в). Предварительно, опираясь на появление столь южной формы, можно предположить некоторое повышение температур.

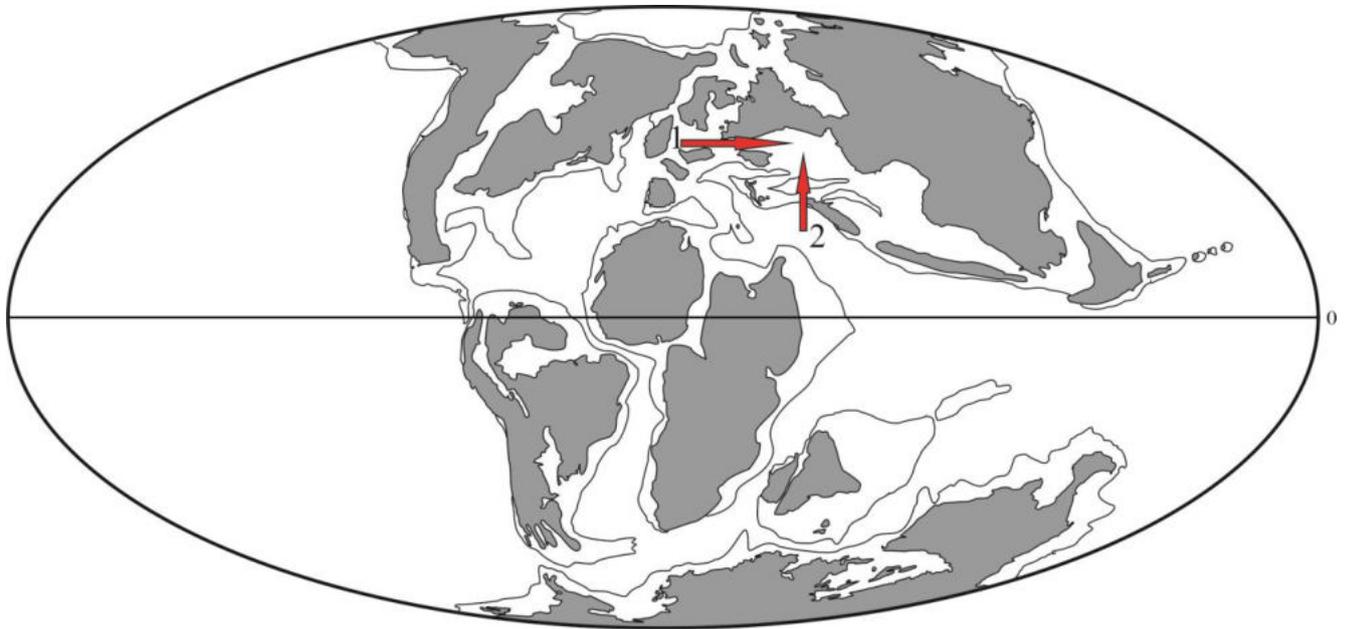


Рисунок 30. Предполагаемые пути миграции эласмобранхий в течение сеноманского века:

1 – из Западной Европы; 2 – из океана Тетис.

Поволжский комплекс сеноманских эласмобранхий состоит практически полностью из космополитных форм (так же, как и мангышлакский). Эндемики и дидемики (относительно глубоководные) присутствуют в комплексах Англо-Парижского бассейна, северо-запада Германии, Литвы. Их доля возрастает в комплексах юго-запада Франции, севера Испании, Ливана и становится определяющей в сообществах из Египта и Алжира.

Также подтверждена климатическая зависимость фаунистических группировок. К бореальной и нотальной зонам приурочены преимущественно

холодноводные европейская и австралийская группировки. Атлантическая, южно-тетическая и индийская группировки тяготеют к более теплым 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 свое влияние, хотя и не столь прямое, что видно внутри каждой отдельной группировки. Безусловно, воздействие разных факторов является комплексным, и вследствие сочетания местных условий даже географически отдаленные сообщества (например, поволжское и тexasское) могут обладать заметным сходством. Для подтверждения палеогеографических выводов по эласмобранхиям были рассмотрены данные и по другим группам. Характер микрофауны также свидетельствует об относительной холодноводности и мелководности акваторий Поволжья в сеноманском веке.

Таким образом, анализ степени сходства между комплексами сеноманских эласмобранхий в сочетании с палеогеографической картой и данными по фациальному составу местонахождений оказывается действенным инструментом выявления вероятных взаимосвязей между сообществами и оценки факторов, воздействующие на них. Это позволяет более точно осветить динамику разнообразия сеноманских эласмобранхий в различных регионах и выявить ее причины (Бирюков, 2021).

Однако следует учесть возможное возражение, что сходство между комплексами в различных регионах может быть порождено исторической преемственностью, а не палеогеографическими факторами. Безусловно, возможность подобной ситуации полностью отрицать невозможно. Но наложение данных по КЖ на палеогеографическую карту, все же, позволяет судить о наличии или отсутствии возможных препятствий для миграции эласмобранхий и, соответственно, о связях между их сообществами. Тем более, что миграция могла идти и непрямыми путями, вполне вероятными для водных свободноплавающих организмов, таких как морские рыбы.

7.2 Замечания по палеоэкологии

В течение многих лет проблема палеоэкологии эласмобранхий оставалась слабо разработанной во всем мире. Внимание различных авторов привлекали, как правило, вопросы образа жизни и трофических связей представителей отдельных групп (Siversson et al., 2015; Newbrey et al., 2015). М.С. Архангельский отводит акулам в целом подчиненную роль (Архангельский, 1999). Зачастую почти не делалось различия между палеоэкологией и палеобиогеографией (Underwood et Cumba, 2010). Лишь в последние годы стали появляться работы, целиком посвященные палеоэкологии хрящевых рыб (Guinot, 2013). Для Поволжья же и территории бывшего СССР в целом данный круг вопросов затрагивался редко и незначительно (Гликман, 1959; Мартенс, 2000). Судя по литологии вмещающих отложений, поволжская фауна эласмобранхий в сеномане, очевидно, входила в состав сублиторальной палеоэкосистемы (Янин, 2015). Единого взгляда на структуру сообществ меловых эласмобранхий не выработано. Так, Г. Гуино (2013) утверждает, что данных для выделения большого количества экоморфотипов недостаточно и предлагает оперировать двумя очевидными крупными группировками: пелагической и нектобентической.

Любопытно, что фауна эласмобранхий может служить для характеристики всей экосистемы. Существует зависимость между биопродуктивностью бассейна и обликом фауны акулых рыб. Так, преобладание мелко- и среднеразмерных форм (хищников среднего уровня) свидетельствуют о высокой биопродуктивности (см., напр., Guinot, 2013). Если обратиться с подобным подходом к сеноманскому морю на территории Поволжья, то можно сделать вывод о высоком уровне его биопродуктивности, поскольку в течение всего века в сообществе эласмобранхий подавляющее большинство составляли именно мелко- и среднеразмерные акулы и скаты. Хотя количество крупных хищников (представители родов *Cretoxyrhina*, *Cretolamna*, *Dwardius*), близких к вершине трофической пирамиды могло быть невелико и вследствие мелководности бассейна. Высокая биопродуктивность сеноманских бассейнов Русской плиты подтверждается наличием фосфоритовых горизонтов, чей генезис тесно связан с

биотой данного возраста (Маленкина, 2005).

На фоне определенного сходства ситуаций с акваториями Западной Европы следует отметить различие причин, приведших к ним. Если на северо-западе Европы господствовали шельфовые (в т. ч. и аваншельфовые) обстановки с наличием апвеллингов, то в эпиконтинентальном бассейне на территории Поволжья роль поставщиков вещества (в первую очередь фосфата), очевидно, играли другие процессы.

Л.А. Несов (1997) выдвигает гипотезу о присутствии на территории юго-востока Русской плиты и в пределах Туранской плиты т.н. континентального апвеллинга. В.Н. Холодов (2006, 2008) предлагает гораздо более экономичную концепцию, согласно которой фосфат поступал в море благодаря выветриванию пород на близлежащей суше с последующим стоком в бассейн. А Г.Н. Батуриным на основании палеотектонических реконструкций утверждается, что все значимые фосфоритоносные бассейны располагались близко к океану как главному источнику фосфора (Батурин, 2004). Однако данная точка зрения, вероятно, не отменяет предыдущую, поскольку разные пути поступления фосфора не исключают друг друга. Но бассейн на юго-востоке Русской плиты был достаточно отдален от океана Тетис, хотя и соединялся с ним. Таким образом, мнение В.Н. Холодова для данных обстановок выглядит предпочтительнее.

Другим фактором, который мог оказать влияние на биоразнообразие в бассейне, является количество кислорода (Malyshkina, Ward, 2016). Глобальным аноксическим событием стало сеноман-туронское (OAE2, событие Бонарелли), затронувшее на рубеже сеноманского и туронского веков практически весь Мировой океан. Его следы фиксируются в России (Крым) (Кобаевич, 1997), Европе (Uchman et al., 2008), Азии (Yilmaz et al., 2010), Африке (El-Sabbagh et al., 2011), Северной Америке, а маркерами является резкое обеднение или зачастую полное исчезновение бентосной фауны, сокращение количества и разнообразия или тоже исчезновение биотурбированности, изменение литологии – появление темных сланцев, мергелей или известняков, обогащенных органикой (указание на бескислородные восстановительные условия). Однако его распространение в

Поволжье сомнительно в силу следующих фактов:

1. Это событие фиксируется в относительно глубоководных отложениях (ближайшее к Поволжью место – Крым), в Поволжье глубоководных отложений не отмечено. Это вызвано, прежде всего, тем, что бассейн, существовавший в регионе, был сугубо эпиконтинентальным. Удаление от окраины платформы составляло более 1000 км. Мелководные обстановки подтверждаются и по литологическим данным – сеноманские отложения Поволжья носят терригенный характер – представлены материалом песчаной и алевроитовой размерности.

2. В Поволжье отсутствуют терминальные отложения сеномана (Зозырев, 2006б).

3. Заметных карбонатно-глинистых прослоев, обогащенных органикой, в верхнем сеномане Поволжья не наблюдается (Иванов, 1995).

4. Сокращения разнообразия бентических форм в верхнем сеномане Поволжья не происходит, это касается и эласмобранхий. Придонных форм эласмобранхий не так много (количество скатов родов *Squatirhina* и *Turoniabatis* вообще минимально (50 и 31 зуб на весь субкомплекс, т.е. 0,21% и 0,13%)), но вполне обычны акулы-ангелы и ковровые акулы (их численность в субкомплексе составляет 278 и 61 зуб соответственно (т.е. 1,19% и 0,26%)).

5. Практически все верхнесеноманские отложения в регионе сильно биотурбированы (Иванов, 1995). Соответственно, была развита инфауна. Исходя из этого, можно утверждать, что недостатка кислорода в придонном слое не наблюдалось. С другой стороны, в сеноманских отложениях Поволжья отсутствуют и литологические маркеры аноксии (например, темноокрашенные тонкодисперсные породы).

Таким образом, никаких указаний на то, что Поволжье было охвачено действием сеноман-туронского аноксийного события до сих пор не обнаружено. Говорить о его влиянии на облик местной фауны эласмобранхий и биоты в целом сейчас не представляется возможным.

Любопытно, что М. Баззи с соавторами на основе статистического анализа размеров зубов и позвонков альб-туронских ламнообразных связывают рост

размеров акул этой линии (в частности, представителей семейства *Anacoracidae*) с реоксигенизацией после события ОАЕ2 на сеноман-туронском рубеже. С ним же они связывают рост их таксономического разнообразия. Такая же тенденция замечена ими и для кархаринообразных (Bazzi et al., 2022). Если же обратиться к сеноманским сообществам Поволжья, то рост разнообразия наблюдается в течение всего сеноманского века, но имеет плавный, нерезкий характер. Рост размеров некоторых эласмобранхий тоже очевиден (например, у тех же *Anacoracidae*). Однако связь подобных тенденций с аноксийным событием и его последствиями неочевидна вследствие постепенности и непрерывности их развития.

Таким образом, анализ палеоэкологии меловатского комплекса эласмобранхий позволяет сделать следующие выводы:

1. На протяжении сеноманского века наблюдается постепенный рост таксономического разнообразия эласмобранхий в Поволжье, что соответствует тенденциям и среди бентосных беспозвоночных (губки, двустворчатые моллюски) (Первушов и др., 1997). Возможно, этому способствовал и кризис среди ихтиозавров с последующим их исчезновением в сеномане (Zverkov et Grigoriev, 2020).

2. Преобладание в сообществе мелко- и среднеразмерных форм эласмобранхий может свидетельствовать о высокой биопродуктивности бассейна.

3. Свидетельств влияния аноксийного события ОАЕ2 на сообщество эласмобранхий в Поволжье (его облик и развитие) до сих пор не обнаружено.

Глава 8. ТАФНОМИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

В меловатских ориктокомплексах зубы эласмобранхий чаще всего играют доминирующую роль вследствие своей прочности, давшей им возможность лучше сохраниться при перемыве терригенных толщ. Означенные ориктокомплексы приурочены к зонам концентрации внутри терригенных пород (песков и алевритов) различной зернистости, почти не содержащих каких-либо фаунистических остатков. Зоны концентрации, как правило, представляют собой фосфоритовые горизонты различной мощности. Степень сохранности ископаемых остатков различается не только в различных фосфоритовых горизонтах, но иногда внутри одного и того же прослоя.

Наилучшей сохранностью, как правило, обладают коронки зубов вследствие их защищенности энамелоидом. Корни же напротив гораздо чаще подвержены разрушению вплоть до полного уничтожения. Подобная ситуация негативно сказывается на определении материала, поскольку корни зачастую могут нести решающую информацию для идентификации родовой и видовой принадлежности зубов. Высокая степень фосфатизации также может оказать на сохранность отрицательное воздействие вследствие того, что фосфатом могут быть забиты питательные отверстия вплоть до их полной неразличимости. А форма, размер и расположение питательных отверстий на корне являются одним из важнейших диагностических признаков.

Тафономия эласмобранхий как отечественными, так и зарубежными авторами чаще всего рассматривается вскользь (Siversson et Machalski, 2017) или не подвергается рассмотрению (см., напр., Underwood et Cumba, 2010). Однако Р. Вулло в своей диссертации рассматривает вопросы тафономии достаточно подробно, в том числе и в аспекте градации степеней сохранности ископаемого материала (Vullo, 2005). Для зубов «*Carcharias*» *amonensis* им предлагаются пять категорий сохранности:

1. Сохранность зуба полная. Корень и коронка целые, неокатанные, основная вершина и боковые зубцы идеально острые, питательная борозда четкая.

2. Сохранность зуба в целом полная. Корень и коронка слегка окатаны, с закругленными краями. Питательная борозда сглажена.

3. Зуб неполный, окатанный. Утрата одной или обеих ветвей корня. Может сохраниться один боковой зубец. Питательная борозда и лингвальный протуберанец практически исчезли.

4. От зуба сохранилась основная вершина коронки с бесформенным остатком корня.

5. От зуба сохранился фрагмент основной вершины субовальных очертаний. Корень утрачен полностью.

Далее сделана попытка применения подобной методики для ориктокомплексов из сеномана Среднего и Нижнего Поволжья. Однако Р. Вулло использует абсолютное исчисление в экземплярах, что, вероятно не вполне рационально, поскольку количество остатков в различных точках наблюдения неодинаково. Возможно, в данном случае больше подходит указание доли каждой категории сохранности в процентах для того или иного местонахождения или уровня, что и было сделано для задействованных в работе материалов. (Рисунки 31 – 33). Дендрограмма сходства построена по индексу Морисита на основе кластерного анализа (Рисунок 34). Вид *E. subulata* взят как наиболее распространенный, многочисленный (он встречается практически во всех местонахождения и поэтому может служить своеобразным индикатором условий). Был задействован материал из 14 местонахождений: Мирошники-3; Меловатка-5, НФГ; Иловля; Нижняя Банновка, НФГ и ВФГ; Безобразовка-1, ФГ№0; Пачелма; Карамышка; Саратов-2, НФГ; Саратов-3, НФГ и СФГ; Саратов-4, НФГ и СФГ; Саратов-1; Багаевка-1; Балашов-1, НФГ и СФГ.

В результате стало очевидно, что категория 1 (наиболее полная сохранность) представлена довольно небольшой долей: от 0%, как, например, в местонахождении Саратов-3, НФГ до 16,43% (Багаевка-1) и 18,18% (Балашов-1, НФГ) (Рисунки 32, 33). Категория 2 составляет более значительную часть сборов: от 13,78 % (Нижняя Банновка, ВФГ) до 45,89% (Багаевка-1) (Рисунки 31, 33). Категория 3 наиболее многочисленна: от 34,88% (Багаевка-1) до 75,44% (Нижняя

Банновка, ВФГ) (Рисунки 33, 31). Категория 4 распространена несильно: от 0% (Безобразовка-1, ФГ№0) до 24,18% (Саратов-2, НФГ) (Рисунки 31, 32). Категория 5 (минимальная степень сохранности) встречается крайне редко и ее доля в коллекциях составляет не более 0,5% в НФГ местонахождения Нижняя Банновка, (Рисунок 31). Возможно, столь малая доля зубов с плохой сохранностью обусловлена затрудненностью их определения до уровня вида или даже рода (вероятно они идентифицированы как *Lamniformes gen. ind.* или даже как *Euselachii gen. ind.*).

За счет большой доли категорий хорошей сохранности (1 и 2) сборы из местонахождений Багаевка-1 и Балашов-1, НФГ объединяются в единый сильно обособленный кластер (Рисунок 34). Также в отдельный кластер выделяется материал из верхнего фосфоритового горизонта местонахождения Нижняя Банновка (Рисунок 34) вследствие того, что в нем доля категории 3 максимальна (75,44%). Коллекции из остальных местонахождений и уровней по долям категорий сохранности различаются незначительно и благодаря этому составляют один кластер.

Исходя из результатов кластерного анализа, возможно сделать вывод, что распределение категорий сохранности, вероятно, не зависит от временной или стратиграфической принадлежности местонахождения ли уровня. Хотя сообщества из местонахождений Багаевка-1 и Балашов-1 (НФГ) имеют позднеэоценоманский возраст, но остальные группируются вне всякой зависимости от возраста или стратиграфического положения. Так, в одной ветви могут оказаться ранне- (Меловатка-5, НФГ), средне-

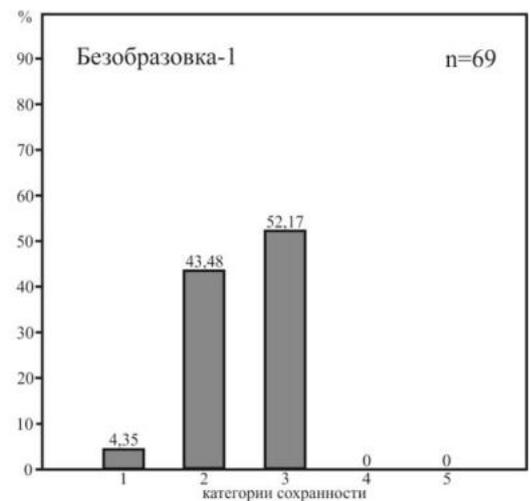
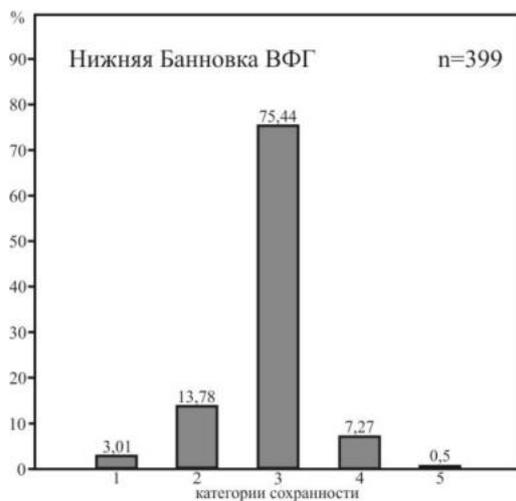
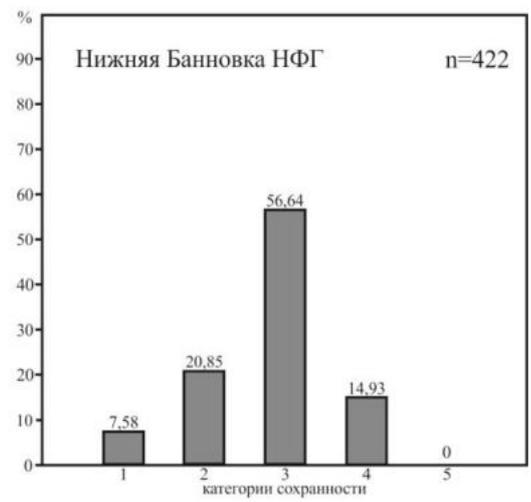
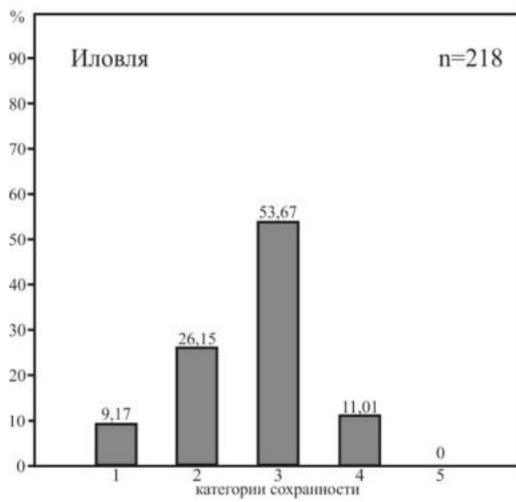
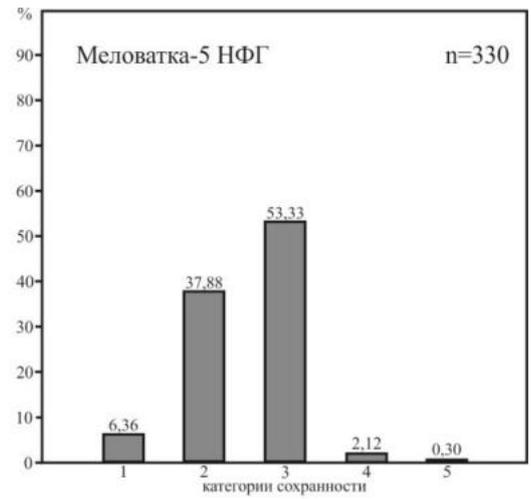
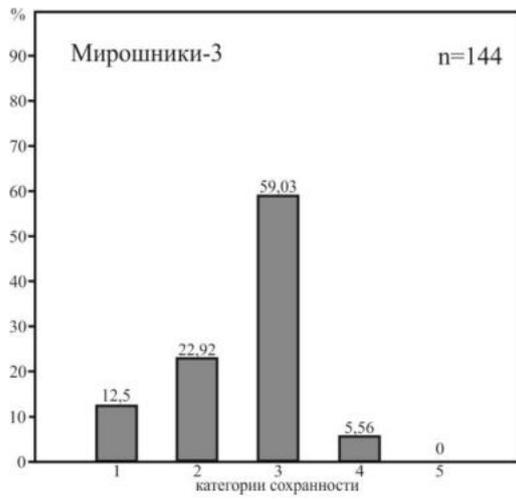


Рисунок 31. Распределение категорий сохранности для зубов *Eostrictolamia subulata* в меловатской свите Нижнего и Среднего Поволжья

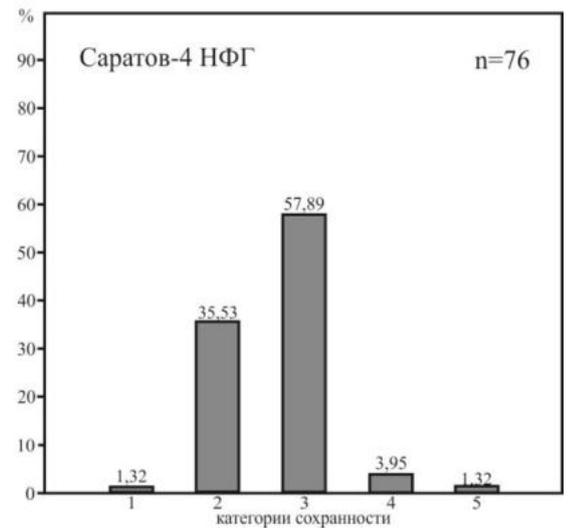
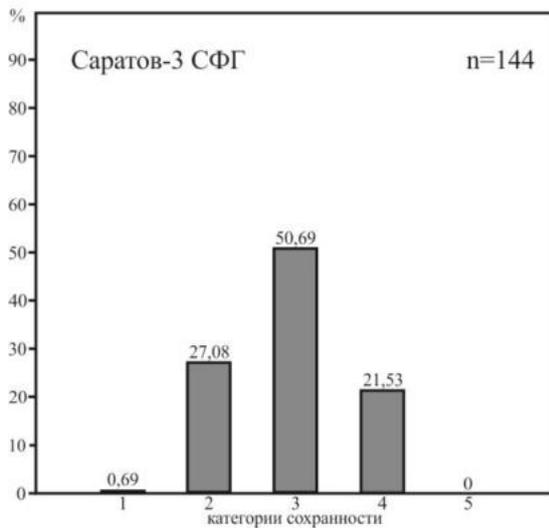
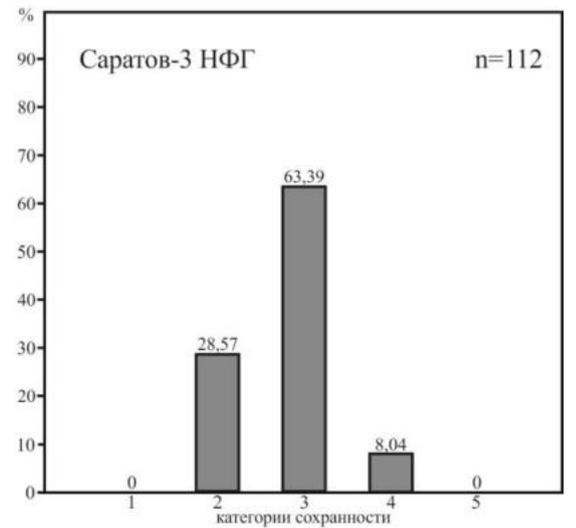
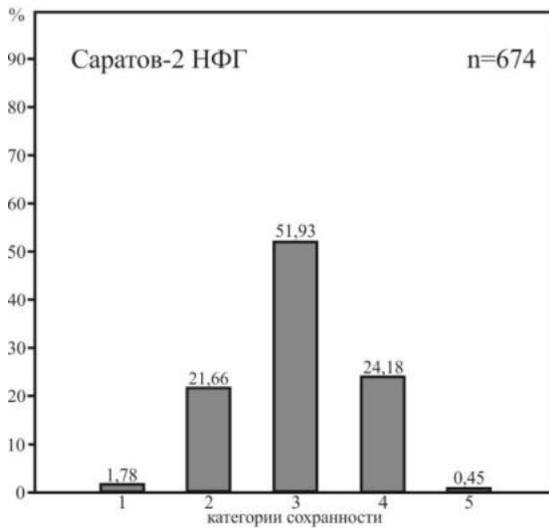
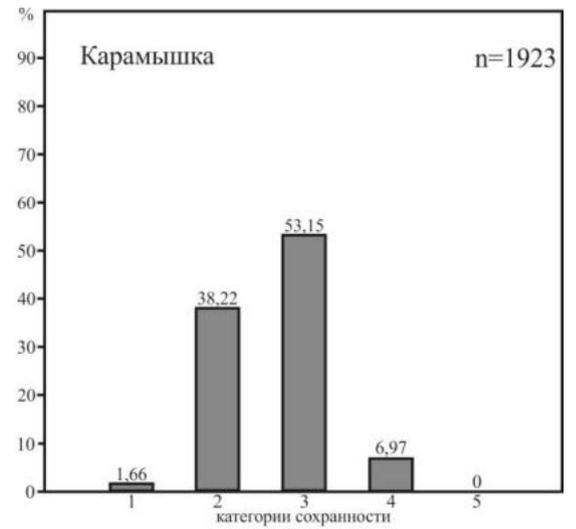
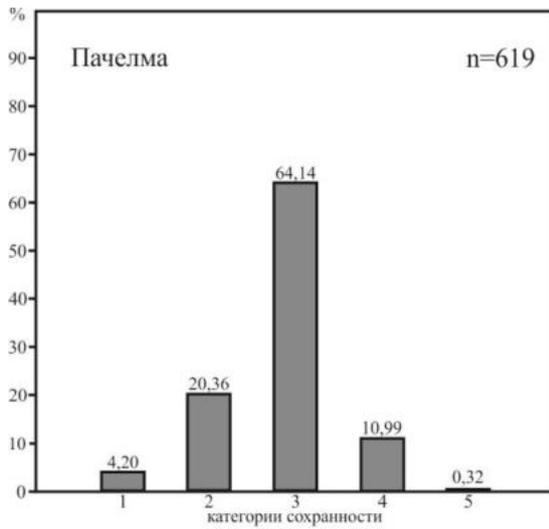


Рисунок 32. Распределение категорий сохранности для зубов *Eostriatolamia subulata* в меловатской свите Нижнего и Среднего Поволжья (продолжение)

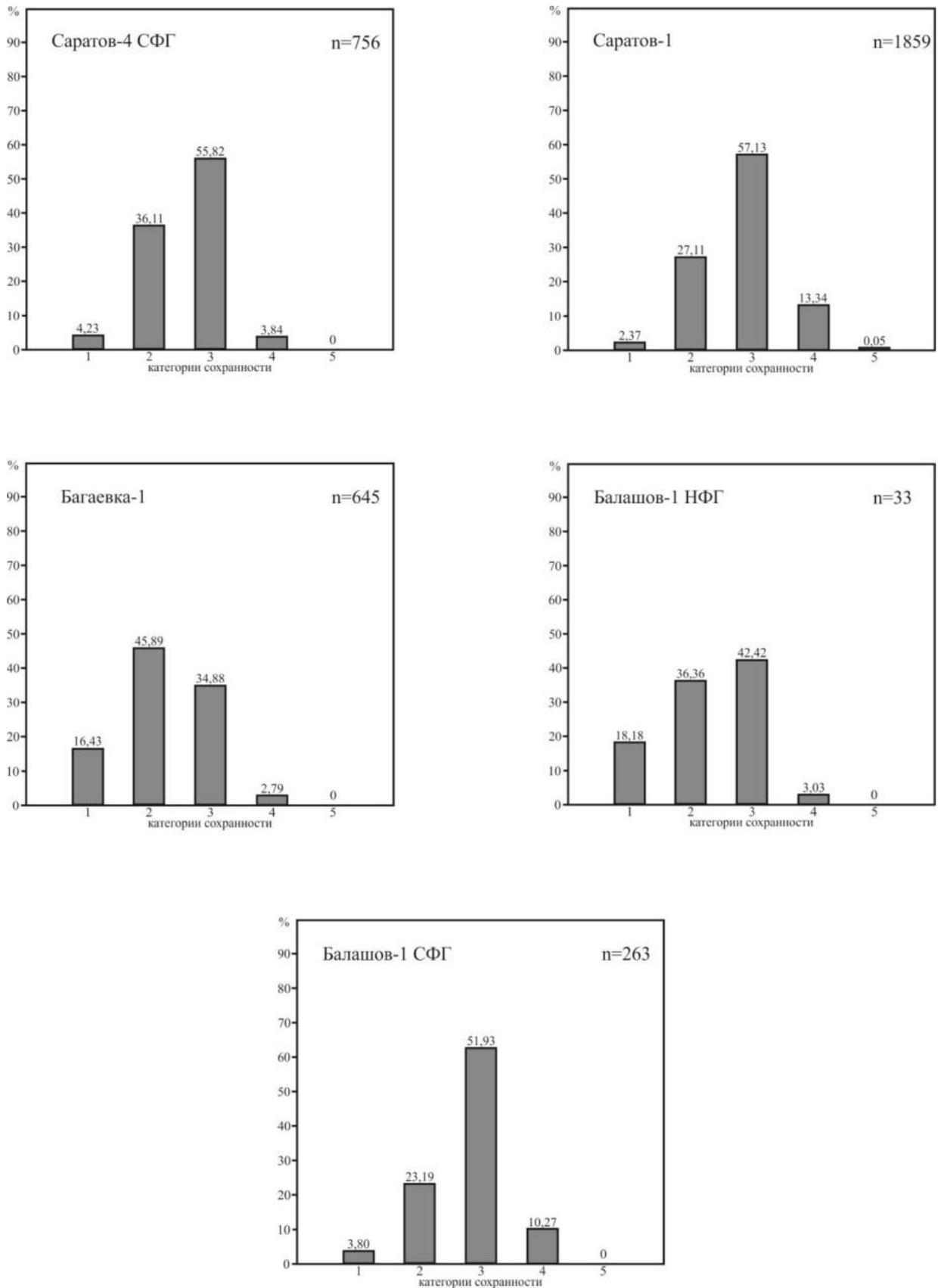


Рисунок 33. Распределение категорий сохранности для зубов *Eostriatolamia subulata* в меловатской свите Нижнего и Среднего Поволжья (окончание)

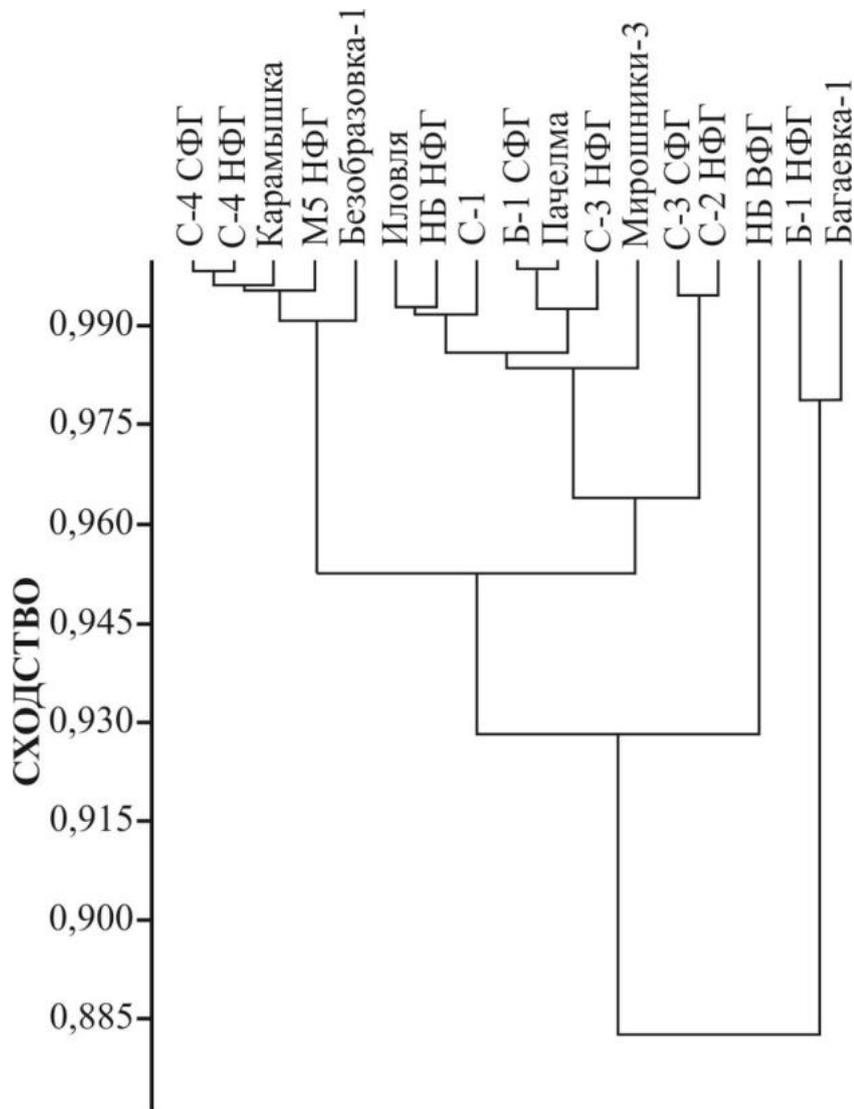


Рисунок 34. Дендрограмма сходства (индекс Морисита), полученная с помощью кластерного анализа для зубов *Eostriatolamia subulata* в зависимости от распределения категорий сохранности

Сокращения: С-4 – Саратов-4, М5 – Меловатка-5, НБ – Нижняя Банновка, С-1 – Саратов-1, Б-1 – Балашов-1, С-2 – Саратов-2, С-3 – Саратов-3, НФГ – нижний фосфоритовый горизонт, СФГ – средний фосфоритовый горизонт, ВФГ – верхний фосфоритовый горизонт.

(Безобразовка-1, ФГ№0) и позднеэоценоманские (Карамышка, Саратов-4) сообщества.

Вероятно, доля той или иной категории сохранности находится в зависимости от длительности перемыва накопленной ранее толщи. Чем больше доля категорий высокой сохранности, тем менее длительным был перемыв (Vullo,

2005), и перенос материала производился на минимальные расстояния. Следовательно, минимальные перемыв и перенос имели место при формировании местонахождений Багаевка-1 и Балашов-1, НФГ. А в наибольшей степени эти процессы себя проявили в ходе формирования верхнего фосфоритового горизонта местонахождения Нижняя Банновка (в нем наиболее велика доля категории 3) или нижнего фосфоритового горизонта местонахождения Саратов-2 (в нем достигает максимума доля категории 4). Повсеместно небольшая доля категории 5 дает возможность утверждать, что в данных акваториях в сеноманском веке перенос на значительные расстояния не производился. Вероятно, длительность формирования уровней концентрации, зависела от характера тектонических движений в каждой конкретной локации: их знака и скорости (Первушов и др., 2001).

Интересно отметить, что оба зуба *Paraisurus macrorhizus*, встреченные в нижнем фосфоритовом горизонте местонахождения Меловатка-5, можно отнести к четвертой категории сохранности (ветви корня утрачены, от корня остался лишь фрагмент). То есть они были захоронены лишь после длительного перемыва. Это еще раз доказывает их переотложенность из более ранних слоев.

Необходимо также обратить внимание на небольшое количество мелкоразмерных остатков, например, зубов представителей родов *Protosqualus*, *Squatirhina*, *Turoniabatis*. Они могут полностью отсутствовать, как, например, в местонахождении Иловля или встречаться в единичных количествах (например, Меловатка-5, НФГ: *Protosqualus* – 1 зуб, *Squatirhina* – 1 зуб, *Turoniabatis* – 2 зуба). В качестве противоположного примера можно привести местонахождение Мирошнилки-3, откуда известно 83 зуба *Protosqualus* или местонахождение Багаевка-1 (26 зубов *Squatirhina*, 18 зубов *Turoniabatis*). Возможно, мелкоразмерные зубы были в большей степени подвергнуты уничтожению при перемыве, учитывая песчаный и алевроитовый характер осадка (могли быть перемолоты им).

Также следует упомянуть, что долгая экспозиция остатков на поверхности тоже сказывается на их сохранности. Однако зачастую не вполне ясно, какой же

из факторов оказал на сохранность наибольшее влияние: перемыв и перенос или экспозиция на поверхности.

Все рассматриваемые в данной работе ископаемые комплексы согласно Р. Вулло можно отнести к типу «усредненных по времени внутри среды обитания» (Vullo, 2005), т.е. сформировавшихся в течение некоего отрезка времени из экологически близких сообществ, обитавших в стабильной среде. При этом на их формирование, вероятно, требовалось довольно небольшое время. Тип концентрации их можно рассматривать как «концентрацию путем конденсации», для которого характерно наличие ископаемых остатков с хорошей или средней сохранностью, отсутствующей или слабой транспортировкой, преобладанием автохтонной составляющей и малой ролью аллохтонной, развитием в начале трансгрессии (Vullo, 2005). Подобная идентификация подтверждается рассмотренным выше примером с зубами *Eostriatolamia subulata*.

С точки зрения Е.Ю. Барабошкина данные конденсированные разрезы можно отнести к мелководным пелагическим или гемипелагическим, сформировавшимся при подъеме уровня моря, благодаря волнению, течениям и биотической активности (Барабошкин, 2008). На принадлежность к подобному типу разрезов указывает и присутствие глауконита и фосфатов. Как видно, мнения Р. Вулло и Е.Ю. Барабошкина не противоречат друг другу. С.Ю. Маленкина относит время формирования данного типа разрезов к переходу между регрессивным и трансгрессивным этапами (Маленкина, 2003).

Рассмотрение некоторых вопросов тафономии сеноманских эласмобранхий Среднего и Нижнего Поволжья позволило прийти к следующим выводам:

1. Хотя зубы эласмобранхий в сеноманских местонахождениях и несут следы повреждений, доля зубов низких степеней сохранности невелика. Несколько больше зубов с полной сохранностью. Преобладают зубы средней степени сохранности (категории 2 и 3 sensu Vullo (2005)). Вероятно, это свидетельствует об отсутствии или минимальной роли переноса и довольно недолгом перемыве ранее накопленной толщи.

2. Вероятно, перемыв и псаммитовая и алевроитовая размерность осадков могли способствовать уничтожению или существенному сокращению численности мелкогазмерных остатков в ряде местонахождений

3. По Р. Вулло (2005) все изученные комплексы можно отнести к типу «усредненных по времени внутри среды обитания» с типом концентрации «путем конденсации», что в целом совпадает с мелкогазмерными пелагическими или гемипелагическими конденсированными разрезами по Е.Ю. Барабошкину (2008). Обе точки зрения не противоречат взглядам С.Ю. Маленкиной на формирование сеноманских фосфоритовых горизонтов (Маленкина, 2003).

Таким образом, благодаря своему строению (в частности, наличие слоя энамелоида), зубы эласмобранхий оказались среди фоссилий одними из наиболее стойких к механическим воздействиям. Это обусловило их способность сохраняться достаточно полно для определения до уровня рода и вида и встречаться в зонах концентрации внутри терригенных толщ сеномана в больших количествах. Данные факторы и сделали возможным рост стратиграфического значения эласмобранхий в этих интервалах. С другой стороны, именно формирование уровней концентрации способствовало накоплению зубов эласмобранхий при уничтожении большинства остатков представителей других групп.

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 акулых рыб предложено рассматривать в качестве руководящих форм при выделении биостратиграфических подразделений в ранге слоев с фауной: *Cretoxyrhina vracconensis* (нижний сеноман (нижнемеловатская подсвита)); *Cretoxyrhina denticulata* (нижняя часть среднего сеномана (нижняя часть среднемеловатской подсвиты)); *Ptychodus decurrens* – *Squalicorax curvatus* (верхняя часть среднего сеномана (верхняя часть среднемеловатской подсвиты)); *Ptychodus mammillaris* – *Squalicorax falcatus* (верхний сеноман (верхнемеловатская подсвита)). 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 акулых 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 Западно-Европейскими, Казахстанскими, Северо-Американскими комплексами эласмобранхий, сообщества из сеномана Поволжья выглядят как наиболее таксономически обедненные и консервативные (в течение века появляется очень незначительное количество новых таксонов, численно, как правило, тоже немногочисленных). Но в позднем сеномане количество таксонов

вполне сопоставимо с несколько менее консервативными комплексами эласмобранхий Англо-Парижского бассейна (структуры сообществ не совпадают в силу различной географической приуроченности, глубинного и температурного факторов). Доказан бореальный облик всей 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. Посредством использования палеогеографических карт 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, как, например, между поволжским и англо-парижским или венесуэльским и ангольским комплексами.

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 также бесспорна, хотя и не так очевидна. Она 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 Западно-Европейским бассейном, другой – с тетическим.

9. Проведено выделение пяти 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), которые в целом соответствуют мелководным пелагическим или гемипелагическим конденсированным разрезам по Е.Ю. Барабошкину (2008).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверьянов, А.О., Гликман, Л.С. Остатки химер (Chondrichthyes, Holocephali) из «губкового горизонта» верхнего мела Саратова/ А.О. Аверьянов, Л.С. Гликман// Палеонтологический журнал. – 1994. – №2. – С. 119–122.
2. Аверьянов, А.О., Мартенс, К.Э. Систематика анакорацидных акул (Chondrichthyes, Anacoracidae) / А.О. Аверьянов, К.Э. Мартенс// Современные проблемы систематики рыб. Тезисы докладов Всероссийской конференции. – СПб, 1998. – С. 10–11.
3. Архангельский, А.Д., Добров, С.А., Семихатов, А.Н. Отчет об исследованиях залежей фосфоритов в Саратовской губернии в 1910 г. / А.Д. Архангельский, С.А. Добров, А.Н. Семихатов // Труды Комиссии Московского сельскохозяйственного института по исследованию фосфоритов. Т.Ш. – М., 1911. – С. 31–186.
4. Архангельский, А.Д., Семихатов, А.Н. Геологическое строение и фосфоритовые залежи центральной части Камышинского уезда Саратовской губернии / А.Д. Архангельский, А.Н. Семихатов // Труды Комиссии Московского сельскохозяйственного института по исследованию фосфоритов. Т.IV. – М., 1912. – С. 465–532.
5. Архангельский, А.Д., Добров, С.А. Геологический очерк Саратовской губернии / А.Д. Архангельский, С.А. Добров – М.: Печатня Яковлева, 1913. – 256 с.
6. Архангельский, М.С. Об экологии морских рептилий и их месте в мезозойских экосистемах / М.С.Архангельский // Проблемы изучения биосферы. Сборник избранных трудов конференции. – Саратов: Колледж, 1999. – С. 108–115.
7. Барабошкин, Е.Ю. Конденсированные разрезы: терминология, типы, условия образования / Е.Ю. Барабошкин // Очерки по региональной геологии. Сб. науч. трудов/ под. ред. В.Н. Староверова – Саратов:

- Издательский центр «Наука», 2008. – С. 20–33.
8. Батури́н, Г.Н. Фосфатонакопление в океане /Г.Н. Батури́н. – М.: Наука, 2004. – 464 с.
 9. Беньямовский, В.Н. Схема инфразонального биостратиграфического расчленения верхнего мела Восточно–Европейской провинции по бентосным фораминиферам. Статья 1. Сеноман–коньяк / В.Н. Беньямовский // Стратигр. Геол.корреляция. – 2008. – Т. 16, № 3. – С. 36–46.
 10. Бирюков, А.В., Попов, Е.В. Состояние изученности и современные задачи исследования фауны эласмобранхий (Chondrichthyes) из сеноманских отложений Поволжья./ А.В. Бирюков, Е.В. Попов // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов», 1998. – М., 1999. – С. 111–112.
 11. Бирюков, А.В., Попов, Е.В. Новые данные по хрящевым рыбам из нижнего сеномана севера Волгоградской области / А.В. Бирюков, Е.В.Попов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов восьмой всероссийской научной школы молодых ученых–палеонтологов 3 – 5 октября 2011 г. – М.: ПИН РАН, 2011. – С. 11–12.
 12. Бирюков, А.В. О первой находке зубов гитарниковых скатов рода *Rhinobatos* (Elasmobranchii: Rhinobatidae) в сандоне Пензенской области / А.В. Бирюков // Геологи XXI века: Материалы XIV научной конференции студентов, аспирантов и молодых специалистов. – Саратов: Изд–во СО ЕАГО, 2013. – С. 9 – 11.
 13. Бирюков, А.В. Первая находка остатков гитарниковых скатов (Elasmobranchii: Rhinobatidae) в верхнем мелу России / А.В. Бирюков // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: тезисы докладов десятой всероссийской научной школы молодых ученых–палеонтологов, 7–9 октября 2013 г. – М.: ПИН РАН, 2013. – С. 2 – 3.
 14. Бирюков, А.В. Из истории изучения верхнемеловых эласмобранхий (Chondrichthyes) Поволжья и сопредельных территорий / А.В. Бирюков // Естественноисторическое краеведение: прошлое и настоящее: Материалы

- ХІІІ краеведческих чтений. / под общ. ред. Г.В. Шляхтина – Саратов: изд–во ООО «Новый ветер», 2014. – С. 18 – 25.
15. Бирюков, А.В. Новые данные по таксономическому составу ламноидных акул (Elasmobranchii: Lamniformes) в нижнем сеномане Поволжья / А.В. Бирюков // «Геологические науки–2014»: Материалы всероссийской научно–практической конференции. – Саратов, 2014. – С. 26 – 27.
 16. Бирюков, А.В. Комплекс эласмобранхий (Chondrichthyes) из нижнего сеномана Поволжья / А.В. Бирюков // 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, 2014. – С. 55–58.
 17. Бирюков, А.В. Сеноманские эласмобранхии (Chondrichthyes) Поволжья: разнообразие и биостратиграфическое значение / А.В. Бирюков // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сборник научных трудов / под ред. Е.Ю. Барабошкина. – Симферополь: Черноморпресс, 2016. – С. 67–69.
 18. Бирюков, А.В. О стратиграфическом значении эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii) в сеномане Правобережного Поволжья / А.В. Бирюков // Известия Саратовского Университета, Новая серия. Серия Науки о Земле. – 2018. – Т. 18, Вып. 1. – С. 27–40.
 19. Бирюков, А.В. Палеобиогеографический анализ комплексов сеноманских эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii) / А.В. Бирюков // Палеонтологический журнал. – 2021. – №5. – С. 86–97.
 20. Бирюков, А.В., Попов, Е.В. Комплексы эласмобранхий (Chondrichthyes) из нижнего и среднего сеномана Поволжья / А.В. Бирюков, Е.В. Попов // Современные проблемы палеонтологии. Материалы LXI сессии палеонтологического общества при РАН (13–17 апреля 2015 г., Санкт–Петербург). – СПб.: ВСЕГЕИ, 2015. – С. 141–142
 21. Бирюков, А.В., Попов, Е.В. Эласмобранхии (Chondrichthyes) верхнего сеномана Саратовского Поволжья: новые данные по таксономическому

- составу и биостратиграфическому значению / А.В. Бирюков, Е.В. Попов // 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, 2016. – С. 220–221.
22. Бирюков, А.В., Попов, Е.В., Малышкина, Т.П. Новое местонахождение сеноманских хрящевых рыб (*Elasmobranchii*, *Holosephali*) в Волгоградском Поволжье / А.В. Бирюков, Е.В. Попов, Т.П. Малышкина // 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.
23. Бирюков, А.В., Попов, Е.В., Морова, А.А., Моров, В.П. О сеноманских эласмобранхиях (*Pisces*, *Chondrichthyes*) в базальном горизонте турона Самарского Предволжья / А.В. Бирюков, Е.В. Попов, А.А. Морова, В.П. Моров // 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.
24. Бирюков, А.В., Попов, Е.В., Морова, А.А., Моров, В.П. Новый комплекс эласмобранхий (*Chondrichthyes*) из базального горизонта турона Самарского Предволжья / А.В. Бирюков, Е.В. Попов, А.А. Морова, В.П. Моров // 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.
25. Бирюков А.В., Попов Е.В., Первушов Е.М. Биостратиграфическое значение эласмобранхий при обосновании подошвы сеноманских отложений в северной части Доно-Медведицких дислокаций / А.В. Бирюков, Е.В. Попов, Е.М. Первушов // Геологические науки – 2021: Материалы Всерос. научно-практ. конф. (Саратов, 2 – 3 декабря 2021 г.) – Саратов: Издательство «Техно-Декор», 2021. – С. 46–49.

26. Воронин, Н.И. О геологическом строении Донской Луки / Н.И. Воронин // Бюллетень МОИП. Нов. сер. Т. Л. Отд. геол. – 1945. – Т. XX. Вып. 3–4. – С. 72–95.
27. Геология СССР. Т. VI. Воронежская и смежные области. Ч. I. Геологическое описание / под ред. А. А. Дубянского и др. М.: Государственное издательство геологической литературы, 1949. – 340 с.
28. Геология СССР. Том XI. Поволжье и Прикамье. Ч. I. Геологическое описание / под ред. К. Р. Чепикова и др. – М.: Недра, 1967. – 872 с.
29. Геология СССР. Т. XLVI. Ростовская, Волгоградская, Астраханская области и Калмыцкая АССР. Ч. I. Геологическое описание / под ред. Ф. А. Белова и др. – М.: Недра, 1970. – 668 с.
30. Глазунова, А.Е. Палеонтологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Поволжья. Верхний мел / А.Е. Глазунова. – М.: Недра, 1972. – 204 с.
31. Гликман, Л.С. Верхнемеловые позвоночные окрестностей Саратова. Предварительные данные / Л.С. Гликман // Ученые записки Саратовского университета. Том 38 (Сборник студенческих работ). – Харьков, 1953. – С. 51–54.
32. Гликман, Л. С. О возрасте фосфоритового горизонта в кровле сеномана окрестностей Саратова по находкам зубов рыб / Л.С. Гликман // Ученые записки СГУ им. Н.Г. Чернышевского. – 1955. – Т. XLV. – Выпуск геологический. – С. 83–84.
33. Гликман, Л.С. Положение ламноидных акул в системе эласмобранхий / Л.С. Гликман // Доклады АН СССР. – 1956. – Том 108. – № 3. – С. 555–557.
34. Гликман, Л.С. О филогенетическом развитии рода *Anasoga* / Л.С. Гликман // Доклады АН СССР. – 1956. – Том 109. – № 5. – С. 1049–1052.
35. Гликман, Л.С. О систематическом значении добавочных зубцов на зубах акул семейства *Lamnidae* и *Scapanorhynchidae* / Л.С. Гликман // Труды Геологического музея им. А.П. Карпинского. – М.–Л.: Издательство АН СССР: 1957. – Выпуск 1. – С. 103–109.

36. Гликман, Л.С. О генетической связи семейства Lamidae и Odontaspidae и новых родах верхнемеловых ламнид / Л.С. Гликман // Труды Геологического музея им. А.П. Карпинского. – М.–Л: Издательство АН СССР: 1957. – Выпуск 1. – С. 110–117.
37. Гликман, Л.С. О возрасте нижнего фосфоритового горизонта в окрестностях Красного Яра Сталинградской области / Л.С. Гликман // Труды Геологического музея им. А.П. Карпинского. М.–Л: Издательство АН СССР: 1957. – Выпуск 1. – С. 118–120.
38. Гликман, Л.С. Зубы туронских рыб из Таджикской ССР / Л.С. Гликман // Труды Геологического музея им. А.П. Карпинского. М.–Л: Издательство АН СССР: 1957. – Выпуск 1. – С. 121–122.
39. Гликман, Л.С. О темпах эволюции ламноидных акул / Л.С. Гликман // Доклады АН СССР. – 1958. – Том 123. – № 3. – С. 568–571.
40. Гликман, Л.С. Направления эволюционного развития и экология некоторых групп меловых эласмобранхий / Л.С. Гликман // Труды 2–ой сессии Всесоюзного палеонтологического общества. – 1959. – С. 52–62.
41. Гликман, Л.С. Эволюция эласмобранхий в трансгрессивные и регрессивные эпохи/ Л.С. Гликман // Труды V и VI сессии Всесоюзного палеонтологического общества. – 1962. – С. 226–234.
42. Гликман, Л. С. Подкласс Elasmobranchii. Акуловые / Л.С. Гликман // Основы палеонтологии. – Том 11. – Беспчелюстные и рыбы. / под ред.Ю.А. Орлова.– Л.: Наука, 1964. – С. 196–237.
43. Гликман, Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. / Л.С. Гликман. – М.: Наука, 1964. – 229с.
44. Гликман, Л.С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. / Л.С. Гликман. – М.: Наука, 1980. – 248 с.
45. Гликман, Л.С., Шважайте, Р.А. Акулы семейства Anacoracidae из сеномана и турона Литвы, Поволжья и Средней Азии / Л.С. Гликман, Р.А. Шважайте // Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. – Вильнюс, 1971. – С. 185–193.

46. Гликман, Л.С., Мертинене, Р.А., Несов, Л.А., Рождественский, А.К., Хозацкий, Л.И., Яковлев, В.Н. Позвоночные / Л.С. Гликман, Р.А. Мертинене, Л.А. Несов, А.К. Рождественский, Л.И. Хозацкий, В.Н. Яковлев// Стратиграфия СССР. Меловая система. В 2-х полутоммах. / под ред. М. М. Москвина. – Полутом 2. – М.: Недра, 1987. – С. 255–262.
47. Гликман, Л.С., Аверьянов, А.О. Эволюция меловых ламноидных акул рода *Eostriatolamia* / Л.С. Гликман, А.О. Аверьянов // Палеонтологический журнал. – 1998. – № 4. – С. 54–62.
48. Голынец, Ф.Ф. К изучению оползневого побережья в районе ст. Увек / Ф.Ф. Голынец – Саратов: Издательство Нижне–Волжского научного общества краеведения, 1928. –Выпуск 35. – Ч. 4. – 29 с.
49. Голынец, Ф.Ф. Гидрогеологическое исследование правобережной части Хоперского округа / Ф.Ф. Голынец // Известия Нижне–Волжского института краеведения им. А.М. Горького. – 1929. – Т III.
50. Голынец Ф.Ф. О геологических исследованиях железорудных образований в Хоперском округе / Ф.Ф. Голынец // Известия Нижне–Волжского института краеведения им. А.М. Горького. – 1929. – Т III.
51. Голынец, Ф.Ф. Геологическая карта правобережья Хопра в среднем течении (в западной части 75 – го листа 10–верстной карты). / / Ф.Ф. Голынец – Саратов: Нижне–Волжское научное общество краеведения, 1930. – 8 с.
52. Горшенин, Ю.Д., Шкатов, Е.Н. Стратиграфия верхнемеловых отложений в нижнем течении реки Хопра / Ю.Д. Горшенин, Е.Н. Шкатов // Ученые записки Казанского университета им. В.И. Ульянова–Ленина. – 1951. – Т. III. – Кн.10. – С. 91–94.
53. Григорьев, Д.В., Аверьянов, А.О., Архангельский, М.С., Первушов, Е.М., Зозырев, Н.Ю. О находке мозазавра в сеномане России / Д.В. Григорьев, А.О. Аверьянов, М.С. Архангельский, Е.М. Первушов, Н.Ю. Зозырев // Палеонтологический журнал. – 2009. – № 3. – С.76–82.
54. Железко, В.И. Рыбы (селахии) / В.И. Железко // Меловые отложения Южного Зауралья (район Верхнего Притоболья). – Свердловск: УрО АН

- СССР, 1990. – С. 122–133.
55. Железко, В.И. Биостратиграфия фосфоритоносных формаций мела–палеогена Зауралья и Северо–Запада Казахстана по эласмобранхиям. / В.И. Железко // Автореферат диссертации на соискание степени доктора геолого–минералогических наук. – Екатеринбург, 1995. – 42с.
 56. Железко, В.И. Зональная хроностратиграфическая шкала верхнего мела Евразии по акуловым рыбам / В.И. Железко // Ежегодник–96. – Екатеринбург, 1997. – С. 9–13.
 57. Железко, В.И. Классификация, методы изучения и особенности эволюции зубных систем акул отряда Lamniformes / В.И. Железко // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Сборник научных трудов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2000. – Выпуск 4. – С. 104–127.
 58. Железко, В.И. О развитии зубного аппарата пелагических акул рода *Hispidaspis* Sokolov, 1978 (по материалам из отложений среднего и верхнего мела Средней Азии и Казахстана). / В.И. Железко // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Сборник научных трудов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2000. – Выпуск 4. С. 128–135.
 59. Железко, В.И. Эволюция зубных систем акул рода *Pseudoisurus* Glückman, 1957 – крупнейших меловых пелагических хищников / В.И. Железко // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Сборник научных трудов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2000. – Выпуск 4. С. 136–141.
 60. Железко, В.И., Гликман, Л.С. О сеноманских отложениях Западного Казахстана и некоторых меловых акулах–склерофагах / В.И. Железко, Л.С. Гликман // Проблемы геологии Западного Казахстана. К 60–летию акад. Александра Леонидовича Яншина. – АН Казахской ССР: 1971. – С. 179–188.
 61. Зозырев, Н.Ю. Вертикальное распространение фораминифер в сеноманских отложениях Правобережного Поволжья (юг Пензенской, Саратовская и север Волгоградской областей) / Н.Ю. Зозырев // Известия Саратовского Университета, Новая серия. Серия Науки о Земле. – 2006. – Т. 6, Вып. 1 – С. 31—39.

62. Зозырев Н.Ю. Меловатская свита (сеноман Правобережного Поволжья): новые данные по стратиграфическому положению и объему / Н.Ю. Зозырев // Известия Саратовского университета, Новая серия. Серия Науки о Земле. – 2006. – Т. 6, Вып. 1 – С. 39—48
63. Зозырев, Н.Ю. Сеноман юго–востока Рязано–Саратовского прогиба: стратиграфия и палеогеография / Н.Ю. Зозырев // Автореферат диссертации на соискание степени кандидата геолого–минералогических наук. – Саратов, 2006. – 24 с.
64. Зонов, Н.Т., Петрокович, Ю.А. Обзор геологического строения месторождения пластовых фосфоритов и бурых железняков бассейна реки Хопра / Н.Т. Зонов, Ю.А. Петрокович // Агрономические руды СССР. – Т. III. – Ч. II. – М.–Л.: Гостоптехиздат, 1934. – С. 25–45.
65. Иванов А.В. Маринакулаты – проблематичный новый тип животных из мела и палеогена России / А.В. Иванов – Саратов: Издательство УНЦ «Колледж», 1995. – 151 с.
66. Иванов, А.В. Каталог местонахождений маринакулат / А.В. Иванов – Саратов: Издательство Саратовского университета, 1996. – 106 с.
67. Иванов, А.В. История представлений о стратиграфии сеноманских отложений Нижнего Поволжья и прилежащих территорий / А.В. Иванов // Недра Поволжья и Прикаспия. – 2007. – Вып. 49. – С. 32–48.
68. Камышева–Елпатьевская, В.Г., Иванова, А.Н. Атлас руководящих форм ископаемых фаун Саратовского Поволжья / В.Г. Камышева–Елпатьевская, А.Н. Иванова – Саратов: Издательство Саратовского университета, 1947. – 136 с.
69. Колмакова, О.Е. Местонахождение сеноманских эласмобранхий Пудовкино–3 / О.Е. Колмакова // Геологи XXI века. Материалы региональной молодежной научной конференции (21–22 марта 2000 г., Саратов). – Саратов, 2000. – С. 11–12.
70. Копаевич, Л.Ф. Сеноманские и туронские события в юго–западном Крыму / Л.Ф. Копаевич // Вестник МГУ. Серия 4. Геология. – 1997. – № 3. – С. 49–

- 54.
71. Курлаев, В.И., Семенов, В.Л. К вопросу об альбских и сеноманских отложениях района среднего и нижнего течения р. Хопра / В.И. Курлаев, В.Л. Семенов // Ученые записки СГУ им. Н.Г. Чернышевского. – 1951. – Т. XXVIII. – Выпуск геологический. – С. 256–260.
72. Курочкин, Е.Н., Савельев, С.В., Постнов, А.А., Первушов, Е.М., Попов, Е.В. Головной мозг примитивной птицы из верхнего мела Европейской части России / Е.Н. Курочкин, С.В. Савельев, А.А. Постнов, Е.М. Первушов, Е.В. Попов // Палеонтологический журнал. – 2006. – № 6. – С. 69–80.
73. Лебедев, Н.И. Предварительный отчет о геологических исследованиях в бассейне р. Медведицы в пределах 75–го листа десятиверстной карты европейской части России / Н.И. Лебедев // Известия Геологического комитета. – 1892. – Т. XI. – №2. – С. 39–55.
74. Мазарович, А.Н. О гольте Южного Поволжья / А.Н. Мазарович // Бюллетень МОИП. – 1917. – Т. XXXI. – С. 23.
75. Мазарович, А.Н. Основные черты строения северного конца Доно–Медведицкого вала / А.Н. Мазарович // Бюллетень МОИП. – 1926. – Т. IV. – № 1. – С. 46–73.
76. Маленкина, С.Ю. Геология и условия формирования сеноманских и кампанских фосфатонесных отложений Воронежской антеклизы / С.Ю. Маленкина // Автореферат диссертации на соискание степени кандидата геолого–минералогических наук. – Москва, 2003. – 24 с.
77. Маленкина, С.Ю. Обстановки осадконакопления и роль биоты в фосфатогенезе позднего мела Воронежской антеклизы / С.Ю. Маленкина // (ред.) Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сборник статей II Всероссийского совещания. / под ред. В.В. Аркадьева, В.А. Прозоровского. – СПб, 2005. – С. 209–225.
78. Малышкина, Т.П. Эласмобранхии западной окраины Западно–Сибирского палеогенового бассейна / Т.П. Малышкина – Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2006. – 224 с.

79. Мартенс, К.Э. Систематика и эволюция акул семейства Anacoracidae (Chondrichthyes, Lamniformes) / К.Э. Мартенс // Диссертация на соискание ученой степени магистра. – СПб., 2000. – 147 с.
80. Меннер, В.В. Селяхии палеогена Мангышлака, Эмбы и Восточного Урала / В.В. Меннер // Бюллетень МОИП. – 1928. – Т. 6. № 3–4. – С. 292–338.
81. Мертинене, Р.А. О верхнеальбском возрасте есяской свиты Южной Прибалтики / Р.А. Мертинене // Стратиграфия фанерозоя Прибалтики. – Рига: Зинатне, 1978. – С. 139–146.
82. Мертинене, Р.А. Зубы эласмобранхий альбских и сеноманских отложений западной части Восточно–Европейской платформы и их стратиграфическое значение. / Р.А. Мертинене // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геолого–минералогических наук. – Киев, 1980. – 26 с.
83. Мертинене, Р.А. Гистология зубов эласмобранхий / Р.А. Мертинене // Палеонтологический журнал. – 1982. – №4. – С. 74–82.
84. Мертинене, Р.А. Зональное расчленение альбских и сеноманских отложений западной части Восточно–Европейской платформы по зубам акул. / Р.А. Мертинене // Современное значение палеонтологии для стратиграфии. – Л., 1982. – С. 110–117.
85. Мертинене, Р.А., Несов, Л.А. Остатки хрящевых рыб мела Средней Азии и Казахстана как источник сведений о возрасте и генезисе отложений / Р.А. Мертинене, Л.А. Несов // Палеонтология и детальная стратиграфия и корреляция. Труды XXVIII сессии Всесоюзного палеонтологического общества, Ташкент, 25–29 января 1982 г. – Ташкент, 1982. – С. 35–41.
86. Мертинене, Р.А., Несов, Л.А. Акулы–склерофаги группы археоселахий мела Средней Азии и Монголии / Р.А. Мертинене, Л.А. Несов // Доклады АН Таджикской ССР. – 1991. – Т. XXXIV. – № 1. – С.54–57.
87. Милановский, Е.В. Геологический и гидрогеологический очерк правобережья Волги от Тетюшей до г. Красноармейска / Е.В. Милановский // Оползни Среднего и Нижнего Поволжья и меры борьбы с ними. – М.–Л.:

- ОНТИ, 1935. – С. 8–43.
88. Милановский, Е.В. Очерк геологических условий в районе основных сооружений Доно–Волжского комплекса / Е.В. Милановский // Труды Первой Азово–Черноморской краевой геологической конференции: [25–29 нояб. 1934 г.]. –Т. I. – Ростов–на–Дону: Азчергеология, 1935. С. 30–61.
89. Милановский, Е.В. Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья / Е.В. Милановский – М.–Л.: Государственное научно–техническое издательство нефтяной и горно–топливной литературы, 1940. – 276 с.
90. Морозов, Н.С. Верхнемеловые отложения междуречья Дона и Северного Донца и Южной части Волго–Донского водораздела / Н.С. Морозов – Саратов: Издательство Саратовского университета, 1962. –177 с.
91. Найдин, Д.Л. Некоторые особенности распространения в пределах Европы верхнемеловых белемнитов / Д.Л. Найдин // Бюллетень МОИП – 1954. – Т. XXIX. – Вып. 3. – С. 19–28.
92. Нелихов А.Е. Жизнь палеонтолога В.А. Киприянова / А.Е. Нелихов // Сборник трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева «Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии». – Саратов: «Кузница рекламы», 2017. С. 202–211.
93. Несов, Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии / Л.А. Несов – СПб.: Институт земной коры Санкт–Петербургского университета, 1997. 218 с.
94. Несов, Л.А. Китовая акула *Eorhincodon* gen. nov. (Rhincodontidae) – древнейший и очень крупный представитель семейства из сеномана (поздний мел) Белгородской и Волгоградской областей / Л.А. Несов // Материалы по истории фауны Евразии. Труды Зоологического института РАН. – 1999. – № 277. – С. 95–103.
95. Несов, Л.А., Удовиченко, Н.И. Новые находки остатков позвоночных мела и палеогена Средней Азии / Л.А. Несов, Н.И. Удовиченко // Вопросы палеонтологии. – 1986. – № 9. – С. 129–136.

96. Олферьев, А.Г., Алексеев, А.С. Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно–Европейской платформы : объяснительная записка. / А.Г. Олферьев, А.С. Алексеев – М.: ПИН РАН, 2005. – 204 с.
97. Олферьев, А.Г., Беньямовский, В.Н., Вишневская, В.С., Иванов, А.В., Копаевич, Л.Ф., Первушов, Е.М., Сельцер, В.Б., Тесакова, Е.М., Харитонов, В.М., Щербинина, Е.А. Верхнемеловые отложения СЗ Саратовской области. Статья 1. Разрез у д. Вишневое. Лито- и биостратиграфический анализ / А.Г. Олферьев, В.Н. Беньямовский, В.С. Вишневская, А.В. Иванов, Л.Ф. Копаевич, Е.М. Первушов, В.Б. Сельцер, Е.М. Тесакова, В.М. Харитонов, Е.А. Щербинина // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2007. – Т. 15. – № 6. – С. 62–109.
98. Орлов, А.Н. Копролиты как показатели переноса / А.Н. Орлов // Материалы по методам тафономических исследований: Межвузовский научный сборник – Саратов: Издательство Саратовского университета, 1992. – С. 151–152.
99. Павлов, А.В. Геологическое исследование залежей фосфоритов в северной части области Войска Донского, в юго– западной части Саратовской и восточной части Воронежской губерний / А.В. Павлов // Отчет по геологическому исследованию фосфоритовых залежей. – Труды Комиссии Московского сельскохозяйственного института по исследованию фосфоритов. – 1914. – С. 617–663.
100. Первушов Е.М. Стратиграфическое значение позднемеловых губок / Е.М. Первушов // Труды НИИ геологии Саратовского университета. Новая серия. – 2002. – Т. X. – С. 56–66.
101. Первушов, Е.М. Стратиграфическая приуроченность скелетных губок в породах верхнего мела юго–востока Русской плиты / Е.М. Первушов // 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. Афолина, М.В. Черепановой. – Владивосток: Дальнаука, 2014. – С. 237–239.

102. Первушов, Е.М., Иванов, А.В., Попов, Е.В. Средне– и поздне меловая биота юго–востока Европейской палеобиогеографической области / Е. М. Первушов, А.В. Иванов, Е.В. Попов // Палеонтологический журнал. – 1997. – № 3. – С.1–7.
103. Первушов, Е.М., Иванов, А.В., Гужиков, А.Ю., Бишев, Т.И. Результаты комплексного изучения альбских–сеноманских отложений в разрезах Меловатка–6 и Красный Яр–1 (Волгоградская область) / Е. М. Первушов, А.В. Иванов, А.Ю. Гужиков, Т.И. Бишев // Сборник научных трудов НИИ геологии при СГУ. Новая серия. – 1999. – Т. I. –С. 65–78.
104. Первушов, Е.М., Иванов, А.В., Попов, Е.В. Местная стратиграфическая схема верхнемеловых отложений правобережного Поволжья / Е. М. Первушов, А.В. Иванов, Е.В. Попов // Сборник научных трудов НИИ геологии при СГУ. Новая серия. – 1999. – Т. I. –С. 85–94.
105. Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В. Этапы формирования средне–поздне меловой биоты юго–востока Среднерусской провинции / Е. М. Первушов, А.В. Иванов, Е.В. Попов // Проблемы изучения биосферы. Избранные труды Всероссийской научной конференции. – Саратов: Изд–во ГосУНЦ “Колледж”. – 1999. С. 59–62.
106. Первушов, Е.М., Архангельский, М.С., Иванов, А.В. Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья / Е. М. Первушов, М.С. Архангельский, А.В. Иванов – Саратов.: Издательство ГосУНЦ «Колледж», 1999. – 230 с.
107. Первушов, Е.М., Малышев, В.В., Зозырев, Н.Ю. Анализ перерывов и несогласий в структуре верхнемеловых образований Правобережного Поволжья / Е.М. Первушов, В.В. Малышев, Н.Ю. Зозырев // Сборник научных трудов НИИ геологии при СГУ. Новая серия. – 2001. – Т. VIII. –С. 91–99.
108. 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 / Е.М. Первушов, В.Б. Сельцер, Е.А. Калякин, В.А. Фомин, И.П. Рябов, Е.И. Ильинский, А.А. Гужикова, А.В. Бирюков, А.М. Суринский // Известия Саратовского Университета, Новая серия. Сер. Науки о Земле. – 2017. – Т. 17, Вып. 2. – С. 105–116.
109. 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 магнито–стратиграфическое изучение разрезов «Озерки» (верхний мел, Саратовское правобережье). Статья 2. Характеристика ориктокомплексов и биостратиграфия / Е.М. Первушов, В.Б. Сельцер, Е.А. Калякин, В.А. Фомин, И.П. Рябов, Е.И. Ильинский, А.А. Гужикова, А.В. Бирюков, А.М. Суринский // Известия Саратовского Университета, Новая серия. Сер. Науки о Земле. – 2017. – Т. 17, Вып. 3. – С. 182–199.
110. Попов, Е. В. Верхнемеловые копролиты Нижнего Поволжья / Е.В. Попов // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Межвузовский научный сборник 7 – Саратов: Издательство Саратовского университета, 1993. – С. 143–148.
111. Попов, Е.В. Отечественная палеонтология мезо–кайнозойских хрящевых рыб на рубеже столетий: некоторые итоги и текущие задачи / Е.В. Попов // Палеонтология в России: итоги и перспективы. Тезисы докладов XLVI сессии Палеонтологического общества (Санкт–Петербург, 24–28 января 2000). – СПб, 2000. – С. 77–78.
112. Попов, Е.В. Меловые и палеоценовые химеровые рыбы (Holocerphali, Chimaeroidei) юга Европейской России. / Е.В. Попов // Автореферат диссертации на соискание степени кандидата геолого–минералогических наук. – Саратов, 2004. – 24 с.
113. Попов, Е.В., Бирюков, А.В. О находках зубов пила–рыб (Batomorphi: Sclerorhynchidae) в верхнем мелу Нижнего Поволжья. / Е.В. Попов, А.В.

- Бирюков // Геологические науки–99: тезисы докладов межведомственной научной конференции. – Саратов, 1999. – С. 55–56.
114. Попов, Е.В., Лапкин, А.В. Новый вид акул рода *Galeorhinus* (Chondrichthyes: Triakidae) из сеномана Нижнего Поволжья / Е.В. Попов, А.В. Лапкин // Палеонтологический журнал. – 2000. – № 4. – С. 72–75.
115. Попов, Е.В., Бирюков, А.В. Кархаринообразные акулы (Elasmobranchi: Sarcharhiniformes) в сеномане Поволжья / Е.В. Попов, А.В. Бирюков // 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. Афолина, М.В. Черепановой. – Владивосток: Дальнаука, 2014.–С. 262–263.
116. Попов Е.В., Гликман Е.Л. Жизнь и научное наследие Леонида Сергеевича Гликмана (1929–2000) / Е.В. Попов, Е.Л. Гликман // Труды Зоологического института РАН. – 2016. – Т. 320. – № 1. – С. 4–24.
117. Попов, Е.В., Лопырев, В.А., Бирюков, А.В., Воронков, И.Р. О новом местонахождении верхнемеловых хрящевых рыб в Южном Зауралье / Е.В. Попов, В.А. Лопырев, А.В. Бирюков, И.Р. Воронков // Геологические науки – 2019. Материалы науч. межвед. конф. (с междунар. участ.) (Саратов, 24 – 25 октября 2019 г.) – Саратов: Издательство «Техно–Декор», 2019.– С. 71–72.
118. Разумовская, Е.Б. Акулы–склерофаги рода *Ptychodus*: палеоэкологические и биостратиграфические наблюдения / Е.Б. Разумовская // Геологи XXI века. Материалы региональной молодежной научной конференции (21–22 марта 2000 г., Саратов). – Саратов, 2000. – С. 14–15.
119. Рогович, А.С. Об ископаемых рыбах губерний Киевского учебного округа / А.С. Рогович // Киев: 1860. – 105 с.
120. Рухина, Е.В. К вопросу о границе сеноманского бассейна в Саратовском Поволжье / Е.В. Рухина // Ученые записки ЛГУ. – 1945 . – № 65. – Вып.13. – С. 173–183.
121. Семихатов, А.Н. Меловые и третичные фосфориты юго–востока

- европейской части СССР / А.Н. Семихатов // Фосфориты СССР. – Л.: Издательство геологического комитета, 1927. – С. 105–131.
122. Сельцер, В.Б., Иванов, А.В. Атлас позднемеловых аммонитов Саратовского Поволжья Монография. / В.Б. Сельцер, А.В. Иванов – М.: Книжный дом «Университет», 2010. – 152 с.
123. Синцов, И.Ф. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии / И.Ф. Синцов, // Материалы для геологии России. – Т. 4. – СПб: Типография Императорской АН, 1872. – С. 1–127.
124. Соколов, М.И. Зубы акул как руководящие ископаемые при зональном расчленении меловых отложений Туранской плиты / М.И. Соколов. – М.: Недра, 1978. – 70 с.
125. Стародубцева И.А., Сорока И.Л. В.А. Киприянов – инженер, палеонтолог и геолог / И.А. Стародубцева, И.Л. Сорока // Геология и разведка. – 2016 – № 6. – С. 68–74.
126. Стратиграфический кодекс России. 3–е изд. – СПб: Издательство ВСЕГЕИ, 2019. – 96 с.
127. Стратиграфия СССР. Меловая система. В 2–х полутомах. / под ред. М. М. Москвина. – Полутом 1. – М.: Недра, 1986. – 340 с.
128. Суяркова, А.А. Отчет о деятельности палеонтологического общества за 2016 год / А.А. Суяркова // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН (3–7 апреля 2017 г., Санкт–Петербург). – Санкт–Петербург, 2017. С. 238 – 240.
129. Суяркова, А.А. Отчет о деятельности палеонтологического общества за 2020 год / А.А. Суяркова // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Материалы LXVII сессии Палеонтологического общества при РАН. – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 185 – 187.
130. Триколиди, Ф.А. Находки остатков хрящевых рыб семейств *Odontaspidae* и *Cretoxyrhinae* в нижнемеловых отложениях Крыма / Ф.А. Триколиди // Геология Крыма. Ученые записки кафедры исторической геологии. – СПб.:

- Институт земной коры Санкт–Петербургского университета. – 2002. – № 2. – С. 93–101.
131. Триколиди, Ф.А. Остатки хрящевых рыб *Hexanchidae* из нижнемеловых отложений Крыма / Ф.А. Триколиди // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы Четвертого Всероссийского совещания, г. Новосибирск, 19–23 сентября, 2008 г. / под ред. О.С. Дзюбы, В.А. Захарова, Б.Н. Шурыгина. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2008. – С. 174–176.
132. Триколиди, Ф.А. Новые данные по гребнезубым акулам (*Hexanchiformes*) из меловых отложений Горного Крыма / Ф.А. Триколиди // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии. – СПб, 2013. – С. 121–123.
133. Триколиди, Ф.А. Гребнезубые акулы (*Hexanchiformes*) из меловых отложений Крыма / Ф.А. Триколиди // Труды Зоологического института РАН. – 2014. – Т.318. – № 1. – С. 76–97.
134. Триколиди, Ф.А. Эласмобранхии мела и нижнего палеоцена Крыма / Ф.А. Триколиди // Автореферат диссертации на соискание степени кандидата геолого–минералогических наук. – СПб., 2022. – 24 с.
135. Триколиди, Ф.А., Назаркин, М.В. Новые данные по зубам гребнезубых акул (*Hexanchiformes*) из меловых отложений острова Сахалин (Россия) / Ф.А. Триколиди, М.В. Назаркин, // Труды Зоологического института РАН. – 2016. – Т. 320. – № 1. – С. 66– 70.
136. Флерова, О.В., Гурова, А.Д. Верхнемеловые отложения / О.В. Флерова, А.Д. Гурова // Труды ВНИГНИ. – 1958. – Выпуск 10. – С.100–106.
137. Хозацкий, Л.И., Вялов, О.С. Копролиты из верхнемеловых отложений Саратовского Поволжья. / Л.И. Вялов, О.С. Хозацкий // Палеонтол. сборн. № 17.–Львов: Изд–во Львовского ун–та, 1980.–С. 89–93.
138. Холодов, В.Н. О происхождении сеноманских желваковых фосфоритов Днепровско–Донецкой впадины (палеогеографический аспект проблемы) / В.Н. Холодов // Литология и полезные ископаемые. – 2006. – № 5. –С. 451–

- 467.
139. Холодов, В.Н. О происхождении сеноманских желваковых фосфоритов Днепрово–Донецкой впадины (геохимический аспект проблемы) / В.Н. Холодов // Литология и полезные ископаемые.– 2008. – №1. – С. 3–24.
 140. Шатский, Н.С. Балыклейский щебень и дизъюнктивные дислокации Южного Поволжья / Н.С. Шатский // Вестник Московской Горной Академии: сборник научных статей. М., 1922. – Т. 1., № 1. – С. 2–22.
 141. Штукенберг, А.А. Геологический очерк берегов Дона между Воронежем (Семилуками) и Калачем / А.А. Штукенберг // Материалы для геологии России. СПб, 1895. – Т. XVII. – С. 3–74.
 142. Якушин, Л.Н., Иванов, А.В. Краткий атлас позднемеловых двустворчатых моллюсков (Pectinoida, Ostreoida) юго–востока Восточно–Европейской платформы / Л.Н. Якушин, А.В. Иванов – Саратов: Научная книга, 2001. – 116 с.
 143. Янин, Б.Т. Палеоэкология: Учебник для студентов высших учебных заведений / Б.Т. Янин – М.: Издательство Московского университета, 2015. – 264 с.
 144. Adnet, S. Biometric analysis of the teeth of fossil and Recent hexanchid sharks and its taxonomic implications / S. Adnet // Acta Palaeontologica Polonica. – 2006. – Vol. 51. – № 3. – P. 477–488.
 145. Adnet, S., Cappetta, H., Mertiniene, R.A. Re–evaluation of squaloid shark records from the Albian and Cenomanian of Lithuania / S. Adnet, H. Cappetta, R.A. Mertiniene // Cretaceous Research. – 2008. – Vol. 29. – № 4. – P. 711–722.
 146. Adolfssen, J., Ward, D.J. Neoselachians from the Danian (Early Paleocene) of Denmark / J. Adolfssen, D.J. Ward // Acta Palaeontologica Polonica – 2015. – Vol. 60. – № 2. – P. 313–338. DOI: 10.4202/app.2012.0123.
 147. Agassiz, L. Recherches sur les poissons fossils. 3. – VIII/ L. Agassiz // Neuchâtel et Soleure (Petitpierre), 1843. – 390 p.
 148. Amalfitano, J. Reappraisal of the record of the genus *Paraisurus* (Chondrichthyes; Lamniformes) from the Lower Cretaceous of northern Italy / J. Amalfitano //

- Bollettino della Società Paleontologica Italiana. – 2021. – V. 60. – №2. – P. 157–167. DOI: 10.4435/BSPI.2021.07.
149. Antunes, M.T., Cappetta, H. Selaciens du Cretace (Albien–Maastrichtien) d’Angola / M.T.Antunes, H.Cappetta // *Palaeontogr. Abt. A.* – 2002. – V. 264. – № 5–6. – P. 85–146.
 150. Applegate, S.P. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias taurus* Rafinesque / S.P. Applegate // *Contributions in Science*. Los Angeles County Museum, – 1965. – Vol. 86. – 18p.
 151. Averianov, A.O. Additions to the Selachian fauna of the Russian Cretaceous. 1. A new species of *Protosqualus* Cappetta, 1977 (Chondrichthyes: Squalidae) / A.O. Averianov // *Zoosystematica Rossica.* – 1996 (1997). – Vol. 5. – № 2. – P. 319–320.
 152. Averianov, A.O. A new record of *Hispidaspis prisca* Sokolov, 1978 (Chondrichthyes: Lamniformes: Odontaspidae) / A.O. Averianov // *Zoosystematica Rossica.* – 1999 (2000). – Vol. 8. – № 2. – P.349–350.
 153. Bazzi, M., Kear, B.P., Siversson, M. Southern higher–latitude lamniform sharks track mid–Cretaceous environmental change. / M. Bazzi, B.P. Kear, M. Siversson // *Gondwana Research.* – 2022.– Vol. 103. – P. 362–370. DOI: 10.1016/j.gr.2021.10.012.
 154. Berrell, R.W., Boisvert, C., Trinajstić, K. et al. A review of Australia’s Mesozoic fishes / R.W.Berrell, C.Boisvert, K.Trinajstić // *Alcheringa.* – 2020. – V. 44. – № 2. – P. 286–311. DOI: 10.1080/03115518.2019.1701078.
 155. Biddle, J.P. Les Elasmobranches de l’Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute–Marne (France) / J.P. Biddle // *Belgian Geological Survey, Professional Paper: Elasmobranches et Stratigraphie.* – 1993. – Vol. 264. – P. 191–240, 6 pl.
 156. Biddle, J.P., Landemaine, O. Contribution à l’étude des Sélaciens du Crétacé du Bassin de Paris. Découverte de quelques nouvelles espèces associées à une faune de type wealdien dans le Barrémien supérieur (Crétacé inférieur) des environs de Troyes (Aube). / J.P. Biddle, O. Landemaine // *Musée de Saint–Dizier, Saint–*

- Dizier, Cahiers. – 1988. – Vol. 2. – P. 1–22, 4 fig., 5 pl.
157. Callahan, W.R., Mehling, C.M., Denton, R.K., Parris, D.C. Vertebrate Paleontology and Stratigraphy of the Late Cretaceous Holmdel Park Site, Monmouth County, New Jersey. / W.R. Callahan, C.M. Mehling, R.K. Denton, D.C. Parris // *Dakoterra*. – 2014. – Vol. 6. P. 163–169.
158. Cappetta, H. Sélaciens et Holocéphale du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse). / H. Cappetta // *Géologie méditerranéenne*. – 1975. – Vol. 2. – № 3. – P. 115–134.
159. Cappetta, H. Types dentaires adaptatifs chez les Sélaciens actuels et post-paléozoïques. / H. Cappetta // *Palaeovertebrata* / – 1986. – Vol. 16. № 2. – P. 57–76.
160. Cappetta, H. Handbook of Paleoichthyology, Vol. 3E: Chondrichthyes Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. / H. Cappetta – München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2012. – 512 p.
161. Cappetta, H., Case, G.R. Additions aux faunes de sélaciens du Crétacé du Texas (Albien supérieur–Campanien). / H. Cappetta, G.R. Case // *Palaeo Ichthyologica*. – 1999. – Vol. 9. – P. 5–111, 8 fig., 1 tabl., 30 pl.
162. Casier, E. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. I. Note préliminaire / E. Casier // *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*. – 1947. – Vol. 23. – № 13. – P. 1–15.
163. Casier, E. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. II. Étude comparative des types / E. Casier // *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*. – 1947. – Vol. 23. – № 14. – P. 1–32.
164. Casier, E. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. III. Évolution des principaux caractères morphologiques et conclusion / E. Casier // *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*. – 1947. Vol. 23. – № 15. – P. 1–45.
165. Christensen, W.K. *Actinocamax primus* Arkhangelsky (Belemnitellidae; Upper Cretaceous) biometry, comparison and biostratigraphy / W.K. Christensen // *Paläontologische Zeitschrift*. – 1990. – Vol. 64. – № 1. – P. 75–90.

166. Compagno, L.J.V. Systematics of the genus *Hemitriakis* (Selachii: Carcharinidae), and related genera / L.J.V. Compagno // Proceedings of the California Academy of Sciences. Series 4. – 1970. – Vol. 38. – № 4. P. 63–98.
167. Compagno, L.J.V. Sharks of the order Carcharhiniformes. / L.J.V. Compagno. – Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1988. – 486 p.
168. Cumbaa, S.L., Shimada, K., Cook, T.D. Mid–Cenomanian vertebrate faunas of the Western Interior Seaway of North America and their evolutionary, paleobiogeographical, and paleoecological implications / S.L. Cumbaa, K. Shimada, T.D. Cook // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2010. – Vol. 295 – № 1–2. – P. 199–214.
169. Dalinkevičius, J.A. On the fossil fishes of the Lithuanian chalk. I. Selachii / J.A. Dalinkevičius // Mem. Fac. Sci. Univ. Vytautas le Grand. – 1935. – Vol. 9. – P. 243–305.
170. Diedrich, C.G. Facies related phylostratigraphy of the benthic neoselachian *Ptychodus* from the Late Cretaceous (Cenomanian/Turonian) of the Pre–North Sea Basin of Europe / C.G. Diedrich // Cretaceous Research. – 2013. – Vol. 41. – P. 17–30.
171. Duffin, C.J. Revision of the hybodont selachian genus *Lissodus* BROUGH (1935) / C.J. Duffin // Palaeontographica, (A). – 1985. – Vol. 188. – P. 105–152.
172. Duffin, C.J. Synopsis of the selachian genus *Lissodus* BROUGH, 1935/ C.J. Duffin // Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen. – 2001. – Vol. 221. – № 2 – P. 145–218.
173. Duffin, C.J., Ward, D.J. The Early Jurassic palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England / C.J. Duffin, D.J. Ward // Belgian Geological Survey., Professional Paper: Elasmobranches et Stratigraphie. – 1993. – Vol. 264. – P. 53 – 101.
174. El–Sabbagh, A., Tantawyb, A.A., Keller, G., Khozyemd, H., Spangenberg, J., Adatte, T., Gertsch, B. Stratigraphy of the Cenomanian Turonian Oceanic Anoxic Event OAE2 in shallow shelf sequences of NE Egypt / A. El–Sabbagh, A.A. Tantawyb, G. Keller, H. Khozyemd, J. Spangenberg, T. Adatte, B. Gertsch

- // Cretaceous Research. – 2011. – Vol. 32. – P. 705 – 722.
175. Fisher, J. Brief synopsis of the hybodont form taxon *Lissodus* BROUGH, 1935, with remarks on the environment and associated fauna. / J.Fisher // Paläontologie, Stratigraphie, Fazies (16), Freiburger Forschungshefte. – 2008. – Vol. C 528. – P. 1–23.
 176. Forey, P.L., Yi, L., Patterson, C., Davies, C. E. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon / P.L. Forey, L. Yi, C. Patterson, C. E. Davies // Journal of Systematic Palaeontology. – 2003. – Vol. 1. – № 4. – P. 227–330.
 177. Goto M., Uyeno T., Yabumoto Y. Summary of Mesozoic elasmobranch remains from Japan / M. Goto, T. Uyeno, Y. Yabumoto// Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology // eds. Arratia G., Viohl G. – 1996. P. 73 –82.
 178. Guinot, G. Late Cretaceous elasmobranch palaeoecology in NW Europe / G. Guinot // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2013. – Vol. 388. P.23–41.
 179. Guinot, G., Cappetta, H., Underwood, C.J., Ward, D.J. Batoids (Elasmobranchii: Batomorphii) from the British and French Late Cretaceous. / G. Guinot, H. Cappetta, C.J. Underwood, D.J. Ward // Journal of Systematic Palaeontology. – 2012. – Vol. 10. – № 3. P. 445–474.
 180. Guinot, G., Underwood, C.J., Cappetta, H., Ward, D.J. Sharks (Elasmobranchii: Euselachii) from the Late Cretaceous of France and the UK / G. Guinot, C.J. Underwood, H. Cappetta, D.J. Ward // Journal of Systematic Palaeontology. – 2013. – Vol. 11. – № 6. P. 589–671.
 181. Guinot, G., Carrillo–Briceño, J.D. Lamniform sharks from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Venezuela / G. Guinot, J.D. Carrillo–Briceño // Cret. Res. – 2018. – V. 82. – P. 1–20.
 182. Hamm, S.A. Systematic, stratigraphic, geographic, and paleoecological distribution of the Late Cretaceous shark genus *Ptychodus* within the Western Interior Seaway. Unpublished MS thesis / S.A. Hamm. – Dallas: University of Texas, 2008. – 434 p.

183. Hamm, S.A. Stratigraphic, Geographic, and Paleoecological Distribution of the Late Cretaceous Shark Genus *Ptychodus* within the Western Interior Seaway, North America. / S.A. Hamm // *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*. – 2020. – V. 81. – P. 1–94.
184. Hammer, Ø. PAST. PAleontological Statistics. Version 3.21. Reference manual / Hammer Ø. // Oslo: University of Oslo, – 2018. 264 p.
185. Herman, J. Les Sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale. / J. Herman // *Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique*. – 1977. – Vol. 15. – 401 p., 25 fig., 21 pl.
186. Herman, J., Hovestadt–Euler, M., Hovestadt, D.C. Contribution to the odontological study of the Chondrichthyes. 3. The genus *Isistius* Gill, 1864 / J. Herman, M. Hovestadt–Euler, D.C. Hovestadt // *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* – 2005. – Vol. 75. – P. 21–33.
187. Hunt, A.P., Lucas, S.G. Classification of vertebrate coprolites and related trace fossils / A.P. Hunt, S.G. Lucas // *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 57 – 2012. – P. 137–146.
188. Hunt, A.P., Lucas, S.G. Descriptive terminology of coprolites and recent feces / A.P. Hunt, S.G. Lucas // *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 57 – 2012. – P. 153 – 160.
189. Hunt, A.P., Lucas, S.G., Milàn, J., Lichtig, A.J., Jagt, J.W.M. Vertebrate coprolites from cretaceous chalk in Europe and North America and the shark surplus paradox / A.P. Hunt, S.G. Lucas, J. Milàn, A.J. Lichtig, J.W.M. Jagt // *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 67 – 2015. – P. 63–68.
190. Jambura, P.L., Pfaff, C., Underwood, C.J., Ward, D.J. & Kriwet, J. Tooth mineralization and histology patterns in extinct and extant snaggletooth sharks, *Hemipristis* (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) – Evolutionary significance or ecological adaptation? / P.L. Jambura, C. Pfaff, C.J. Underwood, D.J. Ward, J. Kriwet // *PLoS ONE*. – 2018. – Vol. 13. – №8. – Article e0200951. DOI:

- 10.1371/journal.pone.0200951.
191. Jambura, P.L., Kindlimann, R., López–Romero, F., Marramà, G., Pfaff, C., Stumpf, S., Türtscher, J., Underwood, C.J., Ward, D.J., Kriwet, J. Micro–computed tomography imaging reveals the development of a unique tooth mineralization pattern in mackerel sharks (Chondrichthyes; Lamniformes) in deep time / P.L. Jambura, R. Kindlimann, F. López–Romero, G. Marramà, C. Pfaff, S. Stumpf, J. Türtscher, C.J. Underwood, D.J. Ward, J. Kriwet // *Scientific Reports*. – Vol. 9. – Article 9652. DOI: 10.1038/s41598–019–46081–3.
 192. Kennedy, W.J., King, C., Ward, D.J. The upper Albian and lower Cenomanian succession at Kolbay, eastern Mangyshlak (southwest Kazakhstan) / W.J. Kennedy, C. King, D.J. Ward // *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Science de la Terre*. – 2008. – Vol. 78. – P. 117–147.
 193. Kiprijanoff, V. Ueberreste von Fischen im Kurskschen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // *Bull. Soc. imp. natur. Moscou*. – 1852. – Vol. 25. № 2. P. 221–226.
 194. Kiprijanoff, V. Fisch–Ueberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // *Bull. Soc. imp. natur. Moscou*. – 1852. – Vol. 25. № 4. – P. 483–495.
 195. Kiprijanoff, V. Fisch–Ueberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // *Bull. Soc. imp. natur. Moscou*. – 1853. – Vol. 26. – № 1. – P. 286–294.
 196. Kiprijanoff, V. Fisch–Ueberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // *Bull. Soc. imp. natur. Moscou*. – 1853. – Vol. 26. – № 2, – P. 331–336.
 197. Kiprijanoff, V. Fisch–Ueberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // *Bull. Soc. imp. natur. Moscou*. – 1854. – Vol. 27. – № 4. – P. 373–397.
 198. Kiprijanoff, V. Fisch–Ueberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // *Bull. Soc. imp. natur. Moscou*. – 1857. – Vol. 30. – № 1. P. 151–162.

199. Kiprijanoff, V. Fisch–Veberreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. – 1859. – Vol. 30. P. 151–162.
200. Kiprijanoff, V. Fisch–Ueberreste im Kurskschen eisenhaltigen Sandseine (самородъ) / V. Kiprijanoff // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. – 1859. – Vol. 32. – № 1. P.1–12.
201. Kiprijanoff, V. Fisch–Ueberreste im Kurskschen eisenhaltigen Sandseine (самородъ) / V. Kiprijanoff // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. – 1859. – Vol. 32. – № 4. – P. 1–12.
202. Kiprijanoff, V. Fischreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (самородъ) / V. Kiprijanoff // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. – 1860. – Vol. 33. № 2. – P. 601–670.
203. Kiprijanoff, V. Ueber fossile Fiche des Moskauer Gouvernements / V. Kiprijanoff // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. – 1880. – Vol. 55. – № 1. – P. 1–7.
204. Kiprijanoff, V. Fish–Ueberreste im kurskischen eisenhaltigen Sandsteine oder Siwerischen Osteolith / V. Kiprijanoff // Bull. Soc. imp. natur. Moscou. – 1881. – Vol. 55. – № 3. – P. 1–30.
205. Kriwet, J. Neoselachier (Pisces, Elasmobranchii) aus der Unterkreide (unteres Barremium) von Galve und Alcaine (Spanien, Provinz Teruel). / J. Kriwet // Palaeo Ichthyologica. – 1999. – Vol. 9. – P. 113–142, 3 fig., 4 pl.
206. Kriwet, J., Klug, S. Diversity and biogeography patterns of Late Jurassic neoselachians (Chondrichthys: Elasmobranchii) / J. Kriwet, S. Klug // Geological Society, London. Special Publications. – 2008. – Vol. 295. – P. 55–70.
207. Landemaine, O. Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du Sud–Ouest de la France. Quelques apports à la systématique des élasmobranches. / O. Landemaine // Société Amicale des Géologues Amateurs. – 1991. – Vol. 1. P. 1–45.
208. Lebedev, O.A., Zakharenko, G.V. Global vertebrate–based palaeozoogeographical subdivision for the Givetian–Famennian (Middle–Late Devonian): Endemism–cosmopolitanism spectrum as an indicator of interprovincial faunal exchanges / O.A. Lebedev, G.V. Zakharenko //

- Palaeoworld. – 2010. – Vol. 19. P. 186–205.
209. Leriche, M. Les poissons éocènes de la Belgique / M. Leriche // Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. – 1905. – Vol. 3. – № 11. P. 49–228.
210. Lucifora, L.O., Cione, A.L., Menni, R.C., Escalante, A.H. Tooth row counts, vicariance, and the distribution of the sand tiger shark *Carcharias taurus* / L.O. Lucifora, A.L. Cione, R.C. Menni, A.H. Escalante // *Ecography*. – 2003. – Vol. 26. – № 5. P. 567–572.
211. Lucas, S.G., Heckert, A.B. Distribution, age and correlation of Cretaceous fossil vertebrates from Arizona. / S.G. Lucas, A.B. Heckert // *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*. – 2005. – Vol. 29. – P. 104–109.
212. Malyshkina, T.P., Ward, D.J. The Turanian Basin in the Eocene: the new data on the fossil sharks and rays from the Kyzylkum Desert (Uzbekistan). / T.P. Malyshkina, D.J. Ward // *Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences*. – 2016. – Vol. 320. – № 1. P. 50–65.
213. Mennad, A., Tabuce, R., Guinot, G. et al. Decouverte d'une nouvelle faune d'âge cenomanien dans la région de Forthassa (Atlas saharien occidental, Algérie): Implications biostratigraphiques et paléoenvironnementales / A. Mennad, R. Tabuce, G. Guinot // *Ann. Paleontol.* – 2020. – V. 106. – № 1. DOI: 10.1016/j.annpal.2019.05.005.
214. Mertiniene, R., Nessonov, L.A., Nazarkin, M.V., 1994. Cretaceous sharks of the genus *Paraisurus* in Uzbekistan and Lithuania / R. Mertiniene, L.A. Nessonov, M.V. Nazarkin, // *Geologija*. – 1994. – Vol. 17. – P. 139–143.
215. Mollen, F.H., Hovestadt, D.C. A new partial skeleton of a palaeospinacid shark (*Neoselachii*, *Synechodontiformes*) from the Albian of northern France, with a review of the taxonomic history of Early Cretaceous species of *Synechodus* Woodward, 1888 / F.H. Mollen, D.C. Hovestadt // *Geodiversitas*. – 2018. – Vol. 40. – № 25. – P. 557–574. DOI: 10.5252/geodiversitas2018v40a25.
216. Müller, A., Diedrich, C.G. Selachier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem Cenomanium von Ascheloh am Teutoburger Wald (Nordrhein–Westfalen, NW–

- Deutschland) / A. Müller, C.G. Diedrich // *Geologie und Paläontologie in Westfalen.* – 1991. – Vol. 20. P. 3–105.
217. Newbrey, M.G., Siverson, M., Cook, T.D., Fotheringham, A.M., Sanchez, R.L. Vertebral morphology, dentition, age, growth, and ecology of the large lamniform shark *Cardabiodon ricki* / M.G. Newbrey, M. Siverson, T.D. Cook, A.M. Fotheringham, R.L. Sanchez // *Acta Palaeontologica Polonica.* – 2015. – Vol. 60. – № 4. P. 877–897.
218. Popov, E.V., Biriukov, A.V. Early and middle cenomanian Elasmobranchs from the Volga region, Russia / E.V. Popov, A.V. Biriukov // *Society of vertebrate paleontology October 2015 abstracts of papers (75th annual meeting, 14–17 october 2015).* – Dallas, Texas, USA, 2015. – P. 197.
219. Rage, J.–C., Cappetta H. Vertebrates from the Cenomanian, and the geological age of the Draa Ubari fauna (Libya) / J.–C. Rage, H. Cappetta // *Annales de Paléontologie.* – 2002. – Vol. 88. – P. 79–84.
220. Rees, J. Neoselachian shark and ray teeth from the Valanginian, lower Cretaceous, of Wawal, central Poland. / J. Rees // *Palaeontology.* – 2005. – Vol. 48. – № 2. – P. 209–221. DOI: 10.1111/j.1475–4983.2005.00441.x
221. Rees, J. Interrelationships of Mesozoic hybodont sharks as indicated by dental morphology – preliminary results / J. Rees // *Acta Geologica Polonica.* – 2008. – Vol. 58. – № 2. P. 217–221.
222. Reif, W.–E. Morphogenesis, Pattern Formation and Function of the Dentition of *Heterodontus* (Selachii) / W.–E. Reif // *Zoomorphologie.* – 1976. – Vol. 83. – № 1. P.1–47.
223. Reif, W.–E. Shark dentitions: morphogenetic processes and evolution / W.–E. Reif // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen.* – 1978. – Vol. 157. P. 107–115.
224. Scotese, C.R. Atlas of Late Cretaceous Paleogeographic Maps / C.R. Scotese // *PALEOMAP Atlas for ArcGIS. V. 2. – The Cretaceous. Mollweide Projection. PALEOMAP Project. Evanston.IL.* – 2014. – Maps 16–22.
225. Shimada, K. Dental homologies in lamniform sharks (Chondrichthyes:

- Elasmobranchii) / K. Shimada // *Journal of Morphology*. – 2002. – Vol. 251. – № 1. – P. 38–72.
226. Shimada, K. Phylogeny of lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii) and the contribution of dental characters to lamniform systematic / K. Shimada // *Paleontological Research*. – 2005. – Vol. 9. № 1. P. 55–72.
227. Shimada, K. Ontogenetic parameters and life history strategies of the late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*, based on vertebral growth increments / K. Shimada // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 2008. – Vol. 28. – № 1. – P. 21–33.
228. Shimada, K., Schumacher, B.A., Parkin, J.A., Palermo, J.M. Fossil marine vertebrates from the lowermost Greenhorn Limestone (Upper Cretaceous: Middle Cenomanian) in southeastern Colorado / K. Shimada, B.A. Schumacher, J.A. Parkin, J.M. Palermo // *Journal of Paleontology*. – 2006. – Vol. 80. – Mem. 63. P. 1–45.
229. Shimada, K., Popov, E.V., Siverson, M., Welton, B.J., Long, D.L. A new clade of putative plankton-feeding sharks from the Upper Cretaceous of Russia and the United States / K. Shimada, E.V. Popov, M. Siverson, B.J. Welton, D.L. Long // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 2015. – Vol. 35. № 5. – e981335
230. Sinzow, I.F. Notizen über die Jura-, Kreide- und Neogen- Ablagerungen der Gouvernements Saratow, Simbirsk, Samara und Orenburg / I.F. Sinzow // *Odessa Universitet Zapiski*. – 1899. – Vol. 77. P. 1–106.
231. Siverson, M. Revision of *Cretoxyrhina* (Neoselachii) and description of *Cederstroemia* n. gen., a Cretaceous carpet shark (Orectolobiformes) with a cutting dentition. / M. Siverson // *Journal of Paleontology*. – 1995. – Vol. 69. – № 5. P. 974–979, 3 fig.
232. Siverson, M. Lamniform sharks of the mid Cretaceous Alinga Formation and Beedagong Claystone, Western Australia. / M. Siverson // *Palaeontology*. – 1996. – Vol. 39. – № 4. P. 813–849, 4 fig., 6 pl.
233. Siverson, M. A new large lamniform shark from the uppermost Gearle Siltstone (Cenomanian, Late Cretaceous) of Western Australia / M. Siverson //

- Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Earth Sciences. – 1999. – Vol. 90. – P. 49–66.
234. Siverson M., Ward, D.J., Lindgren, J., Kelley, L.S. Mid–Cretaceous Cretoxyrhina (Elasmobranchii) from Mangyshlak, Kazakhstan and Texas, USA / M. Siverson, D.J. Ward, J. Lindgren, L.S. Kelley // *Alcheringa*. – 2013. – Vol. 37. – № 1. – P. 87–104.
235. Siverson, M., Lindgren, J., Newbrey, M.G., Cederström, P., Cook, T.D. Cenomanian–Campanian (Late Cretaceous) mid–palaeolatitude sharks of *Cretalamna appendiculata* type / M. Siverson, J. Lindgren, M.G. Newbrey, P. Cederström, T.D. Cook // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2015. – Vol. 60. – № 2. – P. 339–384.
236. Siverson, M., Cook, T.D., Cederström, P., Ryan, H.E. Early Campanian (Late Cretaceous) squatiniform and synechodontiform selachians from the Åsen locality, Kristianstad Basin, Sweden / M. Siverson, T.D. Cook, P. Cederström, H.E. Ryan // *Geological Society, London. Special Publications*. – 2016. – Vol. 434. – № 1. – P. 251–275.
237. Siverson, M., Machalski, M. Late late Albian (Early Cretaceous) shark teeth from Annapol, Poland / M. Siverson, M. Machalski // *Alcheringa*. – 2017. – Vol. 41. – №4. – P. 433–463. DOI:10.1080/03115518.2017.1282981.
238. Siverson, M., Cook, T.D., Ryan, H.E., Watkins, D.K., Tatarnic, N.J., Downes, P.J., Newbrey, M.G. Anacoracid sharks and calcareous nannofossil stratigraphy of the mid–Cretaceous "upper" Gearle Siltstone and Haycock Marl in the lower Murchison River area, Western Australia. / M. Siverson, T.D. Cook, H.E. Ryan, D.K. Watkins, N.J. Tatarnic, P.J. Downes, M.G. Newbrey // *Alcheringa*. – 2019. – Vol. 43. – № 1. P. 85–113. DOI:10.1080/03115518.2018.1462401
239. Sokolskyi, T., Guinot, G. Elasmobranch (Chondrichthyes: Elasmobranchii) assemblages from the Albian (Lower Cretaceous) of Ukraine / T. Sokolskyi, G. Guinot // *Cretaceous Research*. – 2021 – Vol. 117. – 104603. DOI: 10.1016/j.cretres.2020.104603.
240. Tröger, K.–A. Problems of Upper Cretaceous Inoceramid Biostratigraphy and

- Palaeobiogeography in Europe and Western Asia / K.–A. Tröger // Proceedings of 3rd International Cretaceous Symposium on Cretaceous of the Western Tethys, Tübingen 1987 / ed. by J. Wiedmann. – E. Schweitzerbart. Verlag., Stuttgart, 1989. – P. 911–930.
241. Uchman, A., Bąk, K., Rodriguez–Tovar, F. J. Ichnological record of deep–sea palaeoenvironmental changes around the Oceanic Anoxic Event 2 (Cenomanian–Turonian boundary): An example from the Barnasiywka section, Polish Outer Carpathians. / A. Uchman, K. Bąk, F. J. Rodriguez–Tovar // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2008. – Vol. 262. – P. 61–71.
242. Underwood, C. J., Mitchell, S.F. Albian and Cenomanian (Cretaceous) selachian faunas from north east England / C.J. Underwood, S.F. Mitchell // *Special Papers in Palaeontology*. – 1999. – Vol. 60. – P. 9–56.
243. Underwood, C.J., Cumbaa, S.L. Chondrichthyans from the Cenomanian (Late Cretaceous) bonebed, Saskatchewan, Canada / C.J. Underwood, S.L. Cumbaa // *Palaeontology*. – 2010. – Vol. 53. – № 4. – P. 903–944.
244. Underwood, C.J., Goswami, A., Prasad, G.V.R., Verma, O., Flynn, J.J. Marine vertebrates from the 'middle' Cretaceous (early Cenomanian) of South India / C.J. Underwood, A. Goswami, G.V.R. Prasad, O. Verma, J.J. Flynn // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 2011. – Vol. 31. – № 3. – P. 539–552.
245. Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W. Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions / T.W. Vennemann, E. Hegner, G. Cliff, G.W. Benz // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2001. – Vol. 65. – № 10. P. 1583–1599.
246. Verma, O. Cretaceous vertebrate fauna of the Cauvery Basin, southern India: Palaeodiversity and palaeobiogeographic implications / O. Verma // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2015. – № 431. P. 53–67.
247. Verma, O., Prasad, G.V.R., Goswami, A., Parmar, V. *Ptychodus decurrens* Agassiz (Elasmobranchii: Ptychodontidae) from the Upper Cretaceous of India / O. Verma, G.V.R. Prasad, A. Goswami, V. Parmar // *Cretaceous Research*. – 2012. – 33. – № 1. – P. 183–188.

248. Vishnevskaya, V.S., Kopaevich, L.F. Microfossil assemblages as key to reconstruct sea-level fluctuations, cooling episodes and palaeogeography: The Albian to Maastrichtian of Boreal and Peri-Tethyan Russia / V.S. Vishnevskaya, L.F. Kopaevich // *Geol. Soc. London Spec. Publ.* – 2020. – V. 498. – P. 165–187.
249. Vullo, R., *Vertebrates from the Late Cretaceous of Charentes (SW France): biodiversity, taphonomy, palaeoecology and palaeobiogeography*/ R. Vullo // unpublished thesis, University of Rennes. – 2005. 357 p.
250. Vullo, R., Cappetta, H., Néraudeau, D. New sharks and rays from the Cenomanian and Turonian of Charentes, France / R. Vullo, H. Cappetta, D. Néraudeau // *Acta Palaeontologica Polonica.* – 2007. – Vol. 52. – № 1. – P. 99–116.
251. Vullo, R., Bernárdez, E., Buscalioni, A.D. Vertebrates from the middle?–late Cenomanian La Cabaña Formation (Asturias, northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiogeographic implications / R. Vullo, E. Bernárdez, A.D. Buscalioni // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* – 2009. – Vol. 276. – P. 120–129.
252. Vullo, R., Courville, P. Fish remains (Elasmobranchii, Actinopterygii) from the Late Cretaceous of the Benue Trough, Nigeria / R. Vullo, P. Courville // *Journal of African Earth Sciences.* – 2014. – Vol. 97. – P. 194–206.
253. Ward, D.J. Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 4. A new batoid genus from the Bracklesham Group of Selsea, Sussex / D.J. Ward // *Tertiary Research.* – 1983. – Vol. 5. – № 2. – P. 105–114.
254. Ward, D.J. *Hypotodus verticalis* (Agassiz 1843), *Hypotodus robustus* (Leriche 1921) and *Hypodus heinzellini* (Casier 1967), Chondrichthyes, Lamniformes, junior synonyms of *Carcharias hopei* (Agassiz 1843) / D.J. Ward // *Tertiary Research.* – 1988. – Vol. 10. – № 1. – P. 1–12.
255. Ward, D.J. *Sharks and rays* / D.J. Ward // *Field Guide to Fossils Number 12: Fossils of the Gault Clay* / ed. J. R. Young, A. S. Gale, R. I. Knight, Dr Andrew B. Smith. – 2010. – P. 275–299.
256. Welton, B.J., Farish, R.F. *The collector's guide to fossil sharks and rays from the*

- Cretaceous of Texas / B.J. Welton, R.F. Farish. – Lewisville: Before Time, 1993. 204 p.
257. Werner, C. Die Elasmobranchier–Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Ägypten / C. Werner // *Palaeo Ichthyologica*. – 1989. – Vol. 5. – P. 1–112.
258. Wright, C.W., Kennedy, W.J. The Ammonoidea of the Lower Chalk: Part 6 / C.W. Wright, W.J. Kennedy // *Monographs of the Palaeontographical Society*. – 2015. – Vol. 169. – Issue 645. – P. 404 – 459.
259. Yilmaz, I.O., Altiner, D., Tekin, U.K., Tuysuz, O., Ocakoglu, F., Acikalin S. Cenomanian – Turonian Oceanic Anoxic Event (OAE2) in the Sakarya Zone, northwestern Turkey: Sedimentological, cyclostratigraphic, and geochemical records. / I.O. Yilmaz, D. Altiner, U.K. Tekin, O. Tuysuz, F. Ocakoglu, S. Acikalin // *Cretaceous Research*. – 2010. – Vol. 31. – P. 207–226.
260. Zverkov, N.G., Grigoriev, D.V. An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid–Cretaceous (Albian–Cenomanian) / N.G. Zverkov, D.V. Grigoriev // *Cretaceous Research*. – 2020. – <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104550>.

Приложение А ФОТОТАБЛИЦЫ

Фототаблица I

Фиг. 1 – *Meristodonoides* sp.; экз. СГУ № 155/218, нижний-средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид.

Фиг. 2 – *Meristodonoides* sp.; экз. ГДМ КП ОФ № 16546, сеноман, Увек; лабиальный вид.

Фиг. 3 – *Polyacrodus illingworthi* (Dixon, 1850); экз. СГУ № 155/4, верхний сеноман, «Саратов-1», НФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 4 – *Polyacrodus illingworthi* (Dixon, 1850); экз. СГУ № 155/5, верхний сеноман, Саратов-1, НФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид.

Фиг. 5 – *Acrodus giedroyci* Dalinkevičius, 1935; СГУ № 155/6, верхний сеноман, Саратов-2, НФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид.

Фиг. 6 – *Lissodus* sp.; экз. СГУ № 155/7, верхний сеноман, Саратов-2, НФГ, г. Саратов; окклюзивный вид.

Фиг. 7 – *Ptychodus decurrens* Agassiz, 1839; переднебоковой правый нижнечелюстной зуб; экз. СГУ №155/209, верхняя часть среднего сеномана, Пачелма; а – окклюзивный вид, б – дистальный вид.

Фиг. 8 – *Ptychodus mammillaris* Agassiz, 1838; боковой правый нижнечелюстной зуб; экз. СГУ № 155/212, верхний сеноман, Карамышка; а – окклюзивный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид.

Фиг. 9 – *Ptychodus mammillaris* Agassiz, 1838; боковой правый верхнечелюстной зуб; экз. СГУ № 155/213, верхний сеноман, Карамышка; а – окклюзивный вид, б – дистальный вид.

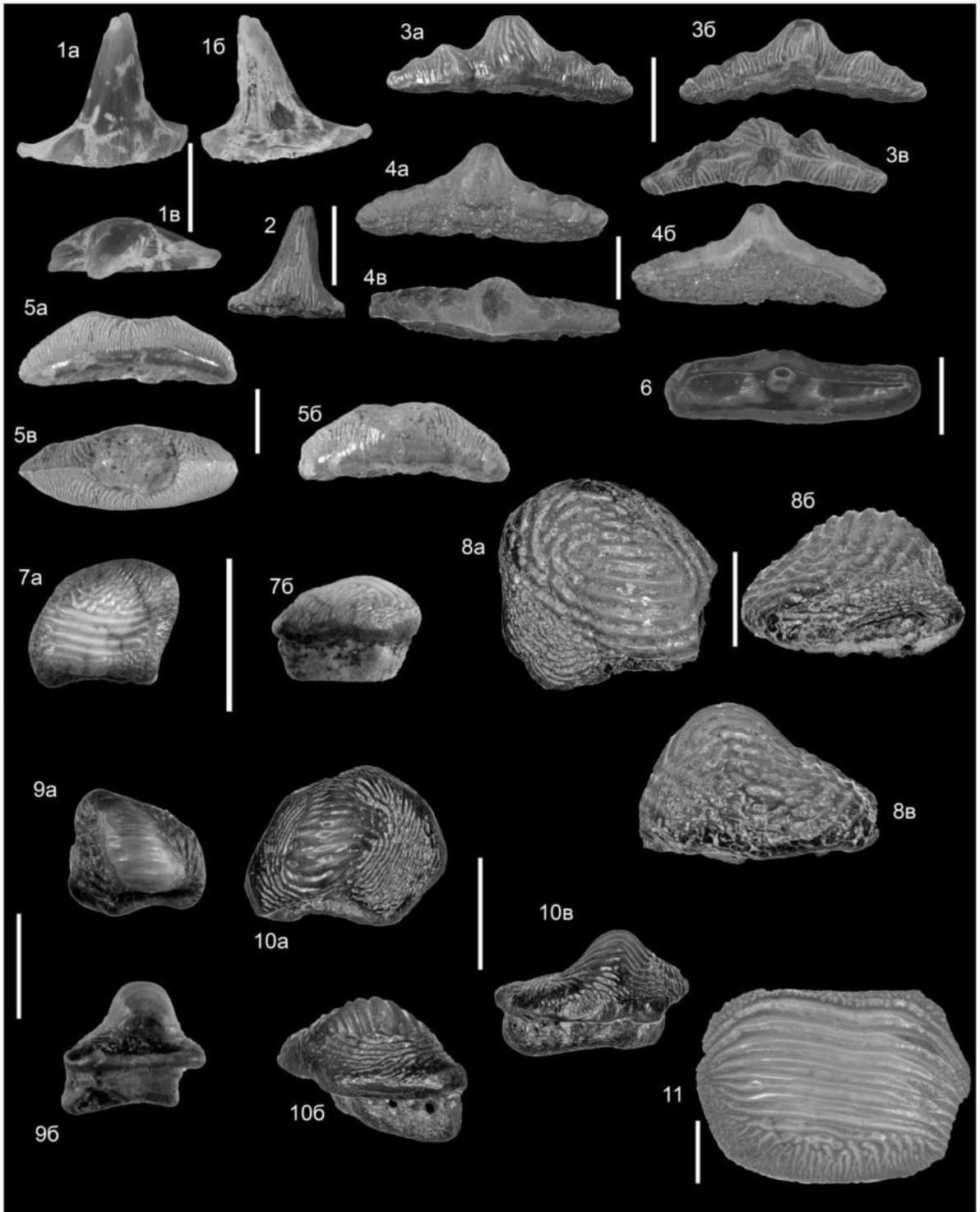
Фиг. 10 – *Ptychodus mammillaris* Agassiz, 1838; боковой левый нижнечелюстной зуб; экз. СГУ № 155/214, верхний сеноман, Карамышка; а –

окклюзивный вид, б – лабиальный вид, в – мезиальный вид.

Фиг. 11 – *Ptychodus latissimus* Agassiz, 1837; (?) передний зуб; экз. СГУ № 155/10, верхний сеноман, Саратов-1, НФГ, г. Саратов; окклюзивный вид.

Длина масштабной линейки Фиг. 1 – 5, Фиг. 7 – 11 – 5 мм, Фиг. 6 – 1 мм.

Фототаблица I



Фототаблица II

Фиг. 1 – *Gladioserratus magnus* Underwood et al., 2011; экз. СГУ № 155/11, верхний сеноман, Саратов-1, НФГ, г. Саратов; лабиальный вид.

Фиг. 2 – *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold, 1877); экз. СГУ № 155/12, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид, г – базальный вид.

Фиг. 3 – *Protosqualus glickmani* Averianov, 1997; экз. СГУ № 155/13, верхний сеноман, Багаевка-1; лабиальный вид.

Фиг. 4 – *Squatina cranei* Woodward, 1888; экз. СГУ № 155/14, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – базальный вид.

Фиг. 5 – *Heterodontus canaliculatus* (Egerton in Dixon, 1850); передний зуб; экз. СГУ № 155/15, верхний сеноман, Багаевка-1; лабиальный вид.

Фиг. 6 – *Heterodontus canaliculatus* (Egerton in Dixon, 1850); задний зуб; экз. СГУ № 155/16, верхний сеноман, Саратов-4, СФГ; окклюзивный вид.

Фиг. 7 – *Cederstroemia* cf. *triangulata* Siverson, 1995; экз. СГУ № 155/17, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид, г – базальный вид.

Фиг. 8 – *Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935); боковой зуб; экз. СГУ № 155/291, (?)верхний сеноман, Климовка; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид.

Фиг. 9 – *Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935); боковой зуб; экз. СГУ № 155/294, нижний сеноман, Мирошники-3; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – базальный вид.

Фиг. 10 – *Orectoloboides parvulus* (Dalinkevičius, 1935); (?)задний зуб; экз. СГУ № 155/292, (?)верхний сеноман, Климовка; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид.

Фиг. 11 – *Cantioscyllium* cf. *decipiens* Woodward, 1889; экз. СГУ № 155/19, верхний сеноман, Балашов-1, СФГ; а – вид с лабиальной стороны, б – вид в

профиль.

Фиг. 12 – *Anomotodon principalis* Carretta, 1975; передний зуб; экз. СГУ № 155/20, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

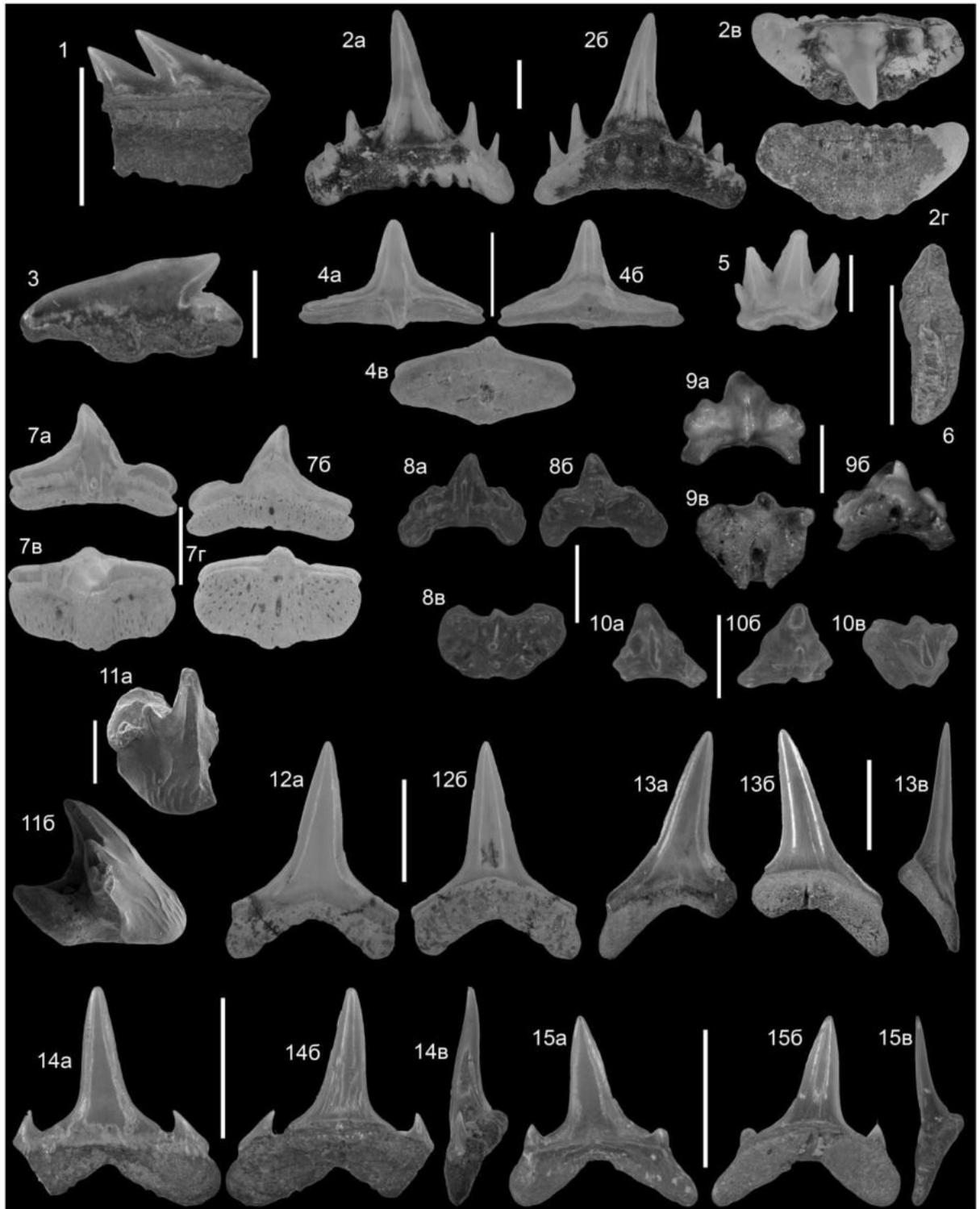
Фиг. 13 – *Anomotodon principalis* Carretta, 1975; передний зуб; экз. СГУ № 155/21, верхний сеноман, Саратов-4, СФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, г – мезиальный вид.

Фиг. 14 – *Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991; переднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/22, верхний сеноман, Саратов-4, СФГ; Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, г – мезиальный вид.

Фиг. 15 – *Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991; переднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/23, верхний сеноман, Саратов-1, НФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, г – мезиальный вид.

Длина масштабной линейки Фиг. 1, 2, 4, 6, 7, 12 – 15 – 5 мм, Фиг. 3, 5, 8 – 11 – 1 мм.

Фототаблица II



Фототаблица III

Фиг. 1 – *Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991; передний зуб; экз. СГУ № 155/24, верхний сеноман, Саратов-2, НФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 2 – *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843); второй правый нижний передний зуб; экз. СГУ № 155/246, нижний – средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – дистальный вид.

Фиг. 3 – *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843); первый правый нижний передний зуб; экз. СГУ № 155/245, нижний – средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 4 – *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843); (?)четвертый левый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/244, нижний – средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 5 – *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843); (?)четвертый левый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/247, нижний – средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 6 – ?*Carcharias* sp.; переднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/27, верхний сеноман, Багаевка-1; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 7 – *Johnlongia allocotodon* Siverson, 1996; экз. СГУ № 155/28, средний сеноман, Пачелма; а – лабиальный вид, б – вид в профиль.

Фиг. 8 – *Pseudomegachasma casei* (Nessov, 1999); а – вид в профиль, б – окклюзивный вид, в – базальный вид (по Shimada et al., 2015).

Фиг. 9 – *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977); (?)третий-четвертый правый нижний заднебоковой зуб⁸; экз. СГУ № 155/29, верхний сеноман, Саратов-4, СФГ; г. Саратов; а – лабиальный вид, б – мезиальный вид, в – лингвальный вид.

Фиг. 10 – *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977); первый левый верхний передний зуб; экз. СГУ № 155/248, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид.

Фиг. 11 – *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977); пятый правый верхний

⁸ Для данного вида используется терминология М. Сиверсона (Siverson et al, 2015)

заднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/251, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лингвальный вид, б – лабиальный вид, в – дистальный вид.

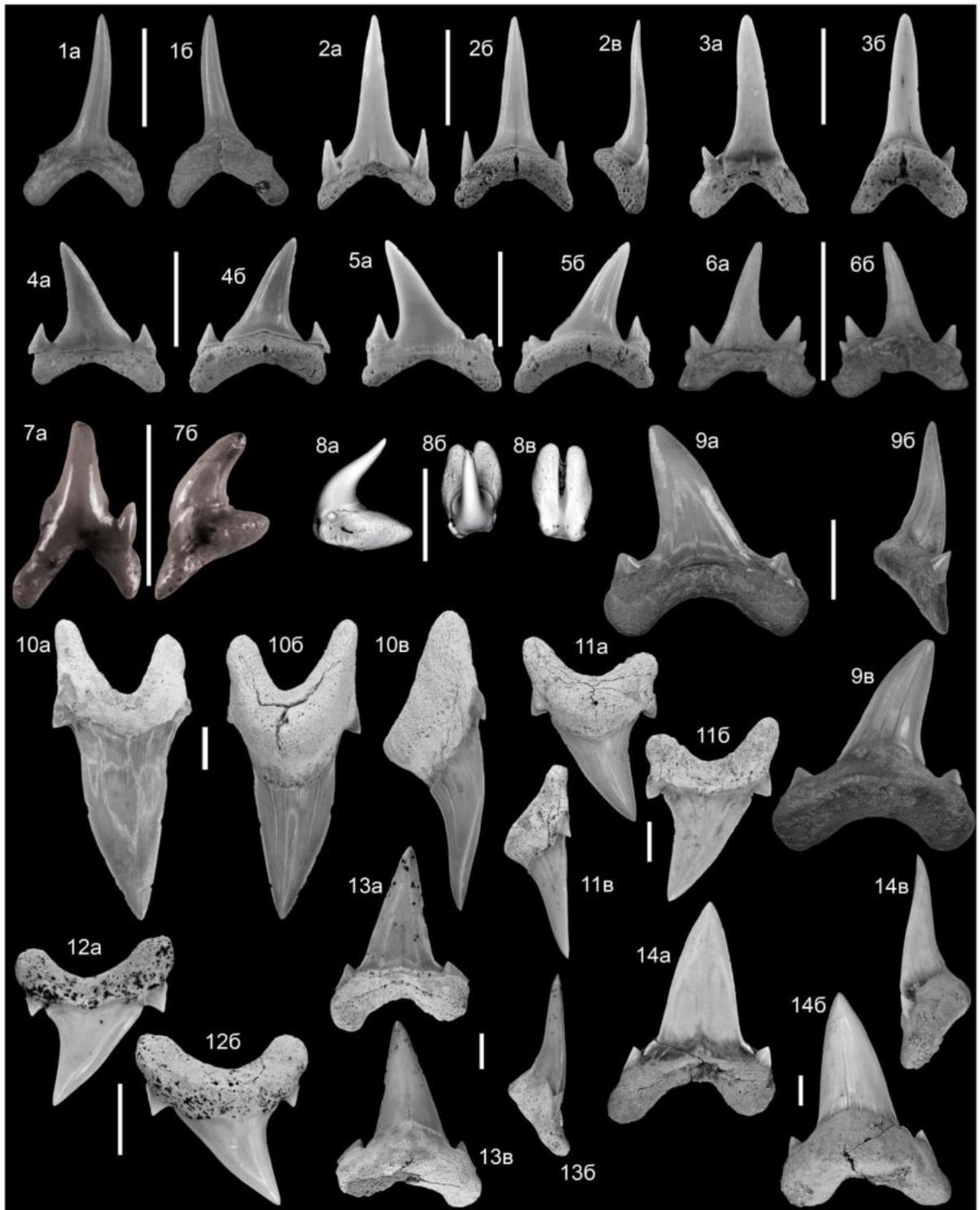
Фиг. 12 – *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977); первый правый верхний задний зуб; экз. СГУ № 155/254, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 13 – *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977); второй левый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/255, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид.

Фиг. 14 – *Dwardius woodwardi* (Herman, 1977); второй левый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/256, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид.

Длина масштабной линейки Фиг. 1 – 8, 10 – 14 – 5 мм, Фиг. 9 – 10 мм.

Фототаблица III



Фототаблица IV

Фиг. 1 – *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890); четвертый левый верхний боковой зуб; экз. СГУ № 155/258, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 2 – *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890); первый левый нижний передний зуб; экз. СГУ № 155/259, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – дистальный вид.

Фиг. 3 – *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890); второй левый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/260, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 4 – *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890); третий правый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/261, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 5 – *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890); третий левый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/262, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 6 – *Cretolamna* ex gr. *borealis* (Priem, 1897); пятый-шестой левый верхний заднебоковой зуб⁹; экз. СГУ № 155/32, верхний сеноман, Саратов-2, НФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

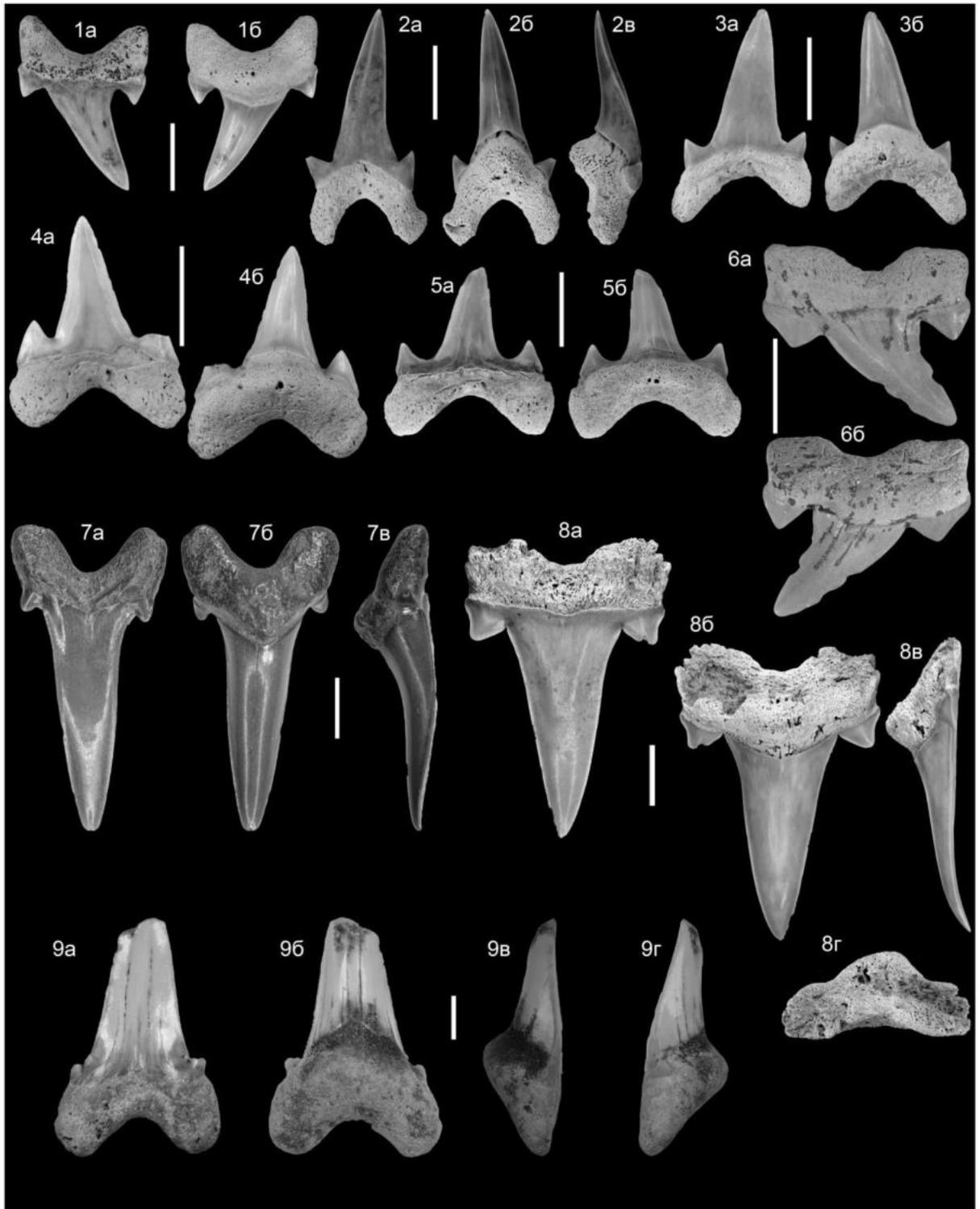
Фиг. 7 – *Cretolamna* ex gr. *borealis* (Priem, 1897); первый правый верхний передний зуб; экз. СГУ № 155/33, верхний сеноман, Саратов-3, СФГ, г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – дистальный вид.

Фиг. 8 – *Cretolamna* ex gr. *borealis* (Priem, 1897); второй правый верхний боковой зуб; экз. СГУ № 155/264, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид, г – базальный вид.

Фиг. 9 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); первый (?второй) левый нижний передний зуб, экз. СГУ № 155/200, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид, г – дистальный вид. Длина масштабной линейки Фиг. 1 – 10 – 5 мм.

⁹ Для данного вида используется терминология М. Сиверсона (Siversson et al, 2015)

Фототаблица IV



Фототаблица V

Фиг. 1 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); первый (?второй) левый нижний передний зуб, экз. СГУ № 155/201, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лингвальный вид, б – лабиальный вид, в – мезиальный вид, г – дистальный вид.

Фиг. 2 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); первый левый верхний передний зуб, экз. СГУ № 155/265, нижний – (?)средний сеноман, Иловля.; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 3 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); третий левый верхний передний зуб, экз. СГУ № 155/266, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 4 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); второй правый верхний боковой зуб, экз. СГУ № 155/267, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид.

Фиг. 5 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); восьмой правый верхний боковой зуб, экз. СГУ № 155/268, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 6 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); первый левый нижний передний зуб, экз. СГУ № 155/269, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – дистальный вид, г – базальный вид.

Фиг. 7 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); третий левый нижний передний зуб, экз. СГУ № 155/271, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – дистальный вид.

Фиг. 8 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); восьмой левый нижний боковой зуб, экз. СГУ № 155/273, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 9 – *Cretoxyrhina vracconensis* (Zhelezko, 2000); третий правый нижний задний зуб, экз. СГУ № 155/275, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 10 – *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957); (?)восьмой левый верхний боковой зуб, экз. СГУ № 155/207, верхняя часть среднего сеномана, Безобразовка-1, ФГ№0; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 11 – *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957); шестой левый верхний боковой зуб, экз. СГУ № 155/208, верхний сеноман, Балашов-1, СФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 12 – *Cretoxyrhina denticulata* (Glückman, 1957); зуб ювенильной особи, экз. СГУ № 155/219, верхняя часть среднего сеномана, Пачелма; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 13 – *Paraisurus macrorhizus* (Pictet et Campiche, 1858); экз. СГУ № 155/39, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – вид в профиль, б – окклюзивный вид.

Длина масштабной линейки Фиг. 1 – 13 – 5 мм.

Фототаблица V



Фототаблица VI

Фиг. 1 – *Paraisurus macrorhizus* (Pictet et Campiche, 1858); экз. СГУ № 155/40, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – вид в профиль.

Фиг. 2 – *Paraisurus macrorhizus* (Pictet et Campiche, 1858); экз. ГДМ КП ОФ 17406/94, альб, Красный Яр, а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – вид в профиль.

Фиг. 3 – *Protolamna* cf. *sokolovi* Carretta, 1980; передний зуб, экз. СГУ № 155/279, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид.

Фиг. 4 – *Protolamna* cf. *sokolovi* Carretta, 1980; зуб, экз. СГУ № 155/280, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – окклюзивный вид.

Фиг. 5 – *Protolamna* cf. *sokolovi* Carretta, 1980; зуб, экз. СГУ № 155/281, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – дистальный вид.

Фиг. 6 – *Pseudoscapnorhynchus* cf. *compressidens* Herman, 1977; зуб, экз. СГУ № 155/42, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – мезиальный вид.

Фиг. 7 – *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971; левый верхний переднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/202, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 8 – *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971; левый нижний передний зуб; экз. СГУ № 155/203, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 9 – *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971; левый нижний переднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/204, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 10 – *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971; левый нижний передний зуб; экз. СГУ № 155/205, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный

вид, б – лингвальный вид.

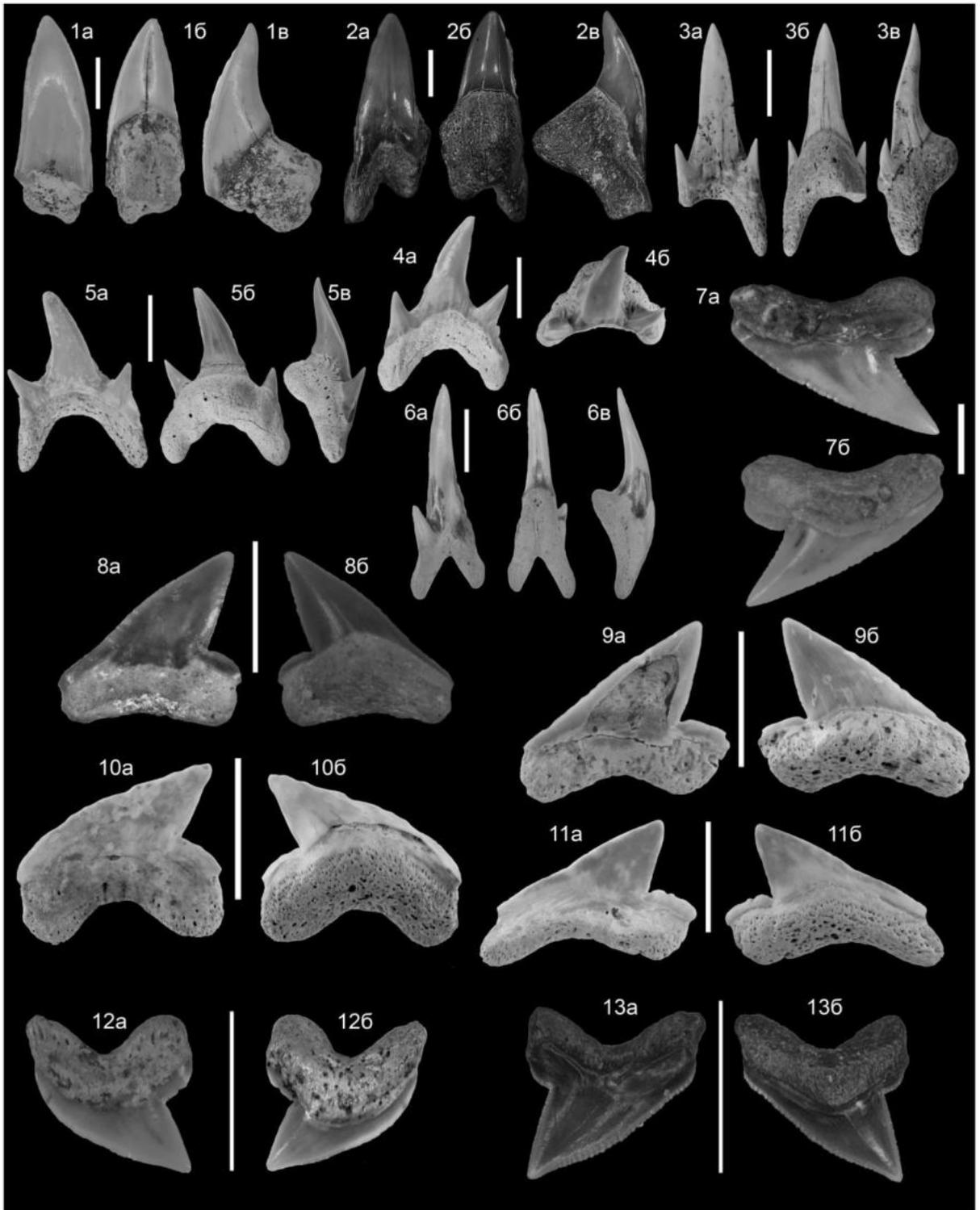
Фиг. 11 – *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, 1971; левый нижний задний зуб; экз. СГУ № 155/206, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 12 – *Squalicorax curvatus* (Williston, 1900); левый верхний задний зуб; экз. СГУ № 155/210, верхняя часть среднего сеномана, Пачелма; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 13 – *Squalicorax curvatus* (Williston, 1900); левый верхний передний зуб; экз. СГУ № 155/211, верхний сеноман, Саратов-1; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Длина масштабной линейки Фиг. 1 – 13 – 5 мм.

Фототаблица VI



Фототаблица VII

Фиг. 1 – *Squalicorax falcatus* Agassiz, 1843; левый верхний передний зуб; экз. СГУ № 155/215, верхний сеноман, Саратов-2, НФГ; г. Саратов; а – лингвальный вид, б – лабиальный вид.

Фиг. 2 – *Squalicorax falcatus* Agassiz, 1843; левый верхний заднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/216, верхний сеноман, Саратов-1, НФГ; г. Саратов; а – лингвальный вид, б – лабиальный вид.

Фиг. 3 – *Squalicorax falcatus* Agassiz, 1843; правый нижний задний зуб; экз. СГУ № 155/217, верхний сеноман, Саратов-1, НФГ; г. Саратов; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 4 – *Squalicorax* sp.; фрагмент зуба; экз. СГУ № 155/47, нижний сеноман, Меловатка-5, НФГ.

Фиг. 5 – *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis* (Herman, 1977); боковой зуб; экз. СГУ № 155/295, верхний сеноман, Карамышка; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид.

Фиг. 6 – *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis* (Herman, 1977); передний зуб; экз. СГУ № 155/296, нижняя часть среднего сеномана, «Нижняя Банновка», НФГ; лабиальный вид.

Фиг. 7 – *Galeorhinus glickmani* Popov et Larkin, 2000; левый нижний боковой зуб; экз. СГУ № 155/1, верхний сеноман, «Саратов-1», НФГ, г. Саратов; а – лингвальный вид, б – лабиальный вид (Попов, Лапкин, 2000).

Фиг. 8 – *Synechodus dubrisiensis* (Maski, 1863); правый верхний передний зуб; экз. СГУ № 155/287, нижний – (?)средний сеноман, Иловля; а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – окклюзивный вид, г – базальный вид.

Фиг. 9 – *Synechodus dubrisiensis* (Maski, 1863); передний зуб; экз. СГУ № 155/49, верхняя часть среднего сеномана, Пачелма; а – лабиальный вид, б – окклюзивный вид, в – базальный вид.

Фиг. 10 – *Squatirhina* sp.; переднебоковой зуб; экз. СГУ № 155/50, верхний сеноман, Багаевка-1; а – лингвальный вид, б – окклюзивный вид, в – лабиальный вид.

вид.

Фиг. 11 – *Squatirhina draytoni* Guinot et al., 2012; передний зуб; экз. СГУ № 155/51, нижняя часть среднего сеномана, Нижняя Банновка, НФГ; вид в профиль.

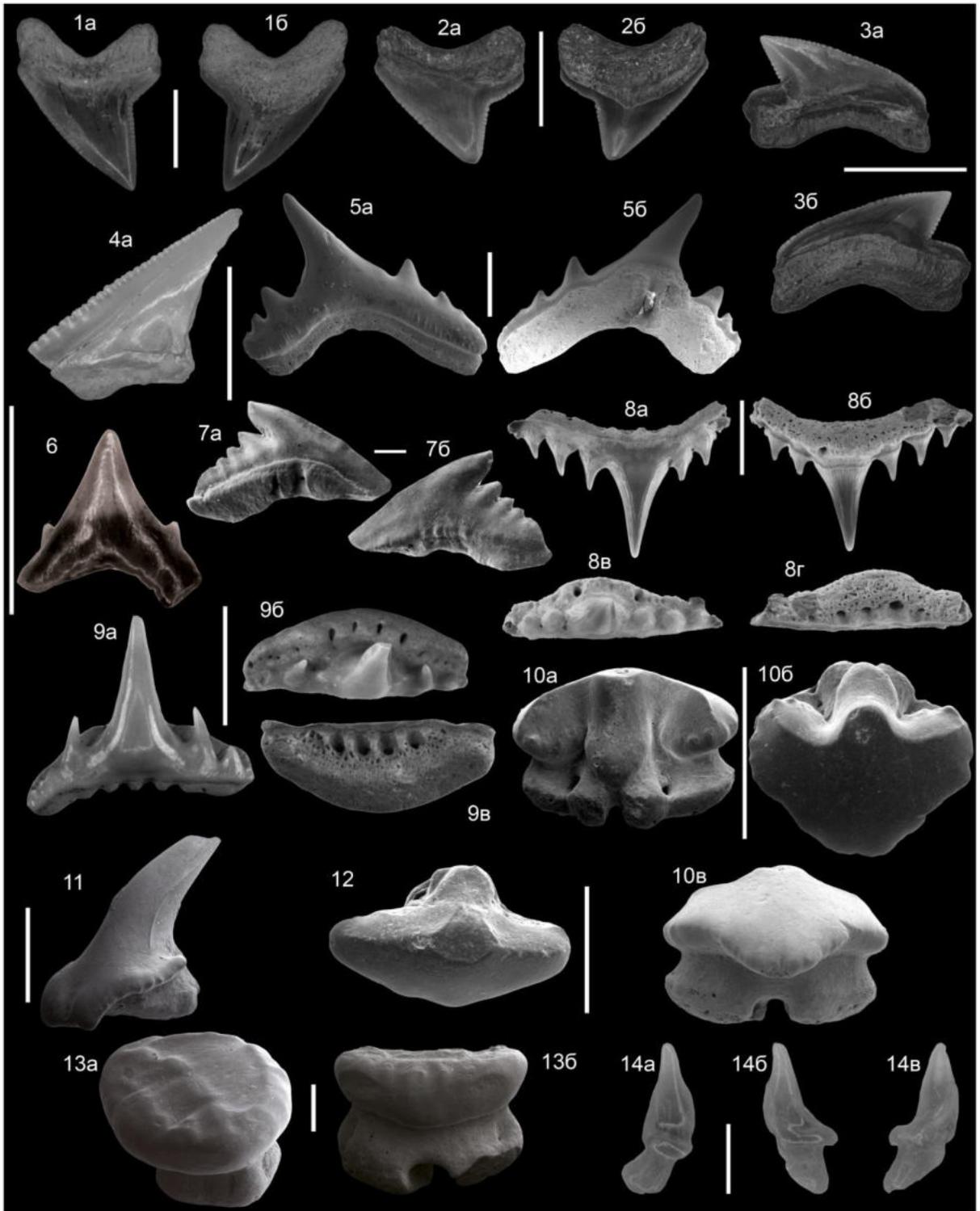
Фиг. 12 – *Squatirhina draytoni* Guinot et al., 2012; задний зуб, экз. СГУ № 155/52, верхний сеноман, Багаевка-1; окклюзивный вид.

Фиг. 13 – *Turoniabatis cappettai* Landemaine, 1991; зуб; экз. СГУ № 155/53, нижняя часть среднего сеномана, Нижняя Банновка, НФГ; а – окклюзивный вид, б – лабиальный вид.

Фиг. 14 – *Sclerorhynchidae* gen. ind.; челюстной зуб; экз. СГУ № 155/293, (?)верхний сеноман, Климовка; а – лабиальный вид, б – дистальный вид, в – мезиальный вид.

Длина масштабной линейки Фиг. 1 – 4, 6, 8, 9 – 5 мм, Фиг. 5, 7, 10 – 14 – 1 мм.

Фототаблица VII



Приложение Б
СТРАТОТИПЫ ДЛЯ ВЫДЕЛЕННЫХ СЛОЕВ С ФАУНОЙ
ЭЛАСМОБРАНХИЙ

Меловатка-5

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен на севере Волгоградского Правобережья, между с. Меловатка и г. Жирновск примерно в 2 км на юго–восток от с. Меловатка излучине р. Медведица в устьевой части оврага, раскрывающегося в речную долину. Описание дается по «Каталогу местонахождений маринакулат» А.В. Иванова (1996) с изменениями в свете взглядов Н.Ю. Зозырева (2006в).

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	ЛИТОЛОГИЯ	Мощность, м
сеноманский нижний	К ₂ S ₁	меловатская	нижняя	К ₂ m ₁	1 2 3 4 5	1 2 3 4 5	1	В.м. 14,5
							2	0,1 - 0,2
							3	1,5
							4	0,03 - 0,05
							5	В.м. 2

РАЗРЕЗ.

K_2ml_1 1. Песок кварцевый с примесью глауконита (преимущественно близ кровли и подошвы), средне–мелкозернистый, гидрослюдистый, белый. В 0,7 м ниже кровли слоя выделяется прослой мощностью 0,8 м среднезернистого песка, ниже которого песок вновь становится белым. По всему слою неравномерно рассеяны красные, ожелезненные, плотные ходы донных роющих размером до 0,7 x 5 см, преимущественно субвертикальные, прямые, а также равномерно рассеянные, сильно расплывчатые, произвольно ориентированные ходы размером до 0,5 x 2 см, сложенные светло-серым песком слоя, в ожелезненных оболочках. Книзу песок становится более мелкозернистым и глауконитовым, серо-коричневым. За три метра до подошвы появляются неравномерно рассеянные, маломощные, непараллельные, почти прямолинейные, линзовидные, плотные красно–желтые ожелезненные прослой мощностью до 0,02 м, а также неравномерно рассеянные, местами сконцентрированные ходы – ожелезненные, красно–желтые, сильно расплывчатые и изогнутые, различно ориентированные, размером до 1 x 3 см. Мощность слоя 14,5 м.

K_2ml_1 2. Фосфоритовый горизонт: фосфориты темно-коричневые и черные, песчанистые, неправильной формы, размером до 4 x 10 см сцементированы ожелезненные красно–желтым песком. Встречены остатки маринакулат, ядра двустворчатых моллюсков *Arctica* sp., *Venus* sp., брахиопод *Lingula* sp., неопределимые ядра брюхоногих моллюсков, редкие остатки эласмобранхий и костных рыб. Мощность слоя 0,1 – 0,2 м.

K_2ml_1 3. Песок темно-серый, кварцево-глауконитовый, мелкозернистый, глинистый, гидрослюдистый. По всему слою неравномерно рассеяны редкие мелкие (размером не более 10 см) ожелезненные участки неправильной формы. Имеются также многочисленные, почти равномерно рассеянные, мелкие (размером до 0,5 x 3 см) ходы донных роющих, сложенные черной жирной глиной, неправильной формы, изогнутые, субвертикально ориентированные. Наблюдаются также неравномерно рассеянные красновато-желтые ожелезненные

участки и красно–бурые железисто-охристые конкреции размером до 5 см. Мощность слоя 1,8 м.

K_2ml_1 4. Фосфоритовый горизонт: фосфориты черные, округлые, иногда уплощенные, хорошо окатанные, часто глянцевые, иногда с явными следами биоэрозии, сцементированные породой вышележащего слоя. Редко встречаются также коричневые, менее окатанные, неправильные фосфоритовые желвачки аналогичных размеров (от 0,5 до 12 см). Некоторые коричневые фосфориты внутри очень слабо фосфатизированы, насыщены среднезернистым кварцевым песком и иногда содержат окатыши глины. Горизонт имеет редкие перерывы, но в целом хорошо выдержан по мощности. Встречены раковины маринакулат, обильные остатки эласмобранхий и костных рыб. Мощность слоя 0,03 – 0,05 м.

K_2ml_1 5. Песок темно-серый, кварцево-глауконитовый, мелкозернистый, глинистый, гидрослюдистый, местами ожелезненный. Имеются многочисленные неправильные субвертикально ориентированные ходы размером до 0,5 x 3 см, сложенные черной жирной глиной. Видимая мощность слоя 2,0 м.

Из нижнего фосфоритового горизонта взяты пробы: EL 329, EL 442, EL 491, EL 546.

Состав фауны эласмобранхий в нижнем фосфоритовом горизонте: *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina vracconensis*, *Paraisurus macrorhizus*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax* sp., *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

ЛИТЕРАТУРА. Иванов, 1996.

Нижняя Банновка

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен на юге правобережной части Саратовской области, в пределах Красноармейского района, в 3–3,5 км южнее с. Нижняя Банновка. Разрез сеномана доступен для непосредственного изучения на значительном протяжении обрывов волжского берега от села Меловое на севере до горы Дурман на юге. Приводится описание разреза сеноманских отложений по серии обрывов между г. Скоробогатова, в 200–400 м южнее ее, и с. Белогорское. Описание дается по «Каталогу местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья» Е.М. Первушова с соавторами (1999г) с изменениями в свете взглядов Н.Ю. Зозырева (2006в).

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
турон-ский	нижн.	K_2t	баннов-ская		K_2bn	1		В.м. 0,4
сеноманский средний	K_2S_2	меловатская средняя	K_2m_2	2		2		7
				3		3		0-0,35
				4		4		6
				5		5		0-0,2
				6		6		0-0,8
				7		7		0,3 - 0,4
				8		8		1-6

РАЗРЕЗ.

K_2bn 1. Фосфоритовый горизонт (плита), вмещающая порода – песчаный мергель, грязно-серый. Мощность – до 0,4 м.

K_2ml_2 2. Алеврит кварцево–глауконитовый, светло-серый и грязновато–зеленый, слюдистый. По направлению к кровле возрастает содержание мелкозернистого песка и карбонатной оставляющей. Разрозненные крупные пятна и окрашивания гидроокислами железа, количество которых заметно больше, чем в нижележащем слое. Диаметр "ожелезнений" до 20–30 см, цвет – желто-коричневый. В интервале 1,5 м от кровли порода переполнена ходами роющих организмов, с известковой стенкой, диаметром 1–2 см и длиной от 5 см до 1 м. Ходы прямые и слабоизогнутые, разно ориентированные. В 3–3,5 м ниже кровли полости ходов встречаются гораздо реже, преимущественно вертикальные, слабоизогнутые и ветвящиеся. Ближе к поверхности кровли развиты многочисленны мелкие ходы, диаметром до 5 мм и длиной до 3–4 см. Близ кровли неравномерно рассеяны мелкие фосфоритовые включения, диаметром до 1–2 см. В средней и нижней части слоя – разрозненные остатки раковин устриц и ростров белемнитов, а также гнезда раковинного детрита. Мощность – около 7 м.

K_2ml_2 3. "Верхний фосфоритовый горизонт". Фосфоритовые включения гравийно–галечниковой размерности, в основном слабо окатанные, темно–серые; меньше светло-коричневых и песчанистых; преобладающий размер до 1x1 см. Иногда они образуют небольшие агрегаты неправильной формы. Вмещающая порода – алеврит, кварцево-глауконитовый, грязно-зеленый, слюдистый. Распространены сцементированные гидроокислами железа, яркого желто–красного цвета, округлые стяжения и уплотнения, диаметром от 1 до 5 см. На непротяженных участках наибольшей мощности горизонта фосфоритовые включения в значительной степени сконцентрированы. Встречена обильная фауна эласмобранхий. Многочисленны фосфатизированные ядра, а также фрагменты раковин моллюсков. Скопления и линзы раковинного детрита приурочены и к подошве вышележащего слоя, где остатки раковин преобладают в интервале до

0,2–0,3 м. На отдельных участках, по простиранию горизонта, при проявлении тенденции к уменьшению мощности, фосфоритовые включения как бы разубожены линзами псаммитового материала с единичными фосфоритами. Линзы субгоризонтальные, разные по размеру и протяженности, на участках частого их развития фосфоритовый горизонт распадается на два уровня. Поверхность подошвы неровная, эрозионные понижения глубиной до 0,1 м от средней линии подошвы горизонта. Поверхность кровли большей частью четкая и неровная, иногда фосфоритовые включения рассеяны в верхней части. Мощность изменяется от 0 до 0,35 м.

K_2ml_2 4. Алеврит, кварцево–глауконитовый, грязно–зеленый, монотонно окрашен, с обилием чешуи слюды. Алеврит сцементирован, плотный и относительно "монолитный": выступает в рельефе обрывов в виде очень крупных отдельных блоков, которые по трещинам окрашены гидроокислами железа. В 1,5 м ниже кровли прослеживается прослой песка глинистого, серо-синего и зеленоватого, мощность – 0,5–0,7 м. Порода насыщена субгоризонтальными ходами, полость которых выполнена вмещающей породой, а стенка светлая известковистая, диаметр до 1–2 см и длина до 5–10 см. В верхней половине чаще встречаются разрозненные плотные ожелезнения по вертикально ориентированным участкам полостей ходов, трубообразные и со сцементированной стенкой. Полость подобных ходов выполнена гидроокислами железа красно-коричневыми или марказитом. По направлению к кровле увеличивается размер зерен до мелкозернистого песка, который становится все более рыхлым. Близ кровли неравномерно распространены слабоизогнутые или косые линзочки немного более крупнозернистого песка, обогащенного округлыми включениями фосфоритовых окатышей. Протяженность линз до 0,5 м, мощность – до 5–10 см. В подошве залегает плитообразный песчаник, мелкозернистый, алевритистый и сильно глинистый, мощностью до 0,4 м. Он плотный лишь в нижней половине, 0,1–0,2 м, выше – рыхлый. Над песчаником залегает сильно глинистый алеврит, синевато-черного цвета, со слабо выраженными ходами с глинистыми стенками. Выше глинистого прослоя

найлены остатки раковин двустворчатых моллюсков: *Amphidonte conicum* (Sow.); *A. subconicum* Glasunova; *A. sp.*; *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.); *G. sp.*; *Chlamys sp.*; *Hyotissa sp.* Значительно ниже глинистого прослоя найдены редкие разрозненные створки бивальвий: *Oxytoma pectinanta* Sow.; *Inoceramus sp.*; *Merclinia asper* (Lam.).

Вероятно, к этому слою относятся гнезда слабо фосфатизированных сомкнутых створок брахиопод *Lingula sp.* и нефосфатизированных раковин червей–трубкожилов *Serpula sp.*, которые чаще обнаруживаются в "отпрепарированном" виде в осыпи или на бечевнике. Мощность – около 6 м.

K_2ml_2 5. "Нижний фосфоритовый горизонт" – представляет собой линзовидные скопления фосфоритовых включений, протяженностью 0,2–0,3 м и в целом – до 5 м, при этом фосфориты менее сконцентрированы, чем в "верхнем фосфоритовом горизонте". Фосфориты преимущественно черные, мелкогазмерные: до 2–5 мм и более в диаметре, относительно крупные желваки, диаметром до 1–2 см, менее распространены. Меньше включений коричневого цвета, с неровными краями, до 1–2 см в поперечнике. Преобладают фосфориты гравийной размерности, редкие агрегаты достигают размера до 5–7 см. Включения наиболее сконцентрированы в нижней части, в интервале 10–12 см от подошвы. Выше они более рассеяны, здесь распространены многочисленные линзочки кварцевого песка. Характерна очень слабая концентрация фосфоритов, а повышенное содержание включений отмечено на участках сокращения мощности горизонта, преимущественно – в пределах эрозионных понижений. Вмещающая порода – песок кварцевый, разнозернистый: преимущественно средне– и крупнозернистый, глауконитистый. и слабо слюдистый. Помимо вторичного карбонатного цемента, на отдельных участках больше развита цементация соединениями железа. Верхняя часть горизонта, в 10 см выше подошвы, а так же часть вышележащего слоя, сцементированы до степени песчаника. Поверхность кровли неровная и нечеткая. Поверхность подошвы так же неровная, местами небольшие эрозионные врезь в нижележащие отложения, очень четкая. Найлены разрозненные белые раковины бивальвий, хрупкие и разно ориентированные, и

много мелких ростров белемнитов, а также – остатки эласмобранхий. Мощность – от 0 до 16 см, реже – 0,2 см.

Отмечены фациальные изменения в строении этого слоя в северном направлении – к с. Нижняя Банновка, в районе так называемого "Берега плезиозавров", южнее г. Сырт. Здесь фосфоритовый горизонт выдержан по простиранию, а по мощности изменяется от 5–7 см до 0,2– 0,3 м, в северном направлении. На отдельных участках увеличивается мощность подстилающих отложений, расстояние до кровли грубозернистого песка (слой 7) достигает 0,8 – 0,9 м, а еще севернее, в районе, где был найден череп ихтиозавра, этот фосфоритовый горизонт пластуется на песках слоя 7. Включения наиболее сконцентрированы к подошве, а по направлению к кровле – более рассеяны. Верхняя часть слоя, где преобладают линзы разномернистого кварцевого песка и скопления разрозненных створок устриц *Amphidonte sp.*, сцементирована до степени плитчатого песчаника. Этот горизонт сильно проработан роющими организмами, особенно в кровле и подошве слоя, что отчетливо прослеживается на выветрелой поверхности.

K_2ml_2 6. Песок кварцево–глауконитовый, грязновато–белый, мелкозернистый и алевритистый, сильно слюдистый. По направлению к кровле увеличивается размер зерна, слабо возрастает глинистость и цементация песка. Выделены два типа разно ориентированных ходов: первые слабо выражены, нечеткие, выполнены белым песком и иногда с едва глинистой стенкой, диаметром до 1 см; вторые – сложены грязно-белым песком, диаметром до 2 см и длиной до 5 см. Редкое пятнистое окрашивание гидроокислами железа. Мощность, в среднем, – 0,4 – 0,45 м, изменяется от 0 до 0,8 м.

K_2ml_2 7. Песок глауконитово-кварцевый, белый и светло–серый, зерна кварца часто прозрачные. Разномернистый – преимущественно средне– и крупнозернистый, слабо слюдистый, косослоистый. Характерно большое распространение ходов, прямых, порой взаимно пересекающихся и плотно расположенных, диаметром 1–2 см и длиной до 0,3 м. Ходы разно ориентированы, обычно без стенки или слабо ожелезненные по поверхности.

Полость выполнена кварцевым серым мелкозернистым песком. Поверхности слоя неровные и нечеткие, уверенно прослеживаются в выветрелом состоянии. Близ кровли распространены линзовидные скопления мелких ходов, сложенных бежевым алевритом, диаметром до 2–4 мм и длиной менее 1 см. Вероятно, эти "линзы" представляют собой элементы былой поверхности "твердого дна", мощностью до 3–5 см. На некоторых участках, немного выше подошвы, прослеживается субгоризонтальная слоистость. В районе "Берега плезиозавров", в подошве слоя, на контакте с глинистым алевритом, распространены протяженные банки устриц *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. subconicum* Glasunova и редкие кости рептилий. Мощность изменяется от 0,3 до 0,4 м.

К₂ml₂ 8. Песок (алеваит) кварцево–глауконитовый, грязно–зеленый, мелкозернистый и алевритистый, слабоглинистый и слюдистый. Присутствуют разрозненные округлые расплывчатые и плотные включения гидроокислов железа красно–желтого и коричнево–красного цвета, диаметром до 10 см. Распространены разные типы полостей ходов: мелкие, диаметром до 5 мм и до 1–2 см в длину, разно ориентированные, и крупные ходы, диаметром до 1–2 см и длиной 10–15 см, вертикальные, иногда со слабо ожелезненной стенкой. Стенки ходов со слабоглинистой стенкой, а полость выполнена белым, но зерна кварца более крупные, среднезернистые. Поверхность кровли неровная и нечеткая. Видимая мощность – от 1 м и до 6 м.

Из верхнего фосфоритового горизонта взяты пробы: EL 56, EL 185, EL 198, EL 215, EL 231, EL 441.

Состав фауны эласмобранхий в верхнем фосфоритовом горизонте: *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Pseudomegachasma casei*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

Из нижнего фосфоритового горизонта взяты пробы: EL 137, EL 186, EL 216, EL 230, EL 272, EL 444.

Состав фауны эласмобранхий в нижнем фосфоритовом горизонте: *Polyacrodus illingworthi*, *Lissodus* sp., *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Pseudomegachasma casei*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapnorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

ЛИТЕРАТУРА. Первушов и др., 1999г.

Пачелма

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен на северо-западе Пензенской области в окрестностях пгт. Пачелма одноименного района, в заброшенном карьере. Описание дается по стенке карьера и ямам в его дне. Составлено Е.В. Поповым в 2014 г.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
сантонский	нижн.	K_2st_1	кирса-новская		K_2k	1		В.м. 1,5
сеноманский	средний	K_2S_2	меловатская	средняя	K_2m_2	2		2
						3		0,1 - 0,15
						4		1,5
						5		5
						6		В.м. 5

РАЗРЕЗ.

K_2k (?) 1. Песчаник ржаво-бурый разнозернистый, кварцево–глауконитовый, сильно ожелезненный, местами разнозернистый до мелкого гравелита, местами сильно ожелезненный прослоями, с пустотками ростров белемнитов. В основании присутствует фосфоритовый горизонт. Фосфориты, преимущественно, одной генерации, песчаные, грязновато–серые, разноориентированные, разнообразной формы, диаметром от 1 до 10 см, есть аморфные неагрегатированные формы. Обнаружены фрагменты ходов, куски стенок. К подошве концентрация фосфоритов падает. Общая мощность горизонта около 20 см. Подошва неровная, карманообразная. В.м. 1,5 м.

K_2ml_2 2. Песок желтовато-белый олигомиктовый, преимущественно мелкозернистый с субгоризонтальными прослоями более темного бурого песка. Мощность прослоев от 1 до 5 – 6 см. Кровля и подошва прослоев неровные, хотя кровли более ровные, а подошвы карманообразные. Иногда прослои сливаются друг с другом. В прослоях размерность песка увеличивается до среднезернистой. Интервалы между темными прослоями варьируют от 15 до 30 см. Песок в верхней части слоя достаточно сыпучий, но вместе с тем хорошо держит стенку. В подошве песка зернистость резко увеличивается, и в нижней части слоя залегает разнозернистый, преимущественно грубозернистый песок. Присутствует редкая биотурбация. Ходы вертикальные, субгоризонтальные, диаметром до 1 см, с ожелезненными стенками. М. 2 м.

K_2ml_2 3. Фосфоритовый горизонт невыдержанный по простиранию – от сплошного до линзовидного. Матрикс слоя – песок, аналогичный предыдущему слою. Фосфориты светлые – от светло-бурого до кремового и белесого цвета, округлые, 2–4 см в поперечнике. Встречены редкие крупные песчаные сrostки фосфоритов, ориентированные субгоризонтально, возможно, по ходам. Кровля и подошва неровные, карманообразные. Насыщенность остатками фауны очень велика. Основную массу составляют остатки эласмобранхий, встречены фрагменты костей рептилий, фрагменты зубных пластин химер, внутренние ядра двустворчатых моллюсков. Горизонт местами сильно ожелезнен. М. 0,1 – 0,15 м

K_2ml_2 4. Песок. Желтовато-белый олигомиктовый, преимущественно мелкозернистый с субгоризонтальными прослоями более темного бурого песка. Зернистость в темных прослоях увеличивается до средней, мощность прослоев уменьшается до 1 см, немного увеличивается их частота, наблюдаются и отдельные линзы подобного материала. Зернистость в подошве увеличивается до средней. М. 1,5 м

K_2ml_2 5. Песок желтовато-белый, олигомиктовый, кварцевый косослоистый. Есть очень редкие черные зерна, не исключено, что вторичные. Интенсивное ожелезнение, в основном, по прослоям. Биотурбация присутствует во всей толще и представлена преимущественно вертикальными ожелезненными шахтами диаметром до 1 см без выраженной сердцевины, либо с сердцевиной из более светлого песка с оплеткой из ожелезненного песка, присутствуют и наклонные ходы, субгоризонтальные редки. М 5 м

K_2ml_2 6. Песок кварцево-глауконитовый бело-желтовато-оранжевый с зеленоватым оттенком, мелкозернистый, алевритистый, более интенсивно гидрослюдистый. Ожелезнен по тонким слоям крупными пятнами. Присутствуют охристые железистые конкреции диаметром до 5 см. В. м. до 5 м.

Из нижнего фосфоритового горизонта взяты пробы: EL 520, EL 521.

Состав фауны эласмобранхий в нижнем фосфоритовом горизонте: *Polyacrodus illingworthi*, *Ptychodus decurrens*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Synechodus dubrisiensis*, *Turoniabatis cappettai*.

Замечания. Отмечено как EL14 (Бирюков, Попов, 2015), Каменка-2 (Бирюков, 2018a).

Саратов-4

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен в Заводском районе г. Саратова. Песчаный карьер приурочен к одной из субширотных возвышенностей. Описание дается по «Каталогу местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья» Е.М. Первушова с соавторами (1999г) с изменениями в свете взглядов Н.Ю. Зозырева (2006в).

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м	
сеноманский	верхний	K ₂ S ₃	меловатская	верхняя	K ₂ ml ₃	1		В.м. 2-2,5	
						2		0,3	
						3		1-1,3	
	средний	K ₂ S ₂	меловатская	средняя	K ₂ ml ₂	4		1,6-1,7	
						5		0,1	
						6		0,5	
	нижний	K ₂ st ₁	можжевело-овражная			K ₂ ml ₁	7		0,1-0,2
							8		0,6-0,8
							9		1-1,17
							10		6
							11		0,9
							12		1,5
							13		В.м. 15-17

РАЗРЕЗ. Наиболее полный и непрерывный разрез сеноманских отложений изучен по южной стенке, а верхние интервалы сеномана и разрез нижнего сантона изучены по западной стенке карьера. Это определяется как юго-западным погружением слоев, так и современным, в значительной степени техногенным, рельефом территории. Приводится сводное описание разреза сверху вниз.

К₂то 1. Чередование прослоев силицитов и глинистых, мергелистых прослоев. Силицит карбонатно-глинистый, серый и серо-синий. Слабо реагирует с соляной кислотой. Плотный, трещиноватый. Ходы илоедов, белые, диаметром 2–3 мм. Редкие включения гидроокислов железа неправильной формы, коричневых и желтых, диаметром 1–5 см. Крупные чешуи слюды. Мощность прослоев – 0,3–0,5 м. Глина карбонатная, хорошо реагирует с соляной кислотой, темно-серая, алевролитистая, мелкооскольчатая, чешуи слюды. Мощность прослоев – 0,15–0,4 м. Этот интервал разреза хорошо выделяется в рельефе стенки карьера уступами (разная плотность пород) и соответственно – цветовой полосчатостью. Видимая мощность – до 2–2,5 м.

К₂то 2. Мергель слабо кремнистый, светло-серый. Слабо слюдистый. К подошве кремнистость слабо усиливается и цвет породы – более серый. Прокремнение тонкослоистое, горизонтальное. Трещиноватый. Неравномерно рассеяны точечные (до 1 см) расплывчатые, а также ленточные ожелезнения, мощностью 0,5–1 см. В верхней части – мергель опоковидный, трещиноватый, с редкими фосфоритами, черными, диаметром 0,2–0,5 см, с остатками плоских губок. Выше фосфориты и губки постепенно исчезают. Фрагменты скелетов кремневых губок разно ориентированные, различных размеров. Раковины двустворчатых моллюсков, или пустотки от них, неравномерно рассеяны: составляют слабо выраженные линзы и прослои. Соотношение сомкнутых раковин и разобщенных створок примерно равное. Преобладают пектиниды, много иноцерамусов, редки устрицы. Определены: двустворчатые моллюски: *Hyotissa sibirica* (Glas.), *H. semiplicata* (Sob.), *H. sp.*, *Gryphaeostrea sp.*, *Pycnodonte crassa* (Iv.), *P. humile* A. Ivanov, *P. sp.*, *Chlamys sp.*, *Spondylus spinosus* Sow., *S. sp.*, (?) *Venus sp.*, *Monticulina nikitini* (Arkh.), *Cerostreon sp.*, *Oxytoma densicostata*

A.Ivanov, *Inoceramus lamarcki* Park., *Neithea* sp., *Dianchora* sp.; гастроподы: *Solariella* sp. В подошве – переотложенные фосфатизированные фрагменты губок и мелкие черные фосфориты. Мощность – 0,3 м.

К₂мо 3. Мергель песчанистый, грязновато-серый. Некоторое пятнистое окрашивание связывается с проявлением гидроокислов железа и неравномерным окремнением (темно-серый, синий цвет). Псаммитовая составляющая – мелкозернистая, кварцево–глауконитовая, глауконит черный. Слюдистый. Плотный, при выветривании рыхлый и более выражена плитчатость. К подошве содержание псаммитовой составляющей возрастает, плитчатость исчезает. По всему интервалу встречаются черные фосфориты, неправильно округлые (1–2 см), многочисленны более мелкие черные и коричневые фосфориты. Нижняя часть (0,3 м) переполнена скелетами кремневых губок и их фрагментами, а так же фосфоритовыми включениями разных генераций, в том числе – и песчанистые фосфориты 0,5–3см). Здесь вмещающая порода сильно окрашена гидроокислами железа, с охристыми округлыми (до 5–7 см) включениями. Найдены многочисленные, в различной степени фосфатизированные и разной степени сохранности, скелеты кремневых губок (в нижней части – гексактинеллид (*Ventriculitidae*, *Coeloptychiidae*, *Aphrocallistes*, *Tremabolites*, *Becksia*, *Etheridgea*), в верхней, преимущественно, демоспонгий (*Selliscotho* sp.)). Здесь же найдены панцири морских ежей, внутренние ядра и раковины двустворчатых, брюхоногих, лопатоногих и головоногих моллюсков, брахиопод, зубы акул – птиходусов и зубные пластины химер. Определены: двустворчатые моллюски: *Area* sp., *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. subconicum* Glas., (?)*Lopha* sp., (?)*Venus* sp., *Cerostreon* sp., *Rynchostrongylo* sp., *Exogyra* sp., *Oxytoma densicostata* A.Ivanov, *O. multicostata* A.Ivanov, *Neithea* sp., *Radiolaeweila absoluta* A.Ivanov, *R. interdicta* A.Ivanov; гастроподы: *Margarites volgensis* A.Ivanov, *Solariella* sp., *Gyroides* sp., *Turritella* sp. и скафоподы: *Laevidentalium* sp. Некоторые формы рассматриваются нами как переотложенные из верхне– и среднесеноманских отложений. Переход к нижележащим пескам постепенный. Лишь на отдельных участках проявлены тонкие прослои, линзы фосфоритов в основании более карбонатной части разреза.

По простиранию фаціальное строение этого слоя весьма различно, что нашло отражение и в вариации его мощности. Мощность собственно "губкового" горизонта оценивается в 0,3–0,7 м, мощность мергеля – 1–1,3 м.

K₂bg(?) 4. Песок глауконито-кварцевый, средне- и мелкозернистый, известковистый, глинистый, грязно-темно-серый. Многочисленны неравномерно рассеянные окатыши зеленовато-серого, плотного, мелкозернистого песка, на карбонатно-фосфатном, алевролитом цементе, сконцентрированные в слабо выраженный прослой. Рассеяны включения фосфоритов трех генераций: черные, темно-коричневые и светло-коричневые, они сконцентрированы у кровли и подошвы. К подошве песок менее плотный, уменьшается содержание пелитовых частиц и карбонатной примеси, увеличивается количество окатышей. От кровли к подошве возрастает содержание глауконита, что наиболее заметно в нижней половине слоя. Близ подошвы – неправильно округленные красновато-желтые ожелезнения, до 10 см в поперечнике. В слое распространены ходы, плотность которых за 0,4 м до подошвы резко возрастает – известковые, субвертикальные, размером 0,5–1х1,5–5 см. По мере приближения к подошве очертания ходов расплываются. Распространены и более песчаные полости ходов, заполненные глауконитово-кварцевым песком, более крупнозернистым, чем вмещающая порода, субгоризонтальные, неравномерно рассеянные, размером до 1х5 см. В кровле слоя встречены редкие губкоподобные окатыши, в подошве – различно ориентированные линзочки чешуи и костей костистых рыб. Определены двустворчатые моллюски: *Amphidonte conicum* (Sow.). Мощность –1,6–1,7 м.

K₂bg(?) 5. Фосфоритовый горизонт. Фосфориты трех генераций: черные размером до 1 см, окатанные, слабо песчаные, многочисленные коричневые – слабо окатанные, более песчаные, размером около 1–1,5 см (не более 2–3 см) и серые – мелкие (размером не более 0,5 см). Преобладает дресвяной материал, размерностью 2–3 мм, обычно это зерна кварца. Преобладают коричневые (серо-коричневые) включения фосфатно-песчаного состава, с зернистой поверхностью. Внешний облик слоя – конгломерат коричневых окатышей, вмещающая порода – крупнозернистый песок вышележащего слоя. Среди включений много слабо

фосфатизированных тонких стенок ходов. Не отмечены находки агрегатов и практически отсутствуют следы биоэрозии на окатышах. Местами слабое ожелезнение, округлые пятна с расплывчатыми очертаниями и плотные. Найденные остатки двустворчатых моллюсков, очень редкие и мелкие зубы эласмобранхий, зубные пластины химеровых рыб, костистых рыб, маринакулат *Cidariella* sp., подтверждают сеноманский возраст вмещающих отложений. Определены: фрагменты скелета губок *Plocosyphia* sp.; двустворчатые моллюски: *Area* sp., *Arctica* sp., *Venus faba* (Sow.), *V. rothomagensis* Sow., *V.* sp., *Cyprina ligeriensis*, *C.* sp., *Cucullaea costata* Hogn., *C.* sp., *Trigonia* sp., *Apiotrigonia* sp., *Korobkovitrigonia* cf. *tobolica* Pojar., *Trigonoarca possyona* (Orb.), *T. mortoniana* (Orb.), *Scubrotrigonia scabra* (Lam.), *Thetis laevigata* Sow., *Protocardia* cf. *hillana* (Sow.), *Cranocardium constantii* (Orb.), *Lucina tenara* (Sow.), *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. subconicum* Glas., *A.* sp., *Oxytoma pectinata* A.Ivanov, *O. multicostata* A.Ivanov, *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. hoetlingi* (Sob.), *Plicatula inflata* Sow., *Neithea quinquecostata* Sow., *Hyotissa* sp., *Gryphaeostrea canaliculata* Sow., *Merlinia asper* Lam., *Radiolaewella absoluta* A. Ivanov, *R. bannovkensis* A.Ivanov, *R. interdicta* A.Ivanov, гастроподы: *Buckmannina cenomaniensis* Plam., *Calliostoma luneli* (Arch.), *C.* cf. *zhaksybajensis* Plam., *C. podolica* Plam., *C. tuberculare* A.Ivanov, *C.* sp., *Solariella sobetski* Plam., *Margarites engelhardti* (Geinitz), *M.* cf. *zharlyensis* Plam., *M. volgensis* A.Ivanov, *Natica* sp., *Pyropsis* sp., *Mesolia karaobensis* Plam., *Masolia* sp., *Nairiella* sp.; скафоподы: *Laevidentalium* sp. Мощность – 0,1 м.

K_2ml_3 6. Песок глауконито–кварцевый, мелко-тонкозернистый, серовато-зеленый, алевритистый и слабо слюдистый. Неравномерно распределены редкие линзочки средне-крупнозернистого песка. Редкие, неравномерно рассеянные серые фосфориты размером до 0,5 см. Редкие, неравномерно рассеянные, плотные и бурые ожелезнения размером 1–1,5 см. По всему интервалу распространены мелкие, расплывчатые, сложенные белым песком, вертикальные субцилиндрические ходы (до 0,5x5 см), иногда начинающиеся в вышележащем слое. Распространены линзочки, длиной до 5 см, с костными остатками и чешуей

костистых рыб. Определены устрицы: *Amphidonte conicum* (Sow.). Мощность – 0,5 м.

K_2ml_3 7. Фосфоритовый горизонт. Фосфоритовые включения одной генерации: преобладают включения "гравийной" размерности – черные, неправильных очертаний и различных размеров, обычно хорошо окатанные. Многочисленны мелкие включения (менее 0,5 см), включения больших размеров (1–2 см) редки. Характерны крупные цилиндрические, веретенообразные, сростки (5–10 x 15–20 см) и агрегаты, состоящие из включений разных генераций. Здесь же редкие крупные (3x5 см) окатанные песчано–фосфатные окатыши и стяжения, дырчатые, со следами активной биоэрозии и обычно не содержат черных фосфоритов. Большое количество фосфатизированных остатков полостей ходов разных размеров и генераций – стенки и ядра (до 7–10 см). Горизонт сильно окрашен пятнами ожелезнения. Вмещающая порода – крупнозернистый серый песок, образует линзы внутри горизонта, локально "раздваивая" последний. Некоторые ожелезнения овальной формы, простираются в нижележащий слой на глубину до 15 см. Размер этих ожелезнений 10–15x25 см. Найдены зубы и копролиты эласмобранхий, остатки костистых рыб, редкие фрагменты мелких ядер моллюсков, брахиопод: *Lingula krausei*, костные остатки морских рептилий. Определены устрицы: *Amphidonte conicum* (Sow.). Кровля слоя неровная, четкая. Подошва четкая, очень неровная, кармановидная. Мощность – 0,1–0,2 м.

K_2ml_3 8. Песок глауконито-кварцевый, мелкозернистый, белый. По всему слою наблюдаются неравномерно рассеянные, мелкие (диаметр около 0,5 см и длина 1–2 см) ходы, сложенные более глауконитовым песком. Другие ходы – крупные, различно ориентированные, сложены зеленоватым или светлым песком, диаметром до 2 см. Ходы часто переполнены остатками костистых рыб, что придает им коричневый цвет, вместе с окрашиванием гидроокислами железа. Встречены также зеленые расплывчатые полости ходов, сложенные породой вышележащего слоя, различно ориентированные, прямые, диаметром до 1 см и длиной до 5 см. По участкам полостей многих ходов в настоящее время

формируются гнезда ожелезнения яркого желто–коричневого цвета, хорошо выделяющиеся на фоне вмещающей породы. Некоторые вертикальные полости ходов заполнены остатками костистых рыб, которые сохранились в них в моменты кратковременных течений или волнений. Определены устрицы: *Amphidonte conicum* (Sow.). Слой постепенно переходит в нижележащий. Мощность – 0,6–0,8 м.

K_2ml_3 9. Песок глауконито–кварцевый, мелко– тонкозернистый, глинистый, грязно– серо–зеленый, пятнистый за счет многочисленных, часто белых, ходов. К подошве зернистость возрастает почти до средней размерности, увеличивается содержание пелитовой составляющей и чешуи слюды. Распространены различные полости ходов: а) сложенные породой слоя и с глинистой стенкой; б) белые, песчаные, прямые и различно ориентированные, диаметр 1–1,5 см и длина 3–5 см; в) зеленые ходы, как и в вышележащем слое. В 10–27 см выше подошвы – сильная глинизация и исчезновение белых ходов. В подошве – линзовидный фосфоритовый горизонт, выполняющий очень неровную, карманообразную поверхность нижележащего слоя. Фосфориты светло–серые, мелкие (до 0,5 см, реже – 1 см), песчанистые. Найдены остатки эласмобранхий. Мощность горизонта изменяется от 0 до 0,1–0,15 см. Мощность слоя – 1–1,17 м.

K_2ml_2 10. Песок кварцевый, мелкозернистый, белый, глауконитистый (глауконит черный) и слабо слюдистый. Близ подошвы – линзовидные прослои до 2 м длины, мощность которых возрастает к подошве до 20–25 см, сложенные чередующимися тонкими слойками глин и зеленоватого песка. В подошве – отдельные участки глинисто–алевритовые зеленые расплывчатые участки размером до 10 см. Распространены многочисленные ходы, которые ближе к подошве – с глинистой стенкой. Ходы однотипные, различно ориентированные, слабо изогнутые с бледно-зеленой или зеленой сердцевиной и плотноватой, изредка ожелезненной стенкой (диаметр 0,5–1,5 см, длина 5–15 см). В 0,2 м выше подошвы едва проявляется горизонтальная параллельная слоистость. Контакт с нижележащим слоем нечеткий, неровный. Мощность – 6,0 м.

K₂ml₂ 11. Песок кварцевый, грязно-серый, с редкой примесью зерен глауконита, мелко-тонкозернистый, сильно глинистый и слюдистый. Вблизи кровли (0,2 м) проявлены мелкие (размером до 3 см), неправильные линзочки серых жирных глин. В подошве – прослой черных, жирных, сильно биотурбированных глин мощностью 0,2 м. По всему слою распространены многочисленные, различно ориентированные, разветвленные ходы – расплывчатые, сложенные более светлым песком слоя, иногда с тонкой стенкой черных жирных глин, размером до 1х5 см. Контакт с нижележащим слоем четкий, неровный, карманообразный. Мощность – 0,9 м.

K₂ml₂ 12. Песок кварцевый, средне- и крупнозернистый, светло-желтый. В верхней части (в 0,3 м от кровли) наблюдается диагональная косая слоистость, мощность слоев до 0,5 см. Здесь же – множество ходов – разветвляющихся, различно ориентированных, сложенных глинистым песком, зеленых с более светлой сердцевинной, диаметром 2–4 см и длиной 10–25 см. Редкие плотные и округлые ожелезнения, диаметр до 7 см, заполненные светлым рыхлым песком. Книзу песок слабо уплотняется, образуя уступ в рельефе стенки карьера. В 0,5 м ниже кровли наблюдается линзовидный прослой, переполненный ходами, аналогичные вышеописанным, но меньших размеров. Мощность прослоя 0,2 м. Ниже, до подошвы, равномерно рассеяны многочисленные, различно ориентированные ходы, преимущественно с глинистой стенкой, диаметром 1–1,5 см и длиной 10–15 см. Контакт с нижележащим слоем нечеткий. Мощность – 1,5 м.

K₂ml₂ 13. Песок кварцевый, среднезернистый, светло-серый, слабо слюдистый. Распространены линзы и уровни глинизации или глинистого песка до 3–5 см мощностью, протяженные, слабо извилистые. Книзу, наряду с мелкими линзами глин, проявлены менее протяженные и более мощные линзы глин. Количество крупных линз глин увеличивается к подошве, а их мощность возрастает до 0,3 м. Распространены редкие, крупные (до 0,3 м) пятна ожелезнений, а еще реже – расплывчатые, до 1 м в поперечнике. Видимая мощность – 15–17 м.

Из верхнего фосфоритового горизонта взяты пробы: EL 70, EL 235.

Состав фауны эласмобранхий в верхнем фосфоритовом горизонте: *Polyacrodus illingworthi*, *Ptychodus mammillaris*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia cf. triangulata*, *Eostriatolamia subulata*, *Archaeolamna cf. kopingensis*, *Squalicorax curvatus*, *Squalicorax falcatus*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*.

Из среднего фосфоритового горизонта взяты пробы: EL 52, EL 67, EL 85, EL 195, EL 234, EL 257, EL 260.

Состав фауны эласмобранхий в среднем фосфоритовом горизонте: *Polyacrodus illingworthi*, *Ptychodus decurrens*, *Ptychodus mammillaris*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia cf. triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Scapanorhynchus minimus*, *Eostriatolamia subulata*, *Pseudomegachasma casei*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna cf. kopingensis*, *Cretolamna ex gr. borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna cf. sokolovi*, *Pseudoscapnorhynchus cf. compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Squalicorax falcatus*, *Protoscyliorhinus cf. bettrechiensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

Из нижнего фосфоритового горизонта взяты пробы: EL 77, EL 81, EL 230, EL 236, EL 271.

Состав фауны эласмобранхий в нижнем (линзовидном) фосфоритовом горизонте: *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Eostriatolamia subulata*, *Pseudomegachasma casei*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna cf. kopingensis*, *Cretolamna ex gr. borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna cf. sokolovi*, *Pseudoscapnorhynchus cf. compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Synechodus dubrisiensis*, *Turoniabatis cappettai*.

ЛИТЕРАТУРА. Первушов и др., 1999г.

Приложение В
Прочие местонахождения

Мирошники–3

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен на севере Волгоградского Правобережья в склоне оврага по левому борту долины р. Бурлук к юго–востоку от с. Мирошники Котовского района.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м								
альбский верхний	альбский верхний	K _{1al}	моисеевская		K _{1ms}	12		В.м. 1,0-1,5								
								0,7-0,8								
								0,5								
								0,5-1								
								0,5-0,8								
								0,6-1,3								
								0,3-1,5								
								сенманский нижний	сенманский нижний	K _{2s1}	меловатская	нижняя	K _{2ml1}	1		В.м. 2
																0,8-1
																0-0,15
																0,3-0,5
																0,05-0,1

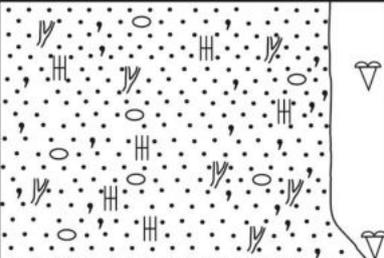
Из слоя 3 взяты пробы: EL 492, EL 556, EL 557, EL 567, EL 582, EL 583.

Состав фауны эласмобранхий из слоя 3: *Polyacrodus illingworthi*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Cederstroemia* cf. *triangulata* Siverson 1995, *Orectoloboides parvulus*, *Protosqualus glickmani*, *Heterodontus canaliculatus*, *Eostriatolamia subulata*, *Archaeolamna* ex gr. *kopingensis*, *Cretoxyrhinidae* gen. ind., *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*.

Из слоя 5 известны малочисленные неопределимые остатки эласмобранхий.

Иловля

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен на севере Волгоградского Правобережья в заброшенном карьере в Камышинском районе западнее трассы Саратов – Волгоград.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
сенонман-ский	нижний(?)	$K_2S_{1(?)}$	меловат-ская	нижняя(?)	$K_2m_{1(?)}$	1		В.м. 3

Взяты пробы: EL 550, EL 551, EL 552, EL 581, EL 584, EL 585, EL 600, EL 612.

Состав фауны эласмобранхий: *Meristidonoides* sp., *Polyacrodus illingworthi*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina vracconensis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Turoniabatis cappettai*.

Замечания. Отмечено как EL17 (Бирюков и др., 2017), Иловля (Бирюков, 2018a).

Безобразовка-1

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен в песчаном карьере на окраине г. Калининска Саратовской области.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
сеноманский	верхний	K_2S_3	меловатская	верхняя	K_2m_3	1		В.м. 2
						2		0,4
	3	3						
	4	0,6-0,7						
	5	2,0-2,1						
	6	0,1-0,15						
	7	0,4-0,45						
	8	2,0-2,1						
	9	0,8-1,0						
	10	0,5-1,0						
	11	0,1-0,2						
	12	0,2-0,5						
	13	0,05-0,1						
	14	В.м. 2						

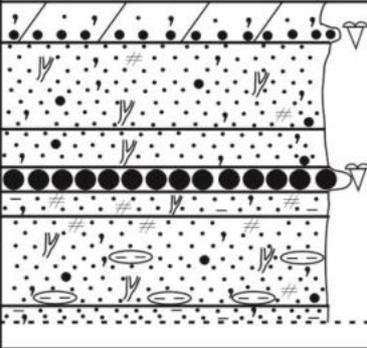
Из слоя 13 (ФГ №0) взяты пробы: EL 227, EL 229, EL 305, EL 362, EL 384.

Состав фауны эласмобранхий из слоя 13: *Acrodus giedroyci*, *Ptychodus decurrens*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Eostriatolamia subulata*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Cretoxyrhinidae* gen. ind., *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Synechodus dubrisiensis*.

ЛИТЕРАТУРА. Первушов и др., 1999г.

Карамышка

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен в несанкционированном песчаном карьере на окраине с. Карамышка Татищевского района Саратовской области.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
турон-ский		K _{2t}	баннов-ская		K _{2bn}	1		В.м. 0,5
сеноманский	средний	K _{2S₂}	меловатская	средняя	K _{2ml₂}	2		1,1
	верхний	K _{2S₃}		верхняя	K _{2ml₃}	3		0,25-0,36
						4		0,05-0,3
						5		0,3
						6		1,1
						7		В.м. 0,2

Из слоя 4 взяты пробы: EL 27, EL 33, EL 115, EL 130, EL 131, EL 132, EL 133, EL 270, EL 275, EL 387, EL 391.

Состав фауны эласмобранхий в слое 4: *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Ptychodus decurrens*, *Ptychodus mammillaris*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia cf. triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Archaeolamna cf. kopingensis*, *Cretolamna ex gr. borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna cf. sokolovi*, *Pseudoscapnorhynchus cf. compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Protoscyliorhinus cf. bettrechiensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

ЛИТЕРАТУРА. Первушов и др., 1999г.

Саратов-3

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен в Заводском районе г. Саратова на склоне Лысогорского массива.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита/толща	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
сантонский	нижний	K ₂ st	возмож- вело- овражная		K ₂ mo	1		В.м. 0,6
коньякский(?)		K ₂ k(?)	борисоглеб- ская(?)		K ₂ bg(?)	2		1,25
						3		0,45
сеноманский	верхний	K ₂ s ₃	меловатская	верхняя	K ₂ ml ₃	4		0,1-0,2
						5		1,8
						6		0,1-0,15
						7		0,45
						8		1,6
						9		0,55
						10		В.м. 0,5

Из слоя 9 (линзовидный фосфоритовый горизонт) взяты пробы: EL 69, EL 75, EL 87, EL 196.

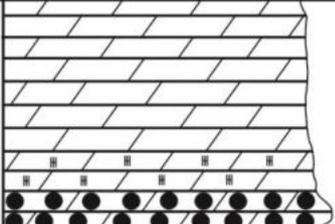
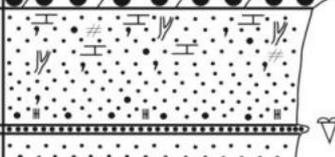
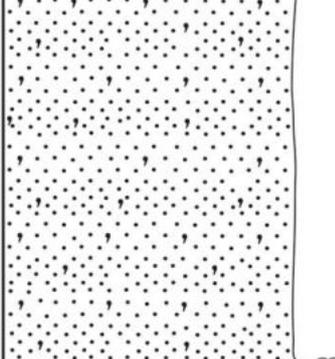
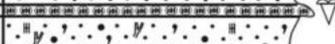
Состав фауны эласмобранхий в слое 9: *Polyacrodus illingworthi*, *Ptychodus mammillaris*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *S. falcatus*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*.

Из слоя 6 (СФГ) взяты пробы: EL 76, EL 204

Состав фауны эласмобранхий в слое 6: *Ptychodus mammillaris*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Eostriatolamia subulata*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *S. falcatus*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*.

Саратов-2

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен в Октябрьском районе г. Саратова в склоне Лысогорского массива западнее городка клинической больницы им. С.Р. Миротворцева.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита/толща	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
сантон-ский	нижний	K_2St_1	можжевелово-овражная		K_2m_0	1		В.м. 3
коньяк-ский(?)		$K_2k(?)$	борисоглебская(?)		$K_2bg(?)$	2		1,5
						3		0,1
сеноманский	верхний	K_2S_3	меловатская	верхняя	K_2m_3	4		5
						5		0,15
						6		В.м. 1,5

Из слоя 5 (линзовидный фосфоритовый горизонт) взяты пробы: EL 65, EL 68, EL 73, EL 290.

Состав фауны эласмобранхий в слое 5: *Meristodonoides* sp., *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Lissodus* sp., *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *S. falcatus*, *Synechodus dubrisiensis*, *Turoniabatis cappettai*.

Замечания. В работе Е.М. Первушова с соавторами (1999г) местонахождение именуется как Новоузенская. Там же в данном обнажении отложений туронского возраста не выделяется. Это сделано Н.Ю. Зозыревым (2006в), чьей точки зрения придерживается и автор.

ЛИТЕРАТУРА. Первушов и др., 1999г, Зозырев, 2006в.

Саратов-1

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен во Фрунзенском районе г. Саратова в склоне Лысогорского массива западнее старообрядческого кладбища.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита/толща	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
сантонский	нижний	K_2st_1	можжевеловая (?) овражная		K_{2m0}	1		В.м. 1
коньякский (?)		$K_2k(?)$	борисоглебская (?)		$K_{2bg(?)}$	2		1,1
						3		0,1
сеноманский	верхний	K_2s_3	меловатая	верхняя	K_2m_3	4		0,5
						5		0,15
						6		В.м. 1

Из слоя 5 (линзовидный фосфоритовый горизонт) взяты пробы: EL 64, EL 66, EL 71, EL 74, EL 184, EL 274.

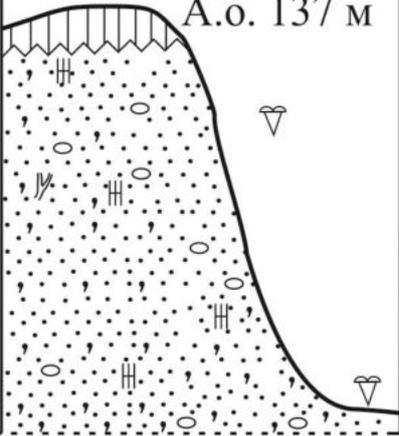
Состав фауны эласмобранхий в слое 5: *Polyacrodus illingworthi*, *Lissodus* sp., *Ptychodus decurrens*, *Ptychodus mammillaris*, *Ptychodus latissimus*, *Gladioserratus magnus*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Scapanorhynchus minimus*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapnorhynchus* cf. *compressidens*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax curvatus*, *Squalicorax falcatus*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Galeorhinus glickmani*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*.

Замечания. В работе Е.М. Первушова с соавторами (1999г) местонахождение именуется как Лысая Гора–3. Там же в данном обнажении отложений туронского возраста не выделяется. Это сделано Н.Ю. Зозыревым (2006в), чьей точки зрения придерживается и автор.

ЛИТЕРАТУРА. Первушов и др., 1999г, Зозырев, 2006в.

Багаевка-1

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен на склоне холма в окрестностях пос. Багаевка Гагаринского района г. Саратова.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита	Подсвита	Индекс	Слой	ЛИТОЛОГИЯ	Мощность, м
сеноманский	верхний	K_2S_3	меловатская	верхняя	K_2m_3	1		В.м. 5

Взяты пробы: EL 18, EL 26, EL 139, EL 143, EL 144, EL 145, EL 168, EL 286, EL 364.

Состав фауны эласмобранхий: *Polyacrodus illingworthi*, *Acrodus giedroyci*, *Lissodus* sp., *Ptychodus decurrens*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, ?*Carcharias* sp., *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretolamna* ex gr. *borealis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapnorhynchus* cf. *compressidens*, *Squalicorax curvatus*, *S. falcatus*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina* sp., *S. draytoni*, *Turoniabatis cappelletti*.

Балашов-1

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрез расположен в окрестностях г. Балашова Саратовской области.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита/толща	Подсвита	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
сантонский	нижний	K_2st_1	кирсановская		K_2k	1		В.м. 1,45
						2		0,5
коньякский		K_2k	борисоглебская		K_2bg	3		1,5-1,6
						4		0,15-0,2
						5		0,7-1
сеноманский	верхний	K_2S_3	меловатская	верхняя	K_2m_3	6		4-4,5
						7		3,5-3,6
						8		1,5-1,7

Из слоя 7 (нижний фосфоритовый горизонт) взяты пробы: EL 506

Состав фауны эласмобранхий в слое 7: *Ptychodus decurrens*, *Paraorthacodus recurvus*, *Squatina cranei*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Eostriatolamia subulata*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Squalicorax curvatus*, *S. falcatus*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*.

Из слоя 6 (средний фосфоритовый горизонт) взяты пробы: EL 93, EL 149, EL 150, EL 244, EL 507, EL 545.

Состав фауны эласмобранхий в слое 6: *Polyacrodus illingworthi*, *Ptychodus decurrens*, *Ptychodus mammillaris*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Cantioscyllium* cf. *decipiens*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Johnlongia allocotodon*, *Pseudomegachasma casei*, *Dwardius woodwardi*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Cretoxyrhina denticulata*, *Protolamna* cf. *sokolovi*, *Pseudoscapanorhynchus* cf. *compressidens*, *Squalicorax curvatus*, *Squalicorax falcatus*, *Protoscyliorhinus* cf. *bettrechensis*, *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*.

ЛИТЕРАТУРА. Первушов и др., 1999г.

Климовка, Подвалье

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ. Разрезы расположены в Шигонском районе Самарской области на правом берегу р. Волги севернее Самарской Луки.

Ярус	Подъярус	Индекс	Свита/толща	Индекс	Слой	Литология	Мощность, м
туронский		K _{2t}	гулюшевская	K _{2gl}	1		В.м. 4
сеноманский (?)	верхний	K _{2s} (?)			2		0,2
альбский		K _{1al}	алловская и княжухинская	K _{1av+kz}	3		До 30

Взяты пробы: EL580 (Климовка) и EL573 (Подвалье).

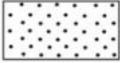
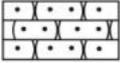
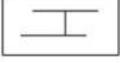
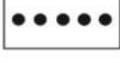
Состав фауны эласмобранхий в местонахождении «Климовка»: *Polyacrodus illingworthi*, *Paraorthacodus recurvus*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Orectoloboides parvulus*, *Anomotodon principalis*, *Eostriatolamia subulata*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Palaeoanacorax volgensis*, *Squalicorax* sp., *Synechodus dubrisiensis*, *Squatirhina draytoni*, *Turoniabatis cappettai*, Sclerorhynchidae gen. ind.

Состав фауны эласмобранхий в местонахождении «Подвалье»: *Polyacrodus illingworthi*, *Protosqualus glickmani*, *Squatina cranei*, *Heterodontus canaliculatus*, *Cederstroemia* cf. *triangulata*, *Eostriatolamia subulata*, *Archaeolamna* cf. *kopingensis*, *Squalicorax* sp., Anacoracidae gen. ind., *Synechodus dubrisiensis*.

Литература: Бирюков и др., 2018б, в

Приложение Г

Условные обозначения

 - 1	 - 6	 - 11	 - 16
 - 2	 - 7	 - 12	 - 17
 - 3	 - 8	 - 13	 - 18
 - 4	 - 9	 - 14	
 - 5	 - 10	 - 15	

1 – песок, 2 – алевроит, 3 – глина, 4 – мергель, 5 – опока, 6 – песчаник, 7 – песчаник кремнистый, 8 – песчаник «ризолитовый», 9 – очаговое прокремнение, 10 – фосфориты, 11 – галька, 12 – глауконит, 13 – известковистость, 14 – ожелезнение, 15 – гидрослюда, 16 – косая слоистость, 17 – ходы донных роющих организмов, 18 – остатки эластобранхий