

Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского»  
(ФГБУ «ВСЕГЕИ»)



*На правах рукописи*

Триколиди Филипп Анастасович

# ЭЛАСМОБРАНХИИ МЕЛА И НИЖНЕГО ПАЛЕОЦЕНА КРЫМА

Специальность  
1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

**ДИССЕРТАЦИЯ**  
на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук

Научный руководитель  
Доктор биологических наук  
Аверьянов Александр Олегович

Санкт-Петербург  
2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ОГЛАВЛЕНИЕ .....	2
ВВЕДЕНИЕ .....	3
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЗУБОВ ИСКОПАЕМЫХ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ КРЫМА .....	8
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ .....	22
ГЛАВА 3. МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ .....	29
3.1 Методика сбора и обработки материала .....	29
3.2 Методика изучения зубов эласмобранхий .....	31
3.3 Терминология зубов и зубных систем эласмобранхий .....	33
ГЛАВА 4. СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК .....	41
4.1. Распространение и краткая характеристика меловых и датских отложений Крыма .....	41
4.2. Описание разрезов .....	43
ГЛАВА 5. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЗОЗОЙСКО-КАЙНОЗОЙСКИХ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ ПОДКЛАССА ELASMOBRANCHII .....	83
ГЛАВА 6. СИСТЕМАТИКА ЭЛАСМОБРАНХИЙ И ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ .....	86
6.1 Состояние систематики ископаемых эласмобранхий .....	86
6.2 Результаты проведенных систематических исследований .....	88
6.2.1 Эволюционные изменения зубов гребнезубых акул группы «Notidanodon» .....	88
6.2.2. Особенности зубов акул рода <i>Cretodus</i> и состав семейства Cretodontidae .....	91
6.2.3 Определение систематического положения хрящевых рыб по обломкам зубов .....	94
6.3 Принимаемая классификация эласмобранхий .....	97
6.4 Палеонтологические описания .....	100
ГЛАВА 7. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИЗУЧЕННЫХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ .....	144
ГЛАВА 8. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ИЗУЧЕННЫХ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ .....	152
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	157
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	158
ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ .....	180
ФОТОТАБЛИЦЫ .....	185

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность работы** определена необходимостью установления этапов эволюции меловых и раннепалеоценовых эласмобранхий (акул и скатов) в Крымском регионе и определения их стратиграфического потенциала. В большинстве обобщающих стратиграфических и палеонтологических работ по мелу и палеогену Крыма (включая атласы и определители) информация по эласмобранхиям достаточно ограничена. Между тем, эласмобранхии - это животные, способные переносить значительные перепады солености среды обитания и оставляющие после питания зубы в осадках водоемов. В этой связи можно отметить, что некоторые участки дна современных океанов сплошь покрыты зубами акул. Важной особенностью акул является их миграция на значительные расстояния в океанских бассейнах за достаточно короткий срок. Кроме того, акулы могут заходить на сотни километров вглубь континента по рекам и оставлять следы в виде зубов в континентальных осадках. По наличию остатков некоторых родов семейства *Hybodontidae*, обнаруженных в морских отложениях Крыма, можно говорить о близости континентальных обстановок. Некоторые эласмобранхии - это пелагические животные-космополиты, менее других зависимые от фациальных обстановок в морском бассейне (примером могут служить акулы рода *Sphenodus*, зубы которых встречаются практически во всех типах нижнемеловых пород Крыма). Таким образом, зубы некоторых эласмобранхий обладают высоким корреляционным потенциалом. Если в юрских и верхнемеловых отложениях (в целом по миру) остатки эласмобранхий не являются редкостью, то в отложениях нижнего мела их находки относительно редки. В нижнемеловых отложениях Крыма обнаружен достаточно разнообразный комплекс зубов акул, некоторые виды которых известны из единичных местонахождений других регионов. Датский комплекс зубов эласмобранхий Крыма является одним из самых разнообразных в мире.

**Цель работы** заключается в выявлении таксономического состава и разнообразия эласмобранхий мела и нижнего палеоцена Крыма, их стратиграфического значения и географического распространения.

**Основными задачами** исследования являлись:

1. Описание основных разрезов меловых и пограничных палеогеновых отложений Крыма, содержащих остатки изученных эласмобранхий;
2. Оптимизация и поиск наиболее эффективной методики обработки пород с целью выделения максимально представительных комплексов микроостатков эласмобранхий;

3. Установление таксономического состава эласмобранхий и особенностей их стратиграфического и географического распространения по находкам зубов;
4. Монографическое описание зубов меловых и датских эласмобранхий Крыма.

#### **Материал исследования**

Материалом для исследования послужили сборы остатков эласмобранхий, периодически проводившиеся автором в течение 22 лет (1997-2018 гг.). Изучались разрезы меловых и палеоценовых отложений Юго-Западного Крыма, часть материала происходит из Центрального и Восточного Крыма. Так же автору были переданы для изучения материалы сотрудниками СПбГУ (Санкт-Петербург), МГУ и ПИН (Москва), КФУ (Симферополь), от студентов и коллекционеров-любителей. Кроме этого, изучена крымская часть коллекции Л.С. Гликмана в Государственном Дарвиновском Музее (Москва). Всего из меловых и датских отложений Крыма было выделено и изучено 3317 зубов и плакоидной чешуи из 33 меловых и 9 палеогеновых местонахождений, из них автором обнаружено порядка 3000. Сравнительным материалом послужили коллекции Зоологического института (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Палеонтологического института (ПИН РАН, Москва), Университета СГУ (Саратов), Государственного Дарвиновского музея (Москва) и сборы автора из меловых отложений Актюбинского Приуралья (Казахстан).

#### **Научная новизна и личный вклад автора**

Впервые выделен доаптский комплекс зубов эласмобранхий в крымском регионе, а в верхнем мелу и нижнем палеоцене обнаружены достаточно разнообразные комплексы с редкими формами, расширяющими их стратиграфический интервал распространения. Показаны особенности географического распространения некоторых родов акул, рассмотренных в данной работе. Для некоторых групп, таких как гексанхиды (род «*Notidanodon*» и *Heptanchias*) автором проведена ревизия и разработана особая методика анализа признаков, позволяющая строить морфологические ряды таксонов во времени, где выявляется их вероятная филогенетическая взаимосвязь. Семейство Cretodontidae рассматривается как валидное в объеме, предложенном В.И. Железко (Железко, Козлов, 1999). Оно включает рода *Cretodus*, *Protolamna*, *Leptostyrax* и *Archeolamna*. Особенность некоторых гибодонтид переносить значительные перепады солености и питаться как в морских, так и в речных бассейнах, может быть использована для непосредственной корреляции континентальных отложений с морскими. Часто находимые в отложениях берриаса – готерива зубы гибодонтных акул свидетельствуют о близости береговой линии и наличие в это время в регионе крупных речных бассейнов. Для извлечения микромерных зубов хрящевых рыб впервые применена методика, используемая в практике микропалеонтологических исследований для извлечения из проб конодонтов. Она дала положительные результаты при

обработке различных типов пород нижнемеловых, верхнемеловых (маастрихт) и датских отложений, в результате чего были получены первые данные по количеству и разнообразию микромерных зубов эласмобранхий для нижнего мела, и подтверждены данные предыдущих исследователей для маастрихтских и датских отложений Крыма. Это позволило расширить ареал расселения некоторых из обнаруженных форм эласмобранхий.

### **Теоретическое и практическое значение**

Проведенные исследования значительно дополняют представления о таксономическом разнообразии ихтиофауны мела и нижнего палеоцена Крыма. Уточняется географическое распространение некоторых форм, подтверждающее связь бассейнов западной, центральной и юго-восточной частей тетического региона, а также его связь с Атлантическим бассейном. Это дает уверенность в перспективности использования ихтиофауны мела и палеоцена других регионов, в частности Кавказа, где автором уже обнаружены остатки ихтиофауны. Учитывая хорошую изученность разрезов мела и палеоцена Крыма, в данной работе уточняется стратиграфическое распространение некоторых эласмобранхий, что имеет важное значение для исследований, связанных с применением их остатков в стратиграфии, в том числе закрытых территорий, где для изучения может быть доступен только керн скважин. Особенность некоторых акул обитать как в морских бассейнах, так и заходить в глубь континента по рекам может быть использована для непосредственной корреляции континентальных отложений с морскими. Для мезозоя это касается, в первую очередь, акул отряда *Hybodontiformes*.

### **Защищаемые положения:**

1. В изученных разрезах берриасского – датского ярусов Крыма обнаружены зубы эласмобранхий, относящиеся к 73 родам 38-ми семейств, из которых присутствие 32-х родов для Крыма выявлено впервые.

2. Установлена вероятная филогенетическая взаимосвязь родов «*Notidanodon*» и *Heptanchias* семейства *Hexanchidae* на основе разработанного автором нового метода морфологических исследований зубов.

3. Подтверждена валидность семейства *Cretodontidae* Zhelezko 1999, посредством выявления близости родов *Cretodus*, *Leptostyrax*, *Archeolamna* и *Protolamna*, на основании морфологического сходства корней.

4. Установлены стратиграфически важные виды эласмобранхий, позволяющие надежно датировать альбские (*Paraisurus* sp.), сеноманские (*Ptychodus deccurens*, *Cardabiodon* cf. *ricki*), маастрихтские (*Rhombodus binkhorsti*) и датские (*Otodus naidini*) отложения региона.

### **Апробация работы**

Основные положения работы докладывались автором на всероссийских и международных совещаниях. На сессиях (LIX, LXI, LXIII, LXIV, LXV) Палеонтологического

общества при РАН (Санкт-Петербург, 2013, 2015, 2017, 2018, 2019), на III Всероссийской научной конференции «Практическая микротомография» (Санкт-Петербург, 2014), на IV и IX Всероссийском совещании «Меловая система России и ближнего зарубежья: Проблемы стратиграфии и палеогеографии» (Новосибирск, 2008; Белгород, 2018), на XIII конференции Европейского общества палеонтологии позвоночных «13th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists» (Opole, Poland, 2015).

### **Публикации**

По теме диссертации автором опубликовано 17 печатных работ (соавторство в одной монографии, 8 статей и 8 тезисов докладов), 5 из которых в списке ВАК.

### **Структура и объем работы**

Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, списка литературы, 10 фототаблиц и объяснений к ним. Объем диссертации 194 страницы, в том числе 64 рисунка. Список литературы содержит 284 наименований, из которых 170 на иностранных языках.

### **Благодарности**

Автор выражает искреннюю благодарность своим учителям и руководителям В.А. Прозоровскому, Л.С. Гликману, Т.Н. Богдановой и А.О. Аверьянову (ЗИН РАН). Также благодарю А.И. Тищенко (КФУ, Симферополь) за передачу для изучения практически всей своей коллекции ископаемых зубов акул Крыма. Особую благодарность хочется выразить В.К. Голубеву (ПИН РАН) за предоставленную для изучения коллекцию зубов акул, часть из которой приходится на сборы А.С. Алексеева и К.М. Шаповалова. Автор признателен Л.Ф. Копаевич (МГУ) и В.В. Аркадьеву (СПбГУ) за передачу зубов акул, собранных в разные годы студентами соответствующих ВУЗов. Благодарю А.С. Алексеева, В.В. Аркадьева, Е.Ю. Барабошкина (МГУ), Э.М. Бугрову (ФГБУ «ВСЕГЕИ») и И.Ю. Бугрову (СПбГУ) за консультации и ощутимую помощь при написании работы. Глубокую благодарность автор выражает И.В. Новикову (ПИН РАН), Ю.Н. Савельевой и А.А. Федоровой (АО «Геологоразведка») за передачу зубов акул из различных стратиграфических горизонтов мела и палеогена Крыма. Неоценимую помощь в сборе палеонтологического материала оказали студенты разных лет выпусков и коллекционеры-любители К.С. Селезнев, В.А. Перминов, В.И. Пологов, Н.И. Пологова, Б.А. Зайцев, Ю.О. Жуков, В.В. Родионов, С.Ю. Енгальчев, Д.И. Леонтьев и В.В. Малахов. Большую помощь в сборе и транспортировке палеонтологического материала оказали А.Ю. Вовшина, К.А. Королькова, А.В. Максимов (ФГБУ «ВСЕГЕИ») и В.С. Абушкевич. Благодарю также Е.В. Попова (СГУ) за возможность ознакомления с коллекцией зубов из Саратовского Университета, С.П. Нилова (СПбГУ) за операторскую работу на томографе. Благодарю В.В. Смоленского (СПГУ) и А.И. Брусницына (СПбГУ) за продуктивные обсуждения работы. Благодарю директора

Дарвиновского музея А.И. Клюкину и научного сотрудника Е.М. Байкину за возможность познакомиться с коллекцией зубов акул Л.С. Гликмана. Благодарю И.Я. Гогина, В.Ф. Проскурнина и А.А. Багаеву (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за поддержку. Так же благодарю Н.П. Баландину (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за содействие при пробоподготовке и Е.Л. Грузову (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за неоценимую операторскую работу на электронном микроскопе. Автор выражает глубокую признательность Т.Ю. Толмачевой, А.В. Антонову, Д.И. Леонтьеву, Л.И. Ильиной, Д.В. Збуковой, Е.Л. Грундан, (ФГБУ «ВСЕГЕИ») и Ю.В. Савицкому (СПбГУ) за консультации при работе по извлечению микромерных остатков хрящевых рыб и подготовке препаратов. Глубокую благодарность автор выражает А.Р. Соколову (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за всестороннюю поддержку. Искренне благодарен своим родителям Л.Е. Триколиди, А.М. Попандопуло и М.Е. Попандопуло за то, что с детства поощряли мое увлечение палеонтологией. Я также очень благодарен своей жене Г.Ю. Триколиди за неиссякаемую поддержку.

## ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ КРЫМА

В данной главе рассмотрен более широкий, по сравнению с изучаемым в работе, стратиграфический интервал.

Изучение зубов ископаемых хрящевых рыб Крыма можно условно разделить на два этапа. Первый этап — работы XIX-го и начала XX-го века, второй этап — вторая половина XX - го и начало XXI-го века. Первые сведения об ископаемых зубах хрящевых рыб Крыма имеются в статье Ж.Ф. Бертольди (Bertoldy, 1833). В ней автор дает подробное описание признаков зуба и приводит несколько изображений, относя находку к роду *Squales* (Акул) (Рисунок 1.1, фиг. 1). Описываемый зуб был обнаружен в третичных отложениях в 12 верстах от Бахчисарая (главная дорога Симферополь – Бахчисарай), недалеко от моста через реку Альма (по М. Гумбольду). Данный зуб в настоящее время может быть определен как *Otodus* sp., и, судя по его морфологии и местонахождению, происходит из эоценовых отложений.

Г.Д. Романовский (1867), изучая меловые отложения Крыма - так называемый нуммулитовый ярус меловой почвы (в современном понимании, скорее всего, соответствующий лютетскому ярусу эоцена), перечисляет различные окаменелости, среди которых упоминает зубы акул *Odontaspis subulata* Ag., *Odontaspis Hopei* Ag. и *Carcharias medius* Kiprijan. Г.Д. Романовский пишет: «... *Odontaspis subulata*..., исключительно принадлежат крымскому нуммулитовому ярусу. *Carcharias medius*, определенный господином Киприяновым из курских меловых песчаников, найден мною около Феодосии в одном слое с *Nummulites Ramondi* и *N. Scabra*» (Романовский, 1867, с. 31). Из этого отрывка видно, что зубы акул, наряду с другими группами ископаемых, использовались как важный стратиграфический материал для определения возраста пород. Далее Г.Д. Романовский приводит описание «рухлякового яруса третичной почвы», который, по всей видимости, так же относится к эоцену в современном понимании. Из этих же отложений были собраны остатки ископаемых организмов, среди которых Г.Д. Романовский определил зубы акул *Carcharodon megalodon* Ag. и *Lamna elegans* Ag.

В более поздней работе Г.Д. Романовского (1872) нуммулитовый ярус уже отнесен автором к эоценовой формации из белых и зеленых мергелей, в которой были определены зубы акул *Lamna* и *Carcharodon megalodon*.

В 1873 году выходит диссертация А.А. Штукенберга «Геологический очерк Крыма». В ней проводится подробный анализ геологических и палеонтологических данных из предшествующих работ. В этой диссертации описываются две интересные находки зубов хрящевых рыб: *Notidanus* sp. и *Oxyrhina Mantelli* Ag., вместе с которыми названа *Lamna*



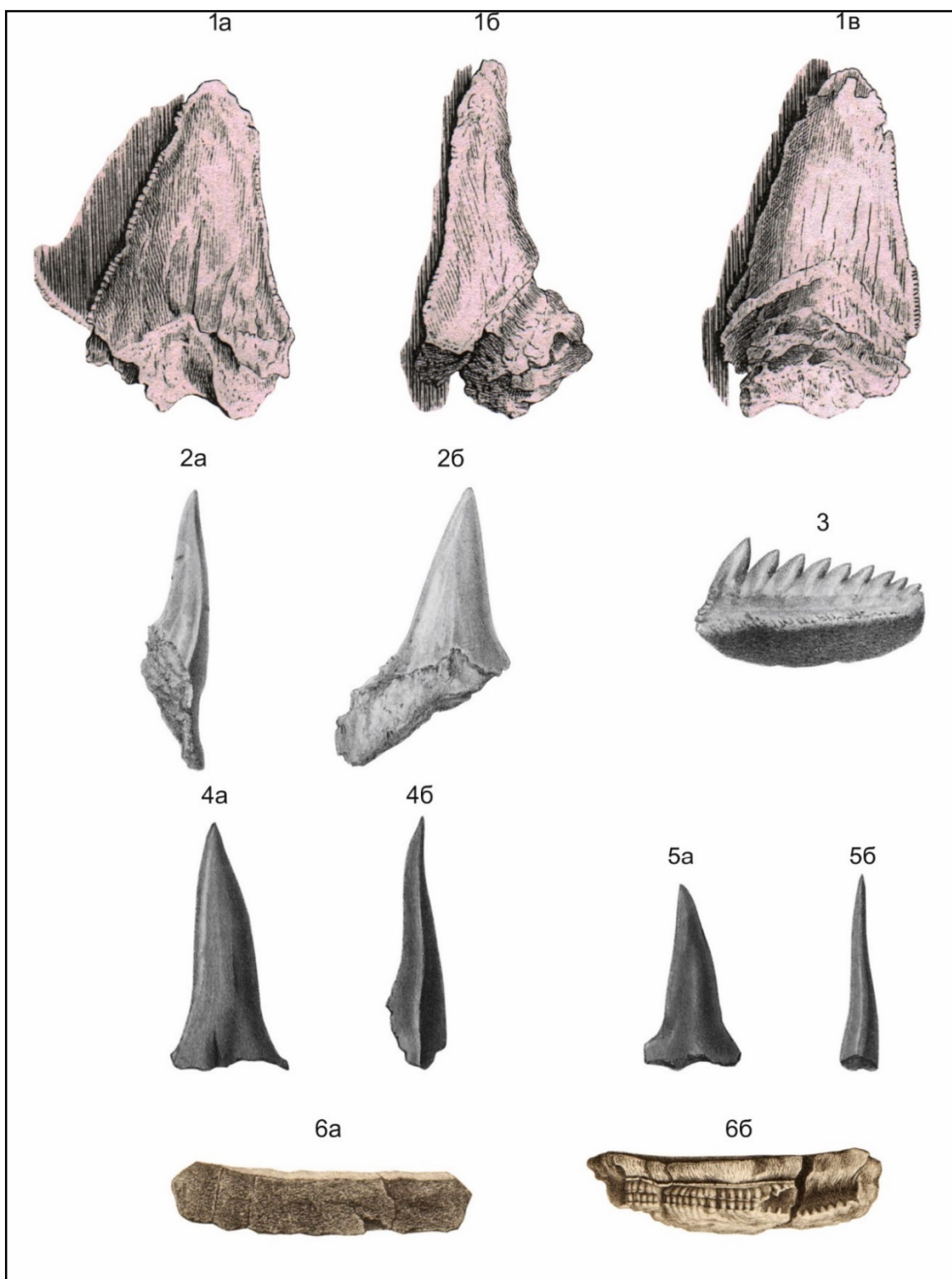


Рисунок 1.1. Зубы акул и скатов из различных отложений Крыма в работах XIX века

1 – (*Squales*) *Otodus* sp. (6/7 натур. величины) (Bertoldy 1833), 1а – лабиальный вид, 1б – латеральный вид, 1в – лингвальный вид; 2 – (*Oxyrhina mantelli*) *Cretoxyrhina mantelli* (x 1,8), 2а – латеральный вид, 2б – лабиальный вид; 3 – (*Notidanus* sp.) *Hexanchus* sp., (x 3), лингвальный вид; 4,5 – (*Lamna elegans*) – неопределимые зубы ламноидных акул (сильно увеличены, масштаб не известен) (Штукенберг, 1873), 4а – лабиальный вид, 4б – латеральный вид, 5а – лабиальный вид, 5б – латеральный вид; 6 – (*Mylobates* sp.) *Miliobatis* sp. (натуральная величина) (Прендель, 1876), 6а – апикальный вид, 6б – лабиальный вид.

*elegans* Ag. (представляющие собой обломки зубов) (Рисунок 1.1, фиг. 2-5) и *Carcharias medius*. Данные находки были сделаны автором недалеко от Феодосии в каменоломне, которая называется «французской ломкой». Как пишет А.А. Штукенберг: «В ней обнажен желтоватого цвета грубый известняк, переслаивающийся с мергелистыми глинами зеленовато-серого цвета. Известняк переполнен мелкими нуммулитами, которые господин Романовский считает за *N. Ramondi* и *N. scabra*» (Штукенберг, 1873, с. 42). Эти отложения А.А. Штукенберг считает эоценовой формацией третичного времени. Следует отметить, что А.А. Штукенберг к этой формации относит все породы, содержащие нуммулиты или близкие фораминиферы. В связи с находкой зуба *Oxyrhina Mantelli* Ag. возникает ряд вопросов, связанных с возрастом. В отличие от Г.Д. Романовского А.А. Штукенберг приводит качественные изображения обнаруженных им зубов хрящевых рыб и, судя по этим изображениям, определенный им *Cretoxyrhina mantelli* (*Oxyrhina Mantelli* Ag.) (Рисунок 1.1, фиг. 2) действительно относится к этому виду, который по современным данным не встречается моложе сантонского века, таким образом данные зубы, видимо, отобраны в меловых отложениях. *Notidanus* sp. (Рисунок 1.1, фиг. 3) относится к роду *Hexanchus* и наиболее близок к виду *Hexanchus microdon*, встречающемуся как в меловых, так и палеогеновых отложениях (данные образцы хранятся в Палеонтологическом музее СПбГУ). Зубы, определенные как *Lamna elegans* Ag., представляют собой обломки (Рисунок 1.1, фиг. 4, 5), они могут относиться к любым ламноидным акулам с колюще-режущим типом зубов и не определяют возраст.

Из отложений, перекрывающих нуммулитовые известняки, из которых Г.Д. Романовский упоминает *Carcharodon megalodon* Ag. и *Lamna elegans* Ag., А.А. Штукенберг приводит ряд окаменелостей, среди которых есть и *Lamna elegans* Ag. Интересно отметить находки *Lamna* sp. и *Lamna elegans* Ag., найденные в отложениях, называемых «песчаный глауконитовый рухляк» в районе дер. Чоргунь. По современным данным в районе этой деревни развиты нижнемеловые отложения. Соответственно, данное сообщение следует рассматривать как первое упоминание о присутствии остатков нижнемеловых зубов акул на территории Крыма.

Позже Р.А. Прендель (1876) упоминает о находках зубов акул А.А. Штукенберга из отложений района дер. Чоргунь, сопоставляя свои данные со стратиграфической схемой, предложенной Дюбуа (Рисунок 1.2, 1.3). Так же Р.А. Прендель пишет о собственных находках *Lamna elegans* Ag. из отложений вблизи Инкерманского монастыря, сделанных в железнодорожной выемке. Эти отложения представлены «глауконитовым рухляком», выше которого залегают зеленоватые слоистые мергели и «мшанковый известняк», относимый Р.А. Пренделем к меловой формации. В данном случае имеются в виду датские глауконитовые, криноидно-мшанковые известняки. Из отложений, отнесенных Р.А. Пренделем к верхнему

Породы :	Окаменѣлости :	Общія формы:
1) Нуммулитовый известнякъ :	<i>Ostrea latissima</i> Desh. <i>Terebratula vitrea</i> Lmk. <i>Spondylus asperulus</i> Münst. <i>Cardium porulosum</i> . <i>Crassatella tumida</i> Lmk. <i>Trigonia</i> , <i>Isocardia</i> , <i>Pecten</i> . <i>Turritella imbricata</i> . <i>Mitra terebellum</i> . <i>Ovula tuberculosa</i> Duclos. <i>Cerithium giganteum</i> . <i>Voluta muricina</i> aff. <i>» luctator</i> . <i>Trochus giganteus</i> Dub. <i>Natica</i> , <i>Oliva</i> , <i>Murex</i> . <i>Fusus fucilneus</i> . <i>Conoclypus conoideus</i> Ag. <i>» Du-Bois</i> Ag. <i>Ambliptygus latus</i> Ag. <i>Nummulites irregularis</i> Desh. <i>» distans</i> » <i>» polygiratus</i> » <i>» placentula</i> »	<i>Nummulites</i> <i>Ostrea latissima</i> <i>Terebratula carnea</i>
2) Сѣрый мергель, 13 слоевъ отъ 2-хъ до 3-хъ футовъ толщины :	<i>Ostrea latissima</i> Desh. <i>Spondylus striatus</i> Gldf. <i>» duplicatus</i> » <i>Terebratula carnea</i> Sow. <i>Belemnites mucronatus</i> . <i>Nummulites</i> .	<i>Ostrea latissima</i> <i>Terebratula carnea</i>
3) Синеватый мергель, отъ 12—13 слоевъ :	<i>Ostrea latissima</i> Desh.	
4) Бѣлый мѣловой мергель :	<i>Ostrea vesicularis</i> . <i>Vulsella</i> , <i>Pecten</i> . <i>Aviculina</i> . <i>Terebratula carnea</i> Sow. <i>Pentacrinites</i> .	<i>Ostrea vesicularis</i> <i>Terebratula carnea</i>
5) Мѣловой ружлякъ :	<i>Ostrea vesicularis</i> . <i>Plagiostoma spinosum</i> . <i>Ostrea flabelliformis</i> Nils. <i>Inoceramus Cuvieri</i> . <i>Terebratula carnea</i> . <i>Venus</i> . <i>Scyphia Oeynhausii</i> . <i>Scyphia Sackii</i> . Нѣсколько видовъ <i>Belemnites</i> .	<i>Ostrea vesicularis</i> <i>Terebratula carnea</i>
6) Желтая кристаллическая порода, мѣль съ пещерами, плотная порода 8 или 9 очень толстыхъ пластовъ :	Окаменѣлости неопредѣленнаго вида. <i>Ampullaria</i> ( <i>Natica</i> ?) <i>crassatina</i> . <i>Ostrea vesicularis</i> .	<i>Ostrea vesicularis</i>
7) Мѣловой ружлякъ :	<i>Ostrea vesicularis</i> . <i>Crania nummulus</i> .	<i>Ostrea vesicularis</i>
8) Зеленый песчаникъ :	<i>Ostrea vesicularis</i> . <i>» carinata</i> . <i>Lima canalifera</i> . <i>Terebratula concinna</i> . <i>» pectiniformis</i> . <i>Nautilus</i> . <i>Ceriodora diadema</i> aff. <i>Belemnites</i> .	<i>Ostrea vesicularis</i> <i>Terebratula concinna</i>

Рисунок 1.2. Стратиграфическая схема меловых и палеогеновых отложений Крыма по Дюбуа с дополнениями Р.А. Пренделя (1876, с. 70)

Породы :	Окаменѣлости :	Общія формы:
9) Зеленый песчаникъ, съ громаднымъ количествомъ пектени- товъ.	<i>Ostrea carinata.</i> › <i>ventilabrum.</i> › <i>biauriculata.</i> › <i>diluviana.</i> <i>Exogyra decussata</i> Gldf. › <i>columba</i> › <i>Lima</i> sp. <i>Pecten orbicularis</i> Nils. › <i>quinque-costatus</i> Sow. › <i>cicatrissatus</i> Gldf. › <i>laminosus</i> Mantel. <i>Ceriodora dichotoma.</i>	<i>Exogyra columba</i> <i>Ostrea biauriculata</i>
10) Голубоватый мергель таб- личками :	<i>Ostrea biauriculata.</i> › <i>ventilabrum.</i> <i>Exogyra columba</i> Gldf. <i>Vulsella. Ammonites asper</i> L. Buch.  <i>Eschara stigmatophora</i> aff. <i>Ceriodora micropora</i> Gldf. <i>Schizaster stellatus.</i>	
11) Сукновальная глина, мергель, разсѣченный по всѣмъ на- правлениямъ.	Окаменѣлости пообтерты, въ яд- рахъ. Вымыты изъ другихъ от- ложеній. Гамиты, аммониты и т. п.	
12) Неокомскіе слои. Желтые известняки или пески.	<i>Exogyra Couloni.</i> › <i>lateralis</i> Nils. › <i>minima.</i> <i>Ostrea colubrina</i> Lmk. › <i>nodosa</i> Münst. › <i>gregaria</i> Gldf. › <i>exogyra.</i> <i>Lima ovalis</i> Desh. › <i>elongata</i> Münst. <i>Terebratula flabellatae</i> aff. › <i>diphya.</i> › <i>decipiens.</i> › <i>biplicata</i> Sow. › <i>alata</i> Lmk. › <i>concinna</i> Sow. › <i>vicinalis</i> Scht. › <i>striatula</i> Mant.  <i>Gervillia solenoides</i> aff. <i>Prionia globosa</i> Ag. <i>Arca, Spondylus, Pecten.</i> <i>Corimya taurica</i> Ag. <i>Pleuromya plicata</i> Ag. <i>Ammonites hircinus</i> Schlt. › <i>depressus</i> › › <i>dubius.</i> › › <i>Brochii.</i> › <i>giganteus?</i> Sow. › <i>tatricus.</i> › <i>perarmatus.</i> › <i>adscedens.</i> › <i>tauricus.</i>	<i>Exogyra Couloni</i>

Рисунок 1.3. Продолжение стратиграфической схемы меловых и палеогеновых отложений Крыма по Дюбуа с дополнениями Р.А. Пренделя (1876. с. 71)

ярусу меловой формации (современный нижний палеоген) описаны *Lamna elegans* Ag. *Myliobates* sp. и *Otodus apendiculatus* Ag. Опираясь на стратиграфическую схему Дюбуа, автор указывает на то, что *Otodus apendiculatus* Ag. обнаружен в криноидных известняках. Две другие формы происходят из отложений, располагающихся между криноидными и нуммулитовыми известняками. Далее, описывая пласты, составляющие в его представлении переход от меловой формации Крыма к эоценовой, Р.А. Прендель приводит список фауны, среди которой опять упомянуты *Lamna elegans* Ag. и *Otodus apendiculatus* Ag. К сожалению, из всех приведенных Р.А. Пренделем остатков хрящевых рыб, в его работе описана и изображена всего лишь одна форма *Myliobates* sp (Рисунок 1.1, фиг. 6). По всей видимости, *Otodus apendiculatus* Ag. был определен Р.А. Пренделем верно, так как данная форма достаточно часто встречается в переотложенном состоянии в датских отложениях Крыма.

В работе О.Ф. Ретовского (Retowski, 1893), посвященной описанию комплекса аммонитов из разреза района Феодосии (мыс Св. Ильи) описана одна находка зуба *Sphenodus* sp. Данный комплекс аммонитовой фауны является берриасским. Таким образом, это является первым упоминанием об остатках данного рода акул на территории Крыма в берриасских отложениях. Изображенный в работе зуб лишен корня, однако режущая кромка зуба свидетельствует о том, что определение рода сделано верно.

В 1928 году Д.В. Обручев опубликовал статью о зубной пластине ската *Myliobatis* из датских отложений Крыма. В статье проведен анализ находок зубных пластин скатов из более ранних работ и убедительно доказано, что находка представляет собой «ненормальный» экземпляр зубного аппарата ската *Myliobatis dixoni* (Agassiz, 1843). К такому заключению привела автора асимметрия зубной пластины.

Работой Д.В. Обручева заканчивается первый этап в изучении ископаемых хрящевых рыб на территории Крыма. В первой половине XX в., за исключением этой работы, сведения о новых находках остатков ископаемых хрящевых рыб на территории Крыма отсутствуют.

В 1980 году выходят две работы: монография Л.С. Гликмана и статья Д.П. Найдина и А.С. Алексеева.

Л.С. Гликман пишет о том, что в доальбских отложениях (разрезы бассейна р. Кача), присутствуют *Paraorthacodus*, *Pseudoisurus* ex gr., *macrorhiza*, *Notidanus*, *Sphenodus*. Он приводит также несколько определений зубов из сеноманских отложений: *Cretolamna*, *Cretoxyrhina* и *Notidanus*, указав, что первые две формы количественно преобладают. Кроме того, определено несколько таксонов из палеогеновых отложений: *Odontaspis*, *Otodus*, *Striatolamia*, *Myliobatus*, *Pseudoheterodontus* (Гликман, 1980). Как видно из приведенного выше списка, родовой состав комплекса зубов рыб, благодаря работам Л.С. Гликмана, значительно обогатился. При этом многие формы из доальбских отложений на территории постсоветского

пространства до сих пор известны только из Крыма. Но, к сожалению, в работе Л.С. Гликмана не приводятся изображения найденных им зубов акул с территории Крыма.

Д.П. Найдин и А.С. Алексеев (1980) в своей статье о сеноманских отложениях междуручья Кача-Бодрак приводят список фауны, содержащий в частности зубы акул (определения В.И. Железко): *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope), *Palaeoanacorax volgensis* Gluckman, *Notidanus microdon* Agassiz, *Ptychodus deccurens* Agassiz, *Cretolamna appendiculata* (Agassiz), *Cretoxyrhina denticulate* Gluckman. Позднее А.С. Алексеев (1989) приводит тот же комплекс из разреза г. Сельбухра. Впервые в меловых отложениях Крыма обнаружены виды таких стратиграфически важных родов, как *Ptychodus* и *Palaeoanacorax*.

В сводке по мелу (Стратиграфия СССР. Меловая система, 1986) в главе «Органический мир и биогеографическое районирование СССР в меловом периоде» раздел по хрящевым рыбам составили: Л.С. Гликман, Р.А. Мертинене и Л.Н. Несов. Из меловых отложений Крыма приведен следующий комплекс акул (по всей видимости частично данные Л.С. Гликмана 1980 г.): *Sphenodus*, *Notidanus*, *Squalus* и *Anacorax pristodontus*. Авторы указывают, что последняя форма в маастрихте была распространена всесветно. В перечисленном комплексе ряд форм являются характерными для маастрихта Крыма, Армении, Туаркыра и Копетдага.

И.В. Новиков с соавторами (Новиков и др., 1987) приводит сводку известных на тот момент находок остатков позвоночных из меловых и палеоценовых отложений восточной части Бахчисарайского района. Как отмечают авторы, в отложениях готерива г. Патиль студентами МГРИ обнаружены зубы ската *Rhombodus* (?). Однако данные зубы, имеющие ромбическую форму, скорее всего, являются переднебоковыми или задними зубами рода *Strophodus*. По современным данным остатки *Strophodus* достаточно часто встречаются в отложениях готеривского возраста в Крыму. А настоящие *Rhombodus*, также по последним данным, встречаются не древнее кампана. Перечислен комплекс зубов акул из отложений сеномана г. Сельбухра: *Cretolamna* cf. *appendiculata* и *Scapanorhynchus* sp. (определение Е.К. Сычевской). Авторы указывают, что по устному сообщению А.С. Алексеева, в сеноманских мергелях г. Кизил-Чигир им обнаружены кожные зубы и пустоты от растворившихся позвонков акул. Также отмечается, что сотрудники ПИНа М.Ф. Ивахненко и О.А. Лебедев в небольшом карьере близ с. Скалистое обнаружили относительно крупное местонахождение зубов акул. Е.К. Сычевской с соавторами из этого местонахождения определены: *Anacorax pristodontus*, *Squatina* sp., *Odontaspis* sp., *Otodus* sp., *Scyliorhinus* sp., *Synechodus* sp., и *Dalatias* (?) sp. Авторы пишут: «Этот родовой комплекс акул (за исключением первой формы, которая, вероятно, является перемытой из маастрихтских отложений) также не противоречит датскому возрасту вмещающих отложений. Наконец, уникальная по сохранности находка верхней челюсти

*Myliobatis* сделана в 1979 году студентами МГРИ в верхнепалеоценовых мергелях в 2,5 км северо-восточнее с. Глубокий Яр» (Новиков и др., 1987, стр. 109-110).

Н.И. Удовиченко (1998) отмечает присутствие 22 родов акул в датских отложениях Центрального Крыма, где перечисляет основные из них. Ламноидные акулы представлены *Odontaspis*, *Palaeohypotodus* и *Anomotodon*. В количественном отношении преобладают *Scyliorhinus* и *Palaeogaleus*. Единичными находками представлены *Hexanchus*, *Notorhynchus*, *Ginglymostoma*, *Dasyatis* и *Rhynobatos*. Автором сообщения обнаружено четыре предполагаемых новых рода из семейств *Dalatiidae*, *Triakidae*, *Parascylliidae* и *Rajidae*. Надо отметить, что впервые в датских отложениях Крыма обнаружены такие формы как *Palaeohypotodus*, *Anomotodon*, *Palaeogaleus*, *Ginglymostoma*, *Dasyatis* и *Rhynobatos*.

В 1999 году выходят две публикации, в которых наряду с другими регионами приводятся данные по ископаемым зубам хрящевых рыб из Крыма. В монографии В.И. Железко и В.А. Козлова (1999) описаны несколько образцов зубов акул из Крыма, которые выделены В.И. Железко в новый вид *Otodus naidini*. Находки происходят из разрезов датских отложений, расположенных близ поселка Скалистое (бассейн р. Бодрак).

Н.И. Удовиченко (1999) сравнивает эоценовые комплексы акул Крыма, Мангышлака и Центральных Кызылкумов. Отмечается, что крымский материал содержит 39 видов из 34 родов. Сами комплексы автором не приводятся, однако он пишет: «Сравнение на видовом уровне показало, что крымские материалы содержат целый ряд менее продвинутых форм из таких быстро эволюционировавших родов, как *Carcharocles*, *Isurus*, *Striatolamia* и др, что подтверждает разницу в возрасте комплексов» (Удовиченко, 1999, с. 55).

В 2000 году вышла статья А.О. Аверьянова, в которой описан зуб рода *Hispidaspis* из готеривских отложений долины р. Бодрак, близ пос. Трудолюбовка. До этой публикации род был известен начиная с альба. Позже, в этом же году вышла статья А.О. Аверьянова и Ф.А. Триколиди, в которой был перечислен комплекс зубов акул из датских глауконитовых песчаников разреза горы Бакла у пос. Скалистое (бассейн р. Бодрак). В комплексе указаны зубы морских акул: *Squatina* sp., *Eostriatolamia* sp., *Cretolamna appendiculata*, *Squalicorax* sp. cf. *S. kaupi*, *Pseudocorax afinis* и ската *Rhombodus* sp. cf. *R. binkhorsti*. Впервые из Крыма упоминаются зубы акул рода *Pseudocorax* и подтверждаются достоверные находки ската *Rhombodus*.

Н.И. Удовиченко (2000) отмечает присутствие 23 родов хрящевых рыб в разрезах маастрихта Центрального Крыма. Как пишет автор, в данном комплексе преобладают зубы серых акул (*Palaeogaleus*, *Galeorhinus*), кошачьих акул (*Scyliorhinus*), разнозубых акул (*Heterodontus*), и морских ангелов (*Squatina*), в меньшей степени представлены колючие акулы (*Squalus*), ковровые акулы (*Hemiscyllium*), пряморотые акулы и парасциллииды. Редко

встречаются гинглимостоматиды, ринобатиды, дазиотиды, гексанхиды и куньи акулы (*Archaeotriakis*). Ламноидные акулы представлены всего тремя родами: *Odontaspis*, *Palaeohypotodus* и *Scapanorhynchus*.

В 2002 году выходит статья Ф.А. Триколиди, в которой описаны преимущественно зубы *Protolamna roanokeensis* и дана реконструкция зуба *Hispidaspis* ex gr. *prisca*. Данные находки происходят из нижнемеловых (готеривских) отложений района поселка Трудолюбовка (бассейн р. Бодрак). Несмотря на то, что Л.С. Гликман ранее не приводил изображения зубов из Крыма, автор статьи считает, что *Protolamna roanokeensis* - это зубы, которые Л.С. Гликман определял, как *Pseudoisurus* ex gr. *macrorhiza*, учитывая изображения зубов акул из других регионов СССР в монографии Л.С. Гликмана (1980).

Н.И. Удовиченко (2004) проводит анализ комплексов акулых рыб палеогена Украины. Он упоминает о таких находках Л.С. Гликмана (1980) из датских отложений Центрального Крыма, как *Odontaspis*, *Striatolamia*, *Otodus*, *Pseudoheterodontus* и *Myliobatis*, при этом отмечает, что из тех же районов им обнаружено 32 формы в датских отложениях. Так же из датских отложений Юго-Западного Крыма им обнаружено 20 форм. Сами комплексы автором не приводятся, однако он пишет: «В целом для датских комплексов Крыма характерно преобладание галеоидных акул, среди которых доминируют представители родов *Palaeogaleus* и *Scyliorhinus*». Из нижней части нижнего эоцена Белогорского района Крыма (г. Ак-Кая) автор приводит следующий список таксонов: *Heterodontus* sp., *Squatina* sp., *Ginglymostoma* sp., *Hemiscyllium* sp., *Striatolamia macrota* (Agassiz), *Otodus obliquus* Agassiz, *O. subserratus* Agassiz, *Galeorhinus* sp. и *Dasyatis* sp. При этом отмечает, что материал немногочисленный и отличается плохой сохранностью. Н.И. Удовиченко обнаружен комплекс в лютетских отложениях Белогорского района Крыма. Этот комплекс включает 34 рода, среди которого преобладают *Echinorhinus*, *Alopias*, *Usakias*, *Isurus*, *Isurolamna*, *Burnhamia* и *Phisogaleus*. Также из районов Центрального Крыма богатые комплексы обнаружены в бартонских отложениях. Эти комплексы отличаются от лютетских наличием значительного количества зубов *Squalus*, *Raja*, и *Cetorhinus*. Однако, здесь, как и в лютетских отложениях присутствуют *Echinorhinus*, *Alopias*, *Usakias*, *Isurus* и *Isurolamna*. Автором обнаружен комплекс из 21 рода в приабонских отложениях Юго-Западного Крыма, особенностью которого является присутствие большого количества (более 60%) зубов *Echinorhinus*, а также значительного количества *Burnhamia*, *Eostegostoma*, *Alopias* и *Usakias*.

А.В. Братишко и Н.И. Удовиченко опубликовали статью в 2007 году об ихтиофауне эоценовых отложений Крыма (район Белогорска). Из местонахождений в Центральном Крыму, где проводился сбор как непосредственно из обнажений, так и из шурфов, авторами приведен богатый список хрящевых рыб: *Striatolamia macrota* (Agassiz), *Isurolamna bajarunasi* Glikman et



Zelezko, *Isurus praecursor* (Leriche), *Carcharocles auriculatus* (Blainville), *Alopias* cf. *alabamensis* White, *Usakias wardi* Zelezko et Kozlov, *Physogaleus* cf. *tertius* (Winkler), *Hexanchus* sp., *Notorhynchus* sp., *Heptranchias* cf. *hovellii* (Reed), *Echinorhinus caspius* Glikman, *Isistius trituratorus* (Winkler), *Squatina* cf. *prima* (Winkler), *Heterodontus vincenti* (Leriche), *Hemiscyllium* cf. *bruxelliensis* Herman, *Eostegostoma angustus* (Nolf et Taverne), *Palaeorhincodon wardi* Herman, *Odontaspis winkleri* Leriche, *Jaekelotodus trigonalis* (Jaekel), *Hypotodus verticalis* (Agassiz), *Anomatodon* sp., *Trigonotodus tusbairicus* Kozlov, *Scyliorhinus* sp., *Megascyliorhinus* sp., *Galeorhinus* sp., *Mustelus* sp., *Triakis* sp., *Abdunia minutissima* (Winkler), *Physogaleus* cf. *tertius* (Winkler), *Rhynchobatus vincenti* (Jaekel), *Rhynchobatus* cf. *bruxelliensis* Jaekel, *Dasyatis* sp., *Myliobatis* sp., *Aetobatus* sp., *Burnhamia* sp., *Archaeomanta melenhorsti* Herman. Состав данного комплекса, по мнению авторов, указывает на лютетский возраст отложений. Они пишут: «Об этом прежде всего свидетельствует присутствие *Carcharocles auriculatus* – руководящего для лютетского яруса вида» (Братишко, Удовиченко, 2007, с. 241). Из более высоких горизонтов, изученного района, списочный состав остатков близок к тому, который приведен выше. Практически нет разницы в списке костных рыб, найдены также остатки черепах, позвонки морских змей и кости птиц. Среди акуловых рыб и скатов дополнительно обнаружены: *Iago* sp., *Gymnura* sp., *Coupagezia* sp., и *Torpedo* sp. Как пишут авторы: «Эти 4 вида придают комплексу более молодой облик, все они найдены в низах альминского региояруса Бахчисарайского разреза» (Братишко, Удовиченко, 2007, с. 241). Однако наиболее богатый комплекс остатков хрящевых рыб был обнаружен авторами в лютетских отложениях смежных разрезов. Здесь выявлено 46 форм, вместе с которыми найдены: *Squalus* cf. *alsaticus* (Andreae), *Squalus* sp., *Deania* sp., *Centrophorus* sp., *Etmopterus* sp., *Ginglymostoma* sp., *Protoginglymastoma ypresiensis* (Casier), *Parotodus* cf. *pavlovi* (Menner), *Cetorhinus parvus* Leriche, *Scyliorhinus* sp., *Casieria casieri* (Cappetta), *Galeorhinus* sp., *Galeocерdo* sp., *Rhizoprionodon* sp., *Rhinobatos* sp., *Platyrrhinidae*, *Raja* sp., *Dasyatis* sp., *Leidybatis* cf. *jugosus* (Leidy). Также были опробованы глауконитовые пески, залегающие в основании майкопских глин. В песках обнаружен комплекс зубов хрящевых рыб, близкий к рассмотренному выше. Однако, для данного комплекса характерен меньший процент рюпельских форм с относительно большим содержанием ипрских зубов, среди которых встречаются *Xyphodolamia eocaena* (Woodward), характерные для нижнего эоцена. Следует отметить, что приведенный авторами список остатков хрящевых рыб в большинстве своем является новым для Крыма. Ранее из эоцена Крыма ничего подобного не было известно.

Ф.А. Триколиди (2008) описывает два зуба акул, относящихся к семейству Hexanchidae: *Pachyhexanchus rockrandti* и «*Paranotidanus*» sp. Данные формы обнаружены впервые в пределах всей территории постсоветского пространства.

В 2013 году выходят четыре работы, посвященные хрящевым рыбам мела и палеогена Крыма.

Т.П. Малышкина и др. (2013) описывают комплексы зубов из эоцена (бартон) Северного Кавказа и Крыма. Из Крыма авторы приводят список остатков хрящевых рыб из местонахождения под Бахчисараем: *Striatolamia macrota* (Agassiz), *Isurolamna bajarunasi* (Glikman et Zelezko), *Macrorhizodus praecursor* (Leriche), *Striatolamia* sp., *Alopias* aff. *A. denticulatus* Cappetta, *Abdunia* sp., *Physogaleus* sp., *Galeocерdo aegypticus* Stromer, *Burnhamia* sp. Возраст комплекса определяется авторами как бартонский. За исключением *Macrorhizodus praecursor*, *Alopias* aff. *A. denticulatus*, *Physogaleus* sp., *Galeocерdo aegypticus* комплекс не является новым для Крыма, однако, из бартона Крыма ранее подобные зубы не были известны. Как пишут авторы, вид *Alopias* aff. *A. denticulatus* характерен для ипрских отложений, однако верхняя граница распространения этого вида достоверно не обозначена. Так же и *Carcharocles auriculatus* более характерен для позднего ипра – лютета, но поздние представители данного вида просуществовали до бартонского века: «...о чем свидетельствуют редкие находки в шарымской свите Мангышлака» (Малышкина и др., 2013, с. 77).

Ф.А. Триколиди (2013) в своем сообщении о новых данных по гребнезубым акулам из меловых отложений Крыма приводит пять названий: *Notidanodon dentatus* (Woodward), *Pachyhexanchus pocrandti* (Ward et Thies), *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* (Thies), «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus* (Woodward), «*Notidanodon*» cf. *lanceolatus* (Woodward). Находка «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus* является новой для территории постсоветского пространства. Благодаря этой находке было показано, что род «*Notidanodon*» филогенетически связан с родом *Heptanchias*.

Н.И. Удовиченко (2013) описал пять видов из эоцена разных районов северного перитетиса: *Burnhamia daviesi* (Woodward), *Burnhamia* sp., *B. nessoivi* sp., *B.* aff. *fetahi* Cappetta, *B. crimensis*. Вид *B. crimensis* происходит из эоценовых отложений Крыма (нижний лютет – приабон). Эта статья является первой, в которой приводятся изображения *Burnhamia* из Крыма.

Н.И. Удовиченко (2013) дает подробный анализ комплексов акулковых рыб, начиная от датских отложений и заканчивая рюпельскими отложениями Крыма. Основными местонахождениями датского возраста указываются разрезы: Бахчисарай, Скалистое, Ак-Кая и Мичурино. Автор отмечает, что наиболее богатый и наилучшей сохранности материал происходит из местонахождений Центрального Крыма. Им определено 35 форм, но приводится список только тех форм, которые подтверждают датский возраст отложений: *Heterodontus danicus* (Rosenkrantz), *Ginglymostoma subafricanum* (Arambourg), *Paleohypotodus speyeri* (Darteville et Casier), *Danogaleus* sp. Благодаря исследованиям Н.И. Удовиченко расширен стратиграфический диапазон видов *Squalus crenatidens* Arambourg, и *Isurus shoutedeni* (Herman),

которые ранее были известны только из верхнего палеоцена. На границе ниже – и верхнебелокаменского горизонта автором обнаружены зубы: *Squalus crenatidens* Arambourg, *Squalus* sp., *Scyliorhinus ptychus* Noubhani et Cappetta и *Carcharias* sp., указывающие на палеоценовый возраст пород. Из качинского региояруса в Бахчисарайском разрезе автором определены *Striatilamia striata* (Winkler) и *Otodus obliquus* Agassiz, которые также указывают на палеоценовый возраст отложений. Из отложений верхнего ипра (низы симферопольского горизонта, разрез Ак-Кая) автор приводит форму *Carcharocles* sp., которая подтверждает ипрский возраст отложений. На этом основании автор приходит к выводу об отсутствии нижней части ипрских отложений в разрезе Ак-Кая. Также из этого местонахождения приводятся зубы акул: *Squatina prima* (Winkler), *Heterodontus* cf. *vincenti* (Leriche), *Hemiscyllium* cf. *bruxelliensis* Herman, обычные для ипр – лютетских отложений. Из верхней части симферопольского горизонта (лютетский ярус) выявлен богатый комплекс зубов хрящевых рыб, включающий около 35 видов. Данный комплекс представлен выше (Братишко, Удовиченко, 2007). На основании развития зубов *Carcharocles auriculatus* (Blainville) автор определяет возраст комплекса как раннелютетский.

В кумских отложениях разреза Бахчисарайского карьера автором обнаружен комплекс зубов акул из 28 видов, в котором преобладают глубоководные и пелагические формы. Из них приведен небольшой список форм, позволяющих определить бартонский возраст вмещающих пород: *Echinorhinus caspius*, *Burnhamia* sp., *Isurolamna bajarunasi*, *Alopias alabamensis*, *Eostegostoma angustum*, *Carcharocles* cf. *sokolovi* и *Paratodus mangyshlakensis*.

Из отложений альминского региояруса (разрез Кызыл-Джар) автором выявлен обедненный, но очень показательный комплекс: *Notorhynchus* sp., *Squalus alsaticus* (Andreae), *Squalus* sp., *Cetorhinus parvus* Leriche, Lamniformes indet., *Triakis* sp., *Raja* cf. *ceciliae* Steurbaut et Herman, *Raja* sp. Третья из определенных до вида форм (*Raja* cf. *ceciliae*) дает возможность говорить об олигоцене в возрасте альминского региояруса.

В течении 2014 – 2020 годов выходят три статьи и три сообщения о зубах хрящевых рыб из меловых и датских отложений Крыма.

В статье Ф.А. Триколиди (2014) описаны зубы акул, относящиеся к семействам Hexanchidae и Crassodontidae. Работа представляет собой логическое завершение ранее опубликованных сообщений (2008, 2013). Приводится систематический анализ нижнемеловых форм *Crassodontidanus* aff. *wiedentothi* (Thies, 1983), *Pachyhexanchus pockrandti* (Ward et Thies, 1987), и верхнемеловых «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus* (Woodward, 1886), «*Notidanodon*» cf. *lanceolatus* и *Notidanodon dentatus* (Woodward, 1886) в настоящее время являющегося типовым для рода *Xampylodon*.

Ф.А. Триколиди (2015) приводит сведения о первых находках микромерных зубов хрящевых рыб из нижнемеловых отложений Крыма. Рассмотрены такие формы как *Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicum* Underwood et Ward, 2004 из берриаса, и *Pseudonotidanidae* gen. et sp. indet., и *Sphenodus* sp. из готерива. Крымские находки зубов рода *Dorsetoscyllium* являются первыми из меловых отложений, ранее подобные зубы описывались лишь из среднеюрских отложений Великобритании. Также приводится изображение плакоидной чешуи, которая возможно может относиться к роду *Dorsetoscyllium*. Рассмотрена плакоидная чешуя из готерива, которая обнаружена совместно с зубами относящимися к роду *Sphenodus*. Приведенные формы (за исключением *Sphenodus* sp) являются новыми для территории постсоветского пространства вообще, и Крыма в частности.

Ф.А. Триколиди и А.И. Тищенко (2015) представили краткий обзор всего имеющегося на тот момент материала по роду *Sphenodus* из меловых отложений Крыма. Выделено три типа зубов, основанных, в первую очередь, на особенностях морфологии коронки, в связи с тем, что чаще всего встречаются зубы без корня. Следует отметить, что в пределах территории постсоветского пространства, находки меловых зубов акул рода *Sphenodus* на сегодняшний момент известны только из Крыма.

Ф.А. Триколиди и В.К. Голубев (2017) в своем сообщении попытались подвести итог изучению хрящевых рыб из маастрихтских и датских отложений Крыма. Вначале, для каждого века, приводятся комплексы зубов хрящевых рыб из более ранних работ различных авторов. Далее представлены комплексы имеющегося в наличии материала, собранного начиная с 1989 года. Все данные сведены воедино и сравниваются с одновозрастными комплексами других регионов мира и России.

Ф.А. Триколиди, В.К. Голубевым и А.И. Тищенко (2018) проведена ревизия всех имеющихся на тот момент данных по нижнемеловым хрящевым рыбам Крыма. Представлена информация таксономического разнообразия акул по всем ярусам нижнего мела в Крымском регионе.

В статье Ф.А. Триколиди и И.В. Новикова (2020) описана первая находка зубной пластины ската *Myliobatis dixonii* (Agassiz) из нижнего палеоцена Крыма.

И наконец, в публикациях, где проведен анализ строения и условий формирования разрезов различных интервалов мела и палеогена Крыма, представлена информация по хрящевым рыбам (Шишлов и др., 2019; Шишлов и др., 2020).

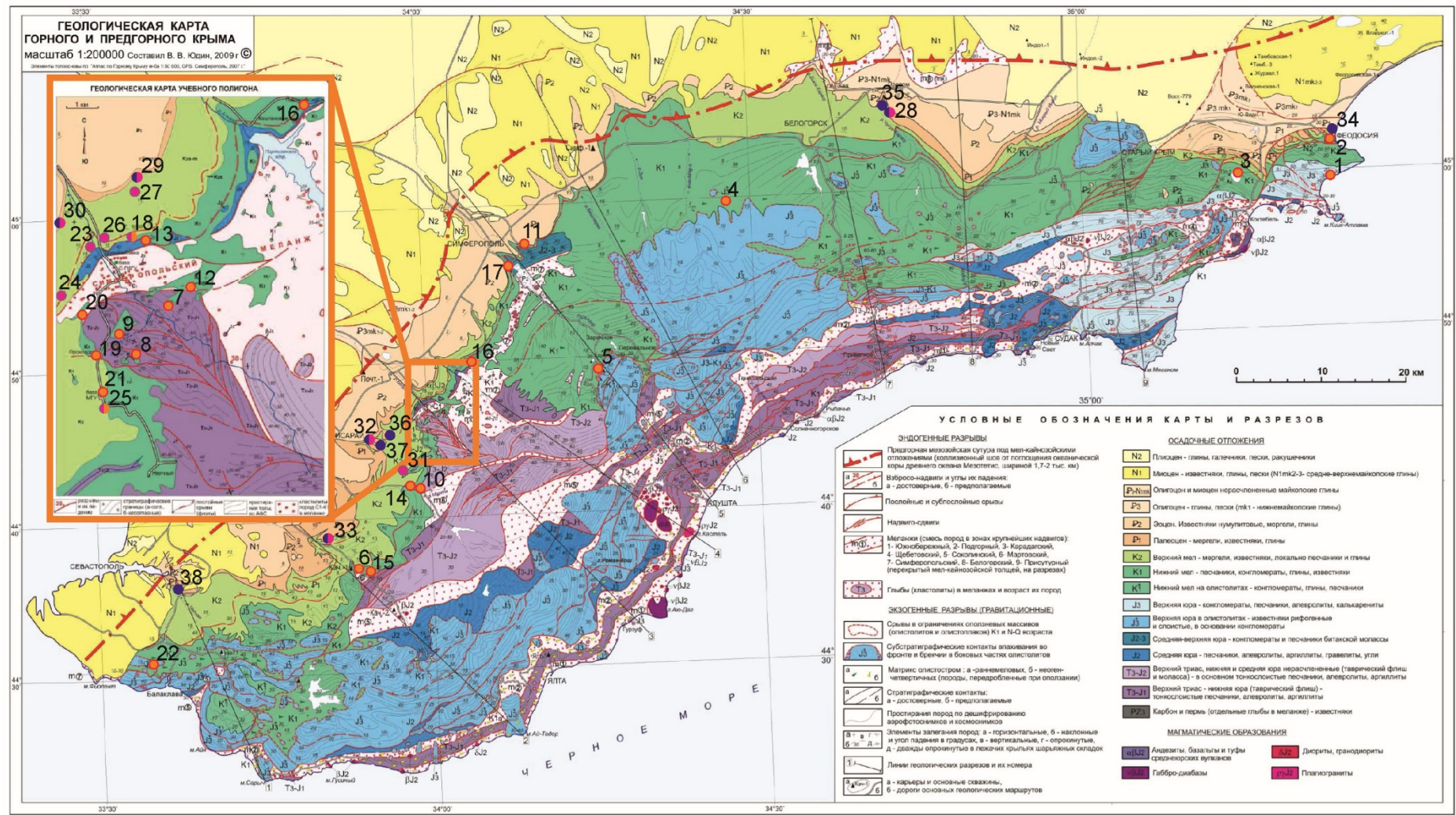
В заключение обзора истории исследований ископаемых зубов хрящевых рыб Крыма, следует обратить внимание на то, что с течением времени частота работ, посвященных данной тематике, возрастает. На долю публикаций, посвященных меловым зубам акул, приходится чуть больше одной трети из приведенных выше публикаций. При этом количество приводимых

в данных публикациях форм для палеогена на порядок больше чем для мела. Это связано с тем, что в меловых отложениях Крыма зубы акул встречаются реже, чем в палеогеновых, и обработка меловых пород различными методами технически более сложна. Надо отметить, что многие формы, обнаруженные в меловых отложениях Крыма до сих пор неизвестны из других территорий постсоветского пространства и редко встречаются в остальных регионах мира, что свидетельствует о важности целенаправленных поисков зубов акул в данном регионе.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ

Общее количество изученного материала составляет 3317 палеонтологических объекта. Остатки хрящевых рыб обнаружены в 33 меловых, и 9 нижнепалеоценовых местонахождениях Крыма (Рисунок 2.1). Основным материалом исследования послужили сборы автора, проводившиеся в течение 22 лет, с 1997 по 2018 год включительно. Большое количество зубов эласмобранхий (73 зуба), из меловых и датских отложений Крыма, передал автору А.И. Тищенко (КФУ, Симферополь). Свою коллекцию (55 зубов) для изучения автору предоставил В.К. Голубев (ПИН РАН, Москва), часть из которого приходится на сборы А.С. Алексеева (1970-тые и 1980-тые гг.) и К.М. Шаповалова. Зубы акул, обнаруженные студентами МГУ и СПбГУ, были любезно переданы в коллекцию автора Л.Ф. Копаевич (МГУ, Москва) и В.В. Аркадьевым (СПбГУ, Санкт-Петербург). Очень хорошей сохранности материал в разные годы был предоставлен И.В. Новиковым (ПИН РАН, Москва), Ю.Н. Савельевой, А.А. Федоровой, О.В. Шурековой (ФГУ НПП «Геологоразведка», Санкт-Петербург), К.С. Селезневым, В.А. Перминовым, В.И. Пологовым, Н.И. Пологовой, Б.А. Зайцевым, Ю.О. Жуковым, В.В. Родионовым, С.Ю. Енгальчевым (ФГБУ «ВСЕГЕИ», Санкт-Петербург), Д.И. Леонтьевым (ФГБУ «ВСЕГЕИ», Санкт-Петербург), и В.В. Малаховым. В изучение также была включена крымская часть коллекции Л.С. Гликмана (Государственный Дарвиновский Музей, Москва).

Материал представлен изолированными зубами и плакоидной чешуей эласмобранхий из меловых и датских отложений Крыма. Сборы проводились преимущественно в Юго-Западном Крыму, однако часть материала происходит из Центрального и Восточного Крыма. Макромерных остатков в коллекции насчитывается 427 зубов, которые по всему изученному интервалу распределяются неравномерно. В нижнем мелу обнаружено 149 зубов, в верхнем - 58, в датских отложениях - 210. На берриасские и валанжинские отложения приходится по 1%, на готеривские 15%, барремские 4%, аптские 14%, альбские 2%, сеноманские 7%, туронские и коньякские 1%, на сантонские и кампанские приходится по одной находке, на маастрихтские 6%, и на датские отложения 49% (Рисунок 2.2). В нижнем мелу количественно преобладают зубы акул отрядов *Nexanchiformes* 41%, *Hybodontiformes* 16% и *Lamniformes* 16%. В верхнем мелу преобладают ламноидные (*Lamniformes*) акулы 43% и *Nexanchiformes* 9%. В датских отложениях, как и в верхнем мелу, преобладают зубы акул отряда *Lamniformes* 84%. Наряду с визуальным поиском остатков эласмобранхий, ориентированным на макрообъекты, отбирались пробы на микромерные объекты, из которых автором было извлечено 2900 зубов и плакоидной



● -нижний мел; ● -пограничный альбский/сеноманский; ● -верхний мел; ● -пограничный маастрихтский/датский; ● -датский

Рисунок 2.1. Карта фактического материала  
 Основой послужила Геологическая карта Крыма (Юдин, 2009)

## Пояснения к Рисунку 2.1. – Карта фактического материала

Изученные разрезы пронумерованы с востока на запад, снизу-вверх (по возрасту):

1 – бухта Двужорная (титон – берриас), 2 - «Заводская балка» (г. Феодосия) (берриас – валанжин), 3 – г. Коклюк (с. Наниково) (берриас – готерив), 4 - «Благодатное» (между пос. Яковлевка и с. Новокленово) (берриас), 5 – г. Чатыр-Даг, овраг Тас-Кор (окрестности пос. Мраморное) (берриас), 6 - «Кабаний лог» в бассейне р. Бельбек (между поселками Куйбышево и Голубинка) (берриас), 7 – г. Большой Кермен (бас. р. Бодрак, пос. Трудолюбовка) (валанжин – готерив), 8 – г. Длинная (бас. р. Бодрак, пос. Прохладное) (валанжин – готерив), 9 – г. Патиль (бас. р. Бодрак, пос. Прохладное) (валанжин – готерив), 10 – г. Резанная в бас. р. Кача (пос. Верхоречье) (валанжин), 11 – г. Кара-Оба (окрестности г. Симферополь) (готерив – баррем), 12 – Первомайский карьер (бас. р. Бодрак, пос. Трудолюбовка) (готерив), 13 – г. Лесистая «у Домика Лесника» (бас. р. Бодрак, пос. Трудолюбовка) (готерив), 14 – г. Белая (бас. р. Кача, пос. Верхоречье) (готерив – баррем), 15 - «Сбросовый лог» (бас. р. Бельбек, пос. Голубинка) (валанжин – готерив), 16 - «Красная горка» (с. Партизанское, бассейн р. Альма) (апт), 17 – карьер Кирпичного завода (пос. Марьино, г. Симферополь) (апт), 18 – г. Кизил-Чигир (бас. р. Бодрак, пос. Трудолюбовка) (альб – сеноман), 19 – скв № 3 (бас. р. Бодрак, пос. Прохладное) (альб – сеноман), 20 – овраг Московский (второе название овраг Мендер) (бас. р. Бодрак, между пос. Трудолюбовка и с. Прохладное) (альб), 21 - «У Базы МГУ» (с. Прохладное) (альб – ? сеноман), 22 – старый карьер в Балаклаве (эратические валуны) (альб), 23 - «Белое обнажение» или второе название «Сеноманская стенка» (бас. р. Бодрак, пос. Трудолюбовка) (сеноман), 24 – г. Кремённая (бас. р. Бодрак, овраг Шара) (сеноман), 25 – г. Сель-Бухра (с. Прохладное) (сеноман – турон), 26 - «Стилолитовое обнажение» или второе название «Туронская стенка» (бас. р. Бодрак, пос. Трудолюбовка) (кампан), 27 – г. Бакла (бас. р. Бодрак, пос. Скалистое) (кампан), 28 – г. Алан-Кыр (Алан-Кыр 2, с. Мичуринское) (маастрихт – даний), 29 – г. Бакла (бас. р. Бодрак, пос. Скалистое) (маастрихт – даний), 30 – г. Карабельная куэста (бас. р. Бодрак, с. Скалистое) (маастрихт – даний), 31 – овраг Аксу-Дере (бас. р. Кача) (турон – коньяк), 32 – с. Староселье (г. Бахчисарай) (маастрихт – даний), 33 – г. Датская куэста (бас. р. Бельбек, с. Танковое) (маастрихт – даний), 34 – г. Феодосия (проблематичное местонахождение «Французская ломка») (палеоген), 35 – г. Алан-Кыр (Алан-Кыр 1, с. Мичуринское) (даний), 36 – г. Яных-Сырт (Бахчисарайский р-он, с. Староселье) (даний), 37 – г. Беш-Кош (Бахчисарайский р-он, с. Староселье) (даний), 38 - «Инкерман» (бас. р. Черная, район г. Севастополя) (даний).



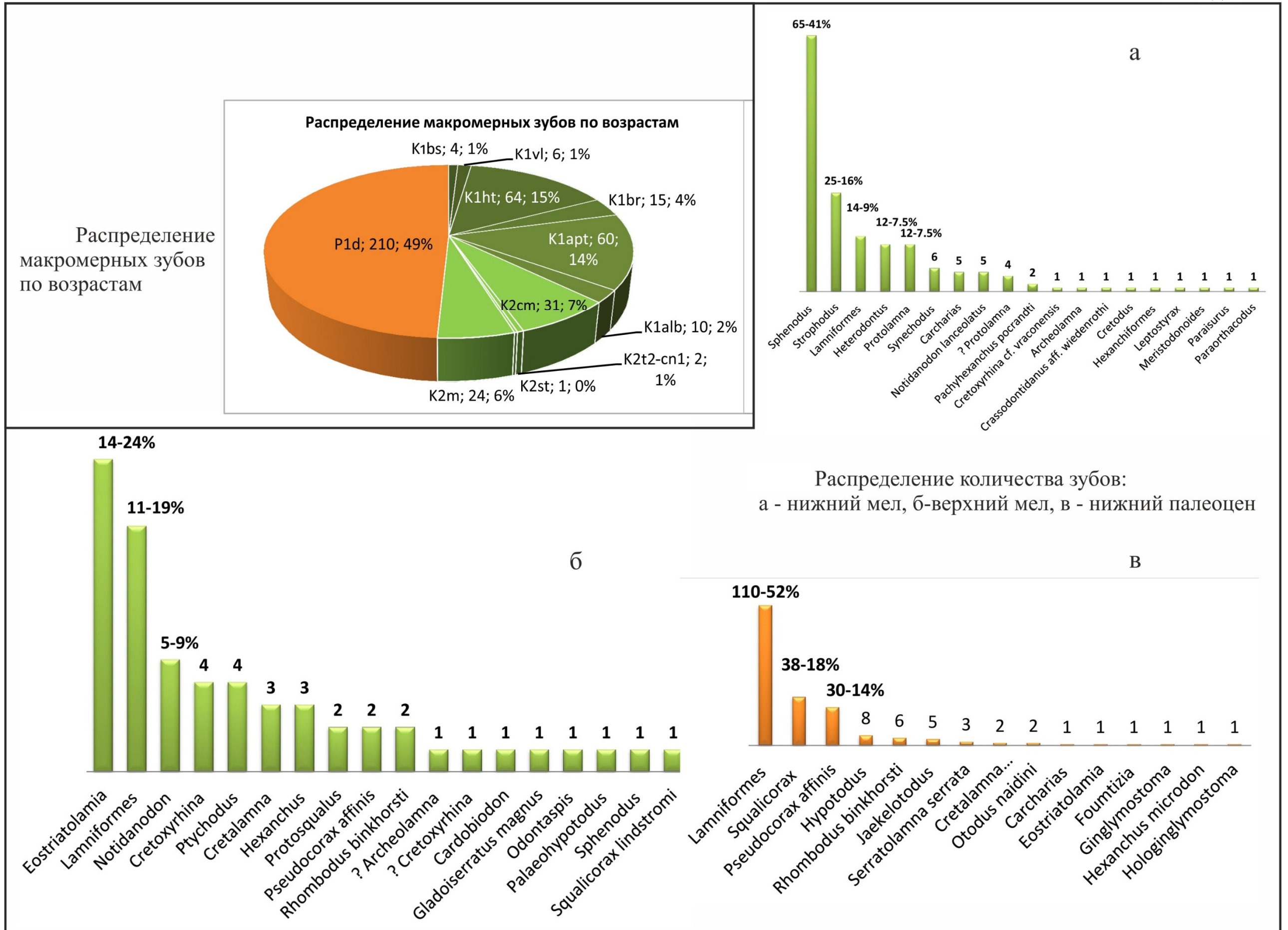


Рисунок 2.2. Распределение макромерных зубов

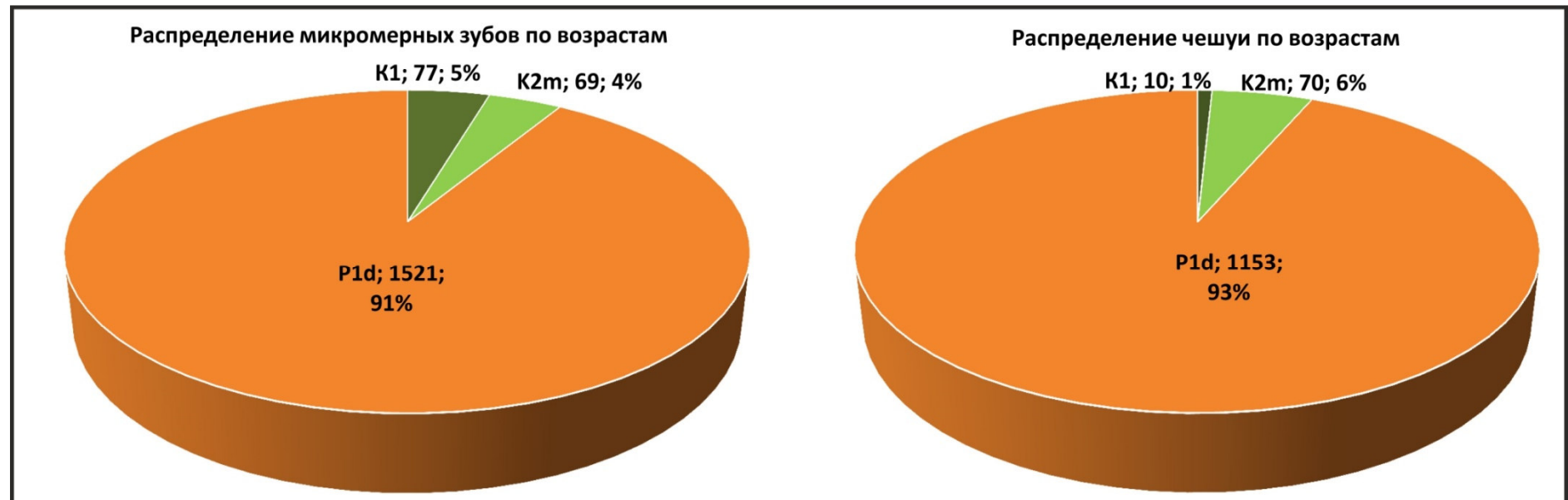
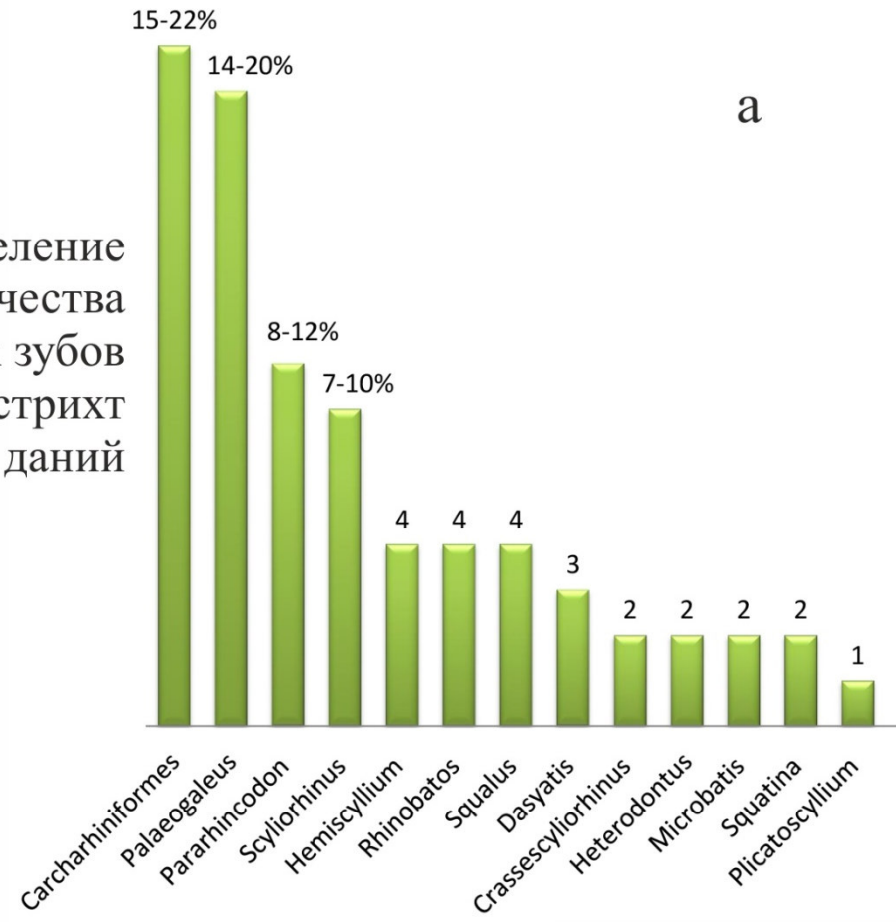
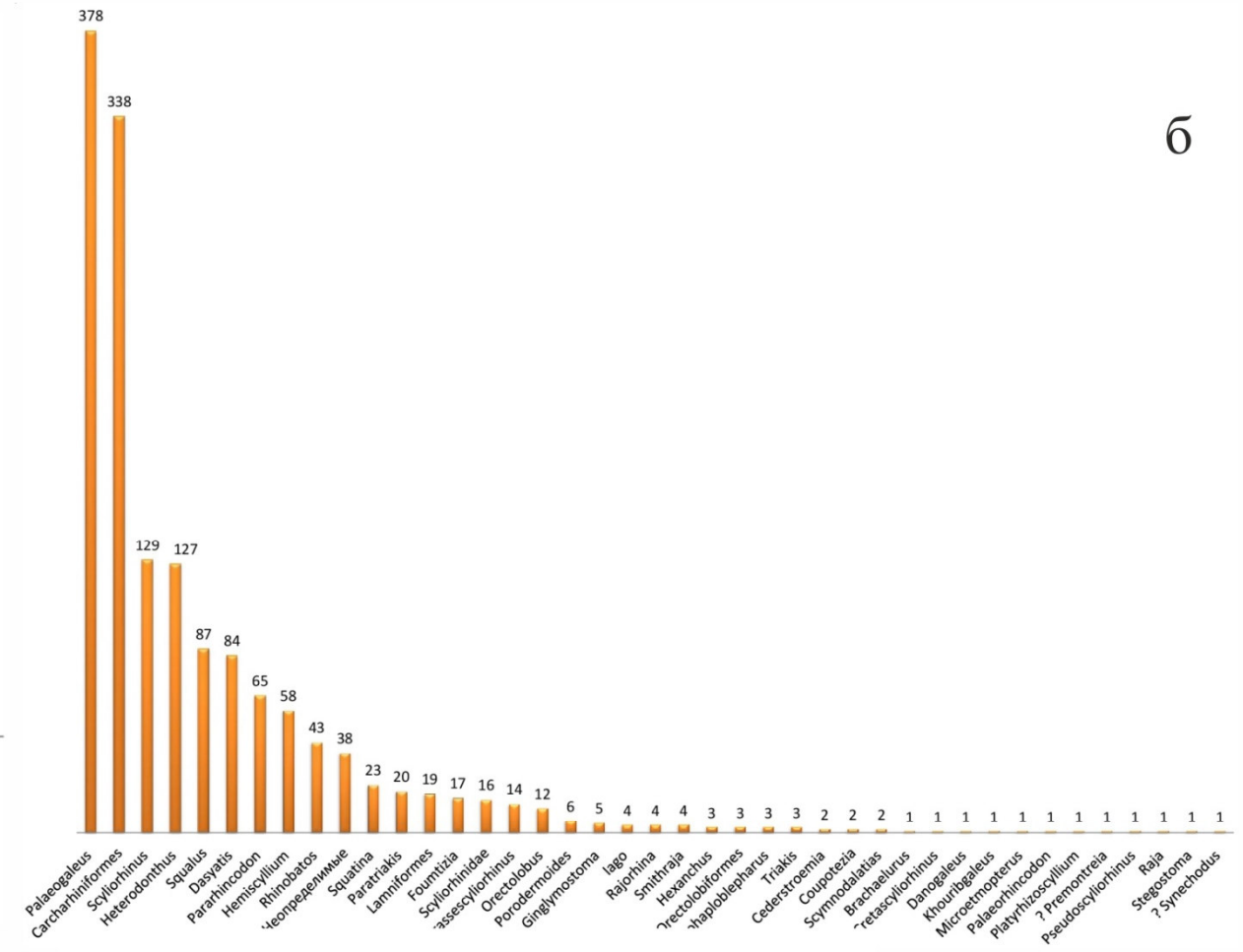


Рисунок 2.3. Распределение по возрастам: микромерных зубов, плакоидной чешуи

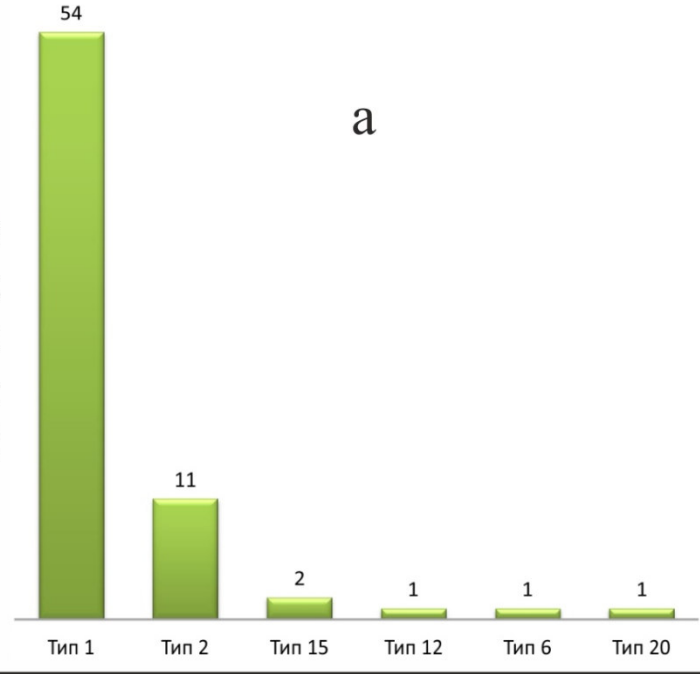
Распределение количества микромерных зубов  
а - маастрихт  
б - даний



б



Распределение количества плакоидной чешуи  
а - маастрихт  
б - даний



б

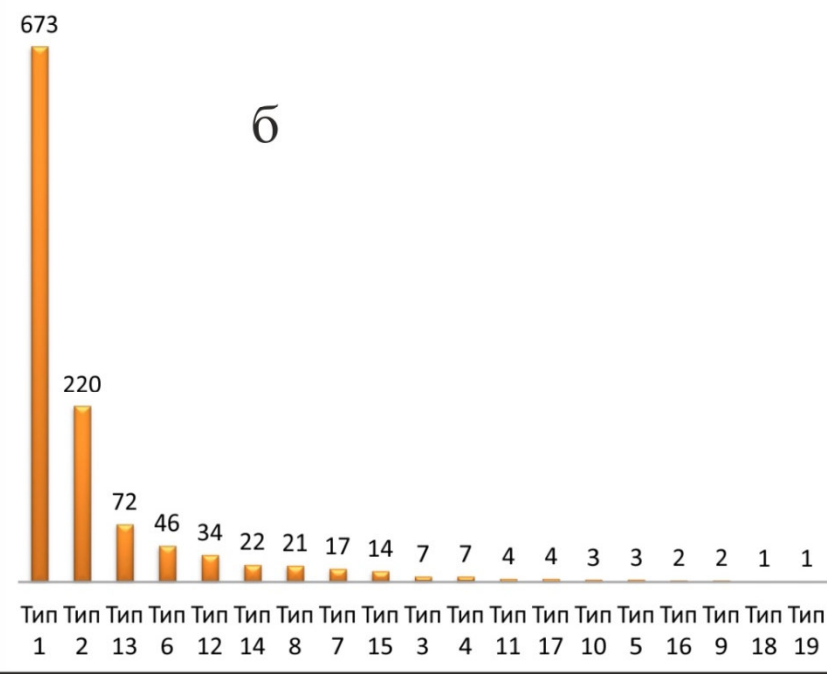


Рисунок 2.4. Распределение количества микромерных зубов и плакоидной чешуи

чешуи. Из них зубов насчитывается 1667, а плакоидной чешуи 1233 (Рисунок 2.3). Микромерные зубы и плакоидная чешуя, также как и макромерные объекты, распределяются неравномерно (Рисунок 2.4) по изученному интервалу. На нижний мел приходится 77 (5%) зубов, на верхний мел (маастрихт) 69 (4%), в датских отложениях обнаружен 1521 (91%) зуб. В нижнем мелу неопределимые составляют ~ 70%. Определимые *Hexanchiformes* составляют 21% и *Orectolobiformes* 9%. В верхнем мелу (маастрихт) наибольшая часть приходится на *Carcharhiniformes* indet. 22%, *Palaeogaleus* sp. 20%, *Scyliorhinus* sp. 10%, и *Pararhincodon* sp. 12%. В датских отложениях преобладают *Carcharhiniformes* indet. 22%, *Palaeogaleus* sp. 25%, *Scyliorhinus* sp. 9%, и *Heterodontus* 8%. Практически также распределяется и плакоидная чешуя, представленная 20-ю типами. На нижний мел приходится 10 (1%) чешуй, на верхний мел (маастрихт) 70 (6%), и в датских отложениях обнаружено 1153 (93%) чешуй. Надо отметить, что в маастрихтских и в датских отложениях тип 1 и тип 2 значительно преобладают в количестве над остальными.

## ГЛАВА 3. МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ

### 3.1 Методика сбора и обработки материала

На первых этапах изучения пород, на предмет содержания в них макромерных (видимых без помощи технических средств) остатков хрящевых рыб, проводился поиск горизонтов с максимальным содержанием костных остатков различных позвоночных животных, так как именно в таких местах больше всего содержится остатков хрящевых рыб. Эти остатки представляют собой небольшие фрагменты костей и зубов, которые отличаются от вмещающих пород цветом, блеском и изломом. Фрагменты хрящевых, и, особенно, костистых рыб имеют резко-угловатый излом, в то время как фрагменты зубов рептилий имеют, как правило, раковистый излом. Просмотр породы проводился на расстоянии от глаз  $\sim 25$  см, с медленным перемещением вдоль коренных выходов. Основное внимание уделялось цвету включений и их блеску, а уже потом – форме включений, так как фрагмент кости и зуба, или целый зуб могут быть по разному расположены во вмещающих их породах и обнажаться частично. На первом этапе у автора имелась небольшая коллекция зубов, собранная в результате длительных поисков в различных типах пород мелового и палеогенового возраста Крыма. Эта коллекция пополнялась случайными находками студентов крымской практики и при последующих поисках использовалась как эталонная. Эталонами в данном случае служили цвет и блеск остатков, характерные для определенных типов пород. Каждые 25 - 30 минут образец эталонной коллекции из литологически сходных с изучаемыми пород просматривался для припоминания его свойств (блеск и цвет). Такая процедура необходима, так как при длительных напряженных поисках, цвет включений, содержащихся в породе, может сливаться с цветом породы, из-за того, что глаза устают, и фрагменты в таком случае можно не заметить. Такой метод поиска особенно эффективен при работе с нижнемеловыми породами Крыма, так как контраст между цветом породы и костными фрагментами здесь наименьший. Именно по этой причине необходимо периодически останавливаться, и смотреть на образцы эталонной коллекции, заново фиксируя цвет и блеск костных остатков.

При работе с плотными породами, которые раскалываются на пластины и плиты, например с мергелем или плотным мелкозернистым песчаником, поиск остатков ведется с помощью просматривания поверхности отколовшихся блоков породы. Чтобы заметить мелкие фрагменты зубов ( $<0,5$  мм), поверхность плит просматривалась под лучами солнца, когда именно блеск остатков давал возможность их обнаружить. Если погода пасмурная, то микромерные (которые можно изучать только при помощи технических средств) остатки

не видны на поверхности плит, и поиск подобным методом малоэффективен. В породах с низкой концентрацией зубов и костных остатков, в среднем требуется не менее 5 – 8 часов, чтобы обнаружить хотябы один зуб.

Помимо визуальных поисков остатков хрящевых рыб отбирались пробы на предмет обнаружения микромерных остатков, методика их обработки зависит от типов пород. Если порода представляла собой пески или осыпавшийся на структурные террасы и уступы материал разрушения вышелегающих слабо сцементированных песчаников – производилось просеивание пород. В этом случае все зависит от количества разрушенного материала. Вес пробы составлял от 5 до 15 кг. Первоначально порода просеивалась через сито с ячейкой 4 мм, далее фракции разделялись с помощью стандартного литологического набора сит, включая фракцию 0,25 мм. Макрофракции просматривались на месте, в то время как микрофракции проходили дальнейшую обработку в лаборатории.

В случае с глинистыми породами, пробы отбирались из мест с наибольшей концентрацией различных органических остатков, таких как криноидеи, белемниты, аптихи и др. Масса пробы также составляла от 5 до 15 кг. Глина высушивалась на солнце либо на слабо разогретой железной поверхности, затем заливалась керосином или бензином. Далее бензин или керосин сливался, и проба заливалась горячей водой и отстаивалась. В результате этой процедуры глина полностью разрушается, проба промывается горячей водой через стандартный литологический набор сит от 1 до 0,25 мм. Данный метод обработки глин был изложен автору Ю.В. Савицким (СПбГУ) и Д.И. Леонтьевым (ФГБУ «ВСЕГЕИ») в различных его модификациях.

Известняки, также, как и мергели, просматривались при расколе на предмет обнаружения макроостатков. На микроостатки из известняков производился отбор проб приблизительно такой-же массы, как и из глин – 5 - 15 кг. Проба известняка растворялась в 10% уксусной кислоте. Оставшийся после растворения осадок высушивался для дальнейшего его обогащения, и изучения под бинокляром.

Окончательным этапом обогащения (все фракции от 1 до 0,25 мм) является использование тяжелых жидкостей, обычно применяемых в практике микропалеонтологических работ для извлечения из проб конодонтов и палиноморф.

Очистка микромерных зубов и плакоидной чешуи от минеральных микрочастиц проводилась в ультразвуковой ванне. Для расчета времени очистки все зубы распределяются по степени загрязнения. Соответственно для одинаково загрязненных образцов, требуется приблизительно одинаковое время очистки. Надо отметить, что предварительно все зубы и плакоидная чешуя должны быть просмотрены под бинокляром на предмет наличия трещин. Образцы с трещинами нельзя чистить в ультразвуковой ванне, т. к. они будут разрушены.

В среднем материал очищается за 3 – 7 секунд, но в редких случаях необходимо больше времени.

Макромерные зубы фотографировались фотоаппаратом Canon EOS 1100 D с макрообъективом (60 см), методом послойной съемки. Съемка микромерных зубов проводилась на электронном микроскопе. Фотографии обрабатывались с использованием программы Helicon Focus 6, и с помощью программы Photoshop. Промеры зубов осуществлялись штангенциркулем и по фотографиям (изображения в литературе). Кроме того, часть материала *Hybodus*, *Synechodus*, *Lamniformes indet.* и *Sphenodus* была исследована методом компьютерной томографии с использованием томографа Skyscan 1172. Высвечивание сети дентиновых каналов было выполнено штатными средствами программы CTVOx. Из некоторых зубов были изготовлены шлифы и изучены методом сравнительного анализа под бинокляром и микроскопом.

### 3.2 Методика изучения зубов эласмобранхий

Основным методом изучения зубов эласмобранхий, которым пользовался автор, являлся традиционный анализ комплекса признаков и выявление их значения («веса»). В некоторых случаях, коррелятивная связь признаков зубов, занимающих разное положение в челюсти, позволяет более точно идентифицировать зубы. Иногда при изучении зубов, основанном на анализе признаков, необходимо использовать ряд параметров морфологии зубов. В связи с этим, автор использовал различные системы промеров, в которых, в большинстве случаев, важны не конкретные числовые значения, а отношения этих величин. Примером такого анализа может являться система отношения параметров зубов зубных пластин скатов, предложенная Л. Агассисом и развитая А.С. Вудвордом (Agassiz, 1843; Woodward, 1888). Среднее отношение для всей зубной пластины ширины зуба (А) к его длине (Б) является важным систематическим признаком (Рисунок 3.1, 1). Другая система промеров для акул отряда *Lamniformes* разработана Л.С. Гликманом (1980).

Автором система промеров, предложенная для зубов акул отряда *Hexanchiformes* Н.И. Удовиченко и А.В. Братишко (2005) была дополнена использованием отношения некоторых параметров (Рисунок 3.1, 2). Введены отношения таких параметров, как высота коронки (Н) к высоте корня (h), отношение размеров первого мезиального зубца (А) к первому дистальному (Б) у зубов гексанхид группы «*Notidanodon*» (Рисунок 3.1, 2). В этом случае наиболее удобно пользоваться категориями больше, меньше или равно. Для определения местоположения зубов использована система М. Лериша (Leriche, 1905, 1910, 1926). Этот автор впервые разделил всю зубную систему верхней и нижней челюсти различных групп акул на сектора в зависимости от морфологии и положения зубов. В результате для верхних челюстей

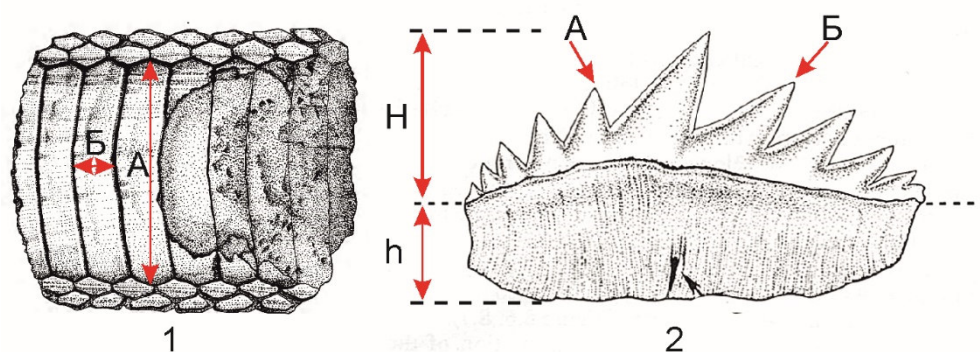


Рисунок 3.1. Система использования отношения некоторых параметров:

1 – зубная пластина ската: А – средняя ширина зуба в медианной серии, Б – средняя длина зуба в медианной серии, (отношение А/Б); 2 – зуб гребнезубой акулы: А – первый мезиальный зубец, Б – первый дистальный зубец, (отношения различных элементов А к Б (например, длина зубца)), Н – высота коронки, h – высота корня, (отношение Н/h). Рисунки заимствованы из следующих работ: 1 – Ward, 2016; 2 – Long et al., 1993.

были выделены симфизные (S), передние (A), интермедиальные (I) и боковые (латеральные) (L) сектора.

Соответственно для нижних челюстей были выделены симфизные (S), передние (A), и боковые (латеральные) (L) (Рисунок 3.2). Значительно позже независимо Л.С. Гликман (1964) и Ш. Эпплгейт (Applegate, 1965) ввели в зубную систему как для нижних, так и для верхних зубов сектор задних (P) зубов.

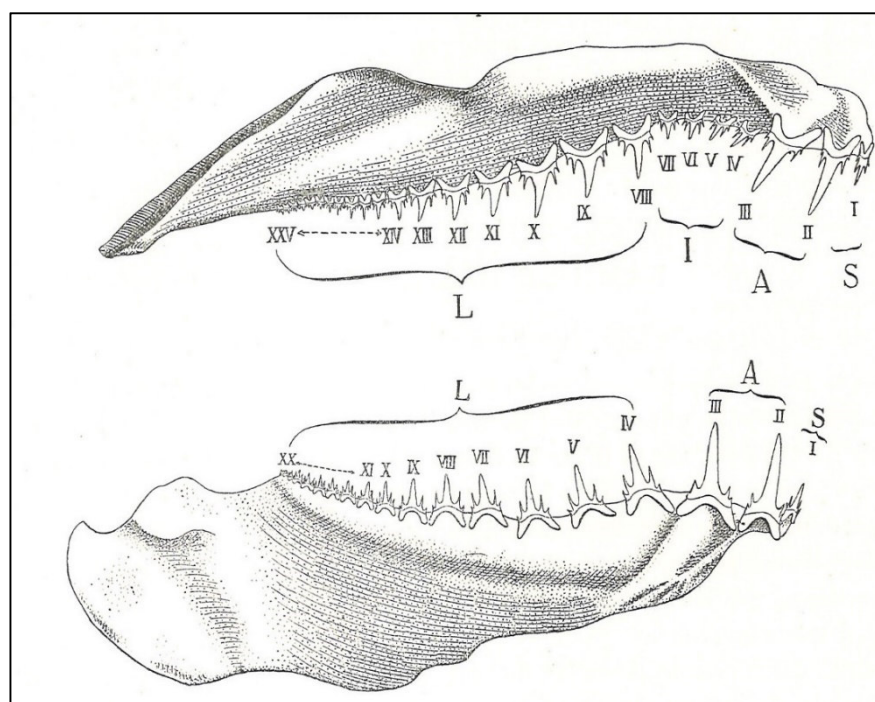


Рисунок 3.2. Местоположение зубов по системе М. Лериша (Leriche, 1905, 1910, 1926): S - симфизные, А - передние, I – интермедиальные, и L - боковые (латеральные).



О местоположении зуба можно судить по его общей морфологии или морфологии отдельно взятых частей. Немаловажную роль в определении местоположения зуба играют относительные параметры, например, отношение ширины зуба к высоте, особенно у боковых зубов. Наряду с другими признаками, на изогнутость коронки в сторону углов пасти верхних заднебоковых и задних зубов у современных акул обратил внимание М.И. Соколов (1978) и использовал этот признак при реконструкции зубных систем (Рисунок 3.3). Некоторые элементы морфологии отдельно взятых зубов, позволяющие говорить о местоположении зуба в челюсти, хорошо отражены в следующих работах: Welton, Farish, 1993; Shimada, 1997; Siverson, 1999.

Для сравнения морфологических признаков изучаемого материала автор пользовался палеонтологическими коллекциями А.О. Аверьянова (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Е.В. Попова (СГУ, Саратов), коллекциями, хранящимися в музее имени Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР, ФГБУ «ВСЕГЕИ», Санкт-Петербург), выставочными коллекциями Палеонтологического института (ПИН РАН, Москва), коллекцией Л.С. Гликмана, хранящейся в Государственном Дарвиновском Музее (Москва) и сборами в результате двух полевых сезонов в Актюбинском Приуралье (Казахстан).

### 3.3 Термины для описания зубов и зубных систем эласмобранхий

При описании зубов использовалась терминология Л.С. Гликмана (Гликман, 1964) и А. Капетты (Carpetta, 1987, 2012) (Рисунок 3.4). Для описания зубов гребнезубых акул группы «*Notidanodon*» автором введены некоторые дополнения (Рисунок 3.5). В качестве такого дополнения автором введен в употребление термин «апикальная линия» - AL, под которым понимается линия, соединяющая вершины всех зубцов зуба, включая зубцы мезиальной зазубренности (Рисунок 3.5, В). Автор считает, что для некоторых видов характерно свое очертание апикальной линии. Этот признак в неявной форме используется многими исследователями, например, относительное превышение главной вершины над дистальными зубцами. Апикальная линия позволяет визуализировать словесные описания и использовать ее при сравнении. Она имеет три основных элемента: мезиальную часть – mAL, дистальную часть – dAL и апикальный угол – aA. Усредненной линией основания коронки (ML) называется линия, проведенная через две точки: первая на границе коронки и корня с мезиальной стороны, вторая на границе коронки и корня с дистальной стороны. Закрепленная подобным образом линия располагается горизонтально. Такая ориентировка зуба и терминология элементов приводит к единообразию, независимо от очертаний линии основания коронки, которая не всегда бывает прямой. Именно так она показана на изображении в работе Лонга и др. (Long et al., 1993), хотя при этом никак не названа (Рисунок 3.5, А). В данной работе приводятся

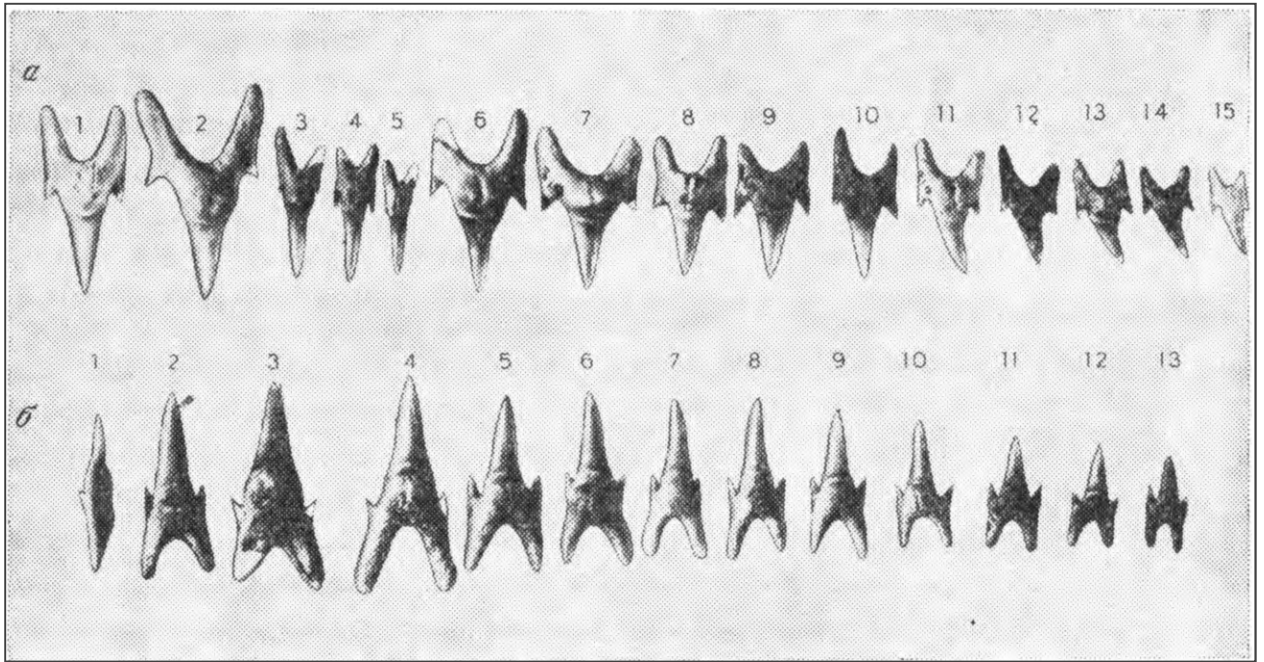


Рисунок 3.3. Реконструкция зубной системы акул семейства Cretodontidae по М.И. Соколову (1978):

а – верхняя челюсть (1, 2 – передние, 3-5 – интермедиальные, 6-10 – боковые, 11-15 – заднебоковые); б – нижняя челюсть (1 – симфизный (парасимфизный), 2-4 передние, 4-10 – боковые, 11-13 – заднебоковые).

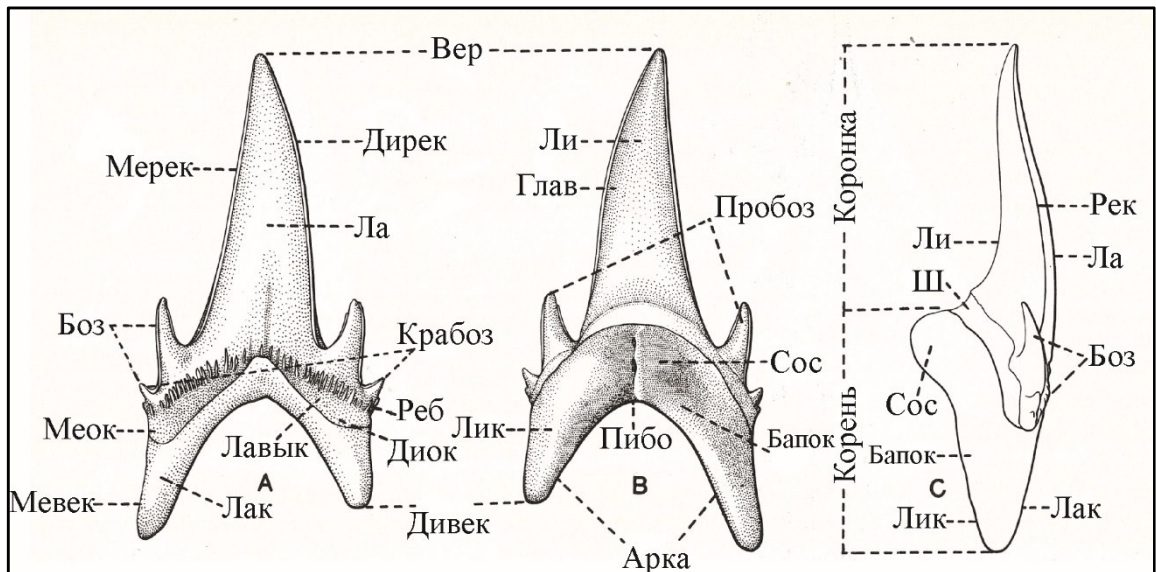


Рисунок 3.4. Терминология по Л.С. Гликману (1964) и А. Капетте (Carpetta, 1987, 2012)

Глав – главная вершина, Ли – лингвальная поверхность коронки, Ла – лабиальная поверхность коронки, Вер – вершина коронки, Дирек – дистальная режущая кромка, Мерек – мезиальная режущая кромка, Боз – боковые зубы, Крабоз – крайние боковые зубы, Пробоз – проксимальные боковые зубы, Реб – ребристость коронки, Мевек – мезиальное основание коронки, Диок – дистальное основание коронки, Лавык – лабиальная выпуклость коронки, Мевек – мезиальная ветвь корня, Дивек – дистальная ветвь корня, Лак – лабиальная поверхность корня, Лик – лингвальная поверхность корня, Сос – сосочек корня, Пибо – питательная борозда, Бапок – базальная поверхность корня, Ш – шейка, Рек – режущая кромка.

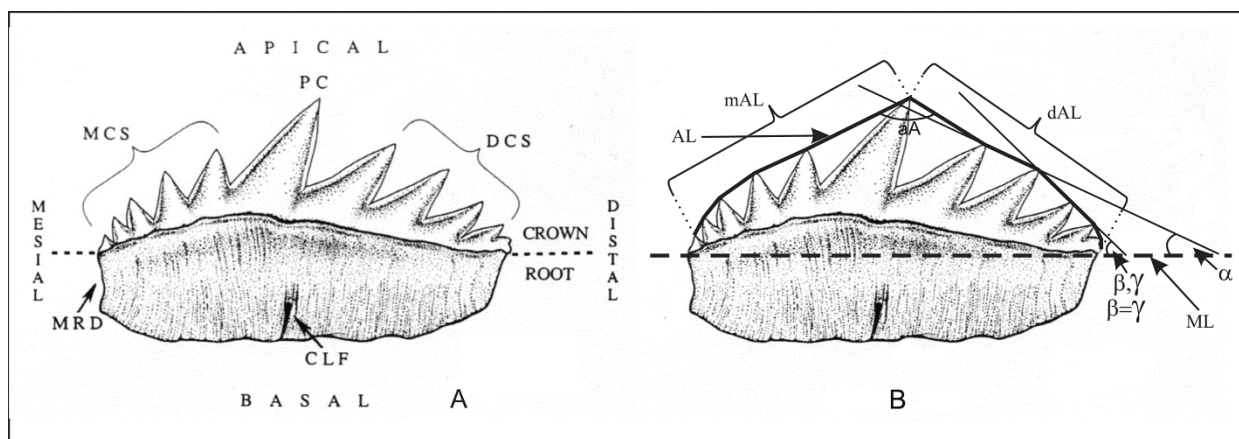


Рисунок 3.5. Терминология зубов гребнезубых акул группы «Notidanodon»  
(по Long et al. (1993) с дополнениями)

А: MRD – мезиальная депрессия, MCS – мезиальные зубцы, PC – главная вершина, DCS – дистальные зубцы, CLF – центральное питательное отверстие.

В: ML – усредненная линия основания коронки, AP – апикальная линия, mAL – мезиальная часть апикальной линии, dAL – дистальная часть апикальной линии, aA – апикальный угол, ( $\alpha, \beta, \gamma$ ) – углы образованные линиями проведенными через вершины дистальных зубцов (в каждом случае пары зубцов), начиная от главной вершины (угол  $\alpha$ ) и последовательно в дистальном направлении -  $\beta, \gamma$  и т.д.

измерения углов относительно линии ML. Углом  $\alpha$  называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины первых двух дистальных зубцов. Углом  $\beta$  называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины второго и третьего дистальных зубцов. Углом  $\gamma$  называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины третьего и четвертого дистальных зубцов. Углом  $\delta$  называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины четвертого и пятого дистальных зубцов.

Под понятием «зубная система» в настоящей работе понимается зубная система пасти эласмобранхий, т. к. плакоидную чешую кожного покрова можно рассматривать как отдельную зубную систему. Для определения терминологии зубных систем автор пользовался работами М. Лериша (Leriche, 1905, 1910, 1926) с дополнениями из работ Л.С. Гликмана (Гликман, 1964а, б) и Ш. Эпплгейта (Applegate, 1965). Надо сказать, что при описании методики изучения зубов эласмобранхий, мы в той или иной степени должны были касаться и вопросов терминологии, потому что это взаимопересекающиеся темы. Поэтому, некоторые элементы терминологии уже были затронуты в предыдущей главе. Как уже было сказано, первым, кто разделил зубную систему на сектора с определенными обозначениями, был М. Лериш (Leriche) (Рисунок 3.2). В последующем это позволило перейти, при описании зубов акул и реконструкции зубных систем, к использованию зубной формулы, где каждому сектору зубной системы (S, A, I, L) для нижней и верхней челюсти соответствует определенное количество зубов, выраженное числом. Сейчас существует несколько вариантов отображения зубной формулы, но все они непозиционные (Рисунок 3.6). Некоторое подобие позиционной зубной формулы пытался

сделать Ш. Эпплгейт (Applegate, 1965), при этом развернув формулу для обеих челюстей (правой и левой) (Рисунок 3.6, 5).

Надо сказать, что в отношении терминологии зубных систем у специалистов нет единого мнения. Разногласия касаются, в основном, двух аспектов. Первое – когда некоторые авторы объединяют боковые (латеральные) и задние зубы, обозначая все вместе как латеральные (L). Второе касается зубов, расположенных в пределах симфиза, а также рядом с симфизом на челюсти (Рисунок 3.7, Vog, 2013). Все эти разногласия, в той или иной степени, влияют на отображение зубной формулы.

$\frac{P(6-13) - A-L(5-6) - S(1-2) + S(1-2) - A-L(5-6) - P(6-12)}{P(4-12) - A-L(5-6) - M - A-L(15-6) - P(4-12)}$ <p style="text-align: center;">1</p>	$s \frac{0-1}{0-1}; a \frac{2-3}{2-3}; in \frac{0-4}{0}; l \frac{6-8}{5-8}; p.l. \frac{3-много}{3-много}$ <p style="text-align: center;">2</p>																	
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse; text-align: center;"> <tr> <td>P6-19</td><td>L6-7</td><td>i1</td><td>A3</td><td>A3</td><td>i1</td><td>L6-8</td><td>P8-15</td> </tr> <tr> <td>P4-14</td><td>L5-6</td><td></td><td>A4</td><td>A4</td><td></td><td>L5-6</td><td>P8-13</td> </tr> </table> <p style="text-align: center;">3</p>	P6-19	L6-7	i1	A3	A3	i1	L6-8	P8-15	P4-14	L5-6		A4	A4		L5-6	P8-13	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse; text-align: center;"> <tr> <td>A3, I1, L6-8, P6-19/A4, L5-6, P4-14</td> </tr> </table> <p style="text-align: center;">4</p>	A3, I1, L6-8, P6-19/A4, L5-6, P4-14
P6-19	L6-7	i1	A3	A3	i1	L6-8	P8-15											
P4-14	L5-6		A4	A4		L5-6	P8-13											
A3, I1, L6-8, P6-19/A4, L5-6, P4-14																		
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse; text-align: center;"> <tr> <td>P6-19</td><td>L6-7</td><td>i1</td><td>A3</td><td>A3</td><td>i1</td><td>L6-8</td><td>P8-15</td> </tr> <tr> <td>P4-14</td><td>L5-6</td><td>A3</td><td>S1</td><td>S1</td><td>A3</td><td>L5-6</td><td>P8-13</td> </tr> </table> <p style="text-align: center;">5</p>	P6-19	L6-7	i1	A3	A3	i1	L6-8	P8-15	P4-14	L5-6	A3	S1	S1	A3	L5-6	P8-13	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse; text-align: center;"> <tr> <td><math>\frac{12(13) - (1) 2 - 12(13)}{11(12) - 1 - 11(12)}</math></td> </tr> </table> <p style="text-align: center;">6</p>	$\frac{12(13) - (1) 2 - 12(13)}{11(12) - 1 - 11(12)}$
P6-19	L6-7	i1	A3	A3	i1	L6-8	P8-15											
P4-14	L5-6	A3	S1	S1	A3	L5-6	P8-13											
$\frac{12(13) - (1) 2 - 12(13)}{11(12) - 1 - 11(12)}$																		

Рисунок 3.6. Варианты отображения зубной формулы различных акул:

1 – Гексанхиды, 2-5 – Ламноидные акулы, 6 – Различные акулы (как правило, исключая ламноидных). Формулы 1 и 5 наиболее близки к позиционным.

Симфизными зубами в данной работе будем называть зубы верхней челюсти, расположенные в пределах симфиза, например, у акул отряда *Hexanchiformes*. У акул семейства *Hexanchidae* это, чаще всего, первые два зуба с каждой стороны относительно средней линии, по которой проходит сагиттальная плоскость (Рисунок 3.8). По всей видимости, симфизными зубами можно называть зубы ископаемых акул *Cretoxyrhina*, которые в реконструкции обозначены символом (S) (Shimada, 1997). Также часть парных зубов расположенных в пределах нижнего и верхнего симфиза у акул отряда *Carcharhiniformes* можно назвать симфизными. Во всех остальных случаях, как для современных ламноидных акул, так и в реконструкциях ископаемых ламноидных акул зубы обозначенные символом (S) и расположенные рядом с симфизом **на челюсти** будем обозначать термином «парасимфизный», который был предложен А. Капеттой (Capetta, 1986), и обозначен символом (Pas). Крупные зубы (значительно больше симфизных и парасимфизных), которые расположены на челюсти, например, у акул отрядов *Carcharhiniformes* и *Lamniformes* будем называть передними и обозначать символом (A) или (a) (Рисунок 3.6). Непарный (часто симметричный) зуб,

# Tandgroepen

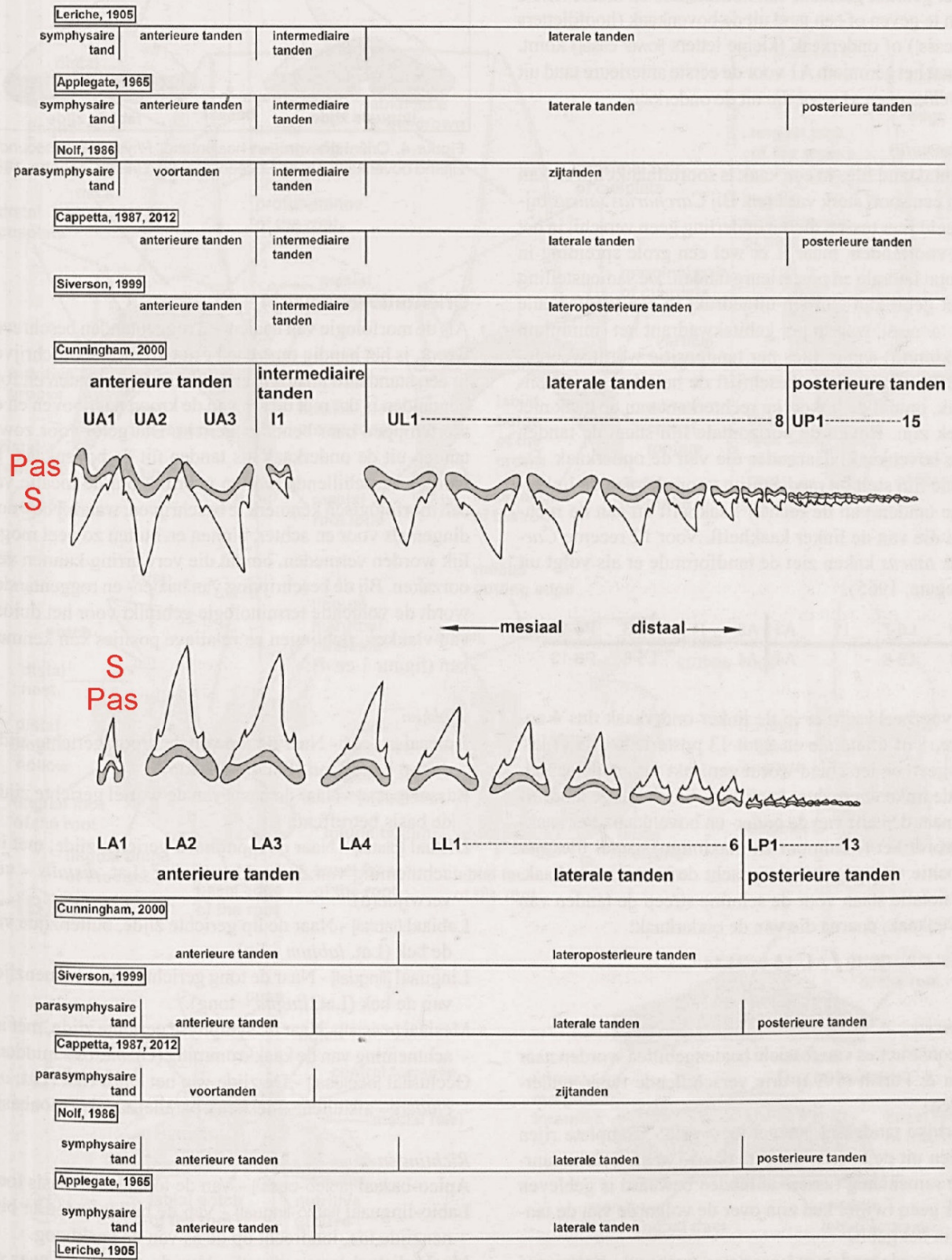


Рисунок 3.7. Демонстрация различного понимания терминологии зубных систем (по Vog, 2013 с дополнениями)

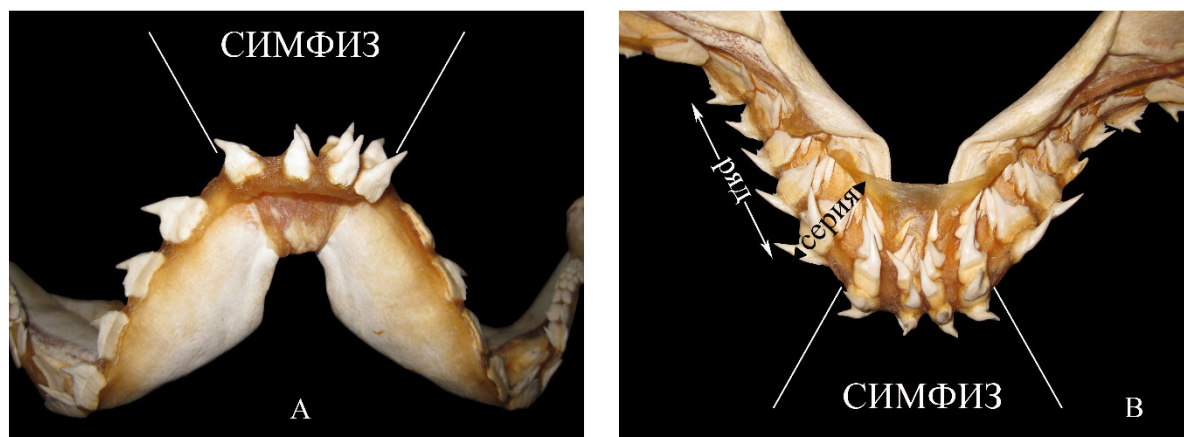


Рисунок 3.8. Фотография верхней челюсти современной акулы *Hexanchus griseus*, на которой хорошо видно, что симфизная область представлена хрящем – связкой трапециевидной формы:

расположенный в пределах симфиза, по которому проходит сагиттальная плоскость, будем называть медианным и обозначать символом (М) (Рисунок 3.6, 1).

Как уже было сказано, в настоящий момент не существует единой терминологии для зубов, расположенных как на симфизе, так и растущих на челюсти на некотором удалении от симфиза. По-видимому, это связано с различным пониманием термина «симфиз». Например, некоторые специалисты под этим термином понимают линию нулевой размерности (среднюю линию), другие считают, что это соединительный элемент (хрящ связка), который соединяет симфизные поверхности костей, либо хрящей. Учитывая разночтения среди специалистов в понимании данного термина, необходимо дать ему конкретное определение. В данной работе симфизом называется **хрящ-связка**, соединяющий симфизные поверхности костей либо хрящей (Наумов, Карташев, 1979, стр. 32). Хрящ соединяет симфизные поверхности по средней линии, и, в некоторых случаях, может обладать шириной в несколько сантиметров, представляя собой слабо подвижный сустав, что можно наблюдать у некоторых особей акул *Hexanchus griseus* (Рисунок 3.8). Поэтому, анатомически все элементы, расположенные в пределах этого сустава, правильнее называть симфизными, независимо от их количества и расположения относительно средней линии. Некоторые исследователи для подобных зубов применяют термин «парасимфизные», учитывая их расположение относительно средней линии. Поэтому, следует дать определение и этому термину. Термин «парасимфизный» впервые был введен А. Капеттой (Cappetta, 1986), который дал подробное определение данному термину годом позже (Cappetta, 1987), исходя из исследований М. Лериша (Leriche, 1905) и Ш. Эпплгейта (Applegate, 1965). Приведем его определение: - «In the lower jaw, near the symphysis, one can observe a reduced tooth, with the root distorted and asymmetric and which has been called symphyssial by both authors mentioned above; as this tooth is not on the symphysis, but beside it, I prefer to call it parasymphysial;

the term symphysial then refers to unpaired teeth astride the symphysis» (Cappetta, 1987, стр. 13). При этом, А. Капетта (Cappetta, 1987, стр. 13), как и годом ранее (Cappetta, 1986, стр. 60), изображает озубление *Synodontaspis taurus*, и обозначает «парасимфизные» зубы аббревиатурой Pas. Из данного определения видно, что «парасимфизными» называются **парные, ассиметричные** зубы, растущие на **челюсти** рядом с симфизом. Симфизными же, называются зубы **непарные**, растущие на симфизе и образующие одну серию, через которую проходит сагиттальная плоскость. Из этого определения непонятно, как называть **парные** зубы, растущие на симфизе, при условии, если под термином «симфиз» понимается хрящ-связка. Непарные симфизные зубы, расположенные по средней линии, образующие одну серию (то, что у А. Капетты называется «симфизным»), в некоторых работах были выделены из всей совокупности симфизных зубов и назывались медиальными или медианными, и в зубной формуле обозначались символом (M) (Applegate, 1978; Ward, Thies, 1987) (Рисунок 3.6, 1). Введение термина «медианный» и символа (M) в зубную формулу представляется верным, так как в данном случае символ (M) делает ее (формулу) более конкретной, где сразу выделяются зубы образующие одну серию, через которую проходит сагиттальная плоскость. В своем справочнике по зубам хрящевых рыб А. Капетта (Cappetta, 2012) продолжает именовать медианные зубы собственно симфизными, используя для подобных зубов символ (S). Из этого можно сделать вывод, что А. Капетта понимает термин «симфиз» как линию, совпадающую со средней линией, что является узким пониманием термина. Другую позицию в отношении терминологии занял Н. Кэмп (Kemp, 1978), широко понимая термин «медианный». Следуя логике Н. Кэмп, если зубы, растущие на симфизе, называются медианными, то, соответственно верхние первые серии зубов гексанхид тоже должны называться медианными. Ведь они растут на симфизе. В связи с чем, Н. Кэмп ввел в зубную формулу символ (M) для верхних симфизных зубов, образующих четыре серии. Соответственно, в формуле, которую он приводит, верхние симфизные зубы *Hexanchus griseus* обозначаются как (M4). С данной крайней позицией нельзя согласиться, ведь термин «медианный» напрямую связан с сагиттальной плоскостью, обозначая непарную серию зубов. Хотя, судя по всему, термин «симфиз» Н. Кэмп понимает точно так же, как и автор данной работы. Из вышесказанного становится понятным сомнение в отношении терминологии симфизных зубов в статье Д. Ворда и Д. Тиса (Ward, Thies 1987). Несмотря на то, что верхние передние зубы гексанхид Д. Ворд и Д. Тис называют «симфизными», и обозначают их в формуле символом (S), в скобках они предлагают называть подобные зубы «парасимфизными». В таком случае, логичнее ввести аббревиатуру Pas вместо символа (S) в зубную формулу, предложенную А. Капеттой для обозначения парасимфизных зубов (Cappetta, 1986, 1987, 2012). Действительно, в некоторых случаях хрящ-связка, на которой растут серии первых верхних зубов гексанхид, может надвигаться с области симфиза на челюсть и создавать впечатление, что зубы растут по обе стороны от симфиза на **челюсти**. Но

эти зубы все равно не растут на **челюсти**, а на **хрящах-связках**, единых с теми, которые образуют симфиз (Рисунок 3.8).

Следует сказать несколько слов по поводу употребления терминов «серия» и «ряд». В отечественной литературе (Гликман, 1964, стр.28-29, Рисунок 17, 18) под термином «ряд» понимается последовательность зубов, расположенных вдоль челюсти (мезиально – дистальное направления), а то, что зубы образуют перпендикулярно ряду (лабиально – лингвальное направления) называют «серией» (Рисунок 3.8). В некоторых зарубежных работах авторами принята противоположная терминология: последовательность зубов вдоль челюсти (мезиально – дистальное направления) называют «series», а то, что зубы образуют перпендикулярно «series» (охватывая или соприкасаясь корнями друг друга в лабиально – лингвальном направлениях) называют «row» (Welton, Farish, 1993, стр. 13-14; Shimada, 2002, стр. 41, и др.). А. Капетта справедливо критикует искаженное понимание термина «tooth row» в работах К. Шимады, предлагая называть это термином «file», а то, что называется «tooth series» предлагает называть «row» (Cappetta 2012 стр. 10). Критика А. Капетты вполне логична, ведь у всех позвоночных животных термином «зубной ряд» - «tooth row» называют расположение зубов вдоль челюсти (мезиально - дистальное направления). Некоторые отечественные авторы употребляют термин «ряд» для того, что в отечественной терминологии принято считать «серией», используя при этом прямой перевод термина «row» из работы Д. Велтона и Р. Фериша (Welton, Farish 1993), с английского на русский язык. Автор данной работы придерживается терминологии предложенной Л.С. Гликманом (1964): «ряд» - «row» - последовательность зубов, расположенных вдоль челюсти (мезиально-дистальное направления), «серия» - «series» - «file» - то, что зубы образуют перпендикулярно ряду, охватывая или соприкасаясь корнями друг с другом (лабиально-лингвальное направления) (Рисунок 3.9).

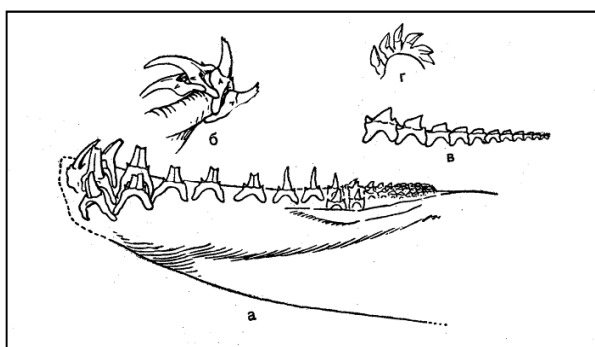


Рисунок 3.9. Изображение из работы Л.С.Гликмана (1964б), объясняющее принятую им терминологию: а – озубление нижней челюсти, б – серия передних зубов, в – ряд задних зубов, г – серия задних зубов.



## ГЛАВА 4. СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

### 4.1. Распространение и краткая характеристика меловых и датских отложений Крыма

**Нижнемеловые отложения** Крымского полуострова распространены сплошной, почти непрерывной полосой в области второй (Предгорной) гряды от Балаклавы на западе до Феодосии на востоке, в пределах Главной гряды выполняют древние эрозионные ложбины, а в Равнинном Крыму и на Керченском полуострове вскрыты скважинами под покровом более молодых отложений.

В юго-западном Крыму их мощность изменяется в значительных пределах ввиду неравномерного накопления осадков, максимальная мощность нижнемеловых отложений составляет 580 м. В восточной части Горного Крыма мощность увеличивается до 2500 м.

Нижнемеловые отложения в Горном Крыму представлены преимущественно терригенно-карбонатными, реже карбонатными, вулканогенно-осадочными и кремнистыми породами. В области Главной гряды нижнемеловые отложения представлены относительно глубоководными, в основном, глинистыми фациями. В области второй (Предгорной) гряды распространены мелководные отложения, известняки и песчаники. В равнинном Крыму присутствуют преимущественно терригенно-глинистые, вулканогенно-осадочные и вулканогенные, реже карбонатные и кремнистые породы. Взаимоотношения нижнемеловых пород с подстилающими породами достаточно сложны. В пределах второй (Предгорной) гряды они залегают трансгрессивно на более древних породах (таврической серии и средней юры). Только южнее Белогорска и в районе Феодосии породы нижнего мела связаны постепенным переходом с литологически схожими породами титона.

В отдельных участках Главной гряды нижнемеловые отложения нередко залегают на высоко поднятых известняковых плато. В некоторых из них они покрывают титонский флиш, в других перекрывают неровные поверхности верхнеюрских известняков.

Литологически нижнемеловые отложения построены достаточно сложно вследствие быстрой фациальной изменчивости. Внутри разрезов нижнемеловых отложений имеется ряд перерывов, разделяющих всю толщу на отдельные стратиграфические комплексы. Эти комплексы трансгрессивно налегают на подстилающие породы мела и, местами, на более древние породы юры.

**Вернемеловые отложения** в Крыму развиты широко. В Горном Крыму они прослеживаются полосой вдоль уступа второй (Предгорной) гряды - от р. Черной на юго-западе до г. Феодосии на востоке. Полоса выходов прерывается лишь на участке между г. Симферополь и селом Зуя, а также в районе г. Старый Крым. На юге Керченского

полуострова (мыс Карангат) имеются изолированные выходы пород верхнего мела. В Равнинном Крыму верхнемеловые отложения широко распространены и перекрыты палеогеновыми и неогеновыми образованиями. На поверхность выступают только в одном месте – у с. Меловое в западной части Тарханкутского полуострова. На остальной территории они вскрыты большим числом скважин.

Верхнемеловые отложения, в основном, представлены толщей известняково-мергельных пород, среди которых подчиненное значение имеют песчаники. В пределах Горного Крыма максимальная мощность отложений верхнего мела составляет 480 м (долина р. Бельбек). В Равнинном Крыму мощность изменяется в значительных пределах ввиду неравномерного накопления осадков. К западу от Джанкоя она составляет 1500 м, при этом в пределах Новоселовского поднятия сокращается до нескольких десятков метров, за счет уменьшения мощности каждого яруса и выпадения некоторых ярусов из разреза. Максимальной мощности отложения верхнего мела достигают на западе Тарханкутского полуострова у с. Оленевка (2930 м). На Керченском полуострове наибольшая мощность верхнемеловых отложений насчитывает 1100 м (с. Марьино).

Между отложениями турона и сантона наблюдаются следы перерыва, амплитуда которого в некоторых районах по времени сопоставима с коньякским веком. Это позволяет разделить отложения верхнего мела на два комплекса. Внутри этих комплексов ярусы очень тесно связаны литологически друг с другом и различаются, в основном, по фауне.

**Датские отложения** в Юго-Западном Крыму протягиваются полосой, начиная от г. Севастополь (долина р. Черная) до левобережья р. Альма, далее на северо-восток они выклиниваются и появляются только в Центральном Крыму - г. Ак - Кая (незначительные мощности), и немного восточнее - г. Айлянма-Кая (относительно большие мощности). Далее, с некоторыми перерывами, протягиваются в Восточный Крым (г. Феодосия). В Равнинном Крыму они, также как и верхнемеловые отложения, вскрыты скважинами под покровом более молодых. Породы представлены в основании известковистыми песчаниками с глауконитом и мелкими фосфоритовыми конкрециями. Они с размывом залегают на породах маастрихта, кровля которых представлена поверхностью с карстовыми полостями, заполненными породами датского возраста. Песчаники вверх по разрезу переходят в органогенные, криноидные известняки.

Датский ярус достаточно долго входили в состав меловой системы. Вопрос о перенесении границы мел/палеоген в кровлю маастрихта был поставлен в 1968 году (Постановления МСК..., 1972). Окончательное перенесение датского яруса в палеогеновую систему состоялось в 1984 году (Постановление МСК..., 1985).

## 4.2. Описание разрезов

### Двужкорная бухта

Разрез расположен в восточном Крыму в одноименной бухте (Рисунок 4.1). Описание разреза титон-берриасских отложений Двужкорной бухты дается по материалам В.В. Аркадьева и др., (2012). Привязка проб на микромерные зубы сопоставлялась с данными Ю.Н. Савельевой. Разрез упоминается также в следующих работах: В.В. Аркадьев и др. (2006); Е.М. Тесакова, Ю.Н. Савельева (2005, а, б); А.Ю. Гужиков и др. (2012).

Пачка 1. Сложена тонким чередованием зеленовато-серых тонкопараллельнослоистых оскольчатых глин (0.3 – 0.5м) с бурыми сидеритовыми стяжениями и черным растительным детритом, более плотных песчанистых разностей и розовато-серых, мелкодетритовых известняков (0.1 – 0.15м). Обнаружены аммониты *Ptychophylloceras* sp., *Holcophylloceras* sp., *Haploceras* sp., и др., кроме этого определены богатые комплексы фораминифер, остракод, споропыльцевые комплексы, диноцисты, акритархи, тинтинниды и аптихи. Мощность пачки 12 м.

Пачка 2. Глины зеленовато-серые, оскольчатые. Мощность пачки 8 м.

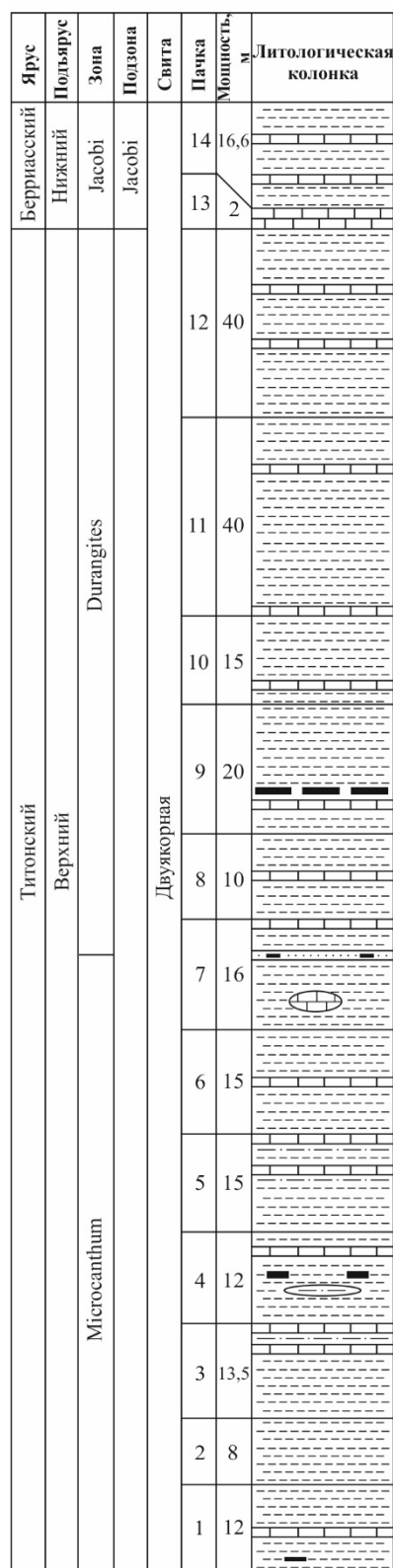
Пачка 3. Переслаивание темно-зеленовато-серых, оскольчатых глин (0.3 – 1.0 м) и кремевых, мелкодетритовых, плотных известняков (0.05 – 0.1 м) с многочисленными ходами червей. Нижняя граница известняков четкая, верхняя часто обохрена. В кровле пачки пласт массивного известняка мощностью 0.5 м. Обнаружены аммониты плохой сохранности *Haploceras* sp., *Lytoceras* sp.; аптихи, фораминиферы, остракоды, тинтинниды, комплексы спор, пыльцы и диноцист. Мощность пачки 13.5 м.

Пачка 4. Переслаивание темно-зеленовато-серых, оскольчатых глин (0.5 – 1.0 м), более плотных линзовидных алевролитов (0.03 – 0.1 м). Отдельные прослои глин сильно ожелезненные, обохренные, бурого и желтого цвета. Обнаружены аммониты *Ptychophylloceras* sp., также фораминиферы, остракоды, комплексы спор и пыльцы, диноцисты и акритархи. Мощность пачки 12 м.

Пачка 5. Переслаивание темно-зеленовато-серых, оскольчатых глин (0.5 – 1.0 м), более плотных линзовидных алевролитов (0.03 – 0.1 м). В кровле мощный прослой (0.4 м) кремевых, детритовых известняков. В пачке обнаружены аптихи *Punctaptychus* cf. *rectecostatus* Cuzzi, фораминиферы, комплексы пыльцы и диноцист. Мощность пачки 15 м.

Пачка 6. Глины зеленовато-серые, оскольчатые с тонкими (см) прослоями серых, детритовых известняков. Обнаружены неопределимые микромерные зубы акул, комплексы остракод, спор, диноцист, так же акритархи. Мощность пачки 15 м.

## Двужорная бухта



Микромерные зубы акул

Рисунок 4.1. Разрез «Двужорная бухта»

Пачка 7. Переслаивание зеленовато-серых, оскольчатых и плотных, тонкопараллельнослоистых глин (0.3 – 1.0 м) кремевых и бурых, детритовых, плотных известняков (0.1 – 0.5 м) и редких прослоев серых детритовых известняковистых песчаников (0.1 – 0.15 м). Отдельные пласты известняков в виде линз до 0.5 м в длину. В породах пачки обнаружены аммониты *Oloriziceras cf. schneidi* Tav., *Ptychophylloceras* sp., аптихи, фораминиферы, остракоды, комплексы спор и динацист, акритархи и празиофиты. Мощность пачки 16 м.

Пачка 8. Глины зеленовато-серые, оскольчатые с тонкими (см) прослоями розовато-серых, детритовых известняков. У кровли пачки найдены тинтиниды *Crassicollaria* sp. Мощность пачки 10 м.

Пачка 7 и 8 выделены в слои с *Oloriziceras cf. schneidi*.

Пачка 9. Неравномерное переслаивание зеленовато-серых мелкооскольчатых глин (0.3 – 1.0 м), кремевых, детритовых известняков (0.03 – 0.4 м) и бурых, сидеритовых прослоев. Обнаружены аммониты *Paraulacosphinctes cf. transitorius* (Oppel), *P. cf. senoides* Tavera, тинтиниды, комплексы фораминифер, остракод и диноцист. Мощность пачки 20 м.

Пачка 10. В целом строение пачки аналогично предыдущей, но без сидеритовых прослоев и с пластами известняков большой мощности (0.3 – 0.4 м). Обнаружены аптихи, фораминиферы, остракоды и тинтиниды. Мощность пачки 15 м.

Пачка 9 и 10 выделены в слои с *Paraulacosphinctes cf. transitorius*.

Пачка 11. Глины темно-серые, зеленоватые (преобладают) с тонкими прослоями ожелезненных, детритовых известняков (2 – 7 см) и сидеритов (1 – 5 см). Обнаружены аммониты *Ptychophylloceras* sp., и *Neoperisphinctes cf. falloti* (Kil.), аптихи, остракоды,

тинтинниды, споры, пыльца и комплекс диноцист. Мощность пачки 40 м.

Пачка 12. Глины темно-серые с тонкими прослоями серых, детритовых известняков (1 – 8 см). и бурых сидеритов (1 – 10 см). В пачке много крупного растительного детрита. Обнаружены белемнит *Pseudodivalia titonica* (Opp.), аптихи, остракоды, пыльца и диноцисты. Мощность пачки 40 м.

Пачка 11 и 12 выделены в слои с *Neoperisphinctes cf. falloti*.

Пачка 13. Известняк светло-коричневый, очень плотный, массивный, органогеннообломочный, конгломератовидный с угловатой и полуокатанной галькой известняков (до 2 – 3 см) и других пород. Верхняя часть пачки представляет собой конгломерат (10 – 15 см) с размытой поверхностью. Обнаружены ядра аммонитов *Haploceras* sp., табличка панцыря морского ежа, тинтинниды и фораминиферы. Мощность пачки 2 м.

Пачка 14. Переслаивание глин (1.5 – 2.0 м) и известняков (0.1 – 0.15 м). Глины преобладают. Они зеленовато-серые, плотные и оскольчатые, часто рыхлые с лимонитизированными окисленными конкрециями пирита, с тонкой параллельной слоистостью, иногда насыщенные уплощенной галькой тех же глин. Известняки светло-серые и светло-коричневые, плотные, детритовые с многочисленными ходами червей на плоскостях напластования. Известняки в нижней части имеют линзообразный характер. Обнаружены аммониты *Berriasella chomeracensis* (Touc.), *B. sp.*, *Fauriella cf. floquinensis* Le Heg., *Ptychophylloceras cf. semisulcatum* (d' Orb.), *Pseudosubplanites cf. euxinus* (Ret.), *Delphinella cf. obtusenodosa* (Ret.); аптихи, двустворки, брахиоподы, тинтинниды, богатый комплекс фораминифер, споры, пыльца, комплекс диноцист, акритархи и прازیнофиты. Мощность пачки 16.6 м.

Пачки 13 и 14 относятся к зоне Jacobi нижнего берриаса.

### **Заводская балка**

Разрез расположен на окраине г. Феодосия в так называемой Заводской балке (район Челноки) (Рисунок 4.2). Описание разреза дается по материалам В.В. Аркадьева и др., (2010) и Е.Ю. Барабошкина и др., (2019). Данный разрез также упоминается в следующих работах: В.В. Аркадьев, Т.Н. Богданова (2009); В.В. Аркадьев (2012, 2015, 2021); В.В. Аркадьев и др. (2015); V.V. Arkadiev et al. (2017); Y.N. Savelieva et al. (2017); Ю.Н. Савельева (2018).

Разрез представлен карбонатными глинами, серыми, во влажном состоянии темно-серыми и пластичными, жирными, слабоалевритистыми (до 5%), слабослюдистыми (до 5%), неслоистыми с биотурбацией светло-серой окраски.

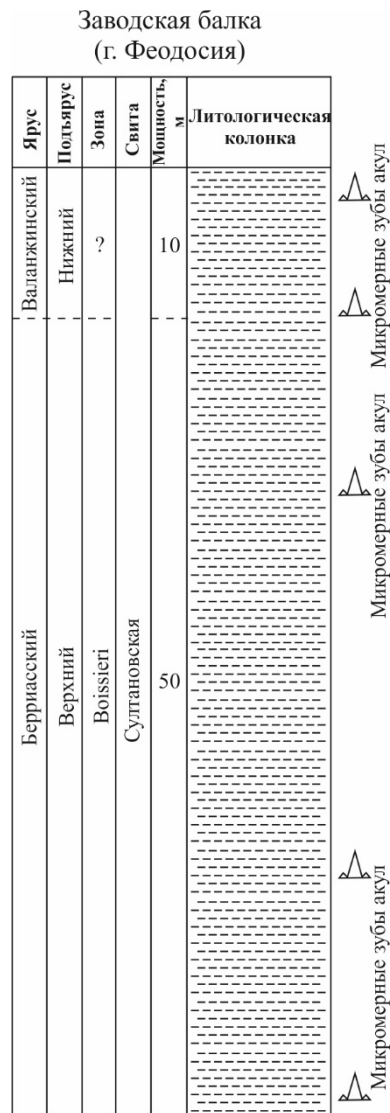


Рисунок 4.2. Разрез  
«Заводская балка»

Из глин определены аммониты *Neocosmoceras euthymi* (Pictet), *Neocosmoceras* sp., *Fauriella* cf. *boissieri* (Pictet), *Fauriella* sp., *Malbosiceras malbosi* (Pictet), *Berriasella callisto* (d' Orb.) и *Riasanites crassicostatum* (Kvan. And Lys.). Также здесь обнаружены богатые комплексы фораминифер, остракод и палиноморф. В некоторых частях пачки распространены иглокожие и ихнофоссилии *Chondrites* isp., *Planolites* isp., *Thalassinoides* isp. Указанный комплекс аммонитов характеризует зону *Fauriella boissieri*. Как пишет В.В. Аркадьев: «Верхнеберриасские глины в Заводской балке согласно перекрываются глинами наниковской толщи. В них, по устному сообщению Е.Ю. Барабошкина (МГУ), найдены валанжинские аптихи...» (Аркадьев и др., 2010, стр. 6). В работе Е.Ю. Барабошкина и др., (2019) описаны более низкие горизонты разреза зоны *Tirnovella occitanica*. В толще на нескольких уровнях, включая валанжинскую часть, обнаружены неопределимые **микромерные зубы акул**.

### Гора Коклюк

Гора Коклюк расположена в восточной части Крыма в районе с. Наниково. Разрез построен по данным Е.Ю. Барабошкина и др. (2012) и Е.Ю. Барабошкина и др. (2016) (Рисунок 4.3). Зональное деление и привязка образцов дается по В.А. Грищенко и О.В. Шурековой (2020). Данный разрез также упоминается в следующих работах: V.V. Arkadiev et al. (2017); Y.N. Savelieva et al. (2017); Ю.Н. Савельева (2018), где приведена подробная характеристика различной фауны.

Пачка 1. Темно-серые, монотонные глины с редкими прослоями песчаников и известняков. Обнаружены аммониты *Fauriella* cf. *boissieri* (Pict.), *Fauriella* sp., *Berriasella* sp., *Malbosiceras* cf. *malbosi* (Pict.), *Neocosmoceras euthymi* (Pict.) указывающие на зону *Fauriella boissieri*, а также богатые комплексы фораминифер, остракод, спор, пыльцы и диноцист. Этой части отвечают слои с комплексом диноцист *Phoberocysta neosomica*, где обнаружены неопределимые **микромерные зубы хрящевых рыб**. В целом пачка относится к зонам *Occitanica* и *Boissieri*, включая самую верхнюю часть последней, которой отвечают слои с комплексом диноцист *Pseudoceratium pelliferum*. Мощность пачки до 60 м.

г. Коклюк

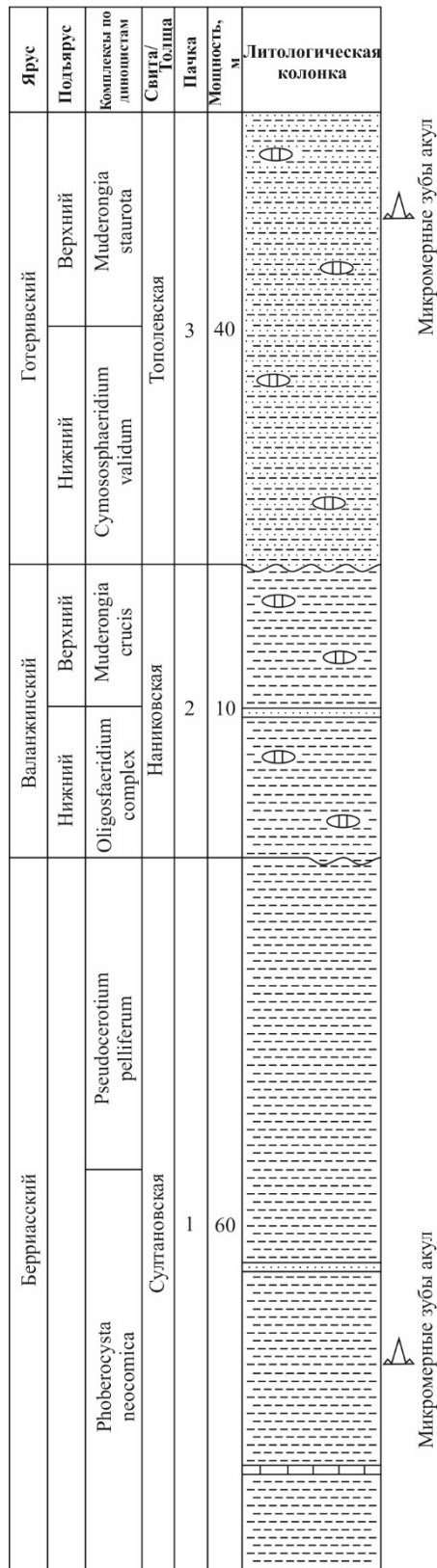


Рисунок 4.3. Разрез «Гора Коклюк»

Пачка 2. Глины с прослоями песчаников и сидеритов.

В породах пачки обнаружены аптихи *Lamellaptychus* sp., и белемниты *Pseudobelus* cf. *bipartitus* Blainville характерные для валанжина, также комплексы фораминифер, остракод, спор, пыльцы и диноцист. Данной части разреза отвечают комплексы диноцист *Oligosphaeridium* complex и *Muderongia* cruces. Мощность пачки до 10 м.

Пачка 3. Песчаные глины с сидеритами. Обнаружен комплекс диноцист *Muderongia staurota*, *Muderongia endovata* характерный для отложений позднего готерива, также богатый комплекс спор и пыльцы. Именно в этой (верхней) части пачки были обнаружены различные неопределимые микромерные зубы хрящевых рыб с обломанными корнями. Мощность пачки до 40 м.

### Река Сары-Су (Благодатное)

Бывший населенный пункт Благодатное располагался в Центральном Крыму в долине реки Сары-Су, между пос. Яковлевка и с. Новокленово. Разрез и зональное деление приводятся по данным В.В. Аркадьева и др., (2015) (Рисунок 4.4), разрез также приведен в работе В.Т. Yanin (2004). В данной работе рассматривались участки, расположенные между вышеуказанными населенными пунктами. По авторам приведенной выше статьи на данной территории разрез не представляет собой единой непрерывной последовательности, и изучен по серии разрозненных обнажений, сопоставление которых возможно только на основании фауны. Сводный разрез берриасских отложений Центрального Крыма, включая указанную территорию, также приведен в коллективной монографии (Аркадьев и др., 2012).

Пачка 1. Желтовато-серые известняки, биокластовые, с многочисленными ходами талассиноидов. Известняки

р. Сары-Су  
Между пос. Яковлевка  
и с. Новокленово

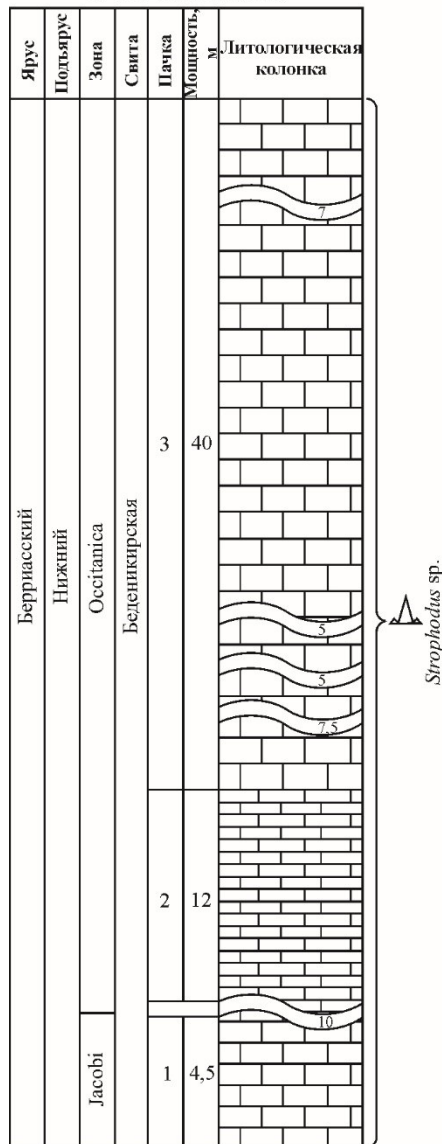


Рисунок 4.4. Разрез  
«р. Сары-Су (Благодатное)»

содержат ооиды, биокласты брахиопод, двустворок, скелетный детрит, а также единичные фораминиферы комплекса с *Everticyclammina virgulina*, *Rectocyclammina recta*, *Bramkampella arabica*. Данная часть условно отнесена к зоне Jacobi, на основании находок аммонитов *Berriasella jacobi* Maz. из отложений расположенных ниже данной пачки в смежных районах.

Пачка 2. Известняки аналогичные пачки № 1. В осыпи обнаружен аммонит *Malbosiceras ex gr. malbosi* (Pictet). В шлифах определены многочисленные сечения фораминифер комплекса с *Everticyclammina virgulina*, *Rectocyclammina recta*, *Bramkampella arabica*. Мощность пачки 12 м.

Пачка 3. Серые слоистые известняки (мощность слоев 10 – 50 см) с многочисленными биотурбациями *Thalassinoides*, скелетным детритом размером до 2 мм, реже более крупными биокластами. Границы между слоями волнистые. В слоях часто присутствуют железистые ооиды, значительно реже марказитовые конкреции. В осыпи из нижней части пачки собраны двустворки *Prohinnites renevieri* (Coq.), из верхней *Tortartica weberae* Mordv. В шлифах обнаружены многочисленные сечения фораминифер комплекса с *Everticyclammina virgulina*, *Rectocyclammina recta*, *Bramkampella arabica*. Мощность пачки 63 м.

Пачки 2 и 3 отнесены к зоне Осситаниса.

Из этих отложений определен зуб **гибодонтной акулы** *Strophodus* sp. (находка Б.Т. Янина в 1997 году). Учитывая местоположение и то, что отложения, в которых был обнаружен зуб, обозначены как плитняки (известняки рыжего и желтовато-серого цвета), вероятнее всего это нижняя часть зоны Осситаниса.

### Гора Чатыр-Даг (овр. Тас-Кор)

Описание разреза берриасских отложений на Чатыр-Даге дается по материалам В.В. Аркадьева (2007). Разрез расположен в овраге Тас-Кор, который находится на северном склоне горы, в окрестностях пос. Мраморное, над Мраморным карьером (Рисунок 4.5). Берриасские отложения (Пачка 2) обнажены в отдельном тектоническом блоке, и залегают на



Чатыр-Даг  
овраг Тас-Кор

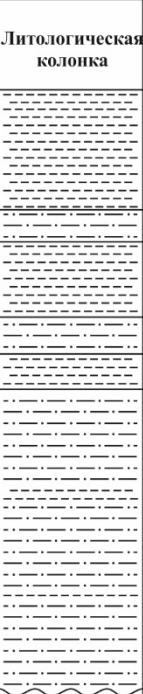
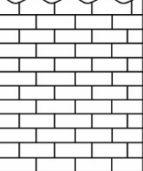
Ярус	Польярус	Зона	Свита	Пачка	Мощность, м	Литологическая колонка
Берриаский	Верхний	Boissieri	Кучинская	2	50	
Титонский (?)	?	?	?	1	>10	

Рисунок 4.5. Разрез  
«Гора Чатыр-Даг  
(овр. Тас-Кор)»

денудированной поверхности берриаских же (по мнению Н. И. Лысенко) известняков (Пачка 1). Хорошо обнажена лишь самая нижняя часть этой толщи, вскрывающаяся в борту оврага, остальная часть прослеживается по высыпкам. Породы представлены серыми и желтовато-серыми глинами и алевролитами мощностью около 60 м. На контакте с известняками имеется горизонт конденсации, заполняющий карманы на поверхности известняков, это первый уровень концентрации органических остатков. Здесь встречаются многочисленные ростры белемнитов *Duvalia* sp., двустворки *Gervillella anceps* (Deshayes in Leymerie), кораллы *Montlivaltia* sp. (Лысенко, Вахрушев, 1974), аммониты *Fauriella boissieri* (Pictet), *Malbosiceras malbosi* (Pictet) и др. На высоте 5 метров выше кровли известняков располагается второй уровень с многочисленными ископаемыми остатками. Здесь резко преобладают крупные раковины аммонитов *Malbosiceras malbosi* (Pictet), встречены так же *Berriasella calisto* (d'Orbigny), *Berriasella* sp. и др. Кроме аммонитов в алевролитах встречаются: аптихи, двустворки, брахиоподы, растительный детрит и **зубы акул**, относящиеся к роду *Sphenodus*.

На основании комплекса аммонитов толща глин и алевролитов отнесена к верхней зоне берриаса *Fauriella boissieri*.

### Кабаний лог

Лог Кабаний располагается в правом борту долины р. Бельбек, между поселком Куйбышево и с. Голубинка (Рисунок 4.6). Описание разреза дается по материалам автора с дополнениями из работ: Т.Н. Богданова, В.В. Аркадьев (1999); Б.Т. Янин, Е.Ю. Барабошкин (2000); В.В. Аркадьев и др. (2002). Зональное деление дается по материалам В.В. Аркадьева и др. (2008, 2012).

Пачка 1. Породы представлены конгломератами серого и буровато-серого цвета, галечными. Размеры галек от 2 до 5 см в диаметре, изредка встречаются валуны до 20 см. По составу в гальках преобладает кварц. В линзах глин залегающих в кровле конгломератов Б.Т. Янин и Е.Ю. Барабошкин отмечают присутствие редких фораминифер *Lenticulina* ex gr. *macra* Gorb., *Trocholina alpina* Leup., *Epistomina caracolla caracolla* (Roem.) (Янин, Барабошкин, 2000, с. 67).

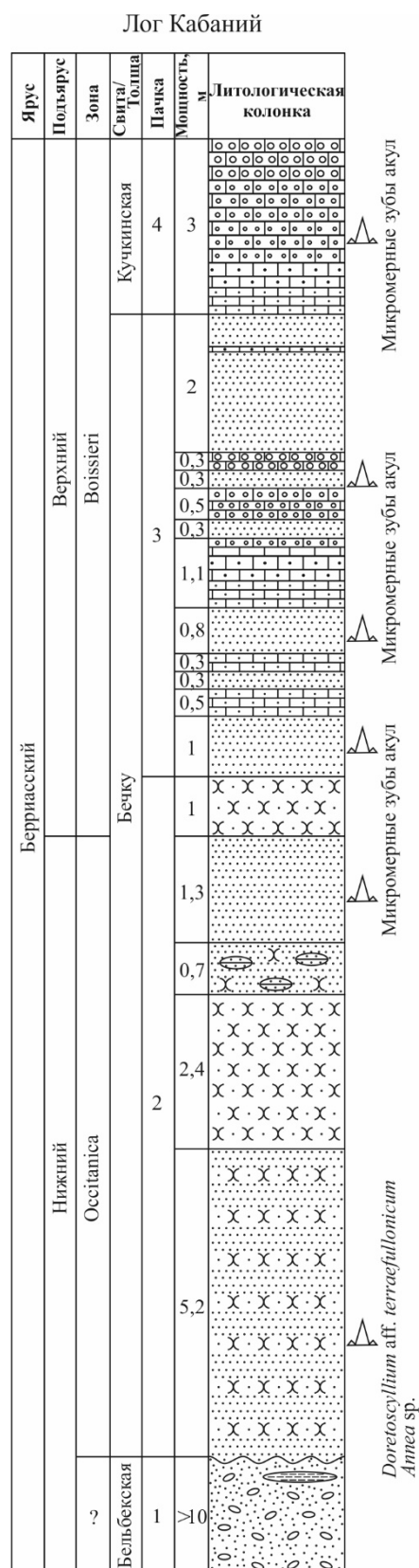


Рисунок 4.6. Разрез  
«Кабаний лог»

Толща условно отнесена к зоне *Oscitanica* нижнего берриаса. Мощность пачки более 10 м.

Пачка 2. Чередование плотных и слабосцементированных песчаников. Песчаники темно-серые, известковистые, мелкозернистые, кварцевые, с большим количеством органических остатков. Встречаются брахиоподы, двустворчатые моллюски, ходы червей заполненные песчаным материалом. Часто встречаются обугленные кусочки древесины. Большое количество серпул обнаружено в кровле пачки. Карбонатность пород увеличивается от основания к кровле пачки. Как отмечают Б.Т. Янин и Е.Ю. Барабошкин (2000), и В.В. Аркадьев и др. (2002), наибольшее число находок фауны приходится на нижнюю и среднюю части пачки, откуда определены различные фораминиферы, склерактинии, гастроподы, двустворчатые моллюски, брахиоподы, морские лилии, морские ежи, белемниты *Duvalia lata* (Bl.), аммониты *Spiticeras orientale* Kil., *Dalmasiceras crassicostatum* (Djan.), *D. aff. crasicostatum* (Djan.), *D. ex gr. punctatum* Djan, *D. belbekensis* Bogd. et Arkad., *D. subtoucasi* Bogd. et Arkad., *Fauriella simplicicostata* (Maz.), *Malbosiceras* sp., ?*Euthymiceras* sp., ? *Neocosmoceras* sp. и др. В нижней части пачки обнаружены **зубы и плакоидная чешуя хрящевых рыб** *Doretoscyllium* aff. *terraefullonicum* Underwood et Ward., и *Annea* sp. В кровли пачки обнаружены неопределимые микромерные **зубы хрящевых рыб**. Большая часть пачки отнесена к зоне *Oscitanica* нижнего берриаса, на основании комплекса аммонитов. Мощность пачки 10.6 м.

Пачка 3. Переслаивание буровато-серых мелкоонколито-детритовых известняков и известковистых серых песчаников. Известняки образуют плиты мощностью от 0,3 до 1,1 м. Они содержат мелкие онколиты и обломки различных организмов: иглокожих, склерактиний,

двустворчатых моллюсков, фораминифер и брахиопод. Песчаники мелкозернистые, кварцевые; присутствуют онколиты и скелетный детрит. Размер онколитов увеличивается к кровле пачки от 0,1 до 1 мм. В пачке обнаружены аммониты *Lytoceras honnorati* d'Orb., *Malbosiceras* ex gr. *paramimounum* (Maz.), *M. cf. paramimounum* (Maz.), *M. ex gr. malbosi* (Pict.), *Hymalayites* sp., *Neocosmoceras* sp., *Euthymiceras* sp., белемниты *Cyclothyris airgulensis* (Moiss.), *Weberithyris moisseevi* (Weber), *Sellithyris uniplicatus* Smirn., *Psilothyris airgulensis* (Moiss.), *Zeillerina walkeriformis* Smirn., фораминиферы, двустворчатые моллюски, склерактинии, гастроподы, морские лилии и морские ежи. В нижней, средней и верхней частях пачки были обнаружены неопределимые микромерные **зубы хрящевых рыб**. На основании комплекса аммонитов толща отнесена к зоне Voissieri верхнего берриаса. Мощность пачки 7,4 м.

Пачка 4. Онколитовые известняки. В рассматриваемом автором разрезе была изучена лишь нижняя часть пачки (3м). Известняки серые, желтовато-серые, буровато-серые, массивные, неяснослоистые. По составу аналогичны известнякам пачки 3. По данным Б. Т. Янина и Е. Ю. Барабошкина пачка содержит следующий комплекс фауны: фораминиферы *Lenticulina macra* Gorb., двустворчатые моллюски *Neithea simplex* Mordv., *N. Valangiensis* (Pict. et Camp.), *Antiquilima dubisiensis* (Pict. et Camp.), брахиоподы *Monticlarella desori* (Pict.), *Cyclothyris airgulensis* (Moiss.), *Sulcirhynchia semenovi* (Moiss.), *Sellithyris uniplicatus* Smirn., *Terebrataliopsis quadrata* Smirn. В породах обнаружены неопределимые микромерные **зубы хрящевых рыб**. Отложения отнесены к зоне Voissieri верхнего берриаса (Аркадьев, 2007, Аркадьев и др., 2008).

### Гора Большой Кермен

Гора Большой Кермен расположена недалеко от поселка Трудолюбовка (правый борт долины реки Бодрак). Описание разреза и зональное деление дается по Е.Ю. Барабошкину (1997б) с дополнениями из работ: Е.Ю. Барабошкин, Б.Т. Янин, (1997), и Е.Ю. Барабошкин и др. (2016) (Рисунок 4.7).

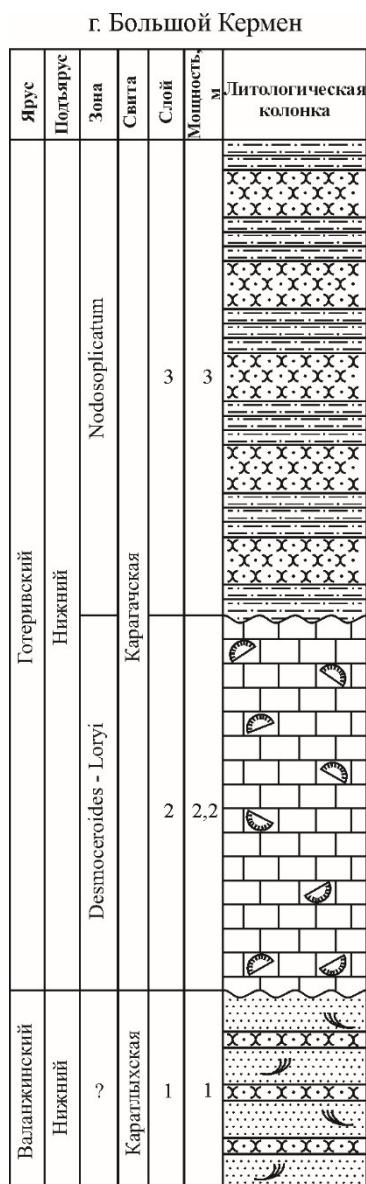


Рисунок 4.7. Разрез «Гора Большой Кермен»

Пачка 1. Песчаники с косою слоистостью, известковистые с чередованием массивных и рыхлых разностей. Породы имеют хорошо выраженную цикличность, подчеркнутую выщелоченным раковинным детритом. В породах обнаружены аммониты «*Karakaschicerias*» *inostranzewi* (Karakasch) и *K. biassalense* (Karakasch). Возраст отложений определяется как ранневалакжинский. В этой части обнаружены **зубы акул** *Heterodontus* sp. Мощность изученной части 1 м.

Пачка 2. Массивные известняки сложенные обломками кораллов и тонким, хорошо отмытым матриксом, представляющим собой продукт разрушения рифа. Так называемая шлейфовая фация. Возраст толщи определяется по положению в разрезе и сопоставлению данных отложений в смежных разрезах охарактеризованных фауной зоны нижнего готерива *Desmosceroides - Loryi* (см. разрез «Первомайский карьер»). Мощность пачки до 3 м.

Пачка 3. Косослоистое чередование плотных известковистых песчаников (0.1 – 0.4 м) и рыхлых глинистых алевролитов серого цвета (0.5 – 2 м). В породах обнаружены двустворки *Aetostreon subsinuatatum* (Leymer.), *Sphaera corrugata* Sowerby, *Trigonia carinata* Agassiz, кораллы *Cunoolites intumescens* (Trautsch). Отложения данной фации также хорошо охарактеризованы фауной в смежных разрезах. Возраст определяется как раннеготеривский - зона *Nodosoplicatum*. Мощность пачки 3 м.

### Гора Длинная

Гора Длинная расположена недалеко от поселка Прохладное (левый борт долины р. Бодрак). Разрез построен по данным Е.Ю. Барабошкина и Б.Т. Янина (1997), и С.Б. Шишлова и др. (2020) (Рисунок 4.8). Зональное деление и фаунистическая характеристика даются по Е.Ю. Барабошкину и Б.Т. Янину (1997), и Е.Ю. Барабошкину и др. (2016). Разрез также упоминается в работе Т.Н. Смирновой и Е.Ю. Барабошкина (2004).

Пачка 1. Градационное чередование песчаников тонкозернистых, серых и аргиллитов темно-серых таврической серии. Эродированная кровля является поверхностью углового несогласия. Видимая мощность более 10 м.

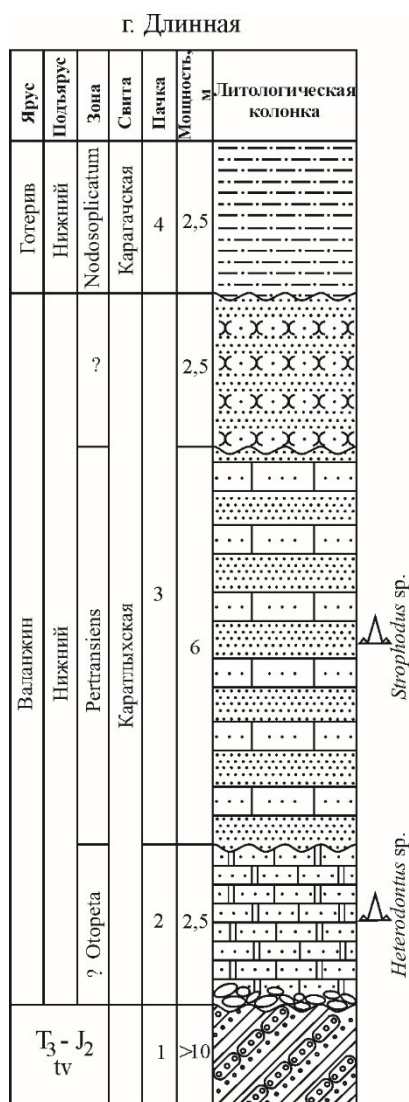


Рисунок 4.8.  
Разрез «Гора Длинная»

валанжину. (Шишлов и др., 2020). Мощность пачки 2.5 м.

Пачка 3. Циклическое чередование массивных, песчаных, иногда детритовых известняков и рыхлых известковых песчаников. В известняках встречаются обломки мшанок, двустворок, брахиопод, криноидей, чехлов серпул, морских ежей, раковин бентосных фораминифер. В толще обнаружены аммониты *Thurmanniceras pertransiens* (Sayn), *T. cf. salientinum* Sayn, «*Karakaschiceras*» *inostranzewi* (Karakasch), «*K.*» *moutonianus*, «*K.*» cf. *trezanensis* (Lory). В средней части пачки обнаружены **зубы гиבודонтных акул**

Пачка 2. Чередование плотных и рыхлых известковистых песчаников. К кровли переслаивание песчаников и известняков, иногда косослоистых. Известняки детритовые, серовато-бурые, песчанистые. Песчаники разнозернистые (песчаные зерна от 0.1 до 2.0 мм), плохо сортированные, известковистые, с крайне неотчетливой косой плоскопараллельной слойчатостью. В основании галька аргиллитов и песчаников (обломки пород таврической серии), также присутствует кварцевая галька. В толще присутствуют линзы, и контакты слоев имеют волнистые очертания. К кровли пачки песчаники становятся мелкозернистыми, а количество галек сокращается. Присутствует детрит двустворок, брахиопод, морских ежей, мшанок, чехлы серпул. В пачке обнаружены аммониты *Kilianella otopeta* (Thieuloy), *K. cf. pexiptycha* (Uhlig), *K. cf. roubaudiana* (d'Orb.), *Thurmanniceras geymardi*, *Distoloceras* sp., *Neolissoceras grasianum* (d'Orb.), *Luppovella (Planibulliceras) lambertiformis* Bar. et I. Mich., белемниты *Duvalia lata* (Blainv.), двустворки, морские ежи и кораллы *Cyclolites neocomiensis* From. В средней части пачки обнаружены **зубы акул Heterodontus** sp. Комплекс аммонитов свидетельствует о принадлежности данной пачки к зоне Otopeta. В настоящее время данная зона относится к берриасу, однако настоящих берриасских аммонитов здесь не найдено, поэтому данный интервал условно относится к нижнему

*Strophodus* sp. На основании комплекса аммонитов толща отнесена к зоне Pertransiens нижнего валанжина. Мощность пачки до 6 – 8.5 м.

Пачка 4. Чередование плотных известковых песчаников (0.1 – 0.4 м) и глинистых алевролитов (0.5 – 2 м). В породах обнаружены двустворки *Aetostreon subsinuatum* (Leymer.), *Sphaera corrugata* Sowerby, *Trigonia carinata* Agassiz, кораллы *Cunolites intumescens* (Trautsch). Пачка отнесена к зоне Nodosoplicatum нижнего готерива. Мощность пачки 2 – 3 м.

### Гора Патиль

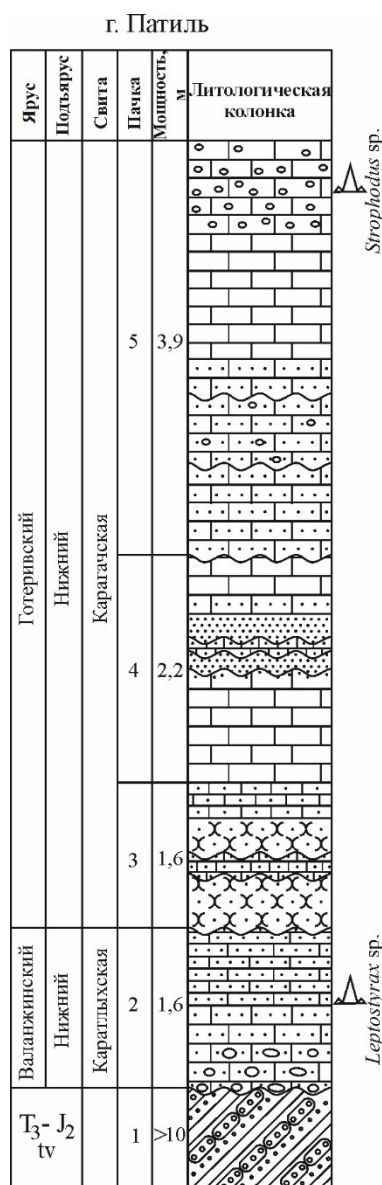


Рисунок 4.9. Разрез «Гора Патиль»

Гора Патиль расположена недалеко от поселка Прохладное (левый борт долины р. Бодрак). Разрез построен по данным автора с дополнениями из работ Е.Ю. Барабошкина (1997), Е.Ю. Барабошкина и Б.Т. Янина (1997), и С.Б. Шишлова и др. (2020) (Рисунок 4.9). Фаунистическая характеристика и выводы о возрасте пород приводятся по данным Е.Ю. Барабошкина (1997), Е.Ю. Барабошкина и Б.Т. Янина (1997), и В. Т. Yanin (2004).

Пачка 1. Породы пачки представлены флишевыми образованиями триас – среднеюрского возраста (Таврическая серия). Мощность пачки более 10 м.

Пачка 2. В основании, на контакте с образованиями таврической серии породы представлены сильно песчанистыми известняками с большим количеством обломков пород таврической серии и кварцевой, хорошо окатанной галькой. Мощность этой части пачки не постоянная, но в среднем составляет 0.4 м. Выше известняки не имеют включений галечного материала и местами становятся мягкими. В породах выражена неотчетливая, разнонаправленная косая слойчатость. Постепенно вверх по разрезу породы становятся более песчанистыми. В кровле слоя наблюдается слабозаметная поверхность типа «твердое дно». Слой по латерали литологически неоднороден, местами песчанность уменьшается и породы становятся более плотными.

Здесь присутствуют обломки двустворок и кораллов. В основании пачки обнаружены **зубы акул** *Leptostyrax* sp. Мощность пачки 1,6 м.

Пачка 3. Песчаник мелкозернистый, кварцевый с карбонатным

цементом. Вверх по разрезу песчаник становится более карбонатным и в кровле пачки переходит в песчанистый известняк. Кровля пачки представляет собой поверхность типа «твердое дно». В средней части пачки располагается прослой плотных, песчанистых известняков мощностью 0,2 – 0,3 м, ограниченный поверхностями несогласия. В породах пачки в обилие встречаются остатки червей, мелкие губки, раковины различных моллюсков, кораллов, морских ежей, и раковины бентосных фораминифер. Мощность пачки 1,6 м.

Пачка 4. Переслаивание плотных детритовых известняков с тонкими прослоями песчанистых известняков и песчаников, и мягких известняков. В основании залегают органогенные известняки, кровля которых представлена поверхностью типа «твердое дно». Выше залегает слой плотных, тонкозернистых песчаников мощностью 0,2 м, кровля которого также представлена поверхностью «твердое дно». Далее вверх по разрезу породы перекрыты слоем песчанистых известняков мощностью до 0,15 м, кровля которого снова имеет поверхность типа «твердое дно». Выше залегает мягкий песчаник, переходящий вверх по разрезу в мягкий известняк. В породах пачки встречаются обломки двустворок, кораллов, чехлы серпул, членики криноидей и раковины гастропод. Мощность пачки 2,2 м.

Пачка 5. Чередование песчанистых и органогенных, детритовых известняков. В основании пачки залегают песчанистые известняки, местами переходящие в известковистые песчаники. Кровля этих известняков имеет поверхность типа «твердое дно». Выше залегают плотные, песчанистые известняки, содержащие небольшое (2%) количество гравийных зерен кварца мощностью 0,67 м. Далее вверх по разрезу породы перекрыты известняками. Известняки в основании песчанистые (0,4 м), переходящие в мелкозернистые, органогенные известняки (1 м). Кровля пачки сложена плотными известняками, в основании мелкозернистыми, содержащими большое количество оолитов и гравийных зерен кварца в железистой «рубашке» (0,9 м). В породах пачки присутствуют обломки брахиопод, двустворок, гастропод, и чехлы серпул. Обнаружены двустворки *Litschkovitrigonia inguschensis* (Renngarten), *Linotrigonia ornata* d'Orb., *Trigonia carinata carinata*. В кровле пачки обнаружены **зубы хрящевых рыб** *Strophodus* sp. Возраст пачки определяется как раннеготеривский. Мощность пачки до 4 м.

Как пишут Е.Ю. Барабошкин и Б.Т. Янин (1997): «Из района с. Прохладное, с Горы Патиль, Е.И. Кузьмичева (1985) приводит список фауны склерактиний, содержащей *Eugyra*

*pontica* Kar., *E. cotteau* From., *Dimorphocoenia solomcae* Bend., *Agathelia turbinata* (Trd.), *Clausostrea superficialis* (Kar.), *Latusraea provincialis* Sol., *Microphillia duboisi* (Kar.), *Fungiastraea tendagyrensis* (Diert.) и др. Из приведенного перечня первые четыре формы типичны для нижнеготеривского биогерма... Таким образом, в районе с. Прохладное присутствуют отложения только нижнего валанжина... Кровля валанжинских отложений в данном районе повсеместно размыта и выше залегают различные горизонты нижнего готерива и альба».

### Гора Резаная

Гора Резаная расположена у с. Верхоречье в правом борту долины р. Кача. Разрез построен по данным автора со значительными дополнениями из работ Т.Н. Смирновой и Е.Ю. Барабошкина (2004), и Е.Ю. Барабошкина и др. (2016) (Рисунок 4.10). Фаунистическая характеристика и выводы о возрасте пород даются по Е.Ю. Барабошкину и Б.Т. Янину (1997), и Т.Н. Смирновой и Е.Ю. Барабошкину (2004). Разрез также упоминается в следующих работах: Е.Ю. Барабошкин (1997а), Б.Т. Янин (1997), Е.Ю. Varaboshkin, I.A. Mikhailova (2000), О.Б. Ямпольская и др. (2006), и М.С. Карпук, Е.М. Тесакова (2010).

Пачка 1. Чередование «пудинговых» конгломератов и бурых карбонатных, оолитовых (0 – 0.2 м) с хорошо окатанными гальками кварца, серых рыхлых кварцевых песчаников (0 – 0.45 м) с редкой кварцевой галькой, оолитами и растительными остатками; и серо-зеленых глин (0 – 0.7 м). Кровля пачки – поверхность зрелого твердого дна, над которой расположен горизонт конденсации со смешанной фауной нижнего и верхнего валанжина. В породах пачки обнаружены двустворки, морские ежи и серпулиды. В нижней (1.5 м) части пачки обнаружены аммониты *Kilionella otopeta* (Thieuloy), *K. cf. pexiptycha* (Uhlig), *Clavithurmannia aff. foraticostata* Thieuloy, *Thurmanniceras* sp., и др: характеризующие зону Otopeta. В нижней части пачки (0.5 м) обнаружены неопределимые **микромержные зубы акул**. Выше в пачке редко встречаются аммониты зоны Pertransiens. В горизонте конденсации верхней части пачки (0.1 – 0.2 м) обнаружены белемниты, наутилоидеи, гастроподы, двустворки, склерактинии, ракообразные, иглокожие, брахиоподы, серпулиды и многочисленные аммониты зоны Campilotoxa. В этой части пачки обнаружены **зубы гиבודонтных акул** *Strophodus* sp., **зубы акул** *Sphenodus* sp., и *?Synchodus* sp. Мощность пачки 4 м.





(d'Orb), *Neolissoceras subgrasianum* (Drush.), *Euphyloceras tethys* (d'Orb), *Partshiceras* (?) sp. На основании комплекса аммонитов пачка отнесена к зоне *Teschenites callidiscus* верхнего валанжина. Практически по всем слоям пачки обнаружены неопределимые **микромерные зубы акул**. Мощность пачки 16.22 м.

Пачка 5. Чередование буро-серых слабоглинистых песчаников (0.5 – 2 м) и плотных карбонатных песчаников (0.1 – 0.3 м), содержащих марказитовые конкреции. В основании пачки залегают чистые кварцевые песчаники. Обнаружены двустворки, наутилоидеи, брахиоподы и аммониты. Как пишут авторы (Смирнова, Барабошкин, 2004) аммониты здесь редки, но их представительный комплекс обнаружен на южной окраине пос. Научный, где в комплексе определены такие формы как *Eulytoceras konushobaense* Kuljinskaya-Voronets, *Eleniceras tauricum* (Eichw.), *E. stevrecensis* Breskovski, *E. spiniger* (Koen.), *E. transsylvanicum* (Jekelius), *E. koeneni* (Steuer), *Neolissoceras grasianum* (d'Orb) и др., характеризующие зону *Tauricum* верхнего валанжина. В нижней половине пачки обнаружены неопределимые **микромерные зубы акул**, а в верхней **зубы акул**, относящиеся к отряду *Lamniformes*. Мощность пачки 17.5 м.

### Гора Кара-Оба

Гора Кара-Оба находится в пределах города Симферополь, восточнее села Луговое. Разрез изучался с южного склона (Рисунок 4.11). Описание разреза и фаунистическая характеристика даются по материалам Б.А. Зайцева (устное сообщение в 2019 г).

Пачка 1. Толща переслаивания алевролитов, песчаников и гравелитов. Преобладают алевролиты светло-серые, слоистые. По поверхностям напластования иногда присутствует большое количество растительного детрита. В алевролитах маломощные (до 50 см) прослойки мелко- и среднезернистых песчаников серого цвета с включениями гальки молочно-кварца, и слюды. Местами песчаники переходят в гравелиты. Иногда по поверхностям напластования содержатся мелкие раковины двустворчатых моллюсков. Толща имеет очень крутой угол падения (60°- 65°) на юг-юго-восток. Контакт с подстилающими породами не наблюдается. Толща относится к битакской свите. Возраст отложений определяется как байосский (средняя юра), на основании находок роствов белемнитов *Megateuthis* sp. (определения А.П. Ипполитова). Видимая мощность составляет более 19 м.

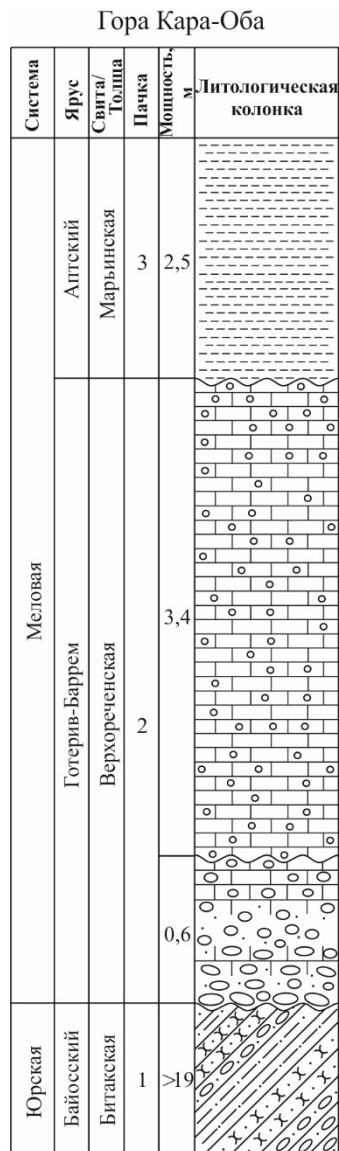


Рисунок 4.11. Разрез  
«Гора Кара-Оба»

Пачка 2. Известняки пестроцветные, оолитовые с базальным горизонтом конгломератов и гравеллитов в основании. Породы пачки резко несогласно залегают на отложениях пачки 1, и имеют моноклинальное падение на северо-запад под небольшим углом (около 5°). В основании толщи присутствует крупная галька (до 10 см) алевролитов, аналогичных по вещественному составу породам битакской свиты. Выше конгломераты состоят из гальки (2-5 см) кварца в железистой рубашке и карбонатного цемента. Мощность слоя конгломератов варьирует в пределах от 0,6 до 1 м. Вверх по разрезу количество обломочного материала уменьшается и конгломераты переходят в желтовато-бурый, глинистый известняк с железистыми оолитами. Известняки кавернозные, по поверхностям развито ожелезнение. Здесь обнаружены многочисленные устрицы, иглы морских ежей, одиночные кораллы *Montlivaltia* sp., губки, брахиоподы (в т.ч. *Symphythyris* sp.), а также аммониты. Именно в нижней части этой толщи, немного выше горизонта конгломератов, был обнаружен **зуб акулы** *Protolamna* sp. Возраст нижней части отложений на основании находок аммонитов, наиболее близких к *Plesiospitidiscus subdifficilis* (Karakasch), определяется как верхнеготеривский (определения Е.Ю. Барабошкина в 2019 г.). Данные отложения относятся к верхореченской толще. Мощность пачки ~ 4 м.

Пачка 3. Глины светло-серые, по составу аналогичные глинам в карьере кирпичного завода близ поселка Марьино (окрестности г. Симферополя). Глины представляют марьинскую толщу среднего-верхнего апта, однако в данном разрезе в глинах фауна не обнаружена. В данном разрезе нижний и верхний контакты глин не наблюдаются. Видимая мощность 2,5 - 3 м.

### Первомайский карьер

Первомайский карьер располагается в правом борту долины р. Бодрак (поселок Трудолюбовка), в центральной части плато Кермен (Рисунок 4.12).

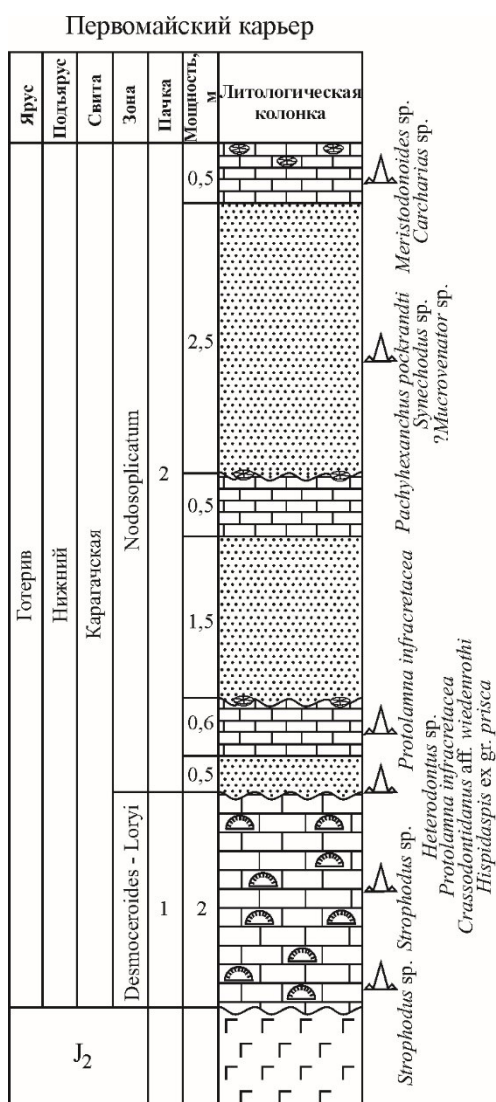


Рисунок 4.12. Разрез «Первомайский карьер»

валангис (Lor.), *Bosquetella campichei* (Lor. In Pict.), *Bifolium mica* Smirn.; остатки морских ежей.

В нижней и средней части пачки обнаружены **зубы различных хрящевых рыб** *Strophodus* sp., а в кровле пачки **зубы акул** *Heterodontus* sp., *Protolamna infracretacea* (Leriche), *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* (Thies), *Hispidaspis* ex gr. *prisca* Sokolov.

Как пишет Е.Ю. Барабошкин: «Перечисленные формы указывают на неокомский возраст пород, поэтому основное доказательство относительного положения рифа и его шлейфа заключается в их стратиграфических соотношениях с подстилающими и перекрывающими породами... Учитывая комплекс фоссилий кораллового рифа, а также то, что сильно окатанные обломки кораллов в удаленных от рифа разреза (в районе гор Патиль, Длинная, Присяжная) появляются лишь в отложениях зоны *nodosoplicatum* (а не ниже), можно с большой долей

Описание разреза дается по материалам автора с дополнениями из работ Е.Ю. Барабошкина (1997), и С.Б. Шишлова и др. (2020). Выводы о возрасте даются по Е.Ю. Барабошкину (1997б).

Наиболее полный разрез представлен в восточной части карьера. Здесь отложения несогласно перекрывают породы выветрелых габбро-диоритов средней юры (Спиридонов и др., 1989).

Пачка 1. Биогермные известняки сложенные массивными, тесно расположенными колониями кораллов и губками. Кораллы имеют нормальное залегание. Они сильно перекристаллизованы и обрастают различными моллюсками, мшанками и серпулами. Пространство между кораллами заполнено карбонатным материалом. Кровля пачки образует поверхность типа «hardground». В рифовой постройке присутствуют склерактинии *Actinastraea colliculosa* (Trautschold), *Enallhelia* sp., *Latusastraea exiguis* de Fromentel, *Actinastraeopsis* sp., *Pseudocoenia* sp., *Pentacoenia elegantula* d'Orbigny, *Stylina elegans* Eichwald, *S. sparsa* Trautschold, *Heliocoenia turbinata* (Trautschold),

*H. pseudocoralina* Sikharulidze и др.; гастроподы *Harpagodes* sp.; белемниты *Hibolites* sp.; брахиоподы *Thecidiopsis tetragona tetragona* (Roem.), *Praelacozella*

уверенности говорить о раннеготеривском возрасте рифа (хронозоны *leopoldina* – *loryi*)» (Барабошкин, 1997б, стр. 47). Мощность пачки 2 м.

Пачка 2. Чередование плотных, перекристаллизованных известняков бурого цвета (до 0,6 м) и рыхлых, слабосцементированных, мелкозернистых, кварцевых песчаников и песков (до 2,5 м).

В известняках массово встречаются кораллы *Eugyra interrupta* de Fromentel, *Heliocoenia turbinata* (Trautschold), *Meandrarea neocomiensis* (Solomko), *Montlivaltia itumescens* (Trautschold), а также белемниты *Hibolites* sp.; двустворки *Ceratostreon minos* (Coq.), *Rostellum* cf. *rectangularis* (Roem.); мелкие губки. В песчаниках встречаются двустворки *Panopea neocomiensis* (Leym.); аммониты *Spiticeras rotula inflatum* и *Lyticoceras* sp. В пачки обнаружены **зубы акул** *Protolamna infracretacea* (Leriche) (известняки нижней части пачки), *Meristodonoides* sp., *Carcharias* sp. (известняки в кровле пачки), *Pachyhexanchus pockrandti* (Ward et Thies), *Synechodus* sp., ?*Microvenator* sp. (песчаники в верхней части пачки).

На основании аммонитов толща отнесена к зоне *Nodosoplicatum* нижнего готерива. Мощность пачки 6,1 м.

### Гора Лесистая «у Домика Лесника»

Гора Лесистая расположена в 0,7 км к северо-востоку от северной окраины с. Трудолюбовка (бас. р. Бодрак). Разрез построен по данным С.Б. Шишлова и др. (2020), с дополнениями из работ И.Ю. Бугровой (2006), и Е.Ю. Барабошкина (1997б) (Рисунок 4.13). Фаунистическая характеристика и выводы о возрасте даются по Е.Ю. Барабошкину (1997б) и Б.Т. Янину (1997), (также см. Yanin, 2004). Разрез также упоминается в работе Т.Н. Смирновой и Е.Ю. Барабошкина (2004).

Слой 1. Вулканогенные и вулканогенно-осадочные образования средней юры (Милеев, Вишневецкий, Фролов, 1989). Видимая мощность отложений более 10 м.

Слой 2. Известняки детритовые, песчанистые, буровато-серые с неотчетливой разнонаправленной слойчатостью. Форменные элементы, часто окруженные пленками оксидов железа, представлены обломками известняков, нижележащих вулканогенно-осадочных образований, фрагментами кораллов, брахиопод, двустворок, морских ежей, мшанок, губок и др. Цемент кальцитовый с зернами кварца. Для отложений характерны остатки колониальных склерактиний *Actinastraea colliculosa* (Trautschold), *Pseudocoenia* sp., *Stylina elegans* Eichw., *Stylina* sp., *Stylina sparsa* (Trautschold), *Helicoenia turbinata* (Trautschold), *Dimorphocoenia solomkoe* Bendukidze, *D. crassisepta* de Fromentel, *Clausastraea* sp., *Placocoenia* sp., *Eugyra interrupta* de Fromentel, *E. cotteau* de Fromentel и др. В основании колонии кораллов имеют как нормальное, так и опрокинутое залегание. Мощность слоя 2,5 м.

г. Лесистая «у Домика Лесника»

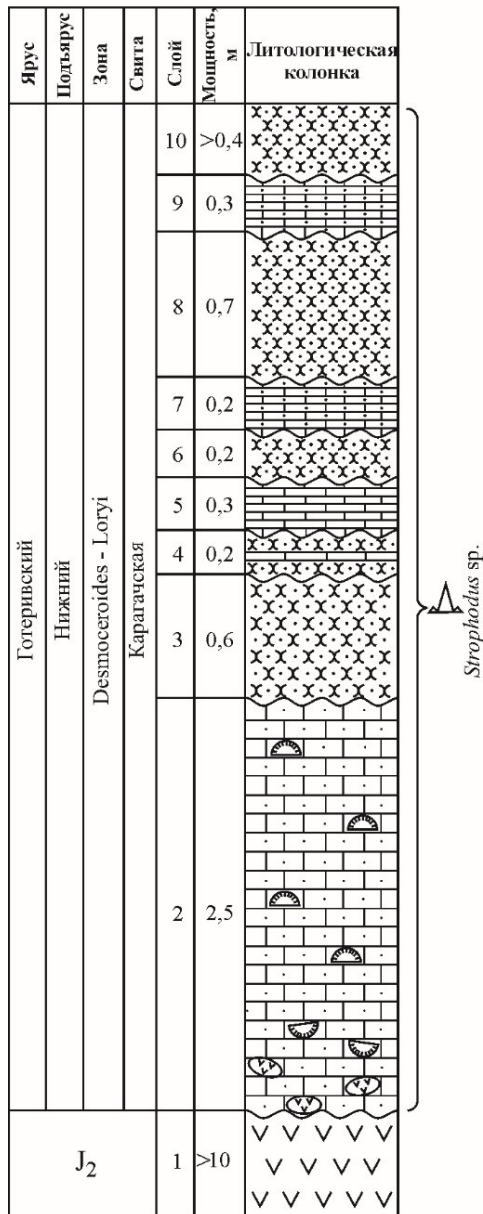


Рисунок 4.13. Разрез  
«Гора Лесистая»  
«у Домика Лесника»»

Слой 3. Песчаники мелкозернистые, известковистые, буровато-желтые, с неотчетливой, косой разнонаправленной слойчатостью. Мощность слоя 0.6 м.

Слой 4. Тонкое чередование песчаников мелкозернистых, известковистых, буровато-желтых (преобладают) и известняков детритовых, песчаных. Присутствуют часто пропитанные оксидами железа фрагменты брахиопод, мшанок, колониальных шестилучевых кораллов, панцирей морских ежей, раковины бентосных фораминифер. Песчаного материала до 70 %, цемент кальцитовый. Мощность слоя 0.2 м.

Слой 5. Известняки детритовые, песчаные, буровато-серые, с неотчетливой, пологой, косой разнонаправленной слойчатостью. Присутствует детрит двустворок, брахиопод, мшанок, гастропод, фрагменты одиночных кораллов. Трещины заполнены оксидами железа. Песчаной примеси до 40 %. Цемент кальцитовый. Мощность слоя 0.3 м.

Слой 6. Песчаники мелкозернистые, известковистые, сходные со слоем № 3. Мощность слоя 0.2 м.

Слой 7. Известняки литокластово-детритовые, от песчаных в основании, до песчаных в кровле, буровато-серые, с неотчетливой, пологой, косой слойчатостью. Форменные элементы слабо ориентированы по наслоению, часто пропитаны пленками оксидов железа. Детрит представлен обломками брахиопод, двустворок, морских ежей, мшанок, раковинами бентосных фораминифер. Цемент карбонатный, с неправильной формы выделениями оксидов железа. Мощность слоя 0.2 м.

Слой 8. Песчаники мелкозернистые, известковистые, сходные с описанными в слое № 3. Мощность слоя 0.7 м.

Слой 9. Известняки детритовые, песчаные, сходные с описанными в слое № 7. В нижней части обломки крупных двустворок и одиночных кораллов. Мощность слоя 0.3 м.

Слой 10. Песчаники мелкозернистые, известковистые, близкие к описанным в слое № 3. Мощность более 0.4 м.

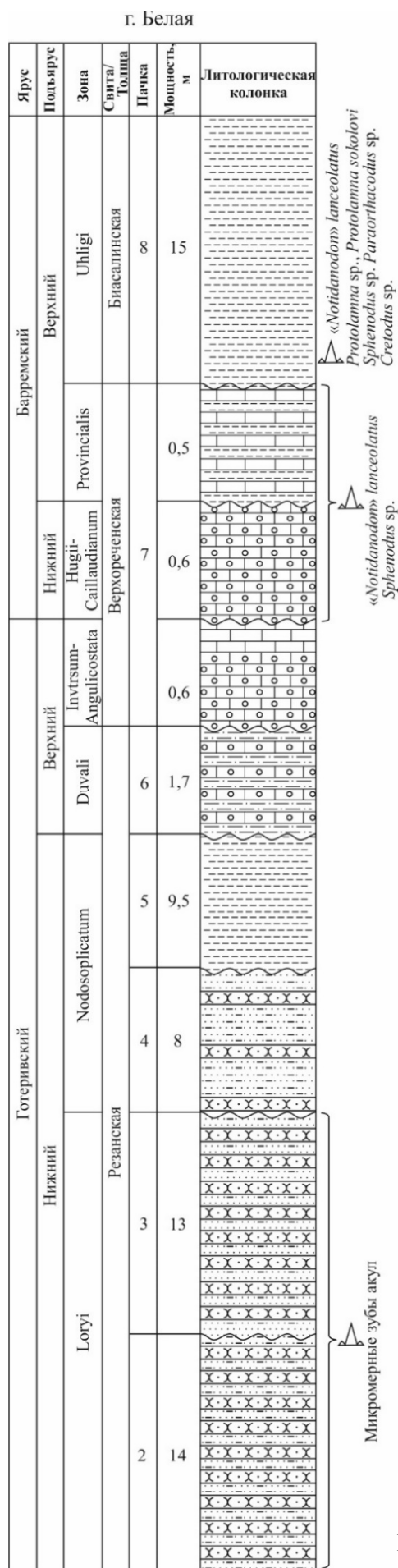
В разрезе обнаружены **зубы гиבודонтных акул** *Strophodus* sp., однако, точное положение находки не известно.

Данные отложения Е.Ю. Барабошкин относит к так называемой шлейфовой фации кораллового рифа. Отложения данной фации распространены к западу и северо-западу от рифовой постройки обнаженной в нескольких местах плато Кермен, в частности в пределах Первомайского карьера. Как пишет автор: «...основное доказательство относительно положения рифа и его шлейфа заключается в их стратиграфических соотношениях с подстилающими и перекрывающими породами. В восточной стенке Первомайского карьера со следами перерыва, рифовая постройка перекрывается косослоистыми песчаниками зоны *Lyticeras nodosoplicatum*..., что определяет верхний возрастной предел этой толщи..., можно с большой долей уверенности говорить о раннеготеривском возрасте рифа (хронозоны *leopardina* – *loryi*)» (Барабошкин, 1997б, стр. 46, 47). Выводы о возрасте отложений также см. разрез «Первомайский карьер».

### Гора Белая

Гора Белая расположена в правом борту долины р. Кача, северо-западная окраина с. Верхоречье. Описание разреза и фаунистическая характеристика даются по Е.Ю. Барабошкину (1997б) и Е.Ю. Барабошкину и др. (2016) (Рисунок 4.14). Зональная последовательность использована по Е.Ю. Барабошкину (2001). Нумерация пачек в разрезе дается без изменений по Е.Ю. Барабошкину (1997б). Разрез также упоминается в следующих работах: Б.Т. Янин (1997), Т.Н. Смирнова, Е.Ю. Барабошкин (2004), и В.Т. Yanin (2004).

Пачка 2. Цикличное чередование биотурбированных, детритовых песчаников (0.2 – 0.5 м) с гравием кварца и лимонита, и плотных, карбонатных, серо-бурых, гравийных песчаников (0.1 – 0.6 м) с конкрециями марказита. В средней части пачки довольно частые поверхности типа «hardground». Мощность циклитов убывает снизу вверх с 1.2 - 1.5 м до 0.5 – 0.6 м. В пачке обнаружены аммониты *Crioceratites* sp., *Neolissoceras grasianum* (d'Orb), *Lyticeras* ? sp., *Eulytoceras phestum* (Matheron), белемниты, двустворки, гастроподы, иглокожие, брахиоподы, ракообразные, серпулиды, остатки древесины и неопределимые **микромержные зубы акул**. Мощность пачки 13 – 14 м. Она уменьшается в северном направлении до 8 – 10 м в связи с конденсацией разреза.



Пачка 3. Отложения схожие с нижележащей пачкой, но менее глинистые, почти не содержат гравийного материала (лишь вблизи кровли) и имеют серо-бурый цвет. Марказитовые конкреции встречаются редко, а мощность рыхлых алевропесчаных прослоев возрастает до 0.5 – 1.25 м. В пачке часто встречаются эрозионные поверхности на границе плотных и рыхлых прослоев. Обнаружены аммониты *Neolissoceras grasianum* (d'Orb), иглокожие, брахиоподы, и неопределимые микромерные зубы акул. Мощность пачки 12 – 13 м.

Пачки 2 и 3 условно отнесены к зоне *Crioceratites loryi* на основании многочисленных находок аммонитов *Crioceratites* sp.

Пачка 4. Чередование прослоев плотных, глинистых, гравийных песчаников (0.1 – 0.5 м), содержащих марказитовые конкреции и реже фосфориты (в верхней части), и рыхлых глинистых песчаников (до глин) темно-серого и зеленоватого цвета (0.15 – 1.65 м). Вблизи кровли появляются лимонит-гидрогетитовые оолиты и несколько обохренных эрозионных поверхностей типа «твердого дна». В породах пачки обнаружены аммониты *Crioceratites* sp., *Theodorites theodori* Baraboshkin et Michailova, *T. drushitsi* Baraboshkin et Michailova, *Phyllopacyceras stuckenbergi* (Karakasch), *Abrytusites* sp., *Hamulina* sp., *Eulytoceras* sp., наутилоидеи *Cymatoceras pseudoelegans* (d'Orb), белемниты *Hibolites* ? sp., двустворки *Nanonavis secures* (Leym.), *Gryphaeostrea* sp. и др., гастроподы *Leptomaria* cf. *pseudoelegans* (Pict. et Camp.), иглокожие *Toxaster* ? sp., исверленная древесина. Мощность пачки 7.5 – 8 м.

Пачка 5. Серые, биотурбированные, слабоалевритистые глины, опесчаненные в нижних 3-х м, с растительными

Рисунок 4.14. Разрез «Гора Белая»



остатками и редкими белемнитами *Hibolites* sp.

Пачки 4 и 5 на основании находок аммонитов *Lyticoceras cryptoceras* (d'Orb) и своему стратиграфическому положению отнесены к зоне *Lyticoceras nodosoplicatum*.

Пачка 6. Цикличное чередование а) серо-зеленых биотурбированных глинистых алевроитов (0.05 – 0.23 м) с растительным детритом, мелкими гальками фосфоритов, окатанными рострами белемнитов *Hibolites* sp. и лимонитовым гравием. Верхняя часть циклитов представлена почти чистыми глинами, б) бурых, биотурбированных, оолитовых известняков (0.05 – 0.25 м) кровля которых представляет собой поверхность типа «твердое дно». В кровле пачки обнаружены аммониты *Crioceratites duvali* (Leveille), *C. cf. tenuicostatus* Thom., *C. sp.* зоны *Crioceratites duvali*. Мощность пачки 1.7 м.

Выше залегает пачка 7 «цефалоподовых известняков» - верхореченская толща.

Пачка 7. Нижняя ~ 0.6 м часть пачки представляет собой высококонденсированную часть разреза соответствующую всему верхнему готериву. Нижние 0.4 м сложены бурыми оолитовыми известняками. Обнаружен богатый комплекс фауны: аммониты, наутилоидеи, двустворки, гастроподы, иглокожие и брахиоподы. Здесь присутствуют зоны *Speetoniaceras inversum*, *Milanowskia speetonensis* и *Craspedodiscus discofalcatus*. Верхние 0.2 м сложены желваковидными известняками отвечающими зоне *Pseudothurmannia angulicostata* (*Pseudothurmannia ohmi* и *P. catulloi*).

Вышележащая часть разреза сложена нижебарремскими известняками, также представляющими собой горизонт конденсации. Нижняя часть сложена буро-красными оолитовыми известняками, кровля которых эродирована и представляет собой поверхность «твердого дна». Здесь зона *Taveraidiscus hugii* имеет аномально маленькую мощность (0.1 м). Выше залегают отложения представленные чередованием красных, комковатых оолитовых известняков (в кровле розовых) (0.03 – 0.11 м), и тонких (0.02 – 0.04 м) известковистых глин с растворенным фрагментами известняков и ядрами различной фауны. Здесь обнаружены аммониты *Phyllopaceras katschiense* Drush., *P. infundibulum* (d'Orb), *Euphyloceras ponticuli* (Rouss.), *Asteridiscus morleti*, *A. elegans* (Karakasch), *Holcodiscus caillaudianus* (d'Orb) и др. Эта часть разреза отвечает зоне *Holcodiscus caillaudianus*, мощность которой составляет 0.5 – 0.55 м. Мощность нижнего баррема составляет около 0.6 м.

Верхний баррем «цефалоподовых известняков» представлен чередованием светло-серых и бежевых известняков (0.03 – 0.08 м), и зеленоватых глин (0.01 – 0.04 м) с ядрами различной фауны, отвечающим зоне *Heinzia provincialis*. Кровля данной части толщи является поверхностью твердого дна, сильно обохрена и растворена. Здесь обнаружены аммониты *Phyllopaceras katschiense* Drush., *P. infundibulum* (d'Orb), *Euphyloceras* sp., *Heinzia* (G.) *provincialis* (d'Orb) и др. Мощность верхнего баррема около 0.6 м.

В барремской части «цефалоподовых известняков», без указания конкретного уровня обнаружены **зубы акул** «*Notidanodon*» *lanceolatus* (Woodward) и *Sphenodus* sp.

Мощность пачки № 7 составляет ~ 1.7 м.

Выше «цефалоподовых известняков» залегают глины биасалинской свиты (Пачка 8). Пачка 8. Глины зеленовато-серые, красноватые и бурые в нижней части. В основании обнаружены аммониты зоны *Patrulusiceras uhligi*: *Barremites* sp., *Phyllopachyceras* sp., *Macroscaphites* sp., *Patrulusiceras* aff. *sulcistriatum*, *P. tenue*, *Haplobrancoceras subquadratum* Avram, *Heteroceras* sp. Вышележащая часть глин охарактеризована барремскими фораминиферами помещенными в слои с *Hedbergella artica* (Горбачик, 1986). Автором изучена нижняя часть глин (15 м) биасалинской свиты, в основании которых обнаружены **зубы различных акул** «*Notidanodon*» *lanceolatus* (Woodward), *Sphenodus* sp., *Protolamna* sp., *Protolamna sokolovi* Carpetta, *Cretodus* sp., *Paraorthacodus* sp.

### Сбросовый лог

Лог Сбросовый расположен в правом борту долины р. Бельбек, около с. Голубинка, на склоне Конгломератовой горы. Разрез построен по данным автора со значительными дополнениями из работ Б.Т. Янина и Л.Е. Вишневого (1989), Е.Ю. Барабошкина (19976), В.В. Аркадьева и др. (2012), и Е.Ю. Барабошкина и др. (2016) (Рисунок 4.15). Выводы о возрасте отложений даются по Е.Ю. Барабошкину (19976), Е.Ю. Барабошкину и др. (2016). Разрез также упоминается в следующих работах: Б.Т. Янин, Е.Ю. Барабошкин (2000) и В.Т. Yanin (2004).

Пачка 1. Мелко- и среднезернистые конгломераты с хорошо окатанной, преимущественно кварцевой галькой с карбонатным ожелезненным цементом. Встречаются прослой и линзы гравелитов и крупнозернистых бурых и красно-бурых косослоистых песчаников с остатками древесины. Данные отложения относятся к албатской толще, мощность которой в бассейне р. Бельбек меняется от 0 до 70 м. Толща считается берриасской, т.к. перекрывается каратыхской свитой содержащей нижневаланжинских аммонитов, и охарактеризована фауной в описании разреза «Кабаний лог».

Видимая мощность толщи ~ 4 м.

Пачка 2. Переслаивание серо-бурых рыхлых (0.08 – 0.23 м) и плотных (0.33 – 0.85 м) карбонатных разнозернистых песчаников, содержащих слабоокатанный кварцевый гравий (до 7 мм) и обломки двустворок *Prohinnites*. Количество гравия увеличивается снизу вверх. Пачка с размывом залегает на подстилающих конгломератах и содержит в основании сильноизвестковистый прослой (0.4 – 0.5 м) с многочисленными кварцевыми гальками (до 4 – 5 см), окатанными обломками кораллов и раковинным детритом.

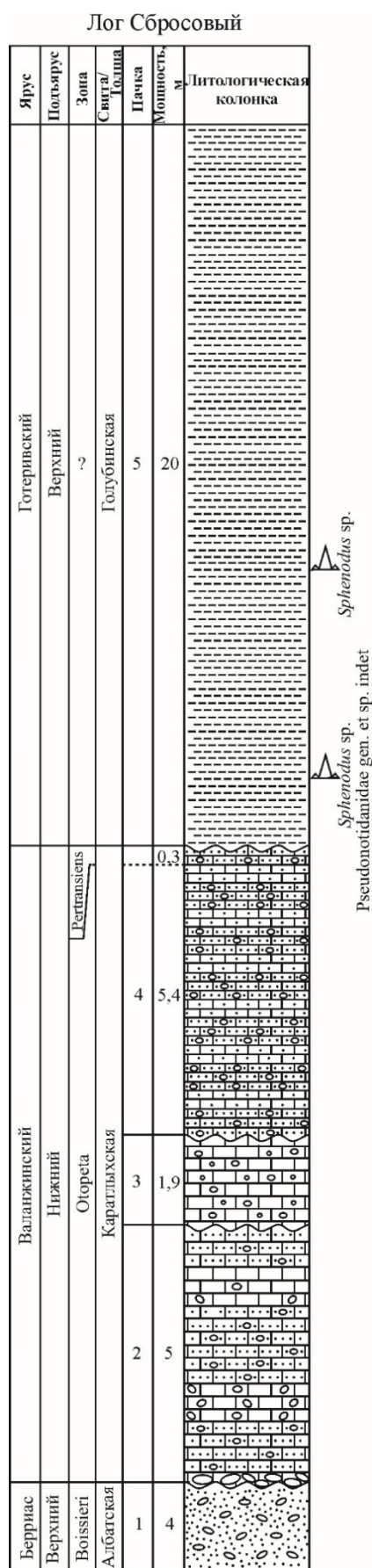


Рисунок 4.15. Разрез «Сбросовый лог»

Кровля сильно размыта, «карманы» размыва заполнены породами вышележащей пачки. В пачке обнаружены двустворки, брахиоподы и морские лилии. Мощность до 5 м.

Пачка 3. Серо-бурые, оолитовые гравийные песчаники. Чередуются рыхлые (0.1 – 0.2 м) и плотные, более известковистые прослои (0.3 – 0.4 м). Оолиты лимонит-гидрогетитовые, округлой и неправильной формы размером до 1.5 мм. Присутствует кварцевый гравий размером до 2 мм. В плотных прослоях содержатся двустворки, ядра гастропод и кораллы. Кровля сильно размыта и ожезжена. Мощность пачки 1.9 м.

Пачка 4. Чередование бурых и серо-бурых оолитово-гравийных и оолитово-галечных, плотных (0.1 – 0.4 м) и рыхлых (0.05 – 0.2 м) разномерных песчаников и сильно песчаных мергелей преобладающих в кровле. Характерной особенностью является наличие как кварцевого гравия (до 3 – 5 мм), так и гальки (до 2 мм) покрытых лимонитовой «рубашкой». Отдельные прослои обогащены оолитами, либо гравием и несут следы конденсации. Количество галечного материала уменьшается снизу вверх. В породах пачки обнаружены двустворки, брахиоподы, наутилоидеи, гастроподы, морские ежи и аммониты *Euphyloceras* sp., ? *Protetragonites* sp., *Neolissoceras grasianum* (d'Orb.), *Olcostephanus (Olcostephanus) cf. globosus* Spath, *Thurmanniceras cf. pertransiens* (Sayn), *T. cf. valdrumensis* (Sayn), *Kilionella roubaudiana* (d'Orb.). Кровля пачки сильно обохрена, представляет собой поверхность типа «твердого дна» с норами *Talassinoides*., и несет следы длительной переработки. В кровли пачки (поверхность «твердого дна») встречены аммониты *Protetragonites cf. tauricus* Lulj. – Vor., *Ptychophylloceras ptychoicum* (Quenst.), *Paquiericeras (Paquiericeras) sp.*, и морские ежи *Tetrahomania cf. jaccardi* (Desor). Мощность пачки 5.7 м.

Пачки 2 – 4 условно отнесены к зоне *Kilionella otopeta*,

по сопоставлению с разрезом на р. Кача. Верхняя часть пачки 4 (в кровле), приблизительно 0.3 м отнесена к зоне *Thurmanniceras pertransiens*.

Пачка 5. Глины темно-серые, пластичные, в основании с базальным горизонтом алевролитов (0.3 м), содержащих гравийные зерна и мелкую кварцевую и известняковую гальку. Взаимоотношения с перекрывающими породами в данном разрезе не установлены. Глины содержат богатый комплекс фауны: фораминиферы, белемниты, брахиоподы, морские лилии, аптихи *Lamellaptychus angulicostatus* (Pict. et Lor.), мелкие аммониты *Phyllopacchyceras eichwaldi* Kar., *P. prendeli* Kar., *P. stuchenbergi* Kar., *Euphyloceras* ex gr. *serum* (Opp.), *Melchiorites* ? sp., и **зубы акул** *Sphenodus* sp., и Pseudonotidanidae gen. et sp. indet. На основании фауны возраст толщи определяется как позднеготеривский. Надо сказать, что непрерывного 20 - ти метрового разреза глин, как показано на колонке, нет. Разрез является составным, из разрозненных обнажений мощностью 3 – 4 м. Общая мощность пачки ~ 20 м.

### Гора Красная

Гора Красная расположена в правом борту долины реки Альма, близ с. Партизанское (бывшее с. Саблы). Разрез построен (аптская часть) по данным Ю.Н. Савельевой и Е.М. Тесаковой (2005) и готерив-барремская часть по Т.Н. Горбачик, В.В. Друщиц, Б.Т. Янин (1975) (Рисунок 4.16). Зональное деление, фаунистическая характеристика и выводы о возрасте отложений даются по Т.Н. Горбачик (1986); Б.Т. Янину и Л.Е. Вишневному (1989), и О.Б. Ямпольской и др. (2006). Более детальная зональная шкала по фораминиферам представлена в статье Е.А. Бровиной (2017).

Пачка 1. Алевролиты буровато- и желтовато-серые, слоистые, с базальным горизонтом (до 0.5 м) из гальки изверженных пород. Залегают с глубоким размывом на разрушенной поверхности изверженных пород средней юры. Здесь обнаружены различные фораминиферы *Lenticulina nodosa* (Rouss), *Planularia tricarinella* (Rouss), *Astacolus barremianus* Michel, *Lamarkina lamplughi* Sherlock, и аммониты *Barremites difficile* d'Orb., *Phyllopacchyceras infundibulum* (d'Orb.). Мощность алевролитов 4 м. Верхняя часть пачки сложена известняками желтовато-бурными, плотными, оолитовыми, комковатой текстуры. Породы выполняют неровности и карманы на размывтой поверхности подстилающих алевролитов. В известняках обнаружены аммониты *Euphyloceras ponticus* Rouss., *Barremites difficile* d'Orb., *B. rebouli* Kilian. Мощность известняков составляет 0.5 м. Возраст отложений пачки определяется как позднеготеривский – раннебарремский.

Мощность пачки 4.5 м.

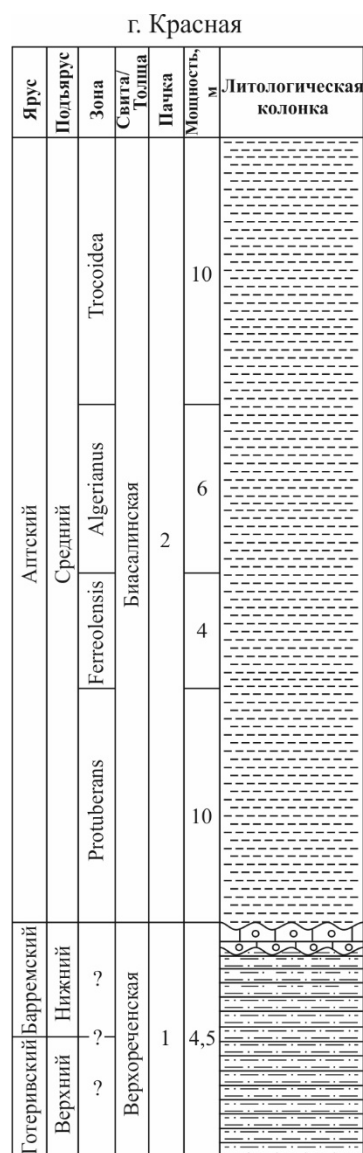


Рисунок 4.16. Разрез  
«Гора Красная»

в данном разрезе охарактеризованы в следующих работах: Е.Ю. Барабошкин и др. (2004); О.Б. Ямпольская и др. (2006), и Е.А. Бровина (2017).

Пачка 1. Известняки желтовато- и красновато-бурые, микрозернистые, слабоглинистые, плотные, комковатые с железистыми оолитами. В породах пачки обнаружены: фораминиферы, наутилоидеи, брахиоподы, белемниты, морские ежи, морские лилии и аммониты *Holcodiscus caillaudianus* (d'Orb.), *H. ziczac* (d'Orb.), *H. gastaldi* (d'Orb.), *Phyllopachiceras infundibulum* (d'Orb.) и др. На основании фауны известняки относятся к верхней зоне нижнего баррема *Holcodiscus caillaudianus*. Видимая мощность отложений 1.5 м.

Пачка 2. Глины темно-серые, содержащие остатки растительного детрита и баритовые конкреции. В толще обнаружена различная фауна: фораминиферы зоны *Leupoldina protuberans*, *Globigerinelloides ferreoensis* и *Globigerinelloides algerianus* среднего апта, аммониты (в нижней

Пачка 2. Монотонная пачка зеленовато-серых глин.

В породах пачки обнаружены различные фораминиферы *Leupoldina protuberans* Bolli, *L. pustulans* (Bolli), *L. reicheli* (Bolli), *Blowiella blowi* (Bolli), *Clavhedbergella globulifera* Kretz. et Gorb., *C. subcretacea* (Tapp.), *C. bizonae* (Cheval.), белемниты *Neohibolites ewaldi* (Stromb.), *N. inflexus* Stoll., *Mesohibolites moderatus* (Schwetz.) и др., двустворки *Aucellina* sp., аммониты *Tropeum hillsi* (Sow.), богатый комплекс остракод *Cytherella intrequens* Kuzn., *C. krimensis* Neale, *Baidria* sp., *Paracypris* sp., *Pontocyrella rara* Кауе и др. В толще обнаружены **зубы акул** *Sphenodus* sp., однако точное их местоположение в разрезе не установлено. По фораминиферам в пачке выделяется четыре зоны: *L. protuberans*, *Gl. ferreoensis*, *Gl. algerianus* и *H. trocoidea*. Мощность пачки 30 м.

#### Пос. Марьино (карьер кирпичного завода)

Поселок Марьино расположен в левом борту р. Салгир (южная окраина г. Симферополь). Породы вскрываются в карьере кирпичного завода. Разрез построен по данным автора с дополнениями из работы Б.Т. Янина (1997) (Рисунок 4.17). Фаунистическая характеристика и выводы о возрасте даются по В.В. Друщиц, И.А. Михайлова, В.М. Нероденко (1981); Т.Н. Горбачик (1986); Б.Т. Янин, Л.Е. Вишневецкий (1989), и Б.Т. Янин (1997). Более высокие части глин марьинской толщи

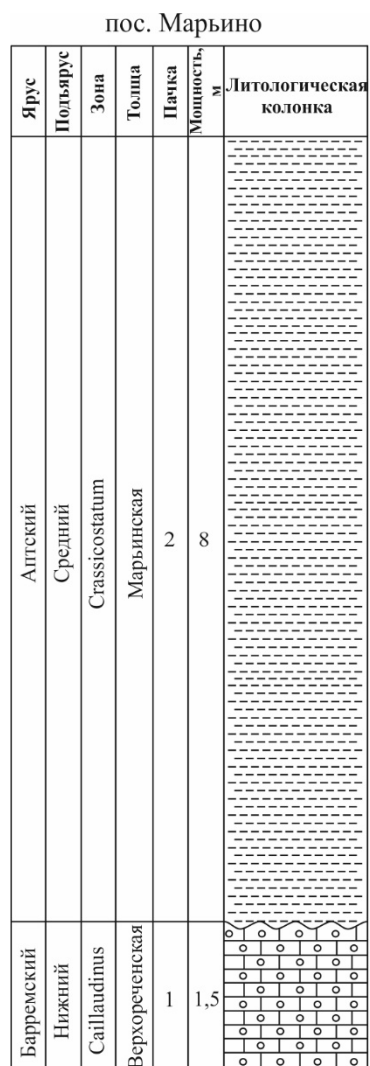


Рисунок 4.17. Разрез «пос. Марьино»

части) *Colombiceras* sp., в средней части *Valdedorsella* aff. *akuschense* (Anth.) и *Jauberticeras latericarinum* (Anth.). На основании фауны выделяется аналог зоны среднего апта *Colombiceras crassicostatum*. В глинах непосредственно на контакте с нижележащими известняками встречаются **зубы различных акул**: *Sphenodus* sp., *Carcharias* sp., и «*Notidanodon*» *lanceolatus* (Woodward). Мощность изученной части глин составляет 8 м.

### Гора Кизил-Чигир

Гора Кизил-Чигир расположена к северо-востоку от окраины с. Трудолюбовка (правый борт долины р. Бодрак). Разрез построен по данным автора с дополнениями из работ Д.П. Найдина и А.С. Алексева (1980); Е.Ю. Барабошкина (19976); Gale et al. (1999); М.Ю. Никитина и С.Н. Болотова (2007); С.Б. Шишлова и др. (2020), и В.К. Голубева (устное сообщение в 2021 году) (Рисунок 4.18).

Пачка 1. Известняки литокластово-детритовые, от песчаных до песчанистых, буровато-серые, с неотчетливой полой, косою слоичатостью. Форменные элементы слабо ориентированы по наслоению, часто пропитаны пленками оксидов железа. Детрит представлен обломками брахиопод, двустворок, морских ежей, мшанок, раковинами бентосных фораминифер. Цемент карбонатный с неправильной формы выделениями оксидов железа. Отложения относятся к зоне *Desmocerooides* – *Logyi* нижнего готерива. В кровле ризолиты выполнены известняками шаринской свиты верхнего альба (зона *Mortoniceras inflatum*). Фаунистическая характеристика и выводы о возрасте отложений см. разрез «Гора Лесистая». Изученная часть пачки 0.5 м.

Пачка 2. Песчаники глауконитовые, местами грубозернистые с карбонатным цементом. Несогласно перекрывают отложения нижележащей пачки. В рядом расположенных разрезах, при изучении шлифов, встречаются: детрит двустворок, брахиопод, иглы морских ежей, раковины бентосных фораминифер и белемниты. Из отложений описан следующий комплекс фауны: белемниты *Parahibolites tourtia* (Wegner), двустворчатые моллюски *Inoceramus anglicus* Woods, *Aucellina gryphaeoides* Sowerby, и др., брахиоподы *Urbanirhyncha* ex gr. *lata* Katz, *Rectithyris boubei* (Archiac) и др., ракообразные *Cratisalpellum glabrum* (Roemer), серпулы

*Rotularia damesil* (Noetling), аммониты Phylloceratinae (неопределимые остатки), *Lechites* cf. *gaudini* (Pict. et Camp.), *Mariella* cf. *lewesiensis* (Spath), *Puzosia* sp., *Stoliczkaia notha notha*

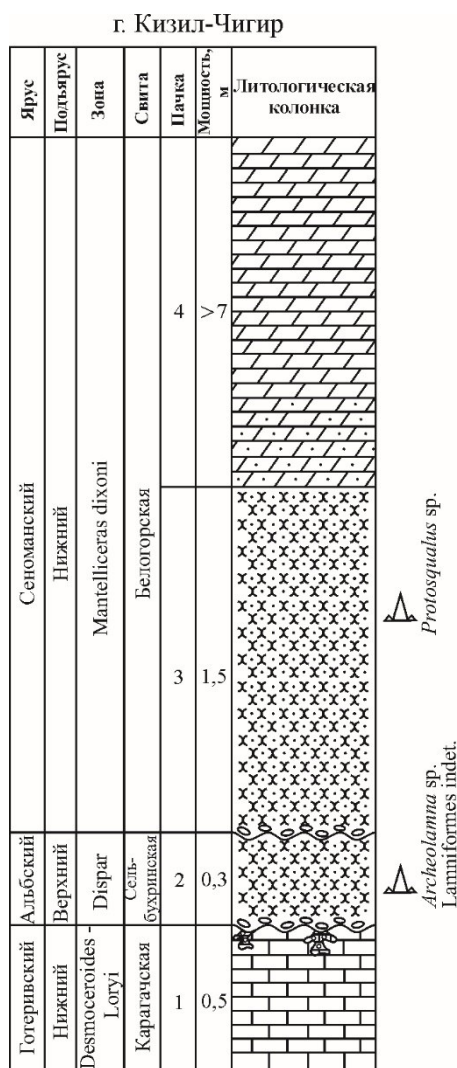


Рисунок 4.18. Разрез  
«г. Кизил-Чигир»

(Seeley) и **зубы акул** *Archeolamna* sp., и Lamniformes indet. Из отложений данной пачки, по литературным данным, в смежных разрезах обнаружены **зубы акул** *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) (определения В.И. Железко) которые, вероятнее всего, относятся к роду *Protolamna*. Отложения отвечают верхней зоне верхнего альба *Stoliczkaia dispar*. Мощность пачки 0.3 м.

Пачка 3. Песчаники кварц-полевошпатовые, известково-глауконитовые, зеленовато-серые, с крайне неотчетливой косой разнонаправленной слоистостью. От среднезернистых у основания до мелкозернистых в кровли. Несогласно перекрывают отложения нижележащей пачки. Вверх по разрезу переходят в глауконитовые песчаные мергели. Из отложений определена следующая фауна: белемниты *Neohibolites menjailenкои* Gustomesov, ринхолиты *Hadrocheilus (Arcuatobeccus) ratus* Shimansky, двустворчатые моллюски *Inoceramus crippsi crippsi* Montell, брахиоподы *Montirella* ex gr. *lineolata* (Phillips), ракообразные *Cratisalpellum glabrum* (Roemer) и аммониты *Puzosia planulata* (Sowerby), *Schloenbachia* sp., В верхней половине пачки обнаружены **зубы акул** *Protosqualus* sp. Мощность пачки 1.5 м.

Пачка 4. Чередование светло-серых, толстоплитчатых, относительно крепких известковистых мергелей, и темно-серых и серых плитчатых менее крепких глинистых мергелей. Преобладают прослой (до 30 см) светло-серых мергелей. Поверхности скола пород имеют раковистый излом. В основании мергель песчаный. Из отложений описана следующая фауна: двустворчатые моллюски *Inoceramus crippsi crippsi* Montell, *Proneaniussium ninae* (Karakash), *Anomia* cf. *pseudoradiata* Woods, *A. papyracea* Orbigny, аммониты Phylloceratinae (неопределимые остатки), *Puzosia* sp., *Puzosia planulata* (Sowerby), *Schloenbachia* sp., *Mantelliceras mantelli tenue* Spath, обрывки листьев покрытосеменных. Мощность пачки > 7 м.

По литературным данным пачки 3 и 4 (I – II, по А.С. Алексееву, 1989) относятся к зоне *Mantelliceras dixoni* нижнего сеномана (Gale et al., 1999).

## Скважина №3

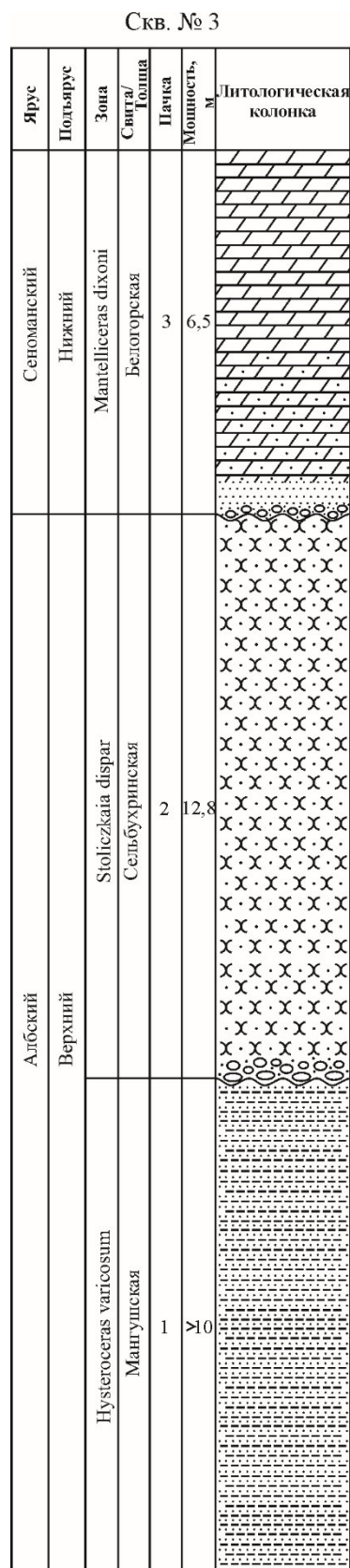


Рисунок 4.19. Разрез  
«Скважина №3»

Скважина №3 (Рисунок 4.19) была пробурена в 1963 году в районе с. Прохладное. А.С. Алексеевым в 1972 году был обнаружен зуб акулы из керна данной скважины (глубина 33.3 – 35 м). Разрез скважины и фаунистическая характеристика приводятся по данным работы Б.Т. Янина (1976) (Рисунок 4.19). Зональная последовательность использована по Е.Ю. Барабошкину (1997а), А.С. Алексееву (1989) и A.S. Gale et al. (1999).

Пачка 1. Глины от серого до темно-серого цвета, тонкослоистые, пятнистые, известковистые, алевроитовые, слюдистые, с мелкими конкрециями пирита и обильным растительным детритом. В породах пачки обнаружена следующая фауна: аммониты *Hysterocegas varicosum* (Sow.), белемниты *Neohibolites stylioides* Renng., двустворки *Nucula pectinata* Sow., *N. albensis* d'Orb., *Grammatodon secures* (Leym.), *Inoceramus anglicus* Woods, *Actinoceramus sulcatus* (Park.) и др. В верхней части глин обнаружены **зубы акул** *Xampylodon* sp. На основании фауны толща отнесена к зоне *Hysterocegas varicosum* верхнего альба. Мощность пачки до 34 м.

Пачка 2. Песчаники от светло-серого до темно-бурого цвета, разнозернистые, полимиктовые (в основном кварцево-полевошпатово-глауконитовые), крепкие, узловатые, с редкой мелкой (до 1 – 1.5 см) галькой светлого кварца. Местами с мелкими конкрециями пирита, обычно развивающегося по растительным остаткам, иногда довольно крупным (до 8 см в длину). В породах обнаружены: двустворчатые моллюски *Aucellina gryphaeoides* (Sow.), *Plicatula inflata* Sow., *Neithea quinquecostata* (Sow.), *Gryphaea arduenensis* (d'Orb.), *Inoceramus* sp., *Pterotrignia* sp., морские ежи *Holaster nodulosus* (Goldf.). В основании залегает прослой (до 0.5 м) базальных конгломератов бурого цвета, состоящих из гальки кварца, аргиллитов и песчаников таврической серии, барремских известняков и изверженных пород, галька разных размеров

*Xampylodon* sp.



(самая крупная до 8 см в диаметре). Базальные конгломераты залегают на неровной, сильно разрушенной поверхности подстилающих глин. Здесь обнаружены: двустворчатые моллюски *Amphydonta canaliculata* (Sow.), *Cucullaea* sp., *Linotrignia* sp. На основании фауны отложения относятся к зоне *Stoliczkaia dispar* верхнего альба. Мощность пачки 12.8 м.

Пачка 3. Мергели светло-серые, пятнистые, тонкослоистые, плотные, местами сильноалеуритистые. В породах обнаружены аммониты *Puzosia* sp., белемниты *Neohibolites menjalenkoi* Gust., двустворчатые моллюски *Inoceramus crippsi* Mant. В основании толщи залегают горизонт (до 0.5 м) песчаников светло-серых, зеленоватых, мелкозернистых, слабо сцементированных, сильноглауконитовых, содержащих в подошве ожелезненную гальку (от 0.5 до 2.5 см) кварца и таврических темно-серых слюдистых песчаников. Здесь встречены белемниты *Neohibolites menjalenkoi* Gust. Песчаники залегают на неровной, сильно размытой (с «карманами») поверхности пород нижележащей толщи. Отложения толщи отнесены к зоне *Mantelliceras dixoni* нижнего сеномана. Мощность пачки 6.5 м.

### Московский овраг

Московский овраг (второе название овраг Мендер) расположен между пос. Трудолюбовка и с. Прохладное (левый борт долины р. Бодрак). Обнажение верхнеальбских отложений расположено в неглубокой канаве вдоль проселочной дороги. По данным R. Marciniowski and D. Naidin (1976), и Е.Ю. Барабошкина (1997а) в этом районе развиты верхнеальбские отложения. Здесь вскрываются глауконитовые, мелкозернистые песчаники с известковыми конкрециями. В основании конгломераты. В конгломератах обнаружены **зубы акул** *Lamniformes* indet., а в песчаниках **зубы акул** *Paraisurus* sp. характерных для альба. Породы с размывом залегают на отложениях шаринской толщи зоны *Mortoniceras inflatum*.

Видимая мощность отложений не более 1.5 м.

### У базы МГУ

Разрез «у базы МГУ» расположен практически напротив входа в геологическую базу МГУ в Крыму, на противоположной (от входа) стороне дороги. Представляет собой небольшое обнажение протяженностью не более 5 метров, и высотой не более 1 – 1.5 метра. Породы здесь представлены достаточно однообразными (мелко- среднезернистыми) песчаниками с глауконитом, отличающимися немного по плотности в разных своих частях. Учитывая различные работы по альбу и сеноману сделанные для междуречья Кача – Бодрак, точно сказать о возрасте данных отложений достаточно сложно. Традиционно, слабосцементированные глауконитовые песчаники относят к нижнему сеноману. Однако

учитывая находки зубов акул *Cretoxyrhina* cf. *vraconensis* с хорошо развитыми добавочными зубцами, можно с относительной долей условности говорить об альбском возрасте отложений.

### Старый карьер Балаклавы (эратические валуны)

В старом карьере г. Балаклава вскрывается альбская конгломератовая толща с валунами различного состава. Валуны имеют различную форму, от шарообразной до эллипсоидной, размерами от 0.3 до 0.8 м. Валуны сложенные серо-зелеными полимиктовыми песчаниками составляют от 5% до 20% от общего объема конгломератовых толщ. В них была обнаружена различная фауна которая позволила определить апт – ранне-средне альбский возраст. Фауна, обнаруженная в матрице, который представлен глинистыми алевролитами и песчаниками, характерна для верхнего альба зоны *Stoliczkaia dispar*, определяет возраст образования толщи (Лысенко, 2003). В одном из валунов, сложенном песчаниками, В.И. Пологовым и Н.И. Пологовой были обнаружены **зубы акул**, относящиеся к роду *Carcharias*. Надо сказать, что это не первая находка зубов акул в этих образованиях. В.И. Лысенко отмечает наличие зубов акул в эратических валунах Балаклавы сложенных песчаниками (Лысенко, 2004, стр. 173).

#### В нижнемеловых отложениях обнаружен следующий комплекс эласмобранхий:

берриасс: *Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicum*, *Annea* sp., *Sphenodus* sp., и *Strophodus* sp.;

валанжин: *Leptostirax* sp., *Heterodontus* sp., *Sphenodus* sp., и *Strophodus* sp.;

готерив: *Protolamna infracretacea*, *Strophodus* sp., *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi*, *Pachyhexanchus pockrandti*, *Carcharias* sp., *Meristodonoides* sp., *Synechodus* sp., *Sphenodus* sp., ?*Mucrovenator* sp., *Hispidaspis* ex gr. *prisca*, и *Pseudonotidanidae* gen. et sp. indet.;

баррем: *Sphenodus* sp., *Protolamna* sp., *Protolamna sokolovi*, *Cretodus* sp., «*Notidanodon*» *lanceolatus*, и *Paraorhacodus* sp.;

апт: ?*Carcharias* sp., «*Notidanodon*» cf. *lanceolatus*, и *Sphenodus* sp.;

альб: *Cretoxyrhina* cf. *vraconensis*, *Paraisurus* sp., ? *Archaeolamna* sp., *Xampylodon* sp., и *Carcharias* sp.

#### «Белое обнажение» или «Сеноманская стенка»

Обнажение расположено на левом берегу р. Бодрак в 200 м к западу от северной окраины с. Трудюлюбовка. Разрез построен по материалам С.Б. Шишлова и др. (2020) (Рисунок 4.20). Выводы о возрасте отложений приводятся по данным Д.П. Найдина и А.С. Алексеева (1980), А.С. Алексеева (1989), и A.S. Gale et al. (1999).

Пачка 1. Базальты порфировые, сильно трещиноватые и выветрелые. Видимая мощность 1 м.

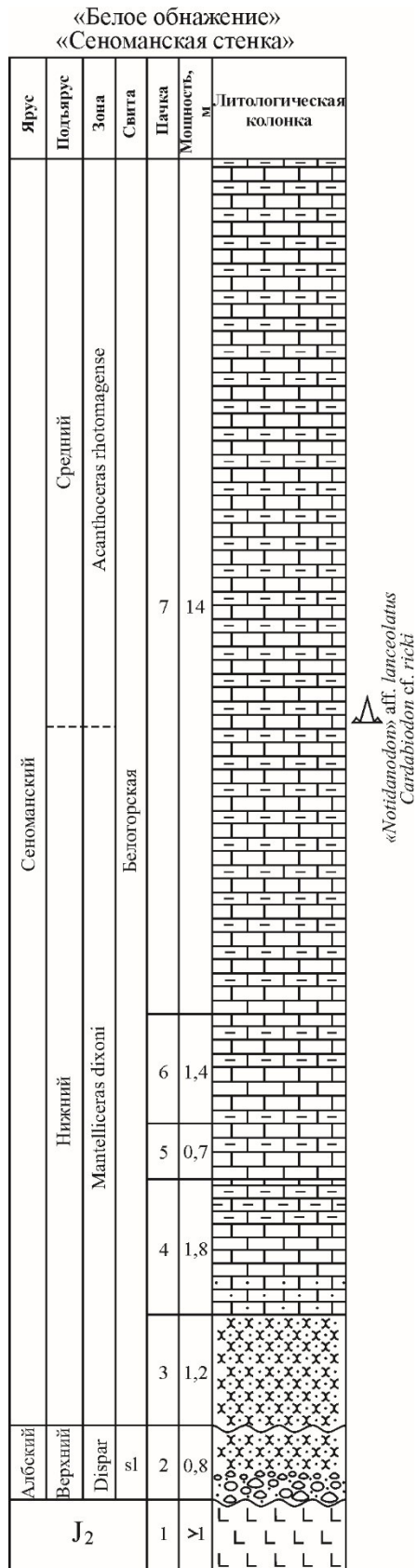


Рисунок 4.20. Разрез  
«Белое обнажение»  
или «Сеноманская стенка»

Пачка 2. В нижней части отложения представлены гравелитами, крупными в основании и вверх по разрезу мелкими. Верхняя часть пачки сложена крупнозернистыми известковыми песчаниками. В отложениях пачки встречается детрит двустворок, брахиопод, фрагменты панцирей и иглы морских ежей, раковины бентосных фораминифер и мелкие фосфатные обломки (?фрагменты скелетов рыб). Верхний контакт отчетливый, волнистый. Данные отложения относятся к сельбухринской свите (зона *Stoliczkaia dispar*). Мощность пачки 0.8 м.

Пачка 3. Песчаники от среднезернистых до мелкозернистых, глауконитистые, зеленовато-серые, с косой разнонаправленной слоистостью. Мощность пачки 1.2 м.

Пачка 4. Известняки песчаные, глауконитистые, светлые, зеленовато-серые, с неотчетливой волнистой слоистостью намеченной незначительными изменениями гранулометрического состава. Присутствуют раковины бентосных фораминифер, обломки призматического слоя иноцерамов и панцирей морских ежей. Переход в перекрывающие отложения постепенный. Мощность пачки 1.8 м.

Пачка 5. Неотчетливое линзовидно-полосчатое чередование известняков, сгустково-фораминиферовых, песчаных (доминируют внизу) и известняков фораминиферовых, глинистых, темно-серых (доминируют сверху). На межслойных поверхностях выделения гидроокислов железа и скопления глинистого материала. Породы постепенно переходят в вышележающие отложения. Мощность пачки 0.7 м.

Пачка 6. Известняки детритово-фораминиферовые. По всем отложениям развиты ходы илоедов и текстуры биотурбации. Присутствуют редкие стяжения сульфидов. В нижней части известняки глинистые, серые. В средней части глинистость уменьшается. В верхней части пачки количество

глинистой примеси вновь увеличивается. Контакт с вышележащими отложениями отчетливый, горизонтальный. Мощность пачки 1.4 м.

Пачка 7. Известняки детритово-фораминиферовые, глинистые, серые, с текстурами биотурбации. В отложениях развиты разнонаправленные ходы илоедов, выделяющиеся за счет повышенной доли глинистой примеси. Имеются стяжения сульфидов до 3 см. В породах пачки обнаружены зубы акул «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus* и *Cardabiodon* cf. *ricki* (приблизительно уровень пачки IV по Д.П. Найдину и А.С. Алексееву (1980)). Верхний контакт отчетливый, горизонтальный. Мощность пачки 14 м.

Надо отметить, что пачки 3 – 7 (нижняя часть) отвечают традиционно используемым в геологической литературе пачкам I – IV-1 (зона *Mantelliceras dixoni*) нижнего сеномана, а верхняя половина пачки 7 отвечает пачкам IV-2 – V (зона *Acanthoceras rhotomagense*) среднего сеномана по Д.П. Найдину и А.С. Алексееву (1980), и A.S. Gale et al. (1999). Фаунистическая характеристика см.: Д.П. Найдин и А.С. Алексеев (1980), и А.С. Алексеев (1989). Вся сеноманская часть разреза относится к белогорской свите.

### Гора Кременная

Обнажение расположено в левом борту долины р. Бодрак, близ шаринского ставка, на юго-восточном склоне горы Кременная. Разрез построен по данным С.Б. Шишлова и др. (2020) (Рисунок 4.21). Выводы о возрасте отложений заимствованы из работ: Д.П. Найдин и А.С. Алексеев (1980), Б.Т. Янин (1997), Е.Ю. Барабошкин (1997а), и A.S. Gale et al. (1999).

Пачка 1. Песчаники мелкозернистые, глауконитистые, известковистые, зеленовато-серые с ходами илоедов. Верхний контакт отчетливый, волнистый, эрозионный. Данная часть разреза отнесена к зоне *Stoliczkaia dispar* (сельбухринская свита). Видимая мощность пачки 2 м.

Пачка 2. Песчаники от среднезернистых в основании, до мелкозернистых у кровли. Песчаники глауконитистые, зеленовато-серые, с неотчетливой косою разнонаправленной слоистостью, намеченной ориентировкой фрагментов иноцерамов, ростров белемнитов, члеников криноидей. Снизу вверх увеличивается содержание глинистой примеси. В средней части пачки обнаружены **зубы акул** *Xampylodon dentatus* (Woodward). Переход в перекрывающие отложения постепенный. Мощность пачки 2.5 м.

Пачка 3. В основании (0.5 м) фрагментарные выходы известняков песчаных, глауконитистых, зеленовато-серых. Выше известняки фораминиферовые, глинистые, с неотчетливой субгоризонтальной слоистостью. Переход в перекрывающие отложения постепенный. Мощность пачки 6.5 м.

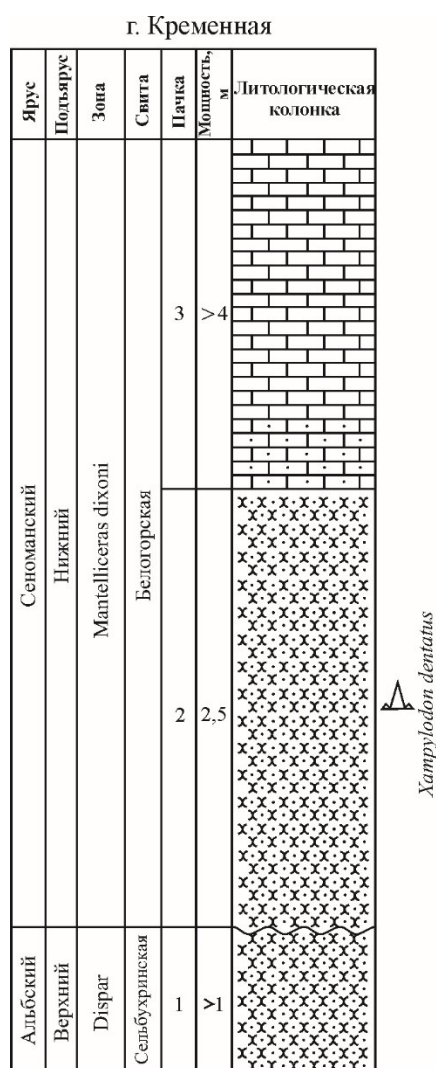


Рисунок 4.21. Разрез «Гора Кременная»

Пачка 4 (не отображена на разрезе). Неотчетливое линзовидно-полосчатое чередование известняков фораминиферовых, светло-серых (преобладают в нижней части) и известняков серых, глинистых (преобладают в верхней части). Чередование подчеркнуто плитчатой отдельностью. Характерны текстуры биотурбации и многочисленные разнонаправленные ходы илоедов серого цвета, за счет повышенной концентрации глинистого материала. У кровли (0.3 м) известняки сильно глинистые, темно-серые, с лепешковидными конкрециями сульфидов. Переход в вышележающие отложения постепенный. Мощность пачки 3.5 м.

#### Гора Сель-Бухра (северо-западный склон)

Обнажение расположено в верхнем откосе дорожной выемки на первом серпантине шоссе от базы МГУ в сторону пос. Научный. Разрез построен по данным М.Ю. Никитина и С.Н. Болотова (2006), с дополнениями из работ: Д.П. Найдин и А.С. Алексеев (1980), Б.Т. Янин и Л.Е. Вишневский (1989), и Б.Т. Янин (1997) (Рисунок 4.22). Выводы о возрасте отложений приводятся по Е.Ю. Барабошкину (1997а) и А.S. Gale et al. (1999).

Пачка 1. Песчаники глауконитовые, кварцполевошпатовые, известковые. В нижней части слабо горизонтально слоистые. В верхней части песчаники прочные, известковистые. В кровле отложения представлены «глыбовым» горизонтом из овально неправильных глыб размером до 0.3 м, с кварцевым гравием. Верхний контакт представляет собой неровную поверхность с «карманами» глубиной до 0.4 м. В смежных разрезах породы содержат богатый комплекс фауны: аммониты, фораминиферы, серпулиды, двустворчатые моллюски, белемниты, и морские ежи. Подробная фаунистическая характеристика представлена в работе Б.Т. Янина и Л.Е. Вишневого для зоны *Mortoniceras inflatum* (пачка XXIII) (Янин, Вишневский, 1989). По находкам аммонитов *Mortoniceras rostratum* (Sow.) и *M. perinflatum* (Spath) данная часть разреза отнесена к верхней зоне альба *Stoliczkaia dispar*. Видимая мощность пачки 4 м.

Пачка 2. В основании пачки слой гравелитов с галькой в глауконитовой рубашке. Контакт с вышележающим слоем волнистый. Мощность слоя 0.15 м. Здесь обнаружены **зубы**

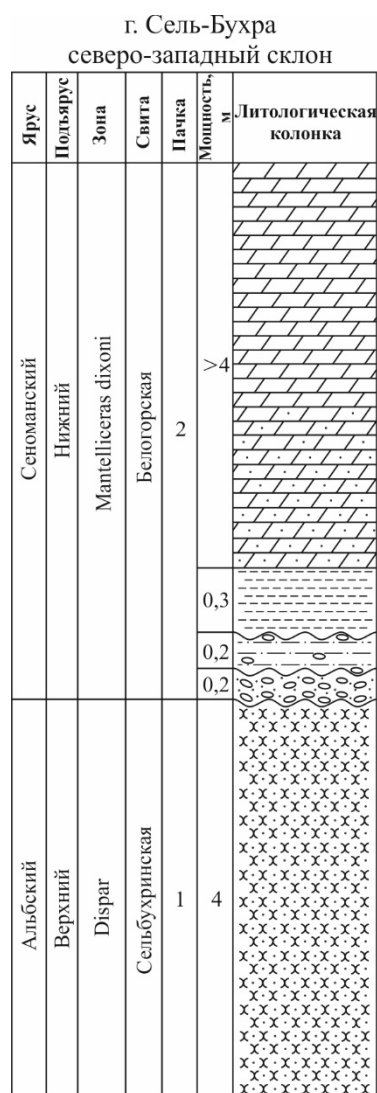


Рисунок 4.22. Разрез  
«Гора Сель-Бухра»

(1989), Л.Ф. Копаевич и И. Валащик (1993), L. Koraeovich and V. Vishnevskaya (2016), и Л.Ф. Копаевич и др. (2020).

Пачка 1. Известняки белые, фораминиферовые с крайне неотчетливой горизонтальной слоистостью, намеченной расколом породы на плитки. Матрикс отложений глинисто-карбонатный. Присутствуют раковины фораминифер и детрит раковин двустворчатых моллюсков. Переход в перекрывающие отложения постепенный. Видимая мощность пачки 1.5 м.

Пачка 2. Известняки детрито-фораминиферовые, белые, близкие к описанным в пачке 1. В верхних 0.5 м за счет примеси оксидов железа имеют розовато-бурый оттенок. В этой части увеличивается количество детрита раковин двустворчатых моллюсков, присутствуют фрагменты скелета морских ежей и брахиопод, субвертикальные ходы илоедов. Повышается доля глинистой примеси. По всей толще развиты многочисленные стилолитовые

акул *Cretoxyrhina* sp., и *Lamniformes* indet. Выше залегает слой известковых алевролитов с кварцевой галькой. Мощность слоя 0.2 м. Верхний контакт резкий, волнистый. Перекрывающие отложения представляют собой песчаный мергель в основании которого залегает слой известковой глины мощностью 0.3 м. В смежных разрезах из отложений пачки приводятся находки двустворок, брахиопод, морских ежей, таблички усоногих раков, обрывки и целые листья растений, ядра аммонитов. Подробная фаунистическая характеристика пачки 2 (по Д.П. Найдину и А.С. Алексееву пачки I - III) представлена в работе А.С. Алексева (1989). Данная часть разреза отнесена к зоне *Mantelliceras dixonii* нижнего сеномана (Gale et al., 1999). Изученная часть пачки 4 м.

#### «Стилолитовое обнажение» или «Туронская стенка»

Обнажение расположено в правом борту долины р. Бодрак, на северо-западном склоне горы Белая над асфальтовой дорогой, ведущей из с. Трудолюбовка в с. Скалистое. Разрез построен по данным С.Б. Шишлова и др. (2020) (Рисунок 4.23). Выводы о возрасте отложений приводятся по Д.П. Найдину и др. (1981), А.С. Алексееву

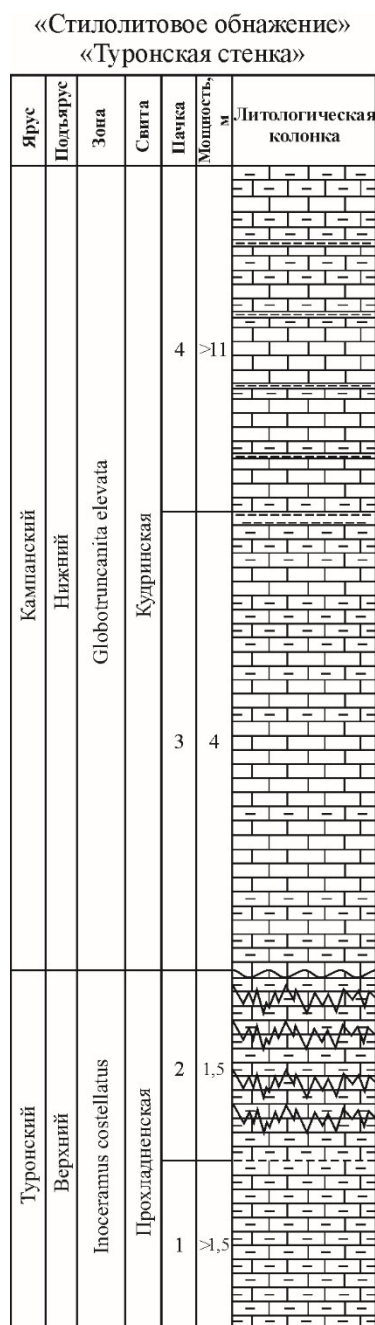


Рисунок 4.23. Разрез  
«Стилолитовое обнажение»  
или «Туронская стенка»

кровли каждого циклита прослой известковой глины серого цвета. Видимая мощность пачки 11 м.

Пачки 3 и 4 (по А.С. Алексееву (1989) пачка XVII) относятся к зоне *Globotruncanita elevata* нижнего кампана (кудринская свита).

швы. Верхний контакт неровный, эрозийный, осложненный трещинами и норами камнеточцев. Мощность пачки 1.5 м.

Пачки 1 и 2 по А.С. Алексееву (1989) отвечают пачке X, для которой приведена подробная фаунистическая характеристика. Породы относятся к зоне *Inoceramus costellatus* верхнего турона (прохладенская свита).

Пачка 3. В основании (5 см) известняк детрито-фораминиферовый, песчанистый, глинистый, серого цвета. Присутствуют текстуры биотурбации и неотчетливая волнистая слойчатость, намеченная слабовыраженным тонким плитчатым расколом породы.

Присутствуют ростры белемнитов, зерна фосфатов и глауконита. Вверх по разрезу биотурбированное чередование детрито-фораминиферовых известняков, глинистых, серого цвета (преобладают в нижней и верхней частях пачки) и известняков белых (преобладают в средней части пачки). Присутствуют раковины фораминифер, детрит двустворок, брахиопод и гастропод. По всей пачки развиты разнонаправленные ходы илоедов. У кровли (2 см) глина известковая, серая. Отчетливый субгоризонтальный контакт с вышележащими отложениями. В глинах обнаружены неопределимые микромерные **зубы акул**. Мощность пачки 4 м.

Пачка 4. Толща образована циклитами мощностью от 0.3 м до 1.5 м, которые сложены биотурбированным чередованием детрито-фораминиферовых известняков, белых (преобладают в нижней части пачки) и известняков глинистых, серых (преобладают в верхней части пачки). У

## Гора Бакла

Гора Бакла расположена в правом борту долины р. Бодрак (поселок Скалистое). Изучались разрезы по юго-западному, южному и юго-восточному склонам. Описываемый разрез расположен на южном склоне в районе пещерного города. Разрез построен по данным автора с дополнениями из работ М.Ю. Никитина и С.Н. Болотова (2006), и С.Б. Шишлова и др. (2020) (Рисунок 4.24). Выводы о возрасте отложений приводятся по данным Д.П. Найдина и др. (1984), А.С. Алексеева (1989), А.С. Алексеева и Л.Ф. Копаевич (Alekseev, Kopaevich, 1997), Л.Ф. Копаевич и др. (2007), Л.Ф. Копаевич и др. (2010), И.Ю. Бугрова, Э.М. Бугрова (2015).

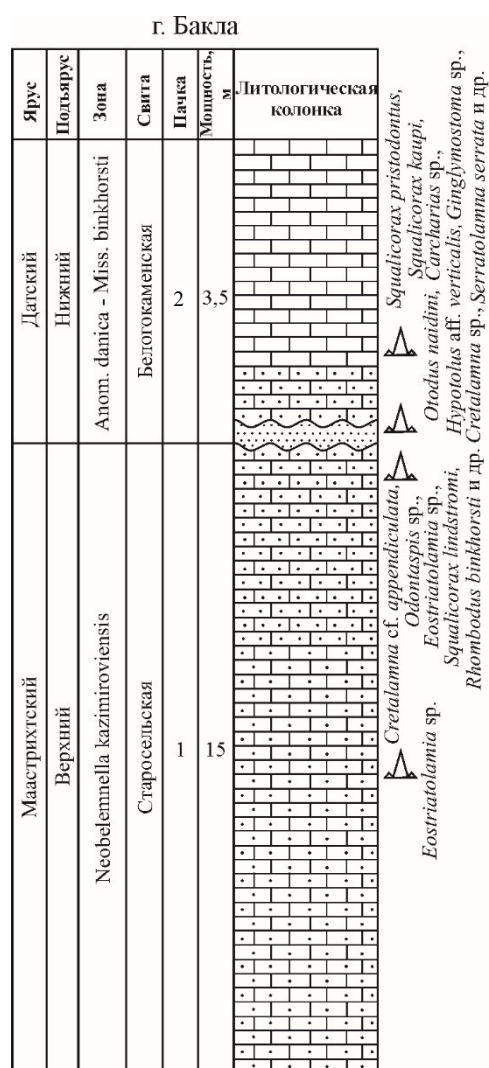


Рисунок 4.24. Разрез «Гора Бакла»

Пачка 1. Известняки литокластово-детритовые, песчанистые, светло-серые, биотурбированные. Присутствуют скопления слабо ориентированного по наслоению крупного детрита раковин двустворчатых моллюсков и брахиопод. Присутствуют кремневые фрагменты губок и морских ежей, слабо окатанные гальки песчанистых известняков в основании пачки. Верхние 5 м пачки представлены детритово-комковатыми, сильно песчанистыми известняками, биотурбированными, светло-серыми, с желтоватыми поверхностями выветривания в виде сот. Присутствуют линзовидные скопления слабо ориентированных по наслоению и плохо сортированных фрагментов двустворчатых моллюсков и брахиопод, единичные угловатые, темно-бурые гальки (до 1.5 см) и шаровидные конкреции фосфоритов. В отложениях пачки (более всего в кровле) обнаружены **зубы различных акул** *Cretalamna cf. appendiculata* (Agas.), *Squalicorax lindstromi* (Dav.), *Eostratolamia* sp., *Palaeogaleus* sp., *Scyliorhinus* sp., *Hemiscyllium* sp., и *Pararhincodon* sp., и **скатов** *Rhombodus binkhorsti* Dam., *Rhinobatos* sp., *Microbatis* sp., и *Dasyatis* sp. Кровля старосельской свиты неровная, осложненная разветвляющимися полостями диаметром до 0.2 м и глубиной до 0.7 м, которые заполнены мелкозернистыми, известковистыми, глауконитовыми песчаниками, образующими нижнюю часть белокаменной свиты датского яруса нижнего палеоцена. Данная часть разреза относится к зоне *Neobelelnella kazimiroviensis* (старосельская свита). Мощность пачки 15 м.



Пачка 2. В основании пачки развиты песчаники глауконитовые, известковистые. Присутствует детрит брахиопод, двустворок, криноидей, мшанок, морских ежей, иглы губок, раковины бентосных фораминифер, аморфные комки и обломки известняков. Цемент глинисто-карбонатный, участками ожелезненный. У основания присутствуют разноразмерные неокатанные и полуокатанные обломки подстилающих известняков, гальки фосфатов, фосфатизированные ядра брахиопод и фрагменты толстостенных раковин двустворок. В данной части пачки обнаружены **зубы различных акул** *Otodus naidini* Zhel., *Hypotodus* aff. *verticalis* (Agas.), *Cretalamna* sp., *Carcharias* sp., \**Serratolamna serrata* (Agas.), \**Squalicorax pristodontus* (Agas.), \**S. kaupi* (Agas.), \**Pseudocorax affinis* (Mun. In Agas.), *Squatina* sp., *Ginglymostoma* sp., *Hemiscyllium* sp., *Heterodontus* sp., *Palaeogaleus* sp., *Scyliorhinus* sp., *Paratriakis* sp., *Pararhincodon* sp., *Porodermoides* sp., и *Squalus* sp., и **скатов** *Raja* sp., *Smithraja* sp., \**Squatirhina lonzeensis* Casier, \**Rhombodus binkhorsti* Dam., *Rhinobatos* sp., *Dasyatis* sp., и *Coupoitezia* sp. (формы обозначенные звездочками переотложены из меловых отложений). Контакт с вышележащими известняками отчетливый, волнистый. Мощность данной части пачки от 0.1 м до 0.6 м.

Выше залегают известняки криноидно-мшанковые, песчанистые, серые, массивные с фрагментами морских ежей. В известняках (нижняя часть) обнаружены **зубы различных акул** *Lamniformes* indet., *Carcharhiniformes* indet., \**Serratolamna serrata* (Agas.), *Cretalamna* sp., *Hypotodus* sp., *Ginglymostoma* sp., *Orectolobus* sp., *Squatina* sp., *Hemiscyllium* sp., *Pararhincodon* sp., *Palaeogaleus* sp., *Scyliorhinus* sp., ?*Fountizia* sp., *Paratriakis* sp., и *Porodermoides* sp., и **скатов** *Smithraja* sp., \**Squatirhina* sp., *Rhinobatos* sp., *Dasyatis* sp., и *Coupoitezia* sp. (формы обозначенные звездочками переотложены из меловых отложений). Отложения относятся к зоне *Anomalina danica* – *Mississippina binkhorsti* (белокаменная свита). Мощность изученной части пачки 3.5 м.

**В верхнемеловых отложениях обнаружен следующий комплекс эласмобранхий:**

сеноман: *Xampylodon dentatus*, «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus*, *Cardabiodon* cf. *ricki*, *Hexanchus microdon*, *Gladioserratus magnus*, *Cretoxyrhina vraconensis*, *Cretoxyrhina* sp., *Ptychodus* sp., *Ptychodus decurrens*, *Pseudocorax* cf. *laevis*, *Sphenodus* sp., ?*Archeolamna* sp.;

турон: *Ptychodus decurrens*;

турон - коньяк: *Ptychodus anonymus*;

сантон: ?*Palaeohypotodus* sp.;

кампан: Неопределимые микромерные зубы акул, ?*Squalicorax* sp.;

маастрихт: **акулы** - *Cretalamna* cf. *appendiculata*, *Cretalamna* cf. *borealis*, *Squalicorax lindstromi*, *Odontaspis* sp., *Eostriatolamia* sp., *Pseudocorax affinis*, *Squatina* sp., *Heterodontus* sp.,

*Palaeogaleus* sp., *Scyliorhinus* sp., *Crassescyliorhinus* sp., *Hemiscyllium* sp., *Plicatoscyllium* sp., *Pararhincodon* sp., *Squalus* sp., и *Squalus* cf. *crenatidens*; **скаты** – *Rhombodus* *binkhorsti*, *Microbatis* sp., *Squatirhina* sp., *Rhinobatos* sp., и *Dasyatis* sp.

**В датских отложениях обнаружен следующий комплекс эласмобранхий:**

**Акулы** - *Otodus* *naidini*, *Cretalamna* cf. *appendiculata*, \**Squalicorax* *lindstromi*, \**Squalicorax* *pristodotus*, \**Squalicorax* *caupi*, \**Squalicorax* sp., \**Pseudocorax* *affinis*, *Hypotodus* sp., \**Eostriatolamia* sp., \**Serratolamna* *serrata*, *Carcharias* sp., *Jaekelotodus* sp., *Hexanchus* *microdon*, *Hexanchus* sp., *Squatina* sp., *Squalus* sp., *Squalus* cf. *crenatidens*, *Microetmopterus* sp., *Scymnodalatias* sp., *Heterodontus* sp., *Hemiscyllium* sp., *Cederstroemia* sp., *Orectolobus* sp., *Pararhincodon* sp., *Brachaelurus* sp., *Stegostoma* sp., *Ginglymostoma* sp., *Plicatoscyllium* sp., *Palaeorhincodon* sp., *Porodermoides* sp., *Scyliorhinus* sp., *Scyliorhinus* cf. *ptyctus*, *Cretascyliorhinus* sp., *Fountizia* sp., *Crassescyliorhinus* sp., *Platyrhizoscyllium* sp., *Prohaploblepharus* sp., *Pseudoscyliorhinus* sp., *Houribgaleus* sp., *Palaeogaleus* sp., *Palaeogaleus* cf. *faujasi*, *Paratiakis* sp., *Triakis* sp., *Iago* sp., *Danogaleus* sp.; **скаты** - *Rhinobatos* sp., \**Squatirhina* *lonzeensis*, *Raja* sp., *Rajorhina* sp., *Smithraja* sp., *Dasyatis* sp., *Coupoitezia* sp., и \**Rhombodus* *binkhorsti* (формы обозначенные звездочками переотложены из меловых отложений).

## ГЛАВА 5. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЗОЗОЙСКО-КАЙНОЗОЙСКИХ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ ПОДКЛАССА ELASMOBRANCHII

Мезозойские и кайнозойские эласмобранхии относятся к классу хрящевых рыб (Chondrichthyes), характерной особенностью которых является хрящевый скелет, сильно обызвествленный (усиленный призмами фосфата кальция) у большинства представителей. По современным данным, некоторые позднедевонские акулы, возможно, имели настоящий костный скелет, и только в результате последующих преобразований скелет стал полностью хрящевым (Long et al., 2015). По всей вероятности, это связано, с одной стороны, с облегчением скелета, а с другой – с большей его подвижностью. Наряду с особенностями функционирования кожного покрова (плакоидной чешуи), это могло быть связано с увеличением скорости передвижения животного. Как пишет Л.С. Гликман (1964): - «Кожные кости, по-видимому отсутствовали у всех селажий, но А.С. Вудворд (Woodward, 1940) отмечает наличие покровных костей у некоторых ксенокантов».

В современной фауне эласмобранхии представлены акулами и скатами, насчитывающими до 1200 видов. Все они относятся к подкогорте Neoselachii, берущей свое начало преимущественно с мезозоя. Когорта Эвселяхии (Euselachii) включает всех Неоселажий (Neoselachii), насчитывающих большое количество отрядов, и два самостоятельных отряда: Ктенакантиформы (Ctenacantiformes) - акулы с зубами кладодонтного типа, или с пирамидальной коронкой, которые просуществовали с позднего девона по триас, и Гибодонтиформы (Hybodontiformes), в основном хищные акулы, иногда склерофаги, как морские, так и пресноводные, существовавшие с позднего девона по поздний мел. По современным данным некоторые акулы с кладодонтным типом зубов, типично палеозойские ктенакантиформы и симмориформы, просуществовали вплоть до раннего мела (Guinot et al., 2013; Feichtinger et al., 2018).

Среди продвинутых эласмобранхий преобладают плотоядные хищники и склерофаги, однако имеются и планктонофаги. Для всего подкласса характерно два основных типа строения тела: удлинённая, торпедовидная форма (свойственная акулам) и сжатая в дорсовентральном направлении – уплощённая (свойственная скатам). Но имеются типы акул, которые внешне напоминают скатов: отряд морских ангелов (Squatiniformes) и пилоносов (Pristiophoriformes), имеющих сжатую в дорсовентральном направлении скатообразную форму тела. В отличие от скатов у акул жаберные щели открываются по бокам головы, в то время как у скатов жаберные щели расположены на ее вентральной стороне. Всего насчитывается от 5-ти, до 7-ми пар жаберных щелей. Также имеется рудимент зачелюстной жаберной щели, отверстия

брызгальца, расположенные позади глаз. Самцы всех видов отличаются от самок наличием птеригоподиев (наружных половых органов), хорошо различимых. На спинной стороне тела имеется один или два спинных плавника, иногда перед ними есть колючка, или шип (у современных – *Heterodontiformes* и *Squalidae*). У скатов спинные плавники небольшие, лежат в хвостовом отделе, или отсутствуют. Имеются две пары парных плавников – грудные и брюшные. У скатов большие грудные плавники сросшиеся с головой играют основную роль в локомоции. У всех акул, кроме колючих, пилоносов и скватинид, имеется непарный анальный плавник. Хвостовой плавник, как правило, гетероцеркальный, но некоторые скаты обладают бичевидным хвостом.

Осевой скелет у продвинутых форм представлен позвоночным столбом, разделяющимся по форме тел позвонков на туловищный и хвостовой отделы. У древних форм позвонки не развиты. В центре позвонка находится канал, по которому проходит хорда. Хорда имеет форму бус, расширяясь в полостях между позвонками и сужаясь внутри них. На спинных позвонках расположены верхние дуги, между которыми при слиянии образуется спинномозговой канал, в котором лежит спинной мозг. Нижние дуги хвостовых позвонков смыкаются друг с другом, образуя гемальный канал, по которому проходит хвостовая артерия и вена. (Губанов и др., 1986).

Череп разделяется на два отдела – мозговой, или нейрокраниум и висцеральный. Мозговой череп представляет собой сплошную хрящевую коробку, окружающую головной мозг. С черепом срастаются парные обонятельные капсулы, а в заднюю часть боковых стенок вырастают слуховые капсулы. Висцеральный череп состоит из преобразованных жаберных дуг. Челюстные дуги образованы парными хрящами – верхней и нижней челюстью. Верхняя челюсть (небно-квадратный хрящ) образует челюстной сустав с нижней челюстью (меккелев хрящ). На обеих челюстях есть зубы. У некоторых эласмобранхий есть 1 – 2 пары мелких губных хрящей, расположенных спереди челюстной дуги. Подъязычная, или геоидная дуга расположена сразу за челюстной дугой. Крупный парный верхний хрящ – гиомандибуляр подвижно прикреплен к слуховому отделу мозгового черепа, а его нижний конец подвижно сочленен с челюстной дугой (место сочленения верхней и нижней челюстей – челюстной сустав) и геоидом. Правый и левый геоид сочленяются друг с другом через мелкий хрящ – копулу. Сочленение челюстной дуги с мозговым черепом посредством гиомандибулярного хряща – гиостилия, характерно для сравнительно молодых в геологической истории видов эласмобранхий. У скатов подобное сочленение отличается от акул тем, что гиомандибулярный хрящ утратил связь с элементами подъязычной дуги. Амфистилия - сочленение челюстной дуги к мозговому черепу через подвесок (гиомандибулярный хрящ), а также посредством отростка небно-квадратного хряща, который сочленяется с основанием черепа, характерно для

относительно примитивных групп эласмобранхий. Однако Л.С. Гликман выделял еще и десмостилический тип, характерный только для ламноидных акул. Под десмостилией Л.С. Гликман понимает сочленение, в котором гиомандибулярный хрящ не участвует в поддержании челюстного аппарата, функция его сводится к поддержке подъязычного хряща. Задние концы ветвей верхней челюсти сходятся близко, так как в противном случае теряют связь с осевым черепом, к которому они подвешены связками (Гликман, 1956а).

Плавательного пузыря у хрящевых рыб нет, повышение плавучести достигается накоплением жира, главным образом в печени. Кишечник короткий, с развитым спиральным клапаном, увеличивающим поверхность всасывания. Спиральный клапан плавно переходит в короткую прямую кишку, открывающуюся в клоаку.

Оплодотворение у всех современных видов внутреннее. По типу размножения и развития они делятся на три группы: яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие. У яйцекладущих после оплодотворения яйцеклеток параллельно с их развитием происходит образование плотной роговой оболочки вокруг каждой яйцеклетки. По завершению этого процесса яйца, защищенные плотной оболочкой, откладываются на субстрат (дно бассейна, кусты водорослей или кораллов и т.п.), где и происходит их дальнейшее развитие. Яйцеживородящие хрящевые рыбы характеризуются эмбриогенезом, полностью протекающим внутри самки, но без какой-либо механической связи с организмом самки. В данном случае все развитие происходит за счет запасов желточного мешка, а организм самки выполняет, в основном, защитную функцию. Процесс завершается рождением полностью сформированного детеныша. Живородящие по характеру эмбриогенеза близки к яйцеживородящим, где процесс развития протекает полностью внутри самки. Однако эмбрионы в процессе развития связаны с организмом самки своеобразной «пуповиной», срастающейся со своего рода плацентой. Питательные вещества поступают к эмбрионам из организма матери. Процесс также завершается рождением полностью сформированного детеныша (Губанов и др., 1986).

Зубная система в той или иной степени дифференцирована. У некоторых форм эласмобранхий в морфологии зубов сильно проявлен половой и возрастной диморфизм.

## ГЛАВА 6. СИСТЕМАТИКА ЭЛАСМОБРАНХИЙ И ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ

### 6.1 Состояние систематики ископаемых эласмобранхий

Современная систематика ископаемых эласмобранхий базируется на комплексе признаков преимущественно изолированных зубов. Такими признаками являются элементы общей морфологии коронки и корня зубов, таксономическое значение которых до сих пор является предметом дискуссий. Так как зубная система эласмобранхий, в той или иной степени, дифференцирована, для определения комплекса признаков зубов, занимающих различное положение в челюсти, необходимы большие выборки из очень узких стратиграфических интервалов. При этом на определение систематического положения той или иной группы влияют как морфологические признаки самих зубов, так и реконструкция их расположения в челюсти. С течением времени находок целых озублений становится больше, что в свою очередь приводит к уточнению диагностики отдельно найденных зубов. В этой связи интересно отметить, что в первом справочнике по зубам эласмобранхий А. Капетта (Cappetta, 1987) отнес зубы *Acrodus dolloi* к гибодонтидам, но впоследствии, опираясь на работы Л.С. Гликмана и на более обширный материал, он отнес их к ламноидным акулам семейства Anacoracidae (Cappetta, 2012).

Практически до работ Л.С. Гликмана (1964, 1980), некоторые меловые и палеогеновые рода относили к современным родовым группам. Л.С. Гликман показал, что явление конвергенции достаточно широко проявлено у эласмобранхий, и такие рода как «*Oxyrhina*» и «*Isurus*» неоднократно появлялись в процессе эволюции в связи с исчезновением добавочных зубцов. Примерами конвергенции могут служить меловой род *Cretoxyrhina*, палеогеновый *Macrorhizodus*, и современный *Isurus*. Поэтому со временем авторы стали придавать большее значение признакам васкуляризации и морфологии корня, т.е. таксономический «вес» признаков корня увеличился. Так, отнесенный к скатам *Distobatus nutiae* Werner, 1989, позже А. Капеттой был причислен к гибодонтидам, на основании признаков, которыми обладают корни этих зубов (Cappetta, 2012).

Автор считает, что именно палеонтологический вид представляет таксон наименьшего ранга у древних эласмобранхий, так как систематика на основании изолированных зубов при отсутствии целых челюстей или их фрагментов является достаточно искусственной, что показано на примере современных акул рода *Carcharhinus* (Рисунок 6.1). На рисунке показано озубление трех различных современных видов акул рода *Carcharhinus*: *Carcharhinus falciformes*, *Carcharhinus galapagensis* и *Carcharhinus isodon* (Voigt, Weber, 2011). Красными стрелками

в выбранной паре *Carcharhinus falciformes* - *Carcharhinus galapagensis* выделено сильное морфологическое сходство верхних зубов, в тоже время для пары *Carcharhinus galapagensis* - *Carcharhinus isodon* показано сильное морфологическое сходство нижних зубов. Если предположить, что зубы с подобным морфологическим сходством мы встретим в ископаемом состоянии в одной выборке изолированных зубов, то вряд ли мы сможем различить эти виды. То, что сегодня принимается за палеонтологический вид, представляло собой несколько,

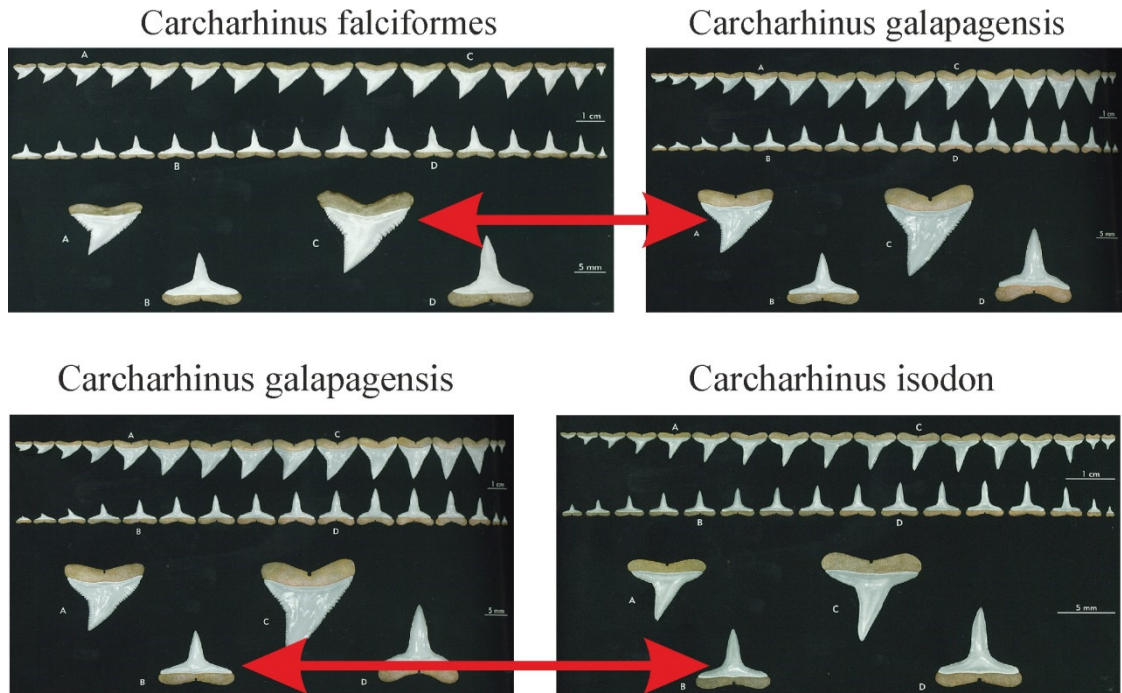


Рисунок 6.1. Морфологические сходства зубов разных видов рода *Carcharhinus* (изображения из работы Voigt and Weber, 2011)

возможно даже десятки видов. Соответственно, если мы выявили комплекс признаков, и определили их устойчивость, то можно выделять эту группу в отдельный палеонтологический вид. И в этом случае мы все равно будем иметь дело со сборной группой. В этой связи, выделение подвидов эласмобранхий на палеонтологическом материале, как это отмечено в некоторых работах М. Сиверсона – *Archaeolamna kopingensis kopingensis* (Siverson, 1992), или В.И. Железко – *Otodus minor minor*, *Otodus minor mediavus* и др. (Железко, Козлов, 1999), представляется нелогичным. Все подвиды, если позволяют признаки, должны рассматриваться как самостоятельные палеонтологические виды.

## 6.2 Результаты проведенных систематических исследований

### 6.2.1 Эволюционные изменения зубов гребнезубых акул группы «*Notidanodon*»

Гребнезубые акулы группы «*Notidanodon*» включены в состав семейства Hexanchidae, которое в современной фауне представлено тремя родами: *Heptranchias*, *Hexanchus* и *Notorynchus*. По мнению автора группа «*Notidanodon*» состоит как минимум из трех самостоятельных родов. Относительно недавно выделен новый род акул *Xampylodon*, относящийся к данной группе, типовым видом которого является *N. dentatus* (Woodward, 1886) (Cappetta et al., 2020).

Для описания морфологии зубов данной группы к уже существующим системам (Ward, Thies, 1987; Long et al., 1993 и др.) автором введены дополнительные параметры: апикальная линия, усредненная линия основания коронки и углы  $\alpha$ ,  $\beta$  и т.д., которые контролируются положением дистальных зубцов зуба (Триколиди, 2014; также см. Главу 3, Рисунок 3.5). Так как одним из наиболее диагностичных признаков зубов акул рассматриваемой группы является мезиальная зазубренность, состоящая из отдельно расположенных относительно крупных зубцов, род *Heptranchias*, зубы которого имеют такую-же особенность, автор рассматривает как близкородственный группе «*Notidanodon*».

Следует обратить внимание на то, что у зубов акул рода *Heptranchias* дистальная часть апикальной линии (dAL) на большинстве нижнебоковых зубов имеет значительный по размерам участок почти параллельный средней линии основания коронки (ML). Только на некоторых зубах эта линия может образовывать острый угол с линией основания коронки, который образован в мезиальном направлении (т. е. дистальные зубцы могут увеличиваться в дистальном направлении), в отличие от видов акул рода «*Notidanodon*», у которых углы  $\alpha$  и  $\beta$  образованы с дистальной стороны. По описанным признакам зубы акул *N. aff. lanceolatus*, обнаруженные в Крыму, очень похожи на зубы рода *Heptranchias*. По всей видимости, *N. aff. lanceolatus* является предковой формой для акул рода *Heptranchias*. У *Heptranchias* отношение величины первого мезиального зубца к первому дистальному сопоставимо с таковым у «*Notidanodon*». Взгляды о том, что оба рода близкородственны, не являются новыми: Д. Мэйси и К. Вольфрам (Maisey, Wolfram 1984) рассматривали морфологию зубов рода *Notidanodon* как разновидность *Heptranchias*. Автор данной работы не придерживается такой позиции, считая оба рода самостоятельными, однако, в свете новых данных, суть идеи Д. Мэйси и К. Вольфрам о близости этих родов кажется вполне логичной и правильной.

Детально проанализировав конструкцию озубления современных гексанхид и всю имеющуюся на сегодня информацию по ископаемым зубам группы «*Notidanodon*», автор



пришел к выводу, что если расположить зубы, занимающие приблизительно одинаковое положение в челюсти, в зависимости от их геологического возраста, то можно выявить тренд изменений. Для объективности выбирались зубы с наименьшими углами дистальной части ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ), что позволяет проследить не пределы изменения этих углов у конкретного вида, а наметить тренд преобразований.

Попробуем рассмотреть изменение ряда морфологических признаков, который ведет от наиболее вероятной предковой формы рода «*Notidanodon*» к *Heptranchias*. Скорее всего, такими формами являются виды *N. dentatus* или *N. lanceolatus*. Попробуем проследить изменение формы апикальной линии AL во времени. Наиболее характерной ее частью является дистальная часть (dAL). Рассмотрим изменение углов  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$  с течением времени. Напомним, что «*Notorhynchus pectinatus*», рассмотренный в работе Ш. Эпплгейта (Applegate, 1965), в данном случае рассматривается как самостоятельный вид рода «*Notidanodon*».

В результате были отобраны изображения самых древних представителей группы из работы Д. Ворда и Д. Тиса (Ward, Thies, 1987), относящихся к готериву, и последовательно распределены все изображения по возрасту вплоть до современных *Heptranchias*. На изображении (Рисунок 6.2) видно, что в эволюционном развитии все углы  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$  уменьшались. Графически это выражается в том, что дистальная часть апикальной линии (dAL) выполаживается (Рисунок 6.2.1, 1–7). У «*N.* aff. *lanceolatus*» угол  $\beta$ , который, возможно, равен  $\alpha$  (т.к. первый дистальный зубец не сохранился), сопоставим с таковым у *Heptranchias howelii*. По своим морфологическим признакам апикальная линия «*N.* aff. *lanceolatus*» ближе к линии *Heptranchias*, чем к «*Notidanodon*». Также следует отметить, что скорость эволюционных преобразований была достаточно высокой. Изменения угла  $\beta$  от  $38^\circ$  до  $1.5^\circ$ – $2^\circ$  у видов рода «*Notidanodon*» произошли за время от готерива (*N. lanceolatus*) до сеномана («*N.* aff. *lanceolatus*»), в то время как близкие значения у *Heptranchias howelii* (угол  $\alpha \approx 1.5^\circ$ ) наблюдаются в палеогене. По всей видимости, за время от сеномана до начала палеогена происходили изменения не только размеров животных, но и формы основания коронки зубов и размеров мезиальной зазубренности. Вероятно, в верхнем мелу – нижнем палеогене следует ожидать нахождение форм с относительно уменьшенными размерами мезиальной зазубренности (редуцированными) и с приблизительно такой же дистальной частью апикальной линии (dAL), как у «*N.* aff. *lanceolatus*» который обнаружен в Крыму. Также следует обратить внимание на то, что у видов *Heptranchias howelii* (Reed, 1946) и *Heptranchias perlo* (Bonnaterre, 1788) угол  $\alpha$  или  $\alpha = \beta$  переходит через значение  $0^\circ$  и доходит не менее чем до  $-5^\circ$ , т. е. продолжает изменение в том же направлении.

За время, прошедшее после опубликования предложенного автором тренда изменений, вышло несколько зарубежных работ с описанием новых находок зубов из юрских отложений,

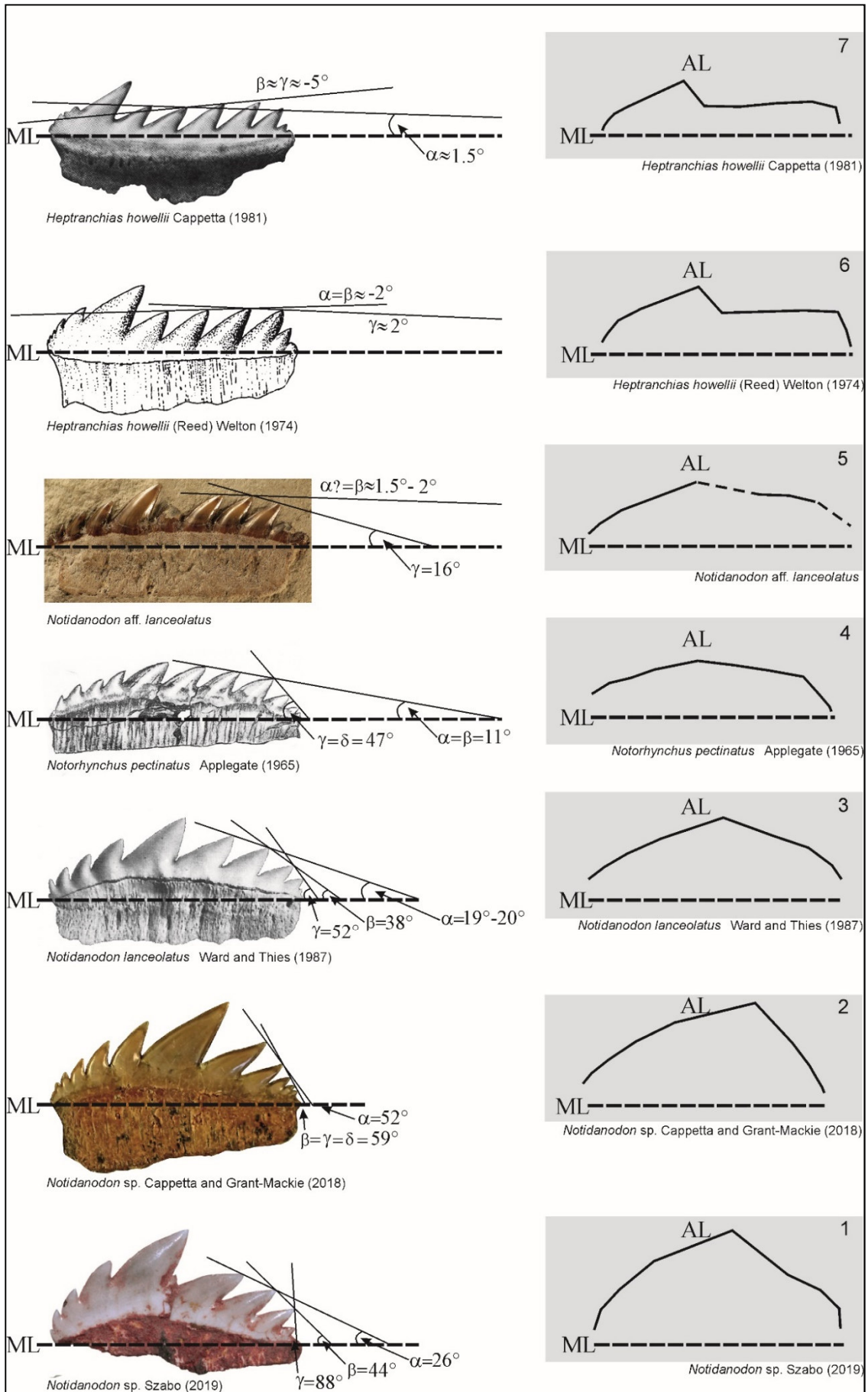


Рисунок 6.2. Предложенный новый метод определения филогенетической взаимосвязи родов «*Notidanodon*» и *Heptranchias* семейства Hexanchidae

относящихся к группе «*Notidanodon*» (Cappetta, Grant-Mackie, 2018; Szabo, 2019). Если новые образцы расположить также в порядке «раньше/позже», то по развитию дистальной части и по углам, которые, как оказалось, являются наибольшими, они хорошо вписываются в предложенный автором тренд изменений, занимая самую нижнюю его позицию (Рисунок 6.2).

Зубы из верхнеюрских отложений (Рисунок 6.2, апикальные линии 1, 2) имеют наибольшие углы дистальной части; зубы из меловых (готерив – сеноман) отложений (Рисунок 6.2, апикальная линия 3, 4, 5) имеют средние значения с постепенно выполаживающимися углами; зубы из палеогена (Рисунок 6.2, апикальная линия 6, 7) имеют горизонтальные участки дистальной части апикальной линии, или отрицательные углы (Рисунок 6.2, апикальная линия 7).

### **6.2.2. Особенности морфологии зубов акул рода *Cretodus* и состав семейства *Cretodontidae***

Род *Cretodus* был выделен М.И. Соколовым в 1965 году. Как пишет автор: «Мюнстер из мела Кведлинбурга (к югу от Магдебурга) описал очень маленький зуб (по-видимому, один из самых задних боковых зубов верхней челюсти), у которого сохранилась коронка в форме высокого треугольника и один из боковых зубцов довольно длинный, тесно связанный с коронкой; второй боковой зубец не сохранился. У основания коронки эмаль образует мелкие складочки; на основании этого признака Мюнстер назвал этот зуб *Odontaspis semiplicatus*» и далее «В 1875 году Г.Б. Гейниц описал из нижнего Пленера под названием *Otodus sulcatus* высокие конусовидные зубы с режущими краями, с крепкими треугольными боковыми зубчиками. Наличие складок эмали как с внутренней, так и с наружной стороны в нижней части коронки сближает зуб, описанный Г.Б. Гейницем, с зубом описанным Л. Агасицем.... Вопрос о том, считать ли виды *Odontaspis stimplicatus* и *O. sulcatus* самостоятельными или принадлежащими одному виду (М. Лериш), в настоящее время, за недостатком материала и невозможностью ознакомиться с оригиналами, мне кажется, не может быть решен. Но, так как описание и изображение у Г.Б. Гейница значительно лучше, чем у Мюнстера, я предпочитаю пользоваться названием *O. sulcatus*» (Соколов, 1978 стр. 47 - 50). М.И. Соколов представил в работе, наиболее вероятную на тот момент, реконструкцию озубления этих акул, которые имеют достаточно массивный корень с хорошо развитыми ветвями, треугольную коронку и ребристость в основании коронки. Если рассмотреть изображения в первоисточниках (Рисунок 6.3 – авторы обозначены красным цветом), то можно видеть, что корень в принципе, во всех случаях достаточно широкий, но в первой работе Г.Б. Гейница (Geinitz, 1843) он не толстый (Рисунок 6.3, фиг. 1Б). Представленные образцы в работе А. Капетты (Cappetta, 2012) демонстрируют все основные признаки, которыми обладает *Cretodus* (Рисунок 6.3, фиг.3А – 3Д).

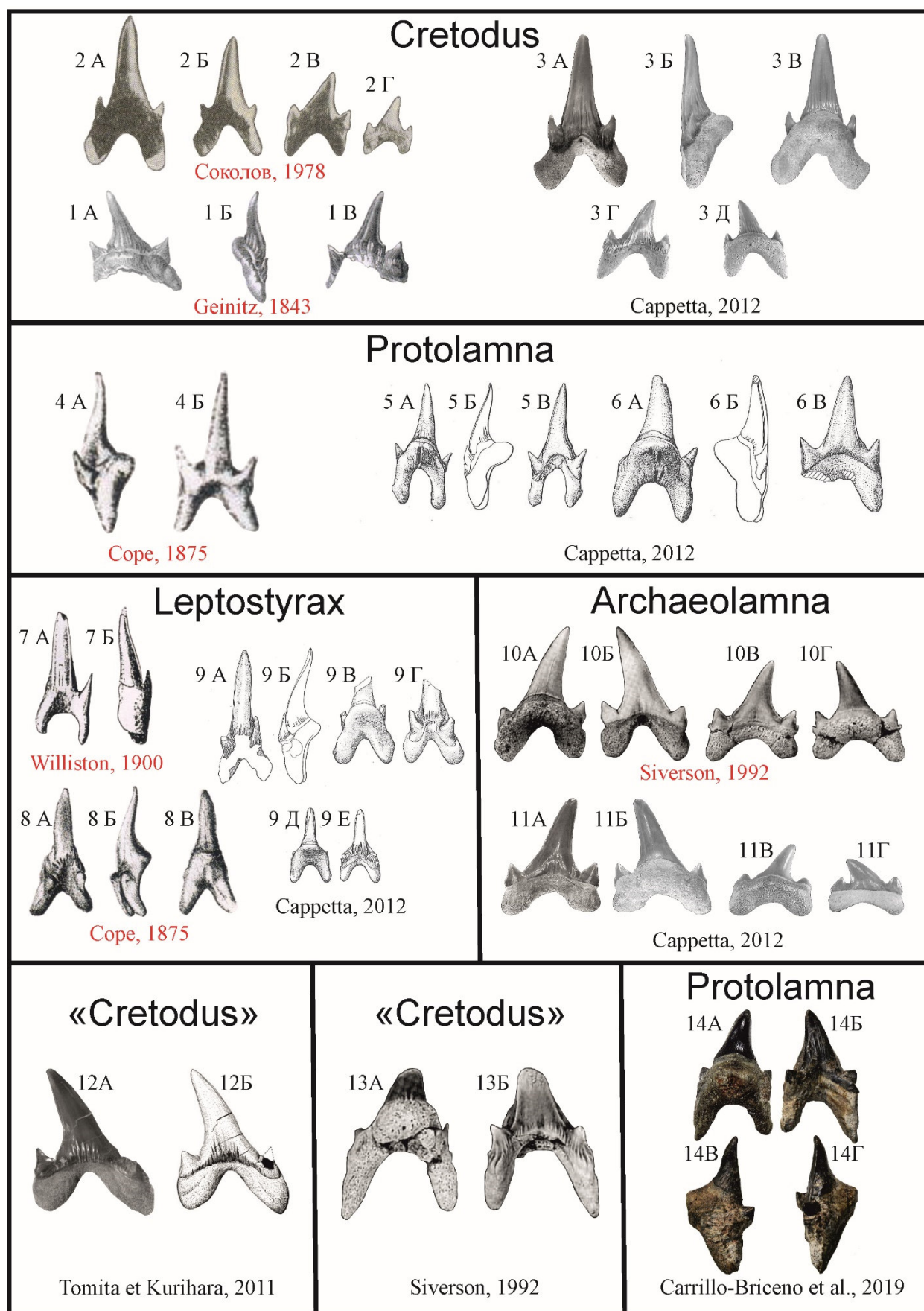


Рисунок 6.3. Рода *Cretodus*, *Leptostyrax*, *Archeolamna* и *Protolamna* являются близкородственными и отнесены к семейству Cretodontidae

*К рис. 6.3: Cretodus* – фиг. 1 (1А – лингвальный вид; 1Б – латеральный вид; 1В – лабиальный вид), фиг. 2 (2А, 2Б – лингвальный вид; 2В, 2Г – лабиальный вид), фиг. 3 (3А, 3Г – лабиальный вид; 3Б – латеральный вид; 3В, 3Д – лингвальный вид); *Protolamna* – фиг. 4 (4А – латеральный вид; 4Б – лабиальный вид), фиг. 5 (5А – лингвальный вид; 5Б – латеральный вид; 5В – лабиальный вид), фиг. 6 (6А – лингвальный вид; 6Б – латеральный вид; 6В – лабиальный вид); *Archeolamna* – фиг. 10 (10А, 10Г – лингвальный вид; 10Б, 10В – лабиальный вид), фиг. 11 (11Б, 11В – лингвальный вид; 11А, 11Г – лабиальный вид); *Leptostyrax* – фиг. 7 (7А – лабиальный вид; 7Б – латеральный вид), фиг. 8 (8А – лабиальный вид; 8Б – латеральный вид; 8В – лингвальный вид), фиг. 9 (9А, 9Г, 9Е – лабиальный вид; 9Б – латеральный вид; 9В, 9Д – лингвальный вид). Зубы, относимые отмеченными на рисунке авторами к роду «*Cretodus*» – фиг. 12 (12А, 12Б – лабиальный вид), фиг. 13 (13А – лингвальный вид; 13Б – лабиальный вид); Зуб отнесенный к роду *Protolamna* – фиг. 14 (14 А – лингвальный вид; 14Б – лабиальный вид; 14В, 14Г – латеральный вид).

Относительно высокие передние зубы и широкие боковые, где в основании коронки эмаль имеет ребристость. У *Archeolamna* корень тоже относительно широкий, но имеются уплощения ветвей корня, хотя при этом корень в районе сосочка является толстым (Рисунок 6.3, фиг. 10А). Некоторые *Protolamna* также демонстрируют расширение корней на боковых зубах, ребристость поверхности эмали в основании коронки, и расширенные добавочные вершины (Рисунок 6.3, фиг. 6В). При этом у некоторых видов корень такой же широкий, как у *Cretodus*. У рода *Leptostyrax* есть пересечения признаков корня с *Protolamna* (Рисунок 6.3, фиг. 9Д, 9Е), а сосочек корня может быть относительно выпуклым на боковых зубах (Рисунок 6.3, фиг. 9В).

Учитывая литературные данные, можно видеть, что в ряду *Cretodus* – *Archeolamna* – *Protolamna* – *Leptostyrax* всегда есть пересечение признаков корня и общей морфологии коронки в любой из выбранных пар этого ряда. Общность строения корней зубов этих родов говорит, в первую очередь, об их таксономическом родстве. В.И. Железко справедливо выделил семейство Cretodontidae (типовой род *Cretodus*), включив в него все четыре указанных выше рода, и дал подробное описание зубных аппаратов этих акул (Железко, Козлов, 1999). Следует отметить, что во многих работах признаку «ребристость эмали в основании коронки» придается слишком большое значение. В результате на этом основании некоторые зубы, близкие по форме к *Archeolamna* относят к роду *Cretodus* (Tomita, Kurihara, 2011, Рисунок 6.3, фиг. 12). Здесь явная переоценка таксономического значения данного признака. Как было показано относительно недавно, заднебоковые зубы *Archeolamna* могут иметь сильно выраженную ребристость эмали в основании коронки (Underwood, Cumbaa, 2010). Иногда авторы, по-разному понимая объемы рода, ранее относили вид *Protolamna borodini* в одном случае к роду *Cretodus* (= *Plicatolamna*) (Cappetta, Case, 1975; Cappetta, 1987; Siverson, 1992, Рисунок 6.3, фиг. 13), в другом, немного позже, к роду *Protolamna* (Cappetta, 2006, 2012). Подобные взгляды только подтверждают родство этих родов, которые в современной системе отнесены к разным семействам (Cappetta, 2012). Наиболее интересным примером пересечения признаков у зубов

рассматриваемых родов является относительно недавно выделенный вид *Protolamna ricaurtei* из баррема – апта Южной Америки (Колумбия) (Carrillo-Briceno et al., 2019, Рисунок 6.3, фиг. 14). Как видно из представленного изображения корни зубов достаточно толстые (Рисунок 6.3, фиг. 14В, 14Г), что сближает их с видом *Protolamna borodini* и с некоторыми *Cretodus*. Параллельные ветви корня типичные для *Protolamna* (Рисунок 6.3, фиг. 14А, 14Б). Интересным является расположение добавочных зубцов, которые «сидят» на особых выростах корней (Рисунок 6.3, фиг. 14В), данный признак является характерным для рода *Leptostirax* (Рисунок 6.3, фиг. 7Б, 8Б, 9А, 9Б). Т.е. у рассматриваемого вида рода *Protolamna* мы видим признаки характерные для двух других родов, что подтверждает их родство и является основанием относить вышеперечисленные рода к семейству Cretodontidae.

### 6.2.3 Определение систематического положения хрящевых рыб по обломкам зубов

Изучением внутреннего строения зубов хрящевых рыб занимались как отечественные, так и зарубежные специалисты. Л.С. Гликман (1964), изучая внутреннее строение зубов хрящевых рыб, пришел к выводу, что оно может быть положено в основу их системы. В результате им было выделено два инфракласса: Orthodonta и Osteodonta. Однако, более детально внутренним строением зубов занималась Р.А. Мертинене (Мертинене, 1982; Mertinene, 1998). В данных исследованиях было показано различие внутреннего строения зубов, принадлежащих к разным родам акул. Были сделаны шлифы зубов, занимающих различное положение в челюсти. В результате выяснено, что характер сети дентиновых каналов, наряду с другими признаками, имеет важное значение при сравнении внутреннего строения зубов. В результате были сделаны выводы о том, что особенности внутреннего строения зубов являются родовым (а возможно и видовым) признаком (Мертинене, 1982, стр. 81; Mertinene, 1998, стр. 131).

Автор попытался определить родовую принадлежность хрящевых рыб по обломкам зубов с использованием томографии. Обломки представляют собой коронку зуба лишенную корня. При этом следует отметить, что определение систематического положения хрящевых рыб по обломанным зубам (лишенным корня и нижней части основания коронки) морфологически, в большинстве случаев, невозможно. Особенно это касается зубов ламноидных акул.

Использованные в данном исследовании обломки зубов происходят из различных стратиграфических уровней меловых отложений Юго-Западного Крыма.

Для решения поставленной задачи, в первую очередь, была сделана рентгеновская компьютерная томография целых зубов, относящихся к различным отрядам хрящевых рыб. В дальнейшем, полученные данные по внутреннему строению целых зубов использовались как эталоны для сравнения.

На снимке (Рисунок 6.4 фиг.1) показано изображение зуба *Hybodus* в сечении. Хорошо видно равномерное распределение сети дентиновых каналов в пределах коронки, и более частая их сеть в пределах корня. Центральный канал (располагается в центре главной вершины зуба) по толщине незначительно отличается от остальных каналов. Большая часть каналов в данном сечении ориентирована в лабиально-лингвальном направлении. Данное строение зубов характерно для акул отряда *Hybodontiformes*.

На изображении (Рисунок 6.4 фиг.2) показано сечение зуба *Synechodus*. Основная часть дентиновых каналов располагается в пределах корня. Их ориентировка, в данном сечении, имеет два основных направления: лабиально-лингвальное и апикально-базальное. В пределах коронки сеть дентиновых каналов слабо выражена, но имеется пульпарная полость в основании главной вершины зуба и отходящий от нее вверх пульпарный канал. Такие же каналы, но более мелкие, присутствуют в центральных частях добавочных зубцов. Данное строение зубов характерно для акул отряда *Synechodontiformes*.

На снимке (Рисунок 6.4 фиг.3) показан зуб акул рода *Sphenodus*. Отчетливо высвечена внутренняя система дентиновых каналов с отходящими от них дентиновыми каналцами. Основной особенностью данной сети является практически параллельное расположение основных каналов протягивающихся вдоль вершины зуба.

Все остальные изображения (Рисунок 6.4 фиг.4,5,6) представляют собой обломки зубов, которые необходимо было идентифицировать.

На обломке зуба (Рисунок 6.4 фиг.4) высвечена внутренняя система дентиновых каналов, которая в основании коронки представляет собой ряд невысоких каналов, расположенных под некоторым углом к краю коронки зуба. И только в центральной части видны каналы, проходящие через всю коронку. Подобная структура каналов характерна для зубов акул относящихся к отряду *Lamniformes*. Более точно идентифицировать этот обломок не представляется возможным.

На изображении (Рисунок 6.4 фиг.5) хорошо высвечена пульпарная полость в основании коронки и отходящий от нее пульпарный канал, протягивающийся в центральной части в апикальном направлении. Подобная внутренняя структура наблюдалась на изображении (Рисунок 6.4 фиг.2) и характерна для зубов акул отряда *Synechodontiformes*. Поэтому с относительной долей вероятности можно отнести данный обломок к зубам акул рода *Synechodus*.

На последнем изображении (Рисунок 6.4 фиг.6) показано сечение обломка зуба с реконструированной сетью дентиновых каналов. Сеть была восстановлена по серии сечений, на которых были высвечены части сети дентиновых каналов. Хорошо видно, что все три

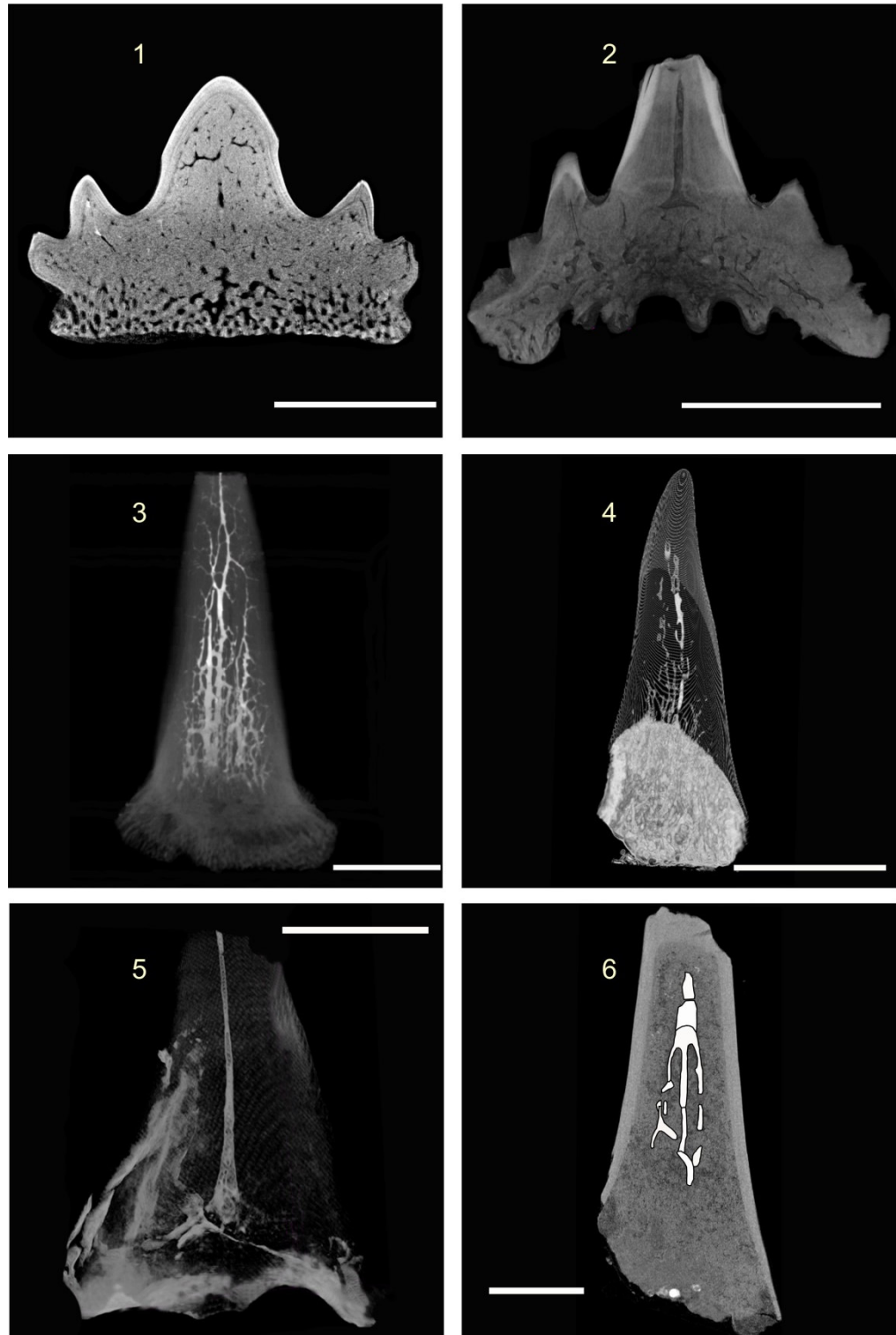


Рисунок 6.4 Изображение зубов с различными типами систем дентиновых каналов

Фиг. 1. *Hybodus*, масштабная линейка – 1 см; фиг. 2. *Synechodus*, мас. лин. – 0.4 см; фиг. 3. *Sphenodus*, мас. лин. – 0.5 см; фиг. 4. *Lamniiformes*, мас. лин. – 0.3 см; фиг. 5. *Synechodus*, мас. лин. – 0.1 см; фиг. 6. *Sphenodus*, мас. лин. – 0.15 см. фиг. 3 – 6. Нижний мел Крыма.



основных канала располагаются в центральной части коронки зуба и практически параллельны друг другу. В апикальной части они сливаются, что может свидетельствовать о густой сети дентиновых канальцев расположенной в этой части. Подобную структуру сети каналов мы наблюдали на изображении (Рисунок 6.4 фиг.3) зуба, относящегося к роду *Sphenodus*. Данный обломок может быть определен как зуб, относящийся к акулам рода *Sphenodus*. Параллельная сеть не наблюдалась у других зубов, принадлежащих к различным формам акул, включая литературные данные.

В результате проведенных исследований данные, полученные при изучении зубов акул с помощью компьютерной томографии, могут быть использованы как дополнительный метод, наряду с использованием шлифов, позволяющий в некоторых случаях идентифицировать зубы по обломкам лишенным корней. В результате выяснено, что одни обломки могут быть определены до отряда, другие, с относительной долей вероятности, до рода. Если привести как пример обломок определенный как *Sphenodus*, то в данном случае можно говорить и о видовой принадлежности, если использовать при сравнении форму поперечных сечений коронки зуба (Триколиди, Нилов, 2014).

### 6.3 Принимаемая классификация эласмобранхий

В работе принята система, предложенная А. Капеттой (Cappetta, 2012). Исключением являются рода *Eostriatolamia*, *Hispidaspis* и *Carcharias*, которые отнесены к семейству Carchariidae, род *Cretalamna* отнесен к семейству Otodontidae, и семейство Jaekelodontidae в объеме, предложенном Л.С. Гликманом (1964). Семейство Cretodontidae рассматривается как валидное и принято в объеме, предложенном В.И. Железко (Железко, Козлов, 1999).

- Класс Chondrichthyes Huxly 1880
- Подкласс Elasmobranchii Bonaparte 1883
- Когорта Euselachii Hay 1902
  - Отряд Hybodontiformes Maisey 1975
    - Семейство Hybodontidae Owen 1846
      - Род *Meristodonoides* Underwood and Cumbaa 2010
      - Род *Strophodus* Agassiz 1838
    - Семейство Ptychodontidae Jaekel 1898
      - Род *Ptychodus* Agassiz 1843
  - Подкогорта Neoselachii Compagno 1977
    - Надотряд Squalomorphii Compagno 1973
      - Отряд Hexanchiformes Buen 1926
        - Семейство Hexanchidae Gray 1851
          - Род *Hexanchus* Rafinesque 1810
          - Род «*Notidanodon*» Cappetta 1975

- Род *Xampylodon* Cappetta et al. 2019  
 Род *Pachyhexanchus* Cappetta 1990  
 Род *Gladioserratus* Underwood et al. 2011  
 Семейство Crassodontidae Kriwet and Klug 2011  
 Род *Crassodontidanus* Kriwet and Klug 2011  
 Семейство Orthacodontidae Glikman 1957  
 Род *Sphenodus* Agassiz 1843  
 Семейство Paraorthacodontidae Glikman 1958  
 Род *Paraorthacodus* Glikman 1957  
 Семейство Pseudonotidae Underwood and Ward 2004  
 Pseudonotidae gen. et sp. indet  
 Отряд Squaliformes Goodrich 1909  
 Семейство Squalidae Bonaparte 1834  
 Род *Squalus* Linnaeus 1758  
 Семейство Etmopteridae Fowler 1934  
 Род *Microetmopterus* Siverson 1993  
 Семейство Somniosidae Jordan 1888  
 Род *Scymnodalatias* Garrick 1956  
 Отряд Squatiniformes Buen 1926  
 Семейство Squatinidae Bonaparte 1838  
 Род *Squatina* Dumeril 1806  
 Надотряд Galeomorphii Compagno 1973  
 Отряд Heterodontiformes Berg 1937  
 Семейство Heterodontidae Gray 1851  
 Род *Heterodontus* Blainville 1816  
 Отряд Orectolobiformes Applegate 1972  
 Семейство Hemiscylliidae Gill 1862  
 Род *Hemiscyllium* Smith 1837  
 Семейство Orectolobidae Jordan and Fowler 1903  
 Род *Cederstroemia* Siverson 1995  
 Род *Orectolobus* Bonaparte 1843  
 Семейство Parascylliidae Gill 1862  
 Род *Pararhincodon* Herman 1976  
 Семейство Brachaeluridae Applegate 1972  
 Род *Brachaelurus* Ogilby 1906  
 Семейство Stegostomatidae Gill 1862  
 Род *Stegostoma* Muller and Henle 1837  
 Семейство Ginglymastomatidae Gill 1862  
 Род *Ginglymastoma* Muller and Henle 1837  
 Род *Plicatoscyllium* Case and Cappetta 1997  
 Семейство Rhincodontidae Garman 1913  
 Род *Palaeorhincodon* Herman 1974  
 Отряд Orectolobiformes incertae familiae  
 Род *Dorsetoscyllium* Underwood and Ward 2004  
 Род *Annea* Thies 1983

- Отряд Lamniformes Berg 1937
- Семейство Cretodontidae Zhelezko 1999
    - Род *Protolamna* Cappetta 1980
    - Род *Archaeolamna* Siverson 1992
    - Род *Cretodus* Sokolov 1965
    - Род *Leptostyrax* Williston 1900
  - Семейство Odontaspidae Muller and Henle 1839
    - Род *Odontaspis* Agassiz 1843
  - Семейство Carchariidae Jordan and Gilbert 1883
    - Род *Hispidaspis* Sokolov 1978
    - Род *Carcharias* Rafinesque 1810
    - Род *Eostriatolmia* Glikman 1980
  - Семейство Jaekelodontidae Glikman 1964
    - Род *Jaekelotodus* Menner 1928
    - Род ?*Palaeohypotodus* Glikman 1964
    - Род *Hypotodus* Jaekel 1895
  - Семейство Cretoxyrhinidae Glikman 1958
    - Род *Cretoxyrhina* Glikman 1958
  - Семейство Paraisuridae Herman 1979
    - Род *Paraisurus* Glikman 1957
  - Семейство Cardabiodontidae Siverson 1999
    - Род *Cardabiodon* Siverson 1999
  - Семейство Otodontidae Glikman 1954
    - Род *Cretalamna* Glikman 1958
    - Род *Otodus* Agassiz 1838
  - Семейство Anacoracidae Casier 1947
    - Род *Squalicorax* Whitley 1939
  - Семейство Pseudocoracidae Cappetta 2012
    - Род *Pseudocorax* Priem 1897
  - Семейство Serratolamnidae Landemaine 1991
    - Род *Serratolamna* Landemaine 1991
- Отряд Carcharhiniformes Compagno 1973
- Семейство Scyliorhinidae Gill 1862
    - Род *Porodermoides* Noubhani and Cappetta 1997
    - Род *Scyliorhinus* Blainville 1816
    - Род *Cretascyliorhinus* Underwood and Mitchell 1999
    - Род *Foumtizia* Noubhani and Cappetta 1997
    - Род *Platyrhizoscyllium* Adnet 2006
    - Род *Pseudoscyliorhinus* Muller and Diedrich 1991
    - Род *Crassescyliorhinus* Underwood and Ward 2008
    - Род *Prohaploblepharus* Underwood and Ward 2008
  - Семейство Triakidae Gray 1851
    - Род *Khouribgaleus* Noubhani and Cappetta 1997
    - Род *Palaeogaleus* Gurr 1962
    - Род *Paratriakis* Herman 1977

- Род *Triakis* Muller and Henle 1838  
 Род *Iago* Compagno and Springer 1971  
 Семейство Carcharhinidae Jordan and Evermann 1896  
 Род *Danogaleus* Noubhani and Cappetta 1997  
 Отряд Synechodontiformes Duffin and Ward 1993  
 Семейство Palaeospinacidae Regan 1906  
 Род *Synechodus* Woodward 1888  
 Synechodontiformes incerta familiae  
 Род ?*Microvenerator* Cuny, Rieppel and Sander 2001  
 Надотряд Batomorphii Cappetta 1980  
 Отряд Rajiformes Berg 1937  
 Семейство Rhinobatidae Muller and Henle 1838  
 Род *Rhinobatos* Linck 1790  
 Rinobatoidei incerta familiae  
 Род *Microbatis* Cappetta 1993  
 Род *Squatirhina* Casier 1947  
 Семейство Rajidae Blainville 1816  
 Род *Raja* Linnaeus 1758  
 Род *Rajorhina* Jaekel 1894  
 Род *Smithraja* Herman 1986  
 Отряд Myliobatiformes Compagno 1973  
 Семейство Dasyatidae Jordan 1888  
 Род *Dasyatis* Rafinesque 1810  
 Dasiatoidea incerta familiae  
 Род *Coupagezia* Cappetta 1982  
 Miliobatoidea Compagno 1973  
 Семейство Rhombodontidae Cappetta 1987  
 Род *Rhombodus* Dames 1881

#### 6.4 Палеонтологические описания

В изученных разрезах берриасского – датского ярусов Крыма обнаружены зубы эласмобранхий, относящиеся к 73 родам 38-ми семейств, из которых присутствие 32-х родов для Крыма выявлено впервые

В данном разделе описаны наиболее важные для систематики, стратиграфии и палеогеографии зубы обнаруженных эласмобранхий. Представлено несколько основных типов плакоидных чешуй.

**Класс Chondrichthyes Huxley, 1880**

**Подкласс Elasmobranchii Bonaparte, 1838**

**Когорта Euselachii Hay, 1902**

**Отряд Hybodontiformes Maisey, 1975**

Семейство *Hybodontidae* Owen, 1846Род *Meristodonoides* Underwood and Cumba, 2010

**Типовой вид.** *Hibodus rajkovichii* Case, 2001

**Диагноз.** Гибодонтные акулы известны преимущественно по изолированным зубам. Озубление имеет низкую степень гетеродонтности, которая выражается в изменении величины главной вершины и размера зубов. Зубы, близкие к симметричным, или слегка наклонены дистально. Имеется слабый лингвальный изгиб главной вершины зуба. Сечение зуба округлое или овальное (слегка уплощенное в лабиально-лингвальном направлениях) и имеет четкую, но слабовыраженную, режущую кромку. Добавочные зубцы отсутствуют, либо слабо выражены по сравнению с главной вершиной. Орнамент представлен прямой ребристостью наиболее четко проявленной в основании и центральной части зуба на лабиальной и лингвальной поверхности. Корень невысокий, расширен в лабиально-лингвальном направлениях и имеет большое количество питательных отверстий.

*Meristodonoides* sp.

Табл. I, фиг 1.

**Материал.** Один боковой зуб; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, плато Кермен, Первомайский карьер, нижний мел, нижний готерив.

**Описание.** Зуб лишен корня, имеет слабовыраженную окатанность. Главная вершина слегка наклонена дистально, а так же имеет небольшой наклон лингвально. Элементы сохранившихся частей основания коронки свидетельствуют о том, что у зуба отсутствовали добавочные вершины. Сечения главной вершины зуба имеют овальную форму с выраженными режущими кромками. В основании коронки, как на лабиальной, так и на лингвальной поверхности имеются высокие ребра, которые покрывают всю поверхность основания. Режущая кромка главной вершины в основании постепенно переходит в очень слабовыраженный гребень боковых «площадок» коронки. Сохранившиеся элементы корня на внутренней стороне основания коронки свидетельствуют о высокой степени васкуляризации корня.

**Замечания.** Род *Meristodonoides* был установлен на основании зубов, ранее относимых к роду *Hybodus*, и отличается от последнего признаками охарактеризованными выше в диагнозе. Он включает четыре номинальных таксона: *Meristodonoides rajkovichii* (Case, 2001), *M. butleri* (Thurmond, 1971), *M. montanensis* (Case, 1978), *M. novojerseyensis* (Case, Cappetta, 2004). Описанная выше находка зуба *Meristodonoides* sp. не может быть соотнесена ни с одним из перечисленных видов. Между тем, данный экземпляр морфологически наиболее близок к зубам cf. *Meristodonoides*, описанным из верхнеюрских отложений Швейцарии (Leuzinger et al., 2017).

**Распространение.** Нижний готерив Крыма.

### Семейство Hybodontidae Owen, 1846

**Замечания.** Наличие морфологически близких плавниковых шипов у *Asteracanthus* и *Strophodus*, а также челюстных зубов *Asteracanthus* по форме близких к *Hybodus* (Stumpf et al., 2021), дают основание относить род *Strophodus* к семейству Hybodontidae с некоторой долей условности.

### Род *Strophodus* Agassiz, 1838

**Типовой вид.** *Strophodus longidens* Agassiz, 1838

**Диагноз.** Гибодонтные акулы известны преимущественно по изолированным зубам и плавниковым шипам. Плавниковые шипы отличаются от шипов других гибодонтид прямым передним краем и дистально расположенными зубчиками. Озубление имеет среднюю степень гетеродонтности, выражающейся в изменении морфологии корня и коронки зубов в зависимости от местоположения зуба в челюсти. Симфизные зубы с сильно изогнутой, симметричной коронкой, образующей тупой, высокий гребень на окклюзарной поверхности. Передние зубы дугообразные, имеют близкую к треугольной ассиметричную форму, без гребня на коронке. Переднебоковые зубы сильно вытянуты, ассиметричные, с лингвальной стороны имеют дугообразный изгиб и иногда слабовыраженный гребень на поверхности коронки. Боковые зубы вытянутые, ассиметричные, имеют форму параллелограмма со слегка сглаженными вершинами. Коронки зубов низкие, расширенные с мезиальной стороны и имеющие небольшое вздутие на поверхности. Задние зубы во всем похожи на боковые, но гораздо меньше и имеют ромбовидную форму с усеченными вершинами. Поверхность всех зубов может быть орнаментирована как слабовыраженными гребнями, так и неглубокими ямками. Корень прямой (иногда высокий) имеет большое количество как маленьких, так и крупных питательных отверстий.

### *Strophodus* sp. 1

Табл. I, фиг. 2-5, Табл. II, фиг. 1-9.

**Материал.** Тринадцать зубов, Юго-Западный и Центральный Крым. Бассейн р. Сары-Су, «Благодатное», берриас; бассейн р. Бодрак, плато Кермен, Первомайский карьер, нижний мел, нижний готерив; бассейн р. Бодрак, г. Лесистая «у домика лесника», нижний мел, нижний готерив; бассейн р. Бодрак, г. Патиль, нижний мел, нижний готерив.

**Описание.** *Переднебоковые* зубы имеют вытянутую форму и размер не более 1.5 см в длину. Зубы лишены корня и имеют форму параллелограмма с сильно сглаженными углами лингвальной стороны. С лингвальной стороны коронка имеет дугообразный изгиб в направлении

к корню, с лабиальной стороны коронка имеет прямую вертикальную площадку по всей длине. Вся коронка покрыта неглубокими ямками, при этом поверхность достаточно гладкая.

*Боковые зубы* иногда симметричные, имеют форму параллелограмма со сглаженными вершинами. В длину не превышают двух сантиметров. Иногда лабиальный край сильно сглажен, (не имеет резких углов). Как с лабиальной, так и с лингвальной стороны имеется вертикальная площадка с небольшим углублением по всей длине зуба. Вся коронка покрыта мелкими ямочками, но при этом поверхность достаточно гладкая. С мезиальной стороны иногда имеется небольшое вздутие коронки. Корень прямой, относительно коронки вертикальный, имеет высоту приблизительно сопоставимую с высотой коронки, и по всему периметру повторяет форму коронки. На корне имеется большое количество неупорядоченных, мелких питательных отверстий.

*Задние зубы* не более одного сантиметра в длину, неправильной ромбической формы, со сглаженными вершинами. Коронки слегка вздутые, или прямые и покрыты большим количеством неглубоких ямочек, но при этом поверхность коронок гладкая.

**Сравнение.** Описанные зубы очень близки к виду *S. magnus* (Agassiz, 1838), известному из среднеюрских отложений, однако отличаются от последнего пропорциями (зубы *S. magnus* более удлиненные). У вида *S. magnus* присутствует слабовыраженная ребристость на поверхности коронок некоторых зубов (Rees, Underwood, 2008), что не наблюдается у крымских экземпляров. Есть некоторое сходство крымских *Strophodus* с недавно описанными *S. jaisalmerensis* из среднеюрских отложений Индии (Cumar et al., 2021). Однако крымские *Strophodus* отличаются от последних пропорциями зубов, достаточно низкими корнями и отсутствием ребристости. Поверхность коронок крымских *Strophodus* с мелкими ямочками, но практически гладкая.

**Распространение.** Берриас, нижний готерив Крыма.

### ***Strophodus* sp. 2**

Табл. III, фиг. 1.

**Материал.** Один зуб, Юго-Западный Крым. Бассейн р. Бодрак, г. Длинная, нижний мел, нижний валанжин.

**Описание.** *Боковой зуб* имеет около трех сантиметров в длину. По форме напоминает прямоугольник со слегка сглаженными гранями, симметричен. Коронка имеет вздутие с мезиальной стороны. С лингвального и лабиального краев имеется вертикальная плоская грань по всей длине. Вся поверхность коронки покрыта мелкими ямочками и бороздками, расположенными упорядоченно. Лингвальный край коронки слегка изогнут, лабиальный практически прямой. Корень в общих чертах повторяет форму коронки и тоже прямоугольный.

Высота корня приблизительно в два раза больше высоты коронки. Васкуляризация корня плохо проглядывается, по всей видимости, в связи с условиями фоссилизации.

**Сравнение.** В валанжинских отложениях строфодусы известны всего из трех местонахождений. Два из них находятся на территории Франции, где один зуб описан в начале XX века (Priem, 1912), а другой зуб обнаружен в XXI веке (Guinot et al., 2014). И одно местонахождение на территории Швейцарии, откуда происходят несколько хорошо описанных зубов (Pictet, Camriche, 1858). Крымский образец наиболее близок к зубу, который описал Ф. Прием (Priem, 1912), однако в этой работе отсутствует изображение зуба сбоку (лабиальный или лингвальный вид), что очень сильно затрудняет сравнение. Между тем, у сравниваемых зубов очень похожа орнаментация поверхности коронки, а также очень близки пропорции зубов. Зубы из двух других местонахождений сильно ассиметричны, в одном случае - в лабиально-лингвальном направлениях, в другом - в мезиально-дистальном направлениях, чем очень сильно отличаются от крымской находки.

**Распространение.** Нижний валанжин Крыма.

### *Strophodus* sp. 3

Табл. III, фиг. 2.

**Материал.** Один зуб, Юго-Западный Крым, бассейн р. Бодрак, плато Кермен, Первомайский карьер, нижний мел, нижний готерив.

**Описание.** Зуб лишен передней мезиальной части, но, судя по всему, он не превышал в длину 0.7 см. Имеет прямоугольную форму с немного расширенной мезиальной частью. Поверхность коронки абсолютно гладкая. С лабиальной стороны край коронки имеет ребро, протягивающееся по всей длине зуба, которое, по всей видимости, служило местом сочленения смежных зубов. Корень повторяет форму коронки и по высоте сопоставим с высотой коронки. На корне имеется ряд упорядоченных, иногда крупных питательных отверстий.

**Сравнение.** Надо сказать, что данные зубы отнести к роду *Strophodus* достаточно непросто. Самым важным аргументом, наряду с формой корня, является васкуляризация. Ряд упорядоченных, иногда крупных питательных отверстий на корне позволяет отнести данные зубы к отряду Hybodontiformes, и далее, уже учитывая форму коронки и корня, к роду *Strophodus*. Однако, у этих зубов есть как минимум один признак нехарактерный ни для одного вида, относящегося к роду *Strophodus* – наличие абсолютно гладкой поверхности коронки. Не исключено, что эти зубы относятся к собой, новой форме гибодонтид.

**Замечания.** Род *Asteracanthus* был выделен Л. Агассисом по плавниковым шипам со звездчатыми бугорками (Agassiz, 1837), отдельно был выделен род *Strophodus*, представленный зубами дробящего типа (Agassiz, 1838). Позже А.С. Вудворд на основании



обнаруженных вместе зубов и шипов в средней юре Англии (Woodward, 1888) показал, что плавниковые шипы *Asteracanthus* и дробящие зубы *Strophodus* относятся к одним животным. Учитывая этот факт, А.С. Вудворд назвал *Strophodus* синонимом *Asteracanthus* (Woodward, 1889). Надо отметить, что целых скелетов животных, где присутствовали бы все признаки, до 2021 года описано не было. Недавно был описан скелет из верхнеюрских отложений Германии, включая плавниковые шипы и челюстные зубы (Stumpf et al., 2021). Было показано, что у акул с шипами *Asteracanthus* зубы имеют форму близкую к *Hybodus*. Используя качественные и количественные методы изучения шипов представительной выборки, авторы показали, что шипы, обнаруженные совместно с зубами *Strophodus* принципиально отличны от шипов *Asteracanthus*, и соответственно оба рода являются валидными и самостоятельными. Плавниковые шипы *Strophodus* отличаются от шипов других гибодонтид прямым передним краем и дистально расположенными зубчиками.

**Распространение.** Нижний готерив Крыма.

### **Семейство Ptychodontidae Jaekel, 1898**

**Замечания.** На сегодня нет единого мнения в отношении систематического положения данной группы эласмобранхий. Некоторые специалисты, довольно долго занимающиеся данной группой, выводят птиходонтид из состава отряда Hybodontiformes и включают их в состав подкогорты Neoselachii в виде самостоятельного отряда Ptychodontiformes, объясняя это особенностями скелета, а также гистологическими особенностями зубов (Hamm, 2019, 2020). Другие авторы в этом отношении более сдержаны, и включают семейство Ptychodontidae в состав подкласса Elasmobranchii, внутри которого положение данной группы не определено (Amadori et al., 2020). В данной диссертации принимается система А. Капетты (Cappetta, 2012), в которой семейство Ptychodontidae входит в состав отряда Hybodontiformes. При этом признается некоторая обособленность группы от собственно гибодонтид. Если она представляет собой отдельный отряд Ptychodontiformes, что не лишено оснований, то, по всей видимости, эта группа должна рассматриваться совместно с гибодонтидами в виде самостоятельной и отдельной от подкогорты Neoselachii.

### **Род Ptychodus Agassiz, 1834**

**Типовой вид.** *Ptychodus latissimus* Agassiz, 1835

**Диагноз.** Зубы квадратной или округлой формы с низкими или высокими коронками, которые немного нависают и отделены от корня. Коронка покрыта энамелоидом и имеет поперечные или расходящиеся гребни (различного типа), окруженные четко обозначенным краевым участком переменной ширины. Поверхность корня гладкая. Зубы расположены плотной

«мостовой» продольными сериями, в том числе на симфизной части челюстей. Медианная серия верхней челюсти образована мелкими, симметричными и слегка сдавленными с боков зубами. По бокам расположено несколько симметричных пар серий зубов, зубы уменьшаются в латеральном направлении. Медианный ряд нижней челюсти представлен симметричными зубами самого большого размера. По бокам расположены парные серии зубов, уменьшающихся в латеральном направлении. В верхней и нижней челюсти может насчитываться до девяти пар серий зубов.

***Ptychodus decurrens* Agassiz 1835**

Табл. III, фиг. 4, Рисунок 6.5

- 1833-1843 *Ptychodus decurrens* Agassiz, p. 154, pl. 25b, fig. 1, 2, 4, 6, 8.  
 1850 *Ptychodus decurrens* Dixon, p. 362, pl. XXX, fig. 7, 8, pl. XXXII, fig. 5.  
 1860 *Ptychodus decurrens* Рогович, стр. 14, таб. II, фиг. 1, 2.  
 1878 *Ptychodus decurrens* Dixon, p. 362, pl. XXX, fig. 7, 8, pl. XXXI, fig. 1, pl. XXXII, fig. 5.  
 1887 *Ptychodus decurrens* Woodward, p. 128, pl. X, fig. 2-4, 13.  
 1889 *Ptychodus decurrens* Woodward, p. 138.  
 1890 *Ptychodus decurrens* Davis, p. 376-378, pl. XXXVIII, fig. 1, 2.  
 1894 *Ptychodus levis* Woodward, p. 192, pl. V, fig. 5, 6.  
 1902 *Ptychodus decurrens* Leriche, p. 95-97, pl. II, fig. 19.  
 1904 *Ptychodus decurrens* Woodward, p. 133-135, pl. XV.  
 1912 *Ptychodus decurrens* Priem, p. 264.  
 1912 *Ptychodus decurrens* Woodward, p. 239, pl. LI, LII.  
 1977 *Ptychodus decurrens* Herman, p. 49-52, pl. II, fig. 1.  
 1991 *Ptychodus decurrens* Williamson et al., p. 596, 597, fig. 2.  
 1992 *Ptychodus decurrens* Hoch, p. 280, fig. 2.  
 1993 *Ptychodus decurrens* Welton and Fairish, p. 59.  
 1993 *Ptychodus decurrens* Williamson et al., p. 450, fig. 3.5-3.7.  
 1996 *Ptychodus decurrens* Radwanski and Marcinowski., p. 166, pl. 2, fig. 1.  
 2002 *Ptychodus decurrens* Antunes and Cappetta, p. 103, pl. 1, fig. 1, 2.  
 2006 *Ptychodus decurrens* Cumbaa et al., p. 142-143, fig. 4.5, 4.6, 10.  
 2008 *Ptychodus decurrens* Muller, p. 62, pl. 1, 2.  
 2008 *Ptychodus decurrens* Hamm, p. 55-60, pl. 5a – 5c.  
 2010 *Ptychodus decurrens* Cumbaa et al., p. 205, fig. 3G.  
 2013 *Ptychodus decurrens* Diedrich, p. 23, fig. 6.1 – 6.10.  
 2015 *Ptychodus decurrens* Verma, p. 56, fig. 3m, 3n.

2018 *Ptychodus decurrens* Бирюков, стр. 36, таб. 2, фиг. 2.

2020 *Ptychodus decurrens* Hamm, p. 26, fig. 37 – 48.

**Лектотип.** NMНUK P. 12830. Формация English Chalk, Англия. Сеноман (зона *Holaster subglobosus*).

**Материал.** Два зуба. Один зуб неполной сохранности, юго-западный Крым, северо-западный склон горы Сель-Бухра, верхний мел, туронский ярус (Табл. III, фиг. 4); зуб хорошей сохранности (Рис.6.5), юго-западный Крым, гора Сель-Бухра, верхний мел, средний сеноман (основание подпачки IV-2).

**Описание.** Зуб *неполной сохранности* представлен коронкой, краевая часть которой слегка разрушена (Табл. III, фиг. 4). Возвышенность коронки хорошо сохранилась и имеет хорошо выраженные, крупные ребра волнообразных очертаний, которые, спускаясь в краевые части, становятся более тонкими и частыми. В передней и задней краевых частях коронки ребристость представлена мелкими извилинами и бугорками. Задняя выемка поверхности сочленения достаточно хорошо выражена.



Рисунок 6.5 *Ptychodus decurrens* Agassiz, 1835,  
а – апикальный вид, б – задний вид

Зуб *хорошей сохранности* имеет слегка окатанный корень. Коронка имеет прямоугольную форму, слегка ассиметрична, со сглаженными углами, один задний край выдается в заднем направлении, что указывает на крайнее, латеральное положение зуба в челюсти (Рисунок 6.5 а). Коронка округлая, ее центральная возвышенность плавно переходит в краевые части коронки и не образует краевых площадок. В передней и латеральных частях коронка выдается и нависает над корнем. Центральная часть коронки имеет серию хорошо выраженных поперечных гребней, которые параллельны друг другу и загибаются латерально, повторяя форму коронки. В передней и краевых частях коронки гребни становятся тоньше и постепенно переходят в мелкие бугорки, покрывающие краевые части коронки. Задняя борозда достаточно хорошо выражена. Корень достаточно высокий, и, при неполной сохранности, слегка превышает высоту коронки.

**Сравнение.** Наиболее близкими видами являются *P. mammillaris* и *P. latissimus*, от которых *P. decurrens* отличается менее высокими коронками (в общем случае) и более широкой возвышенной частью коронки. Также у *P. decurrens* более тонкие ребра орнамента коронки, занимающие большую площадь поверхности, и заходящие на ее краевые части.

**Замечания.** Несмотря на то, что для вида *P. decurrens* иногда выделяют подвиды (Herman, 1975), многие специалисты сходятся во мнении, что у данного вида орнамент коронки варьирует в широких пределах. Было показано как меняется орнамент зубов даже в пределах одной челюсти (Woodward, 1912; Hamm, 2020). Некоторые авторы считают, что зубы *P. decurrens*, обнаруженные на границе турон/коньяк имеют меньшие размеры и более мощные ребра орнамента коронок по отношению к сеноманским и туронским *P. decurrens* (Underwood, Cumbaа, 2010).

**Распространение.** Верхний сеноман – нижний турон Северной Америки, сеноман – турон Европы, сеноман – турон Крыма, сеноман Поволжья, Средней Азии и Австралии.

### ***Ptychodus anonymus* Williston 1900**

Табл. III, фиг. 3.

1900b *Ptychodus anonymus* Williston, p. 241, pl. XXIX, fig. 5-8, 16-18, 20-22, 24.

1993 *Ptychodus anonymus* Welton and Farish, p. 57.

1999 *Ptychodus anonymus* Trbusek, p. 54, pl. 1, fig. 7, 8, 11.

2001 *Ptychodus anonymus* Cicimurri, p. 30, fig. 6A, 6B.

2004 *Ptychodus anonymus* Everhart and Caggiano, p. 125 - 136, fig. 2 - 5.

2006 *Ptychodus anonymus* Cumbaа et al., p. 142, fig. 4.3.

2008 *Ptychodus anonymus* Shimada and Martin, p. 91, fig. 4A.

2010 *Ptychodus anonymus* Cumbaа et al., p. 205, fig. 3F.

2012 *Ptychodus anonymus* Nagrodski et al., p. 78, fig. 3A.

2016 *Ptychodus anonymus* Ouroumova et al., p. 213, fig. 2C.

2020 *Ptychodus anonymus* Hamm, p. 14, fig. 21 - 26.

**Лектотип.** KUVF 55252. Williston, 1900 (fig. 24), формация Benton (средний сеноман – средний турон), Канзас, США.

**Материал.** Два зуба неполной сохранности. Юго-Западный Крым, гора Сель-Бухра, верхний мел, сеноманский ярус; овраг Аксу-Дере, туронский и коньякский ярусы.

**Описание.** У зуба практически не сохранился корень, но коронка целая. Возвышенность коронки хорошо выражена и имеет четкие очертания. Постепенного перехода от возвышенности коронки к краевой ее части с заднего края не наблюдается, он достаточно резкий. Также и с латеральных сторон зуба переход достаточно резкий. Возвышенность коронки покрыта четко выраженными невысокими ребрами, расположенными параллельно друг другу. Они занимают только самую верхнюю часть возвышенности. Ближе к краевым частям поверхность коронки покрыта мелкими и более часто расположенными ребрами, которые в основании располагаются параллельно краевым частям коронки. Задняя выемка коронки хорошо выражена.

**Сравнение.** Наиболее близким видом к описанным зубам является *Ptychodus whipplei*. Зубы *P. anonytus* характеризуются сильно развитой полукруглой четко выраженной возвышенностью коронки. Возвышенность часто имеет слабо коническую форму с завершенной полусферой в апикальной части, в отличие от других видов *Ptychodus*, у которых возвышенность более низкая овальной или цилиндрической формы. Ребра, покрывающие апикальную поверхность не доходят до краевых частей коронки. Отличие зубов *P. anonytus* от *P. whipplei* заключается в форме возвышенности коронки. У *P. anonytus* она более коническая, тогда как у *P. whipplei* она более цилиндрическая. Таким образом, зубы *P. whipplei* имеют большее отношение высоты возвышенности к его диаметру. Это же отражается и на отношении латерального диаметра сечения возвышенности к передне-заднему диаметру.

**Замечания.** В некоторых работах вид *P. anonytus* рассматривается в качестве подвида вида *P. mammillaris* (Herman, 1977), а иногда в качестве синонима вида *P. mammillaris* (Cappetta, Case, 1999). Однако, современные исследования доказывают валидность *P. anonytus* (Hamm, 2008, 2020).

**Распространение.** Верхний сеноман Европы (Чехия), сеноман – турон Северной Америки, турон - коньяк Крыма.

#### **Подкогорта *Neoselachii* Compagno, 1977**

#### **Надотряд *Squalomorphii* Compagno 1973**

#### **Отряд *Hexanchiformes* Buen, 1926**

#### **Семейство *Crassodontidae* Kriwet et Klug, 2011**

**Замечания.** При выделении нового родового таксона *Crassodontidanus* Kriwet et Klug, 2011, являющегося типовым для нового семейства *Crassodontidae*, Кривет и Клюг (Kriwet and Klug 2011) выбрали произвольную основу, что противоречит МКЗН [International Code of Zoological Nomenclature] (2000). На основании статей 11 (пункт 11.7) и 29 (пункты 29.1–29.3) название *Crassodontidae* должно быть заменено на *Crassodontidanae*.

#### **Род *Crassodontidanus* Kriwet et Klug, 2011**

**Типовой вид.** *Notidanus serratus* Fraas, 1855

**Диагноз.** Зубы с хорошо развитыми зубцами. Мезиальный режущий край в основании главной вершины имеет зазубренность, характеризующуюся достаточно мелкими зубцами. Имеется до семи дистальных зубцов уменьшающихся в размере в дистальном направлении. Корень толстый, бывает высоким с лабиальной и лингвальной сторон.

#### ***Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* (Thies, 1983)**

Табл. V, фиг. 2; Рисунок 6.6.

2008 *Paranotidanus* sp. Триколиди, р. 175, фиг. 3.

2014 *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* Триколиди, р. 83 – 85, Рисунок 7.

**Голотип.** Верхнебоковой зуб (Thies 1983: pl. 3, fig. 1), Gretenberg, Германия, нижняя юра, плинсбахский ярус.

**Материал.** ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/30, верхнебоковой зуб; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, плато Кермен, Первомайский карьер, нижний мел, нижний готерив.

**Описание.** Вершины зуба наклонены дистально. Главная вершина наклонена под углом  $51^\circ$  и имеет зазубренность в основании режущей кромки с мезиальной стороны, которая не достигает половины высоты коронки. Зазубренность представлена двумя зубчиками. Характерной особенностью зазубренности является выгнутость в мезиально-базальном направлении дистальной режущей кромки зубчиков. Мезиальная режущая кромка зубчиков более чем в два раза длиннее дистальной. Мезиальная и дистальная стороны режущих кромок главной вершины прямые. Имеются четыре дистальных зубца, два первых из которых значительно превышают по размерам последние. Угол наклона дистальных зубцов меняется от  $43^\circ$  до  $30^\circ$ . Режущая кромка двух первых дистальных зубцов с мезиальной стороны имеет слабый прогиб в дистальном направлении, дистальная режущая кромка прямая или дугообразно выгнута в дистальном направлении. Режущие кромки двух последних дистальных зубцов

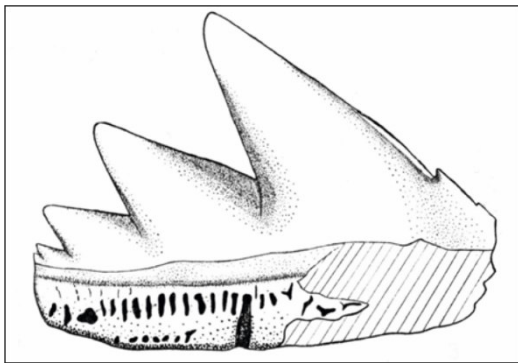


Рисунок 6.6 *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* (Thies, 1983), лингвальный вид, длина зуба – 0,5 см

прямые, либо слабо выпуклые. С лингвальной стороны зубцы коронки имеют выпуклую форму, с лабиальной – все плоские. Судя по сохранившимся элементам, корень был нетолстым, с базальной стороны – прямым. С лингвальной стороны в верхней части корня имеется ряд упорядоченных вертикальных питательных отверстий, расположенных параллельно основанию коронки (Рисунок 6.6).

**Сравнение.** Данный экземпляр отличается от вида *Crassodontidanus wiedenrothi* (Thies, 1983) короткой зазубренностью с мезиальной стороны режущей кромки главной вершины, не достигающей половины её высоты; а также почти прямым с базальной стороны и гораздо менее высоким корнем. У *C. aff. wiedenrothi* зубцы мезиальной зазубренности образуют острый кончик с мезиально-базальным прогибом, что у *C. wiedenrothi* слабо выражено. От *C. serratus* (Fraas, 1885) отличается характером мезиальной зазубренности и морфологией зубцов зуба. Важным отличием является наличие выгнутости в мезиально-базальном направлении дистальной режущей кромки зубчиков мезиальной зазубренности, что не наблюдается у *Crassodontidanus serratus*. Также у *C. serratus*

мезиальная зазубренность представлена либо гребешковидными зубцами, либо зубцами, вершинки которых направлены мезиально, в то время как у описанного экземпляра зубцы мезиальной зазубренности имеют мезиальный режущий край, практически параллельный мезиальному режущему краю главной вершины с вершинкой, направленной дистально, что не наблюдается у *C. serratus*.

**Замечания.** Описываемый экземпляр ранее автор относил к роду *Paranotidanus*, однако правомерность употребления названия *Paranotidanus* до сих пор обсуждается различными зарубежными авторами. Род *Paranotidanus* был выделен Д. Вордом и Д. Тисом, и без выделения типового вида в него были включены юрские зубы *Notidanus serratus* Fraas 1885 и *Hexanchus? wiedenrothi* и зубы, представленные только небольшими фрагментами: *Notidanus amalthei* Oprel 1854 и *Notidanus contrarius* Munster 1843 (Ward, Thies 1987). А. Капетта, критикуя статью Д. Ворда и Д. Тиса, отмечает, что род *Paranotidanus* не имеет диагноза и типового вида, в связи с чем это название не должно употребляться (Cappetta 1990). Однако Ч. Андервуд и Д. Ворд (Underwood, Ward 2004) указывают, что диагнозом рода можно считать фразу в статье Д. Ворда и Д. Тиса (Ward, Thies 1987: 93): «The following species differ from *Notidanoides* in having serrations on the base of the mesial cutting edge of the principal cusp» («Вид отличается от *Notidanoides* наличием зазубренности в основании мезиальной режущей кромки главной вершины»), и в качестве типового вида предлагают первое из отмеченных в статье видовое название *Notidanus serratus*. Ю. Кривет и С. Клюг (Kriwet, Klug 2004) сочли фразу, использованную Д. Вордом и Д. Тисом в качестве диагноза, недействительной, ссылаясь на параграфы 10, 11 и 15 МКЗН (2000), и отнесли название *Paranotidanus* к *nomen nudum*, с чем, конечно же, нельзя согласиться, так как данные параграфы не относятся к описанной ситуации. В своей статье Ю. Кривет и С. Клюг (Kriwet, Klug 2011) повторили все то, что они писали по поводу правомерности употребления названия *Paranotidanus* в 2004 году. Они опять упомянули, что не был указан голотип и нет диагноза рода в первоначальной статье Д. Ворда и Д. Тиса (Ward, Thies 1987). В связи с этим следует сказать, что для выделения нового рода голотип совершенно не нужен, об этом четко говорится в статье 42 (пункт 42.3) МКЗН (2000). Но даже если согласиться с Ч. Андервудом и Д. Вордом в том, что диагноз для рода имеется, то указание на типовой вид, как отмечал А. Капетта, все-таки в первоначальной статье Д. Ворда и Д. Тиса отсутствует (Cappetta 1990), и поэтому, в соответствии с МКЗН [International Code of Zoological Nomenclature] (2000: пункт 13.3) родовое название *Paranotidanus* является невалидным.

Зуб *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi*, несмотря на морфологическую близость, не может быть отнесен к роду *Welcommia* Cappetta, 1990. У зубов *Welcommia* отсутствует зазубренность в основании режущей кромки с мезиальной стороны, и корень имеет базу с валикообразным выступом с лингвальной стороны, делающую его относительно толстым. Данные признаки рода

*Welcommia* отсутствуют у экземпляра из Крыма. Зуб *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* имеет достаточно тонкий корень, что можно наблюдать на сохранившихся элементах экземпляра. Этот признак, наряду с зазубренностью, представленной двумя зубцами, делает его наиболее близким к виду *Crassodontidanus wiedenrothi*, описанному по одному зубу.

**Распространение.** Нижний готерив Крыма.

### Семейство Hexanchidae Gray, 1851

#### Род *Pachyhexanchus* Cappetta, 1990

**Типовой вид.** *Notidanoides pockrandti* Ward et Thies, 1987.

**Диагноз.** Виды рода характеризуются достаточно крупными зубами до 25 мм в ширину. Вершины хорошо развиты, в количестве 3–4, из них 2–3 дистальные, которые иногда могут быть значительно ниже главной вершины. В основании режущей кромки главной вершины с мезиальной стороны чаще отсутствует зазубренность, но иногда она может присутствовать в виде слабовыраженной. Корень толстый и имеет валикообразный выступ с лингвальной стороны.

#### *Pachyhexanchus pockrandti* (Ward et Thies, 1987)

Табл. V, фиг. 1, 3; Рисунок 6.7.

1987 *Notidanoides pockrandti* Ward and Thies, p. 95, pl.1, figs 1, 2.

1987 *Notidanoides pockrandti* Thies, p. 134 - 135, fig. 1 a.

1987 *Eonotidanus* sp. Cappetta, p. 46, fig. 47.

1990 *Pachyhexanchus pockrandti* Cappetta, p. 48, fig. 10.

1993 *Notidanoides pockrandti* Biddle, p. 50.

2008 *Pachyhexanchus pockrandti* Триколиди, стр. 175, фиг. 1, 2.

2012 *Pachyhexanchus pockrandti* Cappetta, p. 97, fig. 85C–E.

2014 *Pachyhexanchus pockrandti* Guinot et al., p. 57, fig 3 A - F.

2014 *Pachyhexanchus pockrandti* Триколиди, стр. 85 - 87, Рисунок 8, 9.

**Голотип.** GPH 1985 I 1, верхний зуб (Ward and Thies 1987: pl. 1, fig.1); Engelbostel, Германия; нижний мел, нижний готерив.

**Паратипы.** GPH 1985 I 2, GPH 1985 I 3, GPH 1985 I 4, нижние зубы; Engelbostel, Германия; нижний мел, нижний готерив.

**Материал.** ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 31, симфизный зуб; ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 32 нижнебоковой зуб; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, плато Кермен, Первомайский карьер, нижний мел, нижний готерив.



**Описание.** Верхний симфизный зуб имеет только главную вершину, слегка смещенную в мезиальном направлении относительно корня (Рисунок 6.7 а, б). На лабиальной поверхности нижней половины коронки имеется валикообразный выступ, расположенный в центральной её части в базально-апикальном направлениях. Коронка слегка наклонена дистально. Основание коронки выдаётся над корнем в лабиальном направлении. С мезиальной стороны на режущей кромке зуба имеется гребень, поднимающийся на треть высоты коронки от её основания (Рисунок 6.7 б). Корень массивный, невысокий, с внутренней стороны поднимается на треть высоты зуба, а с внешней стороны – на четверть. С лингвальной стороны корень имеет плоскую поверхность, расположенную под углом  $30^\circ$  к средней линии коронки (кромки режущей поверхности). На лабиальной стороне в центральной части корня имеется углубление (Табл. V,

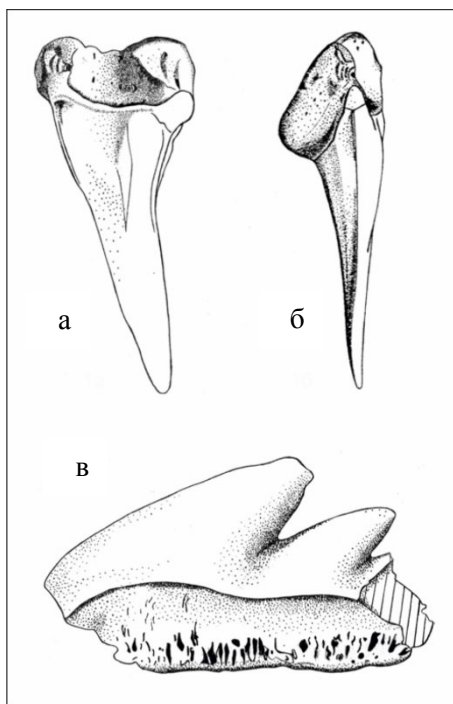


Рисунок 6.7 *Pachyhexanchus packrandti* (Ward et Thies, 1987),  
а, б – симфизный зуб (а – лабиальный вид, б – латеральный вид), в –  
нижнебоковой зуб, лингвальный вид.  
Размер см. Табл., V, фиг. 1, 3

фиг. 1а; Рисунок 6.7 а). Высота зуба – 1.2 см.

Нижнебоковой зуб с мезиальной, дистальной и базальной сторон слегка обломан (Рисунок 6.7 в). Главная вершина наклонена дистально под углом  $\sim 40^\circ$  к средней линии основания коронки. Её мезиальный режущий край изгибается дугообразно и не имеет зазубренностей, дистальный край режущей поверхности почти прямой. Первый дистальный зубец имеет наклон  $\sim 30^\circ$ , при этом мезиальный и дистальный края его режущих поверхностей дугообразно изогнуты. Судя по сохранившейся мезиальной части режущей кромки второго дистального зубца, угол его наклона был  $\sim 22^\circ$ . Зубцы коронки выпуклы с лингвальной стороны, лабиальная их поверхность почти плоская.

Основание коронки представляет волнистую линию, изгибающуюся в апикальном направлении в средних частях как главной вершины, так и первого дистального зубца. Корень, судя по сохранившейся части, был относительно толстым; имеется валикообразный выступ с лингвальной стороны, который протягивается параллельно основанию коронки. На валике имеются многочисленные питательные отверстия и каналы, расположенные вертикально (Табл. V, фиг. 3б; Рисунок 6.7 в). Учитывая морфологию сохранившихся элементов зуба, можно сказать, что длина его не превышала 1.5 см, а количество дистальных зубцов – не более трёх.

**Состав.** Род *Pachyhexanchus* включает один вид *P. packrandti*.

**Замечания.** В своей работе А. Капетта (Cappetta 2006) к данному роду относит еще и вид "*Notidanus*" *nikitini* Zonov et Chabakov, 1935, однако у автора данной статьи в этом отношении возникают некоторые сомнения. У вида *Notidanus nikitini* не описана морфология корня, и его толщину невозможно наблюдать из-за отсутствия изображения с мезиальной и дистальной сторон, в то время как толщина корня в отнесении вида к тому или иному роду является определяющей. Если включать данный вид в род *Pachyhexanchus*, то необходимо внести дополнения в диагноз рода, так как вид *Notidanus nikitini* характеризуется наличием четкой зазубренности в основании режущей кромки с мезиальной стороны главной вершины зуба, в то время как отсутствие зазубренности - одна из характерных особенностей рода *Pachyhexanchus*. Однако, некоторые зубы *Pachyhexanchus* из валанжина Франции имеют слабовыраженную, зачаточную зазубренность мезиальной режущей кромки (Guinot et al., 2014). По всей видимости, "*Notidanus*" *nikitini* до момента появления дополнительного материала, который позволит выяснить морфологию их корня, следует относить к роду *Crassodontidanus*, который характеризуется присутствием четкой зазубренности с мезиальной стороны режущей кромки главной вершины.

Следует сказать несколько слов по поводу отнесения симфизного зуба (Табл. V, фиг. 1; Рисунок 6.7 а, б) к виду *Pachyhexanchus rockrandti*. Как боковой зуб (Табл. V, фиг. 3), так и симфизный были обнаружены вместе в одном слое. Тот факт, что за все время полевых работ, начиная с 1998 года, в этих отложениях не были обнаружены зубы других гексанхид, дает основание предположить, что оба зуба могут относиться к одному виду *P. rockrandti*.

**Распространение.** Нижний готерив Крыма и Германии, валанжин и готерив Франции.

### **Род *Xampylodon* Cappetta, Morrison and Adnet 2019**

**Типовой вид.** *Notidanus dentatus* Woodward, 1886.

**Диагноз.** Зубы с хорошо развитыми зубцами, уплощенные в лабио-лингвальном направлении. Нижние зубы имеют от 5 до ? 8 дистальных зубцов наклоненных дистально. Хорошо развита мезиальная зазубренность, состоящая из отдельно расположенных относительно крупных зубцов, в количестве от 2 до 5 (у боковых зубов). Зубцы мезиальной зазубренности характеризуются сильным изгибом дистально, а их мезиальный режущий край значительно превосходит дистальный. Высота корня может превосходить высоту коронки.

### ***Xsampylodon dentatus* (Woodward, 1886)**

Табл. IV, фиг. 8, 9; Рисунок 6.8.

1886 *Notidanus dentatus* Woodward, p. 214, pl. VI, fig. 17, 18.

1889 *Notidanus dentatus* Woodward, p. 159.

1987 ?*Notidanodon pectinatus* Cione and Medina, p. 82, pl. 1, figs a, b, c.

1990 ?*Notidanodon dentatus* Richter and Ward, p. 75, fig. 6–d.

2006 *Notidanodon dentatus* Kriwet et al., p. 88, fig. 2–c.

2013 *Notidanodon dentatus* Триколиди, стр. 121, Рисунок фиг. 4.

2014 *Notidanodon dentatus* Триколиди, стр. 87 - 89, Рисунок 10, 11.

2016 *Notidanodon dentatus* Bogan et al., p. 2, p. 3, fig. 2.

2019 *Xampylodon dentatus* Cappetta et al., p. 15 - 18, fig. 10.

2020 *Xampylodon dentatus* Шишлов и др., стр. 94, табл. 23, фиг. 1.

**Котип.** Нижнебоковой (5-й или 6-й) зуб [Woodward 1886: 214, pl. VI, figs 18], Новая Зеландия; верхний мел.

**Материал.** ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 34, два фрагмента нижнебокового (5-й или 6-й) зуба ювенильной особи; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Кременная, верхний мел, нижний сеноман.

**Описание.** Зуб имеет разрушенный корень, длина которого полностью не сохранилась, однако сохранившихся элементов достаточно для реконструкции зуба с приблизительной реконструкцией корня (Рисунок 6.8). На части зуба (Табл. IV, фиг. 8б), изображенной с лингвальной стороны, хорошо видны главная вершина зуба и мезиальная зазубренность в виде двух сохранившихся зубцов. Углы наклона зубцов по отношению к усредненной линии

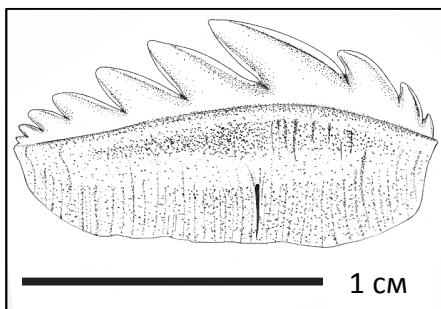


Рисунок 6.8 *Xsampylodon dentatus* (Woodward, 1886), лингвальный вид

основания коронки изменяются от 38° до 68°. Мезиальный режущий край мезиальных зубцов выгнут в мезиальном направлении, дистальные режущие края их почти прямые. Угол наклона главной вершины – 32°. Мезиальный режущий край главной вершины слегка выгнут в мезиальном направлении, дистальный режущий край выгнут в дистальном направлении. Часть зуба (Таб. IV, фиг. 8а), изображена с лабиальной стороны, на которой видны сохранившиеся дистальные зубцы и отпечаток главной вершины зуба. Наклон дистальных вершин относительно усредненной линии основания коронки меняется от 28° до 37°, а размер зубцов уменьшается в дистальном направлении. Дистальная часть апикальной линии (dAL) в средней своей части представляет собой прямую, наклоненную под углом 30° ( $\alpha=\beta=\gamma\approx 30^\circ$ ) к средней линии основания коронки (ML). Все дистальные зубцы имеют выпуклые в мезиальном направлении мезиальные режущие края, а в дистальном направлении – дистальные режущие края. С лингвальной стороны зубцы зуба выпуклые, с лабиальной – почти плоские.

Длина зуба по реконструкции (Рисунок 6.8) составляет приблизительно 1.4 см.

**Сравнение.** От близкого вида *N. pectinatus* (Agassiz, 1843) отличается характером мезиальной зазубренности. У *N. pectinatus* мезиальная зазубренность относительно больше, и первый зубец мезиальной зазубренности по размерам сопоставим с первым дистальным зубцом. У *Xsamyplodon dentatus* первый мезиальной зубец всегда меньше первого дистального зубца. Кроме этого, *X. dentatus* отличается от *N. pectinatus* большими, по сравнению с высотой коронки, размерами корня, меньшим количеством дистальных зубцов и меньшим углом наклона главной вершины на нижнебоковых зубах (хотя по последним двум признакам *N. pectinatus* и *X. dentatus* могут пересекаться). От «*N.*» *lanceolatus* (Woodward, 1886) отличается относительно большими размерами мезиальной зазубренности и меньшим углом наклона главной вершины на нижнебоковых зубах (по этим признакам «*N.*» *lanceolatus* и *X. dentatus* могут совпадать). Кроме того, *X. dentatus* отличается от «*N.*» *lanceolatus* большими, по сравнению с высотой коронки, размерами корня, в то время как у «*N.*» *lanceolatus* высота корня не превышает высоты коронки.

**Замечания.** Вид *Notidanus dentatus* был выделен А.С. Вудвордом (Woodward, 1886), который достаточно подробно описал морфологию этих зубов, указав, что основной особенностью их строения являются хорошо развитые зубцы мезиальной зазубренности, и сравнил их с *Notidanus pectinatus*, отметив, что последние имеют гораздо меньшие размеры и большее количество дистальных зубцов. Д. Ворд (Ward, 1979) рассматривал *Notidanodon pectinatus* как старший синоним *N. dentatus*, считая, что различия в размерах этих двух форм легко объясняются возрастными изменениями. Позже Д. Ворд и Д. Тис (Ward, Thies 1987) отмечали, что в связи с последними находками *N. dentatus* (Cione, Medina 1987) и новыми данными по морфологии, следует считать названные выше меловые виды, а также *N. lanceolatus*, самостоятельными. Эти авторы также считали, что палеогеновые *N. "dentatus"* следует относить к виду *Notidanodon loozi* (Vincent, 1876). А. Сион и Ф. Медина (Cione, Medina 1987) объединили виды *N. dentatus* и *N. lanceolatus* с *N. pectinatus*, считая различия между этими формами либо возрастными, либо половыми. С этим, на взгляд автора, нельзя согласиться, так как морфологические различия между этими видами отчетливы. Позже Ю. Кривет и др. (Kriwet et al., 2006, p. 88) пишут: "Here, we follow Cione (1996) in regarding *N. pectinatus* as a nomen dubium and *N. dentatus* as valid". С этим нельзя согласиться, так как современное состояние изученности рода *Notidanodon* показывает, что *Notidanodon pectinatus* обладает четкими признаками, отличающими его от всех остальных видов рода. Описанный в работе Л. Агассиса (Agassiz, 1843) экземпляр этого вида имеет невысокий корень, что, вероятно, свидетельствует о его неполной сформированности. Скорее всего, зуб располагался во втором или третьем нерабочем ряду, являясь боковым зубом. Такой вывод можно сделать, сравнив расположение зубов и относительную высоту их корня у современного *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) (Kemp,

1978; личная коллекция автора). Выделяя *Notidanus pectinatus*, Л. Агассис отмечал, что данный вид из коллекции Мантеля "...отличается от *Notidanus microdon* своей необычной мезиальной зазубренностью, которая характеризуется сильно развитыми зубцами, и нет никакого смысла идентифицировать этот зуб как *Notidanus microdon* только на том основании, что оба вида были обнаружены в одних и тех же отложениях" (Agassiz, 1843, p. 221–222). А.С. Вудворд (Woodward, 1886), несмотря на одинаковые размеры, также отличал *N. pectinatus* от *N. microdon*, указывая на очень развитые зубцы мезиальной зазубренности *N. pectinatus*. Позже (Woodward, 1889) он пересмотрел свои взгляды и стал рассматривать *N. pectinatus* как младший синоним *N. microdon* (хотя и под вопросом). Однако в последующих работах (Woodward, 1894, 1912) он снова рассматривал *N. pectinatus* как самостоятельный вид, по всей видимости, на основании морфологии его мезиальной зазубренности.

За последние 8 лет опубликовано много работ, в которых описаны «*Notidanodon dentatus*» из верхнемеловых отложений различных регионов мира; в одной из последних работ выделен новый род *Xsampylodon*, типом которого является *Notidanus dentatus* Woodward, 1886 (Cappetta et al., 2019). Как уже было сказано выше (Глава 6 (6.2.1)) по мнению автора данной работы по сравнению с начальным пониманием объема группы «*Notidanodon*», по современным данным он включает как минимум три самостоятельных рода. Выделенный род *Xsampylodon*, который, на сегодняшний момент включает всего один вид *Xsampylodon dentatus*, понимается авторами рода слишком широко. В синонимику включено большое количество образцов (Cappetta et al., 2019), которые, по мнению автора этих строк, относятся к виду «*Notidanodon lanceolatus*».

**Распространение.** Сенманн Крыма, верхний мел Новой Зеландии, верхний мел (сантон-кампан) Антарктиды, кампан Северной Америки (Канада), маастрихт Южной Америки (Аргентина).

#### **Род *Notidanodon* Cappetta, 1975**

**Типовой вид.** *Notidanus pectinatus* Agassiz, 1843.

**Диагноз.** Зубы с хорошо развитыми зубцами, сжатые лабио-лингвально. Нижние зубы имеют от 5 до 8 (?10) дистальных зубцов, иногда слабонаклоненных дистально. Хорошо развита мезиальная зазубренность, состоящая из отдельно расположенных крупных зубцов, у которых мезиальный режущий край может незначительно превосходить дистальный. Первый мезиальный зубец по размерам может быть сопоставим с первым дистальным.

**Замечания.** На резкое отличие вида *Notidanus pectinatus* Agassiz, 1843, изображенного в работе Л. Агассиса (который является типовым для рода *Notidanodon*) от видов «*N.*» *dentatus* и «*N.*» *lanceolatus*, независимо указали Я. Адольфсен и Д. Ворд (Adolfssen, Ward, 2014, p. 598), и Ф.А. Триколиди (2014, стр. 88, 90, 92). Главным отличительным признаком является сильно

развитая мезиальная зазубренность, где первый мезиальный зубец по размерам сопоставимым с первым дистальным.

**«Notidanodon» cf. lanceolatus (Woodward, 1886)**

Табл. IV, фиг. 2-4.

1886 *Notidanodon lanceolatus* Woodward, p. 214, pl. 6, fig. 16.

1889 *Notidanodon lanceolatus* Woodward, p. 160.

1987 *Notidanodon lanceolatus* Ward and Thies, p. 96, pl. 1, figs 3–7; pl. 2, figs 1–5.

1993 *Notidanodon lanceolatus* Long et al., p. 656, 657, figs 3, 4.

2013 *Notidanodon* cf. *lanceolatus* Триколиди, стр. 121, Рисунок фиг. 5.

2014 *Notidanodon* cf. *lanceolatus* Триколиди, стр. 89, 90, Рисунок 12.

**Голотип.** P.1227 (British Museum (NH)), верхний зуб (Woodward 1886: 214, pl. 6, fig. 16); Кембриджшир, Англия; нижний мел, средний-верхний альб.

**Материал.** МКОУГГИ 441, верхнебоковой зуб; Крым, Симферопольский район, окрестности пос. Марьино, нижний мел, средний апт.

**Описание.** Имеется верхнебоковой зуб левой челюсти, от корня сохранилась только верхняя часть с лингвальной стороны (Табл. IV, фиг. 2). Мезиальная зазубренность представлена тремя зубцами, угол наклона которых меняется от 52° до 85°. Мезиальные и дистальные кромки зубцов слегка выпуклые. Первый мезиальный зубец имеет с мезиальной стороны режущей кромки гребень, выдающийся в мезиальном направлении. Главная вершина зуба превышает дистальные зубцы на одну треть своей высоты. Ее мезиальный край слегка прогибается в дистальном направлении, дистальный режущий край выпуклый также в дистальном направлении. Угол наклона главной вершины к средней линии основания коронки составляет 47°. Дистальные вершины представлены пятью зубцами. Первый мезиальный зубец превышает половину высоты первого дистального зубца и по ширине намного уступает последнему. Дистальная часть апикальной линии (dAL) представляет собой прямую, наклоненную под углом 26° ( $\alpha=\beta=26^\circ$ ) к средней линии основания коронки (ML). Мезиальные режущие кромки первых четырех дистальных зубцов слегка прогибаются в дистальном направлении, дистальные режущие кромки – почти прямые. Угол наклона зубцов меняется от 45° до 53°. Последний дистальный зубец имеет наклон 47° с почти прямыми мезиальной и дистальной режущими кромками. Лабиальная поверхность зубцов менее выпуклая, чем лингвальная. На лингвальной поверхности зуба в основании коронки имеется четко выраженная ребристость по всему краю зуба. На сохранившейся части корня имеется ряд упорядоченных питательных отверстий, расположенных параллельно основанию коронки. Также имеются два боковых зуба (Табл. IV, фиг. 3, 4). Мезиальная зазубренность этих зубов представлена двумя зубцами наклоненными

дистально. Мезиальный режущий край зубцов, в одном случае (Табл. IV, фиг. 4) незначительно превосходит дистальный. Количество дистальных зубцов - не более трех, они наклонены дистально и постепенно уменьшаются в дистальном направлении. Корень невысокий, и не превышает высоты коронки.

**Сравнение.** От близкого вида *Xsampylodon dentatus* отличается относительно меньшим размером мезиальной зазубренности (по этому признаку «N». *lanceolatus* и *X. dentatus* могут быть сходны). Также «N». *lanceolatus* отличается от *X. dentatus* меньшей высотой корня относительно высоты коронки. У «N». *lanceolatus* высота корня не превышает высоты коронки. «*Notidanodon*» *lanceolatus* отличается от *X. dentatus* большим углом наклона главной вершины на боковых зубах (по этому признаку «N». *lanceolatus* и *X. dentatus* могут быть сходны). От *Notidanodon pectinatus* отличается меньшим количеством дистальных зубцов (по этому признаку «N». *lanceolatus* и *N. pectinatus* могут совпадать) и относительно меньшими размерами мезиальной зазубренности, у которой первый мезиальный зубец значительно меньше первого дистального зубца. У *N. pectinatus* первый мезиальный зубец по размерам сопоставим с первым дистальным зубцом.

**Распространение.** Нижний мел, баррем - средний апт Крыма, готерив – альб Германии и Англии, верхний апт Северной Америки.

#### «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus* (Woodward, 1886)

Табл. IV, фиг. 6,7; Рисунок 6.9.

2013 *Notidanodon* aff. *lanceolatus* Триколиди, стр. 122, Рисунок фиг. 3.

2014 *Notidanodon* aff. *lanceolatus* Триколиди, стр. 90 - 93, Рисунок 13, 14.

2020 «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus* Шишлов и др., стр. 74, табл. 23, фиг. 2.

**Материал.** ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 33, нижнебоковой (2-й или 3-й) зуб; ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 35, отпечаток нижнего (5-й или 6-й) заднебокового зуба; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Белая, верхний мел, нижний – средний сеноман.

**Описание.** Имеются две находки. Одна представлена почти полным зубом, вторая – отпечатком. Нижнебоковой зуб (Табл. IV, фиг. 6; Рисунок 6.9) практически полностью сохранился, кроме первого, пятого и шестого дистальных зубцов. Мезиальная зазубренность состоит из четырех зубцов с углами наклона от 56° до 90°. Мезиальный режущий край зубцов слегка выпуклый, дистальный край – практически прямой. Главная вершина имеет наклон 51°. Ее мезиальный режущий край слегка выпуклый в мезиальном направлении, дистальный край – прямой. Первый дистальный зубец обломан, но, судя по остальным дистальным зубцам, можно сказать, что превышения главной вершины над ним практически не было, либо оно было незначительным. Особенностью данного экземпляра являются одинаковые размеры второго,

третьего и четвертого дистальных зубцов. Вероятнее всего, судя по ширине сохранившейся части первого дистального зубца, он был почти такого же размера, как и последующие. Первый мезиальный зубец (если его сравнивать со вторым дистальным зубцом) превышает половину высоты первого дистального зубца и по ширине незначительно уступает последнему. Четвертый дистальный зубец отличается от первых незначительным изменением угла наклона. Углы

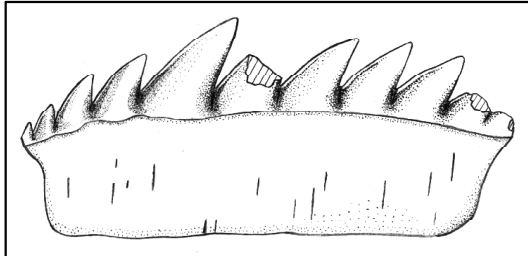


Рисунок 6.9 «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus* (Woodward, 1886), лабиальный вид, длина зуба – 2,5 см

наклона первых четырех дистальных вершин меняются от  $44^\circ$  до  $\sim 51^\circ$ . Судя по сохранившимся элементам пятого и шестого зубца, углы их наклона были  $\sim 40^\circ$  и  $\sim 38^\circ$ . Основание коронки зуба представляет собой симметричную, выпуклую в апикальном направлении

линию. Корень зуба также симметричен и имеет одинаковые депрессии с дистальной и мезиальной сторон. Базальная часть корня прямая; высота его относительно средней линии основания коронки одинаковая как

с мезиальной, так и с дистальной стороны. Самым важным признаком является то, что дистальная часть апикальной линии (dAL) на промежутке второго и третьего дистальных зубцов практически горизонтальна и составляет угол  $\alpha(?) = \beta \approx 1.5^\circ - 2^\circ$ , т.е. практически параллельна средней линии основания коронки (ML). Можно предположить, что на этой линии находилась вершина первого дистального зубца.

Имеется отпечаток заднебокового зуба (Табл. IV, фиг. 7). Мезиальная часть отпечатка не сохранилась. Угол наклона главной вершины предположительно был равен  $52^\circ$ . Мезиальный режущий край главной вершины слегка выпуклый, дистальный – прямой. Превышение главной вершины над первым дистальным зубцом незначительное. Имеются пять дистальных вершин, угол наклона которых меняется от  $37^\circ$  до  $48^\circ$ . Первый дистальный зубец не отличается по величине от второго дистального зубца, уменьшение начинается с третьего зубца по пятый. Высота корня от дистального края к мезиальному резко увеличивается, что свидетельствует о заднем положении зуба. Дистальная часть апикальной линии (dAL) на участке между первым и вторым дистальными зубцами образует со средней линией основания коронки (ML) угол не более чем  $5^\circ$ .

**Сравнение.** От «*Notidanodon*» *lanceolatus* данная форма отличается одинаковыми первыми дистальными вершинами. У «*N.*» *lanceolatus* дистальные вершины заметно уменьшаются в размере в дистальном направлении. Этот же признак отличает «*N.*» aff. *lanceolatus* от *X. dentatus*, у которого дистальные вершины также резко уменьшаются в размере в дистальном направлении. От *N. pectinatus* отличается тем, что первый мезиальный зубец заметно меньше второго дистального зубца, а значит и первого дистального зубца, который не



сохранился. У *N. pectinatus* первый мезиальный и первый дистальный зубцы одинаковы по размеру. Кроме того у *N. pectinatus* дистальные зубцы заметно уменьшаются в размере в дистальном направлении, что не наблюдается у «*N.*» aff. *lanceolatus*. Мезиальная зазубренность «*N.*» aff. *lanceolatus* по степени развития сближает описываемую форму с *X. dentatus* (Woodward, 1886). У «*N.*» aff. *lanceolatus* дистальная часть апикальной линии (dAL) хотя бы на одном отрезке (достоверно – на промежутке между вторым и четвертым дистальными зубцами) имеет участок почти параллельный основанию коронки. Этот признак сближает форму дистальной части апикальной линии «*N.*» aff. *lanceolatus* с соответствующей формой у рода *Heptranchias*.

**Замечания.** В статье Л. Гранда и С. Чаттаржи (Grande, Chattarjee 1987) описаны зубы «*Notidanodon*» sp. из верхнемеловых отложений одного из островов района Антарктиды (Антарктический полуостров). Форма «*N.*» aff. *lanceolatus* по своим морфологическим признакам наиболее близка к этим зубам. Нижнебоковые зубы «*Notidanodon*» sp. и описываемой формы имеют одинаковые первые дистальные вершины. В статье Ш. Эпплгейта (Applegate, 1965a) верхнемеловые зубы, описанные как *Notorhynchus pectinatus*, имеют близкие по размерам первые дистальные зубцы. Однако у «*Notidanodon*» sp. и *Notorhynchus pectinatus* дистальная часть апикальной линии (dAL) ни на одном из своих участков не приобретает почти горизонтальный вид, и наклонена под острым углом (угол  $\alpha$  равен не менее  $11^\circ$ ). Есть все основания для выделения этих форм в особый вид, отличающий его как от «*N.*» aff. *lanceolatus*, так и от остальных видов рода «*Notidanodon*» и *Xampylodon*.

Как уже было отмечено выше (Глава 6 (6.2.1)) следует обратить внимание на то, что у зубов акул рода *Heptranchias* Rafinesque, 1810 дистальная часть апикальной линии (dAL) на большинстве нижнебоковых зубов имеет значительный по размерам участок, почти параллельный средней линии основания коронки (ML). Только на некоторых зубах эта линия может образовывать острый угол с линией основания коронки, который образован в мезиальном направлении (т. е. дистальные зубцы могут увеличиваться в дистальном направлении) в отличие от видов акул родов «*Notidanodon*» и *Xampylodon*, у которых углы  $\alpha$  и  $\beta$  образованы с дистальной стороны. По описанным признакам зубы акул «*N.*» aff. *lanceolatus* очень похожи на зубы рода *Heptranchias*. По всей видимости, «*N.*» aff. *lanceolatus* является предковой формой для акул рода *Heptranchias*. У *Heptranchias* отношение величины первого мезиального зубца к первому дистальному сопоставимо с таковым у *Notidanodon*, «*Notidanodon*» и *Xampylodon*. Взгляды о близости родов «*Notidanodon*» и *Heptranchias* не являются новыми: Д. Мэйси и К. Вольфрам (Maisey, Wolfram 1984) рассматривали морфологию зубов рода *Notidanodon* как разновидность *Heptranchias*. Автор данной работы не придерживается такой позиции, считая оба рода

самостоятельными, однако в свете новых данных суть идеи Д. Мэйси и К. Вольфрам о близости этих родов кажется вполне логичной и правильной.

Попробуем рассмотреть изменение ряда морфологических признаков, который ведет от наиболее вероятной предковой формы рода «*Notidanodon*» и *Xampylodon* к *Heptranchias*. Скорее всего, такими формами являются виды *X. dentatus* или «*N.*» *lanceolatus*. Попробуем проследить изменение формы апикальной линии AL во времени. Наиболее характерной ее частью является дистальная часть (dAL). Рассмотрим изменение углов  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ . Для объективности выбираем зубы, занимающие приблизительно одинаковое положение в челюсти, и такие, у которых рассматриваемые углы были бы наименьшими (Рисунок 6.2). Таким образом, можно проследить не пределы изменения этих углов у каждого вида, а наметить тренд изменений. Напомним, что «*Notorhynchus pectinatus*» Applegate, 1965a в данной работе рассматривается как самостоятельный вид рода «*Notidanodon*».

Из изображения (Рисунок 6.2) видно, что в эволюционном развитии все углы  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$  уменьшались. Графически это выражается в том, что дистальная часть апикальной линии (dAL) выполаживается. У «*N.*» aff. *lanceolatus* угол  $\beta$ , который, возможно, равен  $\alpha$  (т.к. первый дистальный зубец не сохранился), сопоставим с таковым у *Heptranchias howelii*. По своим морфологическим признакам апикальная линия «*N.*» aff. *lanceolatus* ближе к линии *Heptranchias*, чем к «*Notidanodon*». Также следует отметить, что скорость эволюционных преобразований была достаточно высокой. Изменения угла  $\beta$  от  $38^\circ$  до  $1.5^\circ-2^\circ$  у видов рода «*Notidanodon*» произошли за время от готерива («*N.*» *lanceolatus*) до сеномана («*N.*» aff. *lanceolatus*), в то время как близкие значения у *Heptranchias howelii* (угол  $\alpha \approx 1.5^\circ$ ) наблюдаются в палеогене. По всей видимости, за время от сеномана до начала палеогена происходили изменения не только размеров животных, но и формы основания коронки зубов и размеров мезиальной зазубренности. Вероятно, в верхнем мелу – нижнем палеогене следует ожидать нахождение форм с относительно уменьшенными размерами мезиальной зазубренности (редуцированными) и с приблизительно такой же дистальной частью апикальной линии (dAL), как у «*N.*» aff. *lanceolatus*. Также следует обратить внимание на то, что у видов *Heptranchias howelii* (Reed, 1946) и *Heptranchias perlo* (Bonnaterre, 1788) угол  $\alpha$  или  $\alpha = \beta$  переходит через значение  $0^\circ$  и доходит не менее чем до  $-5^\circ$ , т. е. продолжает изменение в том же направлении.

В данной работе предлагается рассматривать род «*Notidanodon*» (а не *Notorynchus*) в качестве предкового таксона для рода *Heptranchias*. В пользу этого можно высказать два аргумента. Первым является то, что признак мезиальной зазубренности у рода «*Notidanodon*» является наиболее диагностичным. Следовательно, если рассматривать отношение первого мезиального зубца к первому дистальному у рода *Heptranchias*, мы увидим, что оно совпадает с таковым у рода «*Notidanodon*» и никак не коррелирует с этим признаком у рода *Notorynchus*

Ayres, 1855. Вторым важным аргументом является нахождение в верхнем мелу Крыма зубов с одинаковыми дистальными зубцами, относящимися к роду «*Notidanodon*» (Табл. IV, фиг. 6, 7; Рисунок 6.9), и с приблизительно таким же очертанием дистальной части апикальной линии, как у *Heptanchias*.

**Распространение.** Верхний мел, нижний – средний сеноман Крыма.

#### Род *Gludioserratus* Underwood et al., 2011

**Типовой вид.** *Notidanus aptiensis* Pictet, 1865.

**Диагноз.** Род известен только по изолированным зубам. Зубная система достаточно дифференцирована. Зубы с хорошо развитыми зубцами, сжатые в лабиально-лингвальном направлении. Верхние симфизные зубы имеют широкое основание и одну вершину, наклоненную дистально. Корни всех зубов плоские с лабиальной стороны и слегка выпуклые с лингвальной стороны, не превышают высоты коронки. Верхние зубы имеют от одной (симфизные) до четырех вершин, уменьшающихся в дистальном направлении. Главная вершина обычно прямая. Нижние зубы имеют до шести дистальных зубцов, уменьшающихся дистально. Хорошо развита мезиальная зазубренность, состоящая из мелких, хорошо выраженных зубцов, занимающая приблизительно нижнюю половину мезиального режущего края главной вершины. Зубцы всех зубов двояковыпуклые, более сильная выпуклость отмечается на лингвальной стороне зубов. Края корней относительно сглажены, но на некоторых зубах с мезиальной стороны может быть развита неглубокая депрессия.

#### *Gludioserratus magnus* Underwood et al., 2011

Табл. V, фиг. 4.

2011 *Gludioserratus magnus* Underwood et al., p. 541, 542, fig. 3 (A-J).

2015 *Gludioserratus magnus* Verma, fig. 3 (A-D).

**Голотип.** DUGF/2 (Underwood et al., 2011, fig. 3 (G-H), нижнебоковой зуб, нижний сеноман, поселок Garudamangalam, Tamil Nadu, южная Индия.

**Материал.** Нижний передний зуб (1-й или 2-й); юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Сель-Бухра (северный склон), верхний мел, средний сеноман.

**Описание.** Один нижний передний зуб хорошей сохранности. Главная вершина наклонена дистально под углом 56°. Имеется четыре дистальные вершины, которые равномерно уменьшаются в дистальном направлении и наклонены под углами 40° - 45°. Первая дистальная вершина значительно меньше главной. Корень близок к прямому и имеет депрессии как с мезиальной, так и с дистальной (меньшей по сравнению с мезиальной) стороны. Высота корня

не превышает высоты коронки. На лингвальной поверхности корня имеется ряд упорядоченных питательных отверстий, расположенных вертикально. Основание корня прямое.

**Сравнение.** *Gladioserratus magnus* отличается от близкого вида *G. dentatus* (Guinot et al., 2014) более крупными размерами зубов и большим количеством дистальных вершин (до 5-ти), у *G. dentatus* их в среднем три. Также у *G. magnus* более многочисленны зубцы мезиальной зазубренности и присутствуют депрессии на корнях некоторых зубов с мезиальной и дистальной сторон, что не наблюдается у *G. dentatus*.

**Замечания.** На сегодняшний момент зубы вида *Gladioserratus magnus* достоверно известны всего из трех местонахождений: сеноман Юго-Западного Крыма, сеноман Поволжья, и сеноман юга Индии. Надо сказать, что находка, изображенная в Табл. V, фиг. 4, практически идентична зубу, изображенному в работе Underwood et al., 2011, fig. 3 (C-D), это исключает возможные ошибки в определении. Оба местонахождения на момент сеноманского времени располагались практически на противоположных концах тетического бассейна, что свидетельствует о широком распространении данного вида, несмотря на достаточно редкие находки этих зубов.

**Распространение.** нижний сеноман Индии, средний сеноман Крыма, сеноман Поволжья.

### Семейство Orthacodontidae Glikman, 1957

#### Род *Sphenodus* Agassiz, 1843

**Типовой вид.** *Sphenodus longidens* Agassiz, 1843, верхняя юра Швейцарии.

**Диагноз.** Род известен как по изолированным зубам, так и по фрагментам скелетов с сохранившимся озублением. В целом, озубление имеет слабую степень гетеродонтности, и в общем случае, размер зуба в выборке определяет его общее местоположение в челюсти. Передние зубы могут быть достаточно высокими (более 4 см). Общая форма зубов представляет собой (в большинстве случаев) довольно узкую и высокую коронку (ножевидную) с четко выраженными режущими кромками и корень, как правило, представляющий собой плоскую базу. Коронки зубов могут иметь сигмоидальный изгиб, как в лабиально – лингвальном направлении, так и в мезиально – дистальном. Режущие кромки зубов иногда опускаются на корень, образуя тонкую, слабовыраженную полосу энамелоида, которая не достигает мезиального или дистального краев корней. У задних зубов отсутствует вершина, в общем случае они напоминают боковые зубы гетеродонтид. В озублении верхней челюсти может присутствовать интермедиальный зуб.

***Sphenodus* sp. 1**

Табл. V, фиг. 7.

**Материал.** Один зуб полной сохранности. Юго-Западный Крым, пос. Мраморное, г. Чатыр-Даг, овраг Тас-Кор (над Мраморным карьером), нижний мел, берриасский ярус.

**Описание.** *Переднебоковой* зуб (наиболее вероятно верхний) имеет практически прямую, близкую к симметричной коронку и высоту 2 см. Основание коронки широкое. Изменение ширины коронки от основания к вершине достаточно резкое, в результате чего ширина в основании коронки значительно превышает ширину в средней части коронки. Режущий край коронки хорошо выражен и образует выдающуюся кромку «перо», которая опускается на корень в виде тонкой, низкой, лезвеевидной нащепки, достигая краев корней. Коронка имеет слабый сигмоидальный изгиб в верхней части. Сечение коронки в основании ассиметричное, лингвальный край в два раза больше лабиального. В средней и верхней части коронки сечение симметричное. Корень небольшой, и имеет ширину в два раза превосходящую ширину основания коронки, представляя собой плоскую базу с одинаковыми мезиальным и дистальным краями. На базальной стороне корня имеются слабовыраженные питательные борозды. Угол наклона вершины зуба по отношению к базе корня составляет 48°.

**Сравнение.** Зуб морфологически наиболее близок к зубам, описанным Ж. Бемо как *Orthacodus* cf. *sabaudianus* из нижнемеловых (неоком) отложений Англии (Beaumont, 1960). Приводится подробное описание морфологических признаков корня, в котором отмечается наличие питательных отверстий в бороздках, расположенных на базальной стороне зуба, что не наблюдается у крымского экземпляра. Эти зубы по размеру меньше, чем описанный из Крыма, однако, в работе Ж. Бемо приведены *Orthacodus sabaudianus* (без корня) по размерам сопоставимые с крымской находкой.

**Распространение.** Нижний мел (берриас) Крыма и ? нижний мел Англии.

***Sphenodus* sp. 2**

Табл. V, фиг. 6.

**Материал.** Один зуб неполной сохранности. Юго-Западный Крым, с. Верхоречье, г. Резаная, бассейн реки Кача, нижний мел, валанжинский ярус.

**Описание.** *Переднебоковой* зуб верхней челюсти, имеет скошенную в дистальном направлении коронку. Коронка целая, однако, половина корня отсутствует. Высота зуба составляет 2.4 см, из нее высота коронки 2 см. Сужение коронки от ее основания к вершине постепенное, ширина основания коронки (0.8 см) незначительно превышает ширину ее средней части (0.5 см). Сечение коронки в ее центральной части симметричное, в верхней и нижней частях лингвальная сторона превосходит лабиальную. Имеется хорошо выраженная режущая

кромка, образующая «перо». Верхняя треть коронки имеет резкий перегиб в дистальном направлении. Режущая кромка спускается на верхнюю часть корня в виде тонкого энамеллоидного гребня, не достигая края корня. В основании коронки с лингвальной стороны имеется упорядоченная, равномерная ребристость высотой 1.5 мм. Коронка имеет слабый сигмоидальный изгиб в лабиально-лингвальном направлении, при котором вершина слегка направлена лабиально. Корень представляет собой широкую базу (сохранившаяся часть корня 1.2 см), лабиальный край слегка изогнут базально. В связи с этим, базальная часть сечения корня представляет собой слегка дугообразную линию. Коронка наклонена лингвально относительно базы корня под углом 70°.

**Сравнение.** Описанный зуб *Sphenodus* sp. по особенностям морфологии корня сближается с юрскими зубами *Sphenodus nitidus* (Bottcher, Duffin, 2000). Однако имеются достаточно резкие отличия. У крымского зуба отсутствуют васкулярные борозды на сохранившейся части корня, коронка не повернута относительно корня. Т. е. режущие функции в озублении принципиально отличались.

**Распространение.** Валанжин Крыма.

### *Sphenodus* sp. 3

Табл. VI, фиг. 1-10, 12.

**Материал.** 31 зуб, 28 из которых неполной сохранности (без корня), 3 зуба с сохранившимся целым корнем. Юго-Западный Крым, левый борт р. Салгир, пос. Марьино (южная окраина г. Симферополь), карьер кирпичного завода, нижний мел, аптский ярус.

**Описание.** В выборке присутствуют зубы различного положения в челюсти. В основном зубы бескорневые, но с сохранившимися незначительными частями корней, т.е. коронки практически целые. Коронки зубов в среднем имеют высоту от 1.8 см до 2.3 см, средняя ширина основания коронки составляет от 0.4 до 0.8 см. Изменение ширины коронки от основания к вершине постепенное. Имеется четко выраженная, сильно выдающаяся кромка режущей поверхности – «перо». Практически у всех зубов сечение в центральной части коронки симметричное. В основании, как правило, лингвальная сторона значительно превосходит лабиальную. Зубы имеют сигмоидальный изгиб в лабиально-лингвальном направлении, от слабого (практически прямые) до относительно сильного. Некоторые зубы со слабым лабиально-лингвальным сигмоидальным изгибом, имеют также сигмоидальный изгиб в мезиально-дистальном направлении. Иногда в основании коронки как с лингвальной, так и с лабиальной стороны присутствует невысокая упорядоченная ребристость высотой до 3 мм (Табл. VI, фиг.10). В выборке присутствуют зубы с сохранившимся корнем (Табл. VI, фиг. 1). Корни неширокие, приблизительно в два раза шире основания коронки, представляющие собой

плоскую базу. На корнях, как с лингвальной и лабиальной сторон, так и с базальной присутствуют васкулярные борозды. На базальной поверхности они единичные и очень слабые. Наибольшее их количество приходится на лингвальную поверхность корня.

**Сравнение.** Описанные зубы *Sphenodus* sp. по особенностям морфологии корня и коронки сближаются как с юрскими зубами (Beaumont, 1960), так и с зубами *Sphenodus* cf. *lundgreni*, описанными из коньякских отложений Японии (Kanno et al., 2017). Однако, имеются достаточно резкие отличия. У крымских зубов нет такого количества глубоких и регулярных борозд на базальной поверхности корней.

**Распространение.** Аптский ярус Крыма.

#### **Замечания по роду *Sphenodus***

Все обнаруженные зубы, относящиеся к роду *Sphenodus*, как из нижнемеловых отложений Крыма, так и из верхнемеловых, по особенностям морфологии коронки можно разделить на три группы: 1 - асимметричное сечение в центральной части коронки, симметричное в основании и почти параллельные режущие кромки (Табл. VI, фиг. 11); 2 - симметричное сечение в центральной части коронки и режущие кромки постепенно сходящиеся к острому углу в вершине коронки (Табл. V, фиг. 7; Табл. VI, фиг. 1-10); 3 - асимметричное сечение по всей высоте коронки (Триколиди, Тищенко, 2015, Табл. I, фиг. 9).

Как было отмечено выше, выборка зубов *Sphenodus* из среднего апта позволяет делать некоторые выводы о строении озубления этих акул. В частности, два зуба имеют S-образный изгиб в мезиально-дистальном направлении. Такую особенность имеет второй верхний зуб у некоторых ламноидных акул (Applegate, Espinosa-Arrubarrena, 1996). Несколько зубов из этой выборки имеют сильный S-образный изгиб в лабиально-лингвальном направлении, что определяет их позицию в озублении как первый или второй зуб нижней челюсти. На основании этого, можно с уверенностью сказать, что передняя часть озубления некоторых меловых *Sphenodus* была идентична некоторым ламноидным акулам, например *Isurus* (Триколиди, Тищенко, 2015, стр. 158).

### **Надотряд Galeomorphii Compagno 1973**

#### **Отряд Orectolobiformes Applegate, 1972**

##### **Orectolobiformes incertae familiae**

#### **Род *Dorsetoscyllium* Underwood et Ward, 2004**

**Типовой вид.** *Dorsetoscyllium terraefullonicum* Underwood et Ward, 2004

Рисунок 6.10, 6.11

**Диагноз.** Умеренно дифференцированная зубная система с достаточно простой морфологией зубов. Главная вершина передних зубов составляет примерно половину высоты

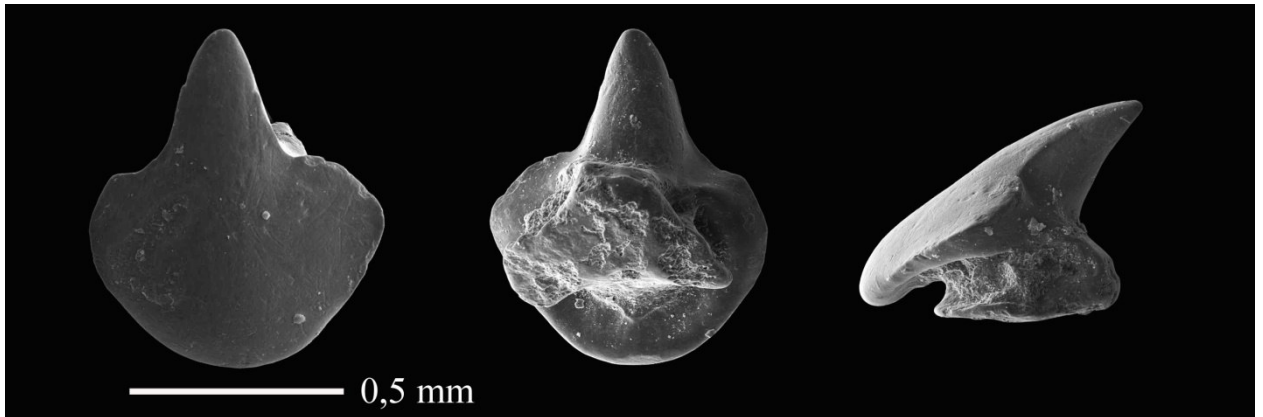


Рисунок 6.10 *Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicu*  
а-в передний зуб (а – лабиальный вид, б – базальный вид, в – латеральный вид)

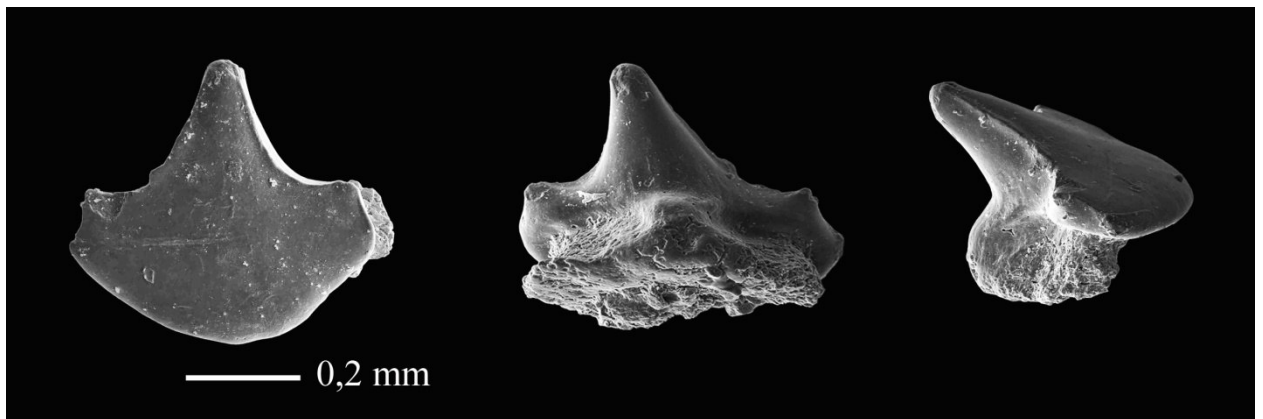


Рисунок 6.11. *Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicum*:  
а-в боковой зуб (а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – латеральный вид).

зуба, а основание – имеет размер не менее половины общей ширины коронки. Есть выраженные боковые режущие кромки, не образующие выступов (добавочных зубцов).

Лабиальная поверхность гладкая и создает хорошо выраженную вогнутость в основании главной вершины.

Основание коронки имеет полукруглый вид, опускается низко, нависая над корнем. Коронка боковых и переднебоковых зубов более узкая и ассиметричная, с дистально наклоненной главной вершиной. Режущие кромки хорошо выражены и образуют не оформленный в собственно добавочный зубец гребешок с дистальной стороны. Мезиальная режущая кромка слабо выгнута, либо практически прямая. Вогнутость в основании главной вершины на лабиальной стороне отсутствует. Коронки заднебоковых зубов похожи на коронки переднебоковых и боковых зубов, но они низкие и более широкие. Корни зубов равны по ширине коронке, а их ветви сходятся под тупым углом. Имеется узкий, но хорошо



выраженный сосочек корня, который частично покрыт энамелоидом коронки. На сосочке имеется ярко выраженное, небольшое питательное отверстие.

***Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicum* Underwood et Ward, 2004**

Рисунок 6.10, 6.11.

**Материал.** Три зуба (передний, боковой и задний); юго-западный Крым, бассейн р. Бельбек, Кабаний лог, нижний мел, берриасский ярус.

**Описание.** Зубы имеют симметричную форму, только самые задние слегка асимметричны. Передние зубы имеют главную вершину высотой чуть меньше половины высоты коронки. Лабияльная поверхность гладкая, со слабо выраженным прогибом расположенным чуть ниже основания главной вершины. Ширина главной вершины значительно меньше половины ширины коронки. Коронка в основании имеет практически идеальную полукруглую форму, сильно нависая над корнем. Режущая кромка главной вершины с прогибом переходит к основанию, образуя небольшой острый гребешок, однако добавочные зубцы не оформляются. Боковые зубы имеют высоту приблизительно равную ширине зуба. Главная вершина почти равна половине высоты коронки, а ее ширина немного меньше ширины коронки. Лабияльная поверхность гладкая и прямая. Режущие кромки главной вершины, переходя к основанию коронки, образуют слабо выраженные добавочные зубцы. Коронка в основании имеет практически идеальную полукруглую форму и нависает над корнем. Заднебоковые зубы имеют ширину больше чем высота коронки. Главная вершина слегка наклонена дистально. С дистальной стороны оформляется гребешковидный добавочный зубец, тогда как с мезиальной стороны это слабо выраженный гребешок. Основание коронки имеет овальную форму. Корни зубов слегка эродированы, на передних зубах ветви сходятся почти под прямым углом, а на боковых они образуют тупой угол.

**Сравнение.** По основным признакам зубы *Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicum* сильно отличаются от *Dorsetoscyllium terraefullonicum*. У *Dorsetoscyllium terraefullonicum* высота главной вершины на передних зубах превышает половину высоты коронки, ширина не менее половины ширины коронки, тогда как у *Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicum* высота главной вершины меньше половины высоты коронки, а ее ширина значительно меньше половины ширины коронки. Также у *Dorsetoscyllium* aff. *terraefullonicum* на боковых зубах оформленные, мелкие добавочные зубцы, что не наблюдается у *Dorsetoscyllium terraefullonicum*.

**Замечания.** Следует отметить, что зубы акул *Dorsetoscyllium* ранее были известны только из батских отложений Великобритании. Зубы, обнаруженные в Крыму, расширяют ареал обитания этих акул.

**Распространение.** Нижний мел, берриасский ярус Крыма.

### Род *Annea* Thies, 1983

**Типовой вид.** *Annea carinata* Thies, 1983

**Диагноз.** Главная вершина высокая и имеет по краям две пары достаточно высоких добавочных зубцов, близко расположенных к главной вершине, дистальные зубцы очень мелкие. В основании коронки с лабиальной стороны имеется выпуклый и закругленный язычок, нависающий над корнем. Лабиальная поверхность коронки характеризуется ярко выраженными вертикальными ребрами, опускающимися к язычку. Имеется короткий, высокий и широкий лингвальный выступ коронки. Корень массивный и широко выдается за пределы коронки. В основании слабовыраженного сосочка корня имеется большое питательное отверстие. Также на лингвальной стороне корня, практически под добавочными зубцами имеются крупные питательные отверстия. Некоторые виды имеют на лабиальной стороне коронки один единственный гребень и маленькие гребни на добавочных зубцах боковых зубов. Также зубы могут иметь одну пару добавочных зубцов, при этом как главная вершина, так и добавочные зубцы будут низкие и достаточно широкие. Добавочные зубцы могут быть хорошо отделены от главной вершины. Лингвальный выступ может быть достаточно длинным.

#### *Annea* sp.

Рисунок 6.12.

**Материал.** Один зуб неполной сохранности; юго-западный Крым, бассейн р. Бельбек, Кабаний лог, нижний мел, берриасский ярус.

**Описание.** От зуба сохранилась только коронка с одним добавочным зубцом. Главная вершина по ширине (если реконструировать зуб) составляет половину ширины коронки, а ее высота - половину высоты коронки. Главная вершина не имеет оформленной острой вершины, вместо этого имеется овальная режущая кромка. Добавочные зубцы отделены от главной вершины, при этом режущая кромка зуба плавно переходит от главной вершины к добавочным зубцам. Добавочные зубцы направлены не вверх, а дистально. В основании коронки с лабиальной стороны имеется хорошо оформленный и достаточно широкий и длинный язычок.

**Сравнение.** По сравнению с представленными в литературе видами рода *Annea*, такими как *A. carinata*, *A. taubeugei* и *Annea* sp. (Thies, 1993, pl. 1, fig. 1; Delsate, Thies, pl. 2, fig. 1, 2), описанная коронка зуба сильно отличается тем, что фактически не имеет острых зубцов. Как главная, так и один сохранившийся добавочный зубец «тупые». Можно сказать, что здесь достаточно усилена режущая функция, что свидетельствует о крайней специализации зубов акул *Annea* обнаруженных в Крыму.

**Распространение.** Нижний мел, берриасский ярус Крыма.

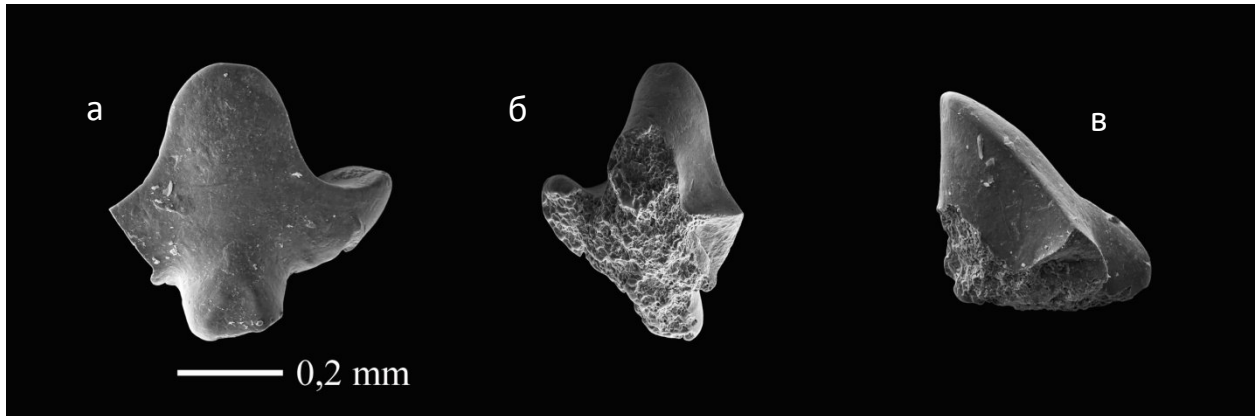


Рисунок 6.12. Боковой зуб *Annea* sp.: а – лабиальный вид, б – базальный вид, в – латеральный вид.

### Отряд Lamniformes Berg, 1958

### Семейство Carchariidae Jordan et Gilbert, 1883

### Род *Hispidaspis* Sokolov, 1965

**Типовой вид.** *Scapanorhynchus* (?) *gigas* Woodward, 1889; нижний мел, альбский ярус Англии.

**Диагноз.** Зубы высокие, шиловидные с острыми краями. Высота передних, передне-боковых зубов от 2 до 6 сантиметров. На месте добавочного зубца у боковых зубов имеется гребешковидное образование, являющееся продолжением режущего края коронки. Собственно добавочный зубец, отделенный от главной вершины, может появляться как у передних так и у самых задних зубов. В основании коронки на всем ее протяжении имеется ребристость, выраженная в рельефе в виде невысоких валиков, расположенных вертикально, либо под небольшим углом.

**Сравнение.** От близкого рода *Striatolamia* отличается отсутствием ребристости эмали с внутренней стороны зуба и волнистостью, либо зазубренностью режущего края гребешков (добавочных «зубцов»). Кроме этого, у *Striatolamia* гребешки (добавочные зубцы) отделены от главной вершины, в то время как у *Hispidaspis* они являются прямым продолжением режущего края главной вершины.

### *Hispidaspis ex gr. prisca* (Sokolov, 1978)

Рисунок 6.13.

**Материал.** Передний зуб (ZIN PC № 1/42) из Юго-Западного Крыма, бассейн р. Бодрак, плато Кермен (Первомайский карьер), нижний мел, нижний готерив.

**Описание.** Материал представлен одним передним зубом общей высотой около 2 сантиметров. Центральная вершина вертикальная, слабо изогнута сигмоидально. С внешней стороны поверхность плоская. Режущий край коронки в основании переходит в слабо волнистый гребешкообразный вырост, наиболее выдающаяся часть которого расположена ближе к режущему краю центральной вершины. Ветви корня невысокие и параллельные, образуют арку высотой приблизительно 4 мм. Имеется выступ (сосочек) на внутренней стороне корня, в центре которого расположен питательный канал. Шейка зуба высотой 1,5 миллиметра по направлению к краям коронки плавно переходит в поверхность ветвей корня. В основании главной вершины с внешней стороны в центральной ее части наблюдается ребристость. Кроме того, очень слабая волнистость установлена в основании коронки с внутренней стороны.

**Сравнение.** У вида *Hispidaspis prisca* (Leriche, 1902, pl. III, fig. 14; Соколов, 1978, Рисунок 5) ребристость присутствует на всем протяжении основания коронки, в то время как

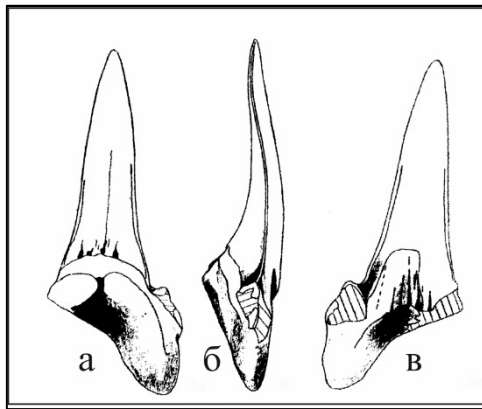


Рисунок 6.13 *Hispidaspis ex gr. prisca* (Sokolov, 1978), а – лингвальный вид, б – латеральный вид, в – лабиальный вид.

у описываемого экземпляра она развита только в центральной части основания коронки. По этой причине, а также из-за недостаточности материала, определение сделано в открытой номенклатуре.

**Замечания.** Зуб был найден В.А. Прозоровским в 1989 г. на территории Крымского учебного полигона СПбГУ, в долине р. Бодрак, в центральной части обнажения нижнемеловых биогермных известняков на плато Кермен «Первомайский карьер». Позже он попал в коллекцию Л.А. Несова. Впервые зуб был описан в статье А.О. Аверьянова (Averianov, 2000).

Необходимо более подробно рассмотреть сохранившийся гребешковидный вырост (гребешок) у зуба, так как без этого элемента данный образец с трудом можно было бы определить до семейства. На изображении (Рисунок 6.13) видно, что большая часть гребешка имеет повреждения, как с внутренней, так и с наружной поверхности, вероятно, являющиеся результатом переноса и окатывания. Почему автор восстанавливает его как гребешок? Может быть, это окатанная часть обломанного зубца? Для этого рассмотрим неразрушенные элементы, сохранившиеся на гребешке. Таких элементов два. Это части эмали на «режущей» поверхности гребешка, которые занимают около 2/3 общей длины кромки поверхности. Но о собственно режущей поверхности можно судить только по тому, как эмаль этих неразрушенных участков огибает гребешок (Рисунок 6.13, б). Это

наиболее хорошо видно на нижней эмалевой «нашлепке». Она покрывает две поверхности гребешка, сходящихся под острым углом (внешнюю и внутреннюю). Именно поэтому все остальные участки автором рассматриваются как лишенные эмали участки гребешка, а не как обломанные части зубца.

**Распространение.** Готерив Крыма.

### **Род *Eostriatolamia* Glikman, 1980**

**Типовой вид.** *Lamna venusta* Leriche, 1906, p. 86; верхний мел, сантонский ярус Бельгии.

**Диагноз.** Зубы небольшие, не превышают 2 см в высоту. Коронки зубов обычно несут на лингвальной стороне слабовыраженную ребристость, идущую от основания коронки до ее средней части. Часто в основании коронки с лабиальной стороны присутствует невысокая ребристость. Боковые, передние и переднебоковые зубы имеют сравнительно высокие, заостренные и узкие боковые вершины. Корень как правило не толстый.

**Сравнение.** Отличается от *Striatolamia* зубами меньшего размера, заостренными боковыми вершинами и менее выраженной ребристостью на лингвальной поверхности коронки. Также имеет более узкие коронки боковых зубов.

### ***Eostriatolamia* sp.**

Табл. VIII, фиг. 1-9.

**Материал.** 12 зубов хорошей сохранности. Юго-Западного Крыма, бассейн р. Бодрак, г. Бакла, верхний мел, маастрихтский ярус; бассейн р. Бельбек, г. Датская куэста, верхний мел, маастрихтский ярус.

**Описание.** Имеются зубы, занимающие различное положение, но, по всей видимости, отсутствуют передние зубы нижней челюсти (?Табл. VII, фиг. 4) и задние зубы верхней и нижней челюсти. *Передние зубы* имеют относительно высокую, узкую, шиловидную коронку и очень слабый сигмоидальный изгиб в лабиально-лингвальном направлении. Поверхность в основании коронки, как с лабиальной, так и с лингвальной стороны гладкая. Добавочные зубцы не высокие, шиловидные и имеют близкое к овальному сечению в основании. Ветви корней хорошо развиты, и на лабиальной поверхности в основании добавочных зубцов и части главной вершины имеют валикообразные выступы. В центральной части сосочка корня (лингвальная поверхность) имеется четко выраженная питательная борозда. Корни ветвей имеют округлое сечение и на целом образце (Табл. VII, фиг. 2) расположены асимметрично.

*Боковые зубы* не высокие (в среднем 1 см в высоту) относительно размеров имеют широкую коронку в основании, и в нижней трети, а к вершине резко сужаются. Верхние зубы

в выборке имеют относительно резкий изгиб мезиальной режущей кромки, нижние более прямые. Добавочные зубцы острые, имеют треугольную форму и слегка уплощены. По краям добавочных зубцов иногда имеется пара латеральных (крайних) дополнительных зубцов, которые чаще всего представляют собой гребешок, являющийся прямым продолжением режущей кромки основного добавочного зубца, с иногда выраженной вершинкой (Табл. VII, фиг. 1). На некоторых зубах в основании главной вершины и добавочных зубцов, с лабиальной стороны, может присутствовать невысокая, хорошо выраженная ребристость. Лингвальная поверхность гладкая. Корни хорошо развиты и образуют арку с прямыми краями, в вершине которой сходятся под тупым углом. Ветви корней уплощены в лабиально-лингвальном направлении. В районе сосочка питательная борозда отсутствует, или слабо выражена. На лабиальной поверхности в основании как главной, так и добавочных зубцов имеются валикообразные выступы (дистальное и мезиальное основания).

**Сравнение.** От близкого вида *S. segedini* отличается отсутствием ребристости в основании коронок с лабиальной стороны на передних зубах, и относительно размеров зубов, более широкими коронками на боковых зубах. Также более шиловидными, относительно ширины зубов, как главной, так и добавочных зубцов. От вида *S. lerichei* и *S. venusta* (Железко, 1987; Leriche, 1929) отличается шиловидными коронками передних зубов.

**Распространение.** Верхний мел, маастрихтский ярус Крыма.

### Семейство Cretodontidae Zelezko, 1999

#### Род *Protolamna* Cappetta, 1980

**Типовой вид.** *Odontaspis macrorhiza* Cappetta, 1975; нижний мел, аптский ярус Франции.

**Диагноз.** Зубы небольшие. Коронка прямая, вертикально расположена практически у всех зубов, за исключением задне-боковых и задних верхней челюсти, у которых она немного скошена в сторону углов пасти. Основание эмали с внутренней стороны может быть покрыто струйчатостью, выраженной в рельефе. Эмаль в основании коронки с внешней стороны может иметь струйчатость, а может быть практически гладкая. Имеются два относительно длинных добавочных зубца, расположенных в одной плоскости с главной вершиной и не выдающиеся за ее внешнюю поверхность. Корень высокий, хорошо развит. Ветви корня относительно узкие и почти всегда параллельны друг другу.

**Сравнение.** От близкого рода *Leptostyrax* отличается относительно более длинными ветвями корня. У *Leptostyrax* они шире и короче, слегка расходятся в противоположные стороны, образуя арку, не достигающую одной трети высоты зуба, при этом добавочные зубцы практически всегда выдаются за внешнюю поверхность главной вершины.

**Замечания.** В 1975 г. А. Капетта описал экземпляры этого рода, которые считал идентичными, охарактеризованным Копом (Cope, 1875). После выхода в свет работ М.И. Соколова (1978) А. Капетта отнес эти экземпляры к новому роду (Cappetta, 1980).

***Protolamna infracretacea* (Leriche, 1910)**

Табл. VII, фиг. 1-4; Рисунок 6.14.

1858 *Odontaspis gracilis* Pictet et Campiche, p. 88-90, Pl. XI, fig. 9-18.

1910 *Odontaspis macrorhiza* Cope, mut. *infracretacea* Leriche, p. 459, 460.

2002 *Protolamna roanokeensis*, Триколиди, стр. 97–100, фиг.1-4.

2020 *Protolamna infracretacea*, Шишлов и др., стр. 36, табл.5, фиг. 3,4.

**Лектотип.** Образец в работе Ф. Пикте и Г. Кампиша (Pictet, Campiche, 1858, Pl. XI, fig. 9). Готерив Швейцарии.

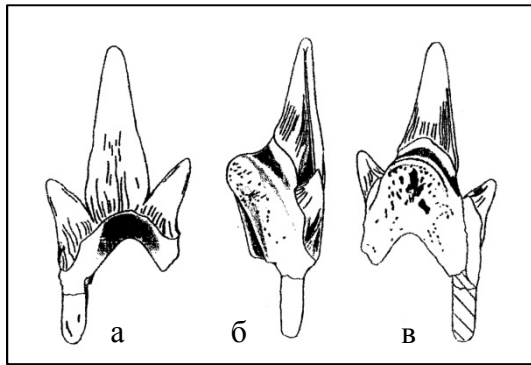


Рисунок 6.14 *Protolamna infracretacea* (Leriche, 1910), а – лабиальный вид, б – латеральный вид, в – лингвальный вид. Высота зуба – 1.6 см

**Материал.** Четыре зуба разной степени сохранности. Юго-Западного Крыма, бассейн р. Бодрак, плато Кермен (Первомайский карьер), нижний мел, нижний готерив.

**Описание.** В распоряжении автора имеются переднебоковой и боковой зубы нижней челюсти, заднебоковой и задний зубы верхней челюсти. У переднебокового зуба (Табл. VII, фиг. 2; Рисунок 6.14) коронка прямая, расположена вертикально. По краям от нее имеются два добавочных зубца, расходящиеся радиально под острыми углами

в противоположные стороны. С наружной стороны коронка плоская, добавочные зубцы расположены в одной плоскости с ней, не выдаются за ее внешний край и смещены друг относительно друга в базально-апикальном направлении. Энамеллоид коронки в основании зубцов опускается почти до половины высоты корня с наружной стороны. В основании всей поверхности с лабиальной стороны наблюдается складчатость энамелоида в виде струек. В центральной части главной вершины она наиболее интенсивна и достигает половины высоты коронки. На добавочных зубцах она поднимается всего на 1/3. На лингвальной поверхности энамеллоид как главной вершины, так и добавочных зубцов, имеются частые струйки, но менее выраженные, чем вышеописанные. Эта струйчатость везде достигает 2/3 высоты коронок, и только в центральной части главной вершины она очень короткая (Рисунок 6.14 в). В основании край энамелоида поднимается немного выше центрального выступа (сосочка)

корня. Между последним и краем энамелоида имеется четко выраженная шейка. Корень массивный, арка поднимается выше основания добавочных зубцов с внешней стороны. Ветви корня почти параллельные, об этом можно судить по сохранившейся части одной ветви и почти полной длины второй. На лингвальной стороне сосочек сильно выдается, в центральной его части концентрируются отверстия питательных каналов, но обособленной питательной борозды нет. На всей остальной поверхности корня имеются мелкие питательные отверстия, которые более или менее упорядочены в расположении. Ветви корня уплощены в медио-дистальном направлении.

**Сравнение.** От *P. sokolovi* описанный вид отличается относительно более широкими добавочными зубцами, а также высокой, приблизительно достигающей 1/3 либо 1/2 высоты коронки, струйчатостью в основании внешней поверхности коронки. У вида *P. sokolovi* лабиальная поверхность коронки и добавочных зубцов практически всегда гладкая. Также у *P. sokolovi* на некоторых зубах сосочек корня может иметь четко выраженную питательную борозду (Cappetta, 1980). От вида *P. roanokeensis* отличается тонкой, упорядоченной струйчатостью, тогда как *P. roanokeensis* имеет хорошо выраженную ребристость. Также *P. roanokeensis* имеет более массивные и толстые корни (Cappetta, Case, 1999; Welto, Farish, 1993).

**Распространение.** Готерив Крыма и Швейцарии.

### Семейство Anacoracidae Casier, 1947

#### Род *Squalicorax* Whitley, 1939

**Типовой вид.** *Corax pristodontus* Agassiz, 1835; верхний мел, маастрихтский ярус, Маастрихт, Нидерланды.

**Диагноз.** Акулы известные как по изолированным зубам, так и редким находкам почти целых скелетов (Shimada, Cicimurri, 2005). Зубы от относительно мелких (~ до 1 см и немного более у *S. falcatus* и *S. kaupi*) до крупных (3.7 см в высоту у *S. pristodontus*), с хорошо зазубренными режущими кромками. Коронка зубов обычно треугольной формы, но прямые края, как правило, редки. У передних зубов коронка приподнята, у боковых и задних сильно наклонена дистально. У некоторых видов наблюдается вторичная зазубренность зазубренного края режущей кромки (*S. yangaensis*, *S. bengueriensis* – в меньшей степени). Мезиальная режущая кромка достаточно длинная, прямая или сильно выпуклая. Дистальная режущая кромка прямая или выпуклая при наличии слабовыраженного добавочного «зубца» (гребешка), и вогнутая при его отсутствии. Корень может быть по размерам сопоставим с высотой коронки, или достаточно высокий и, относительно размеров зуба, толстый. На боковых краях корня иногда выражены депрессии. Борозда отсутствует, но имеются многочисленные питательные



отверстия, иногда упорядоченно расположенные на лабиальной поверхности корня, непосредственно в основании коронки (под энамелоидом).

***Squalicorax kaupi* (Agassiz, 1843)**

Табл. IX, фиг. 1-8.

- 1843 *Corax kaupi* Agassiz, p. 225, fig. 25-34.  
 1908 *Corax pristodontus* Ag. (var. *Kaupi*) Priem, p.57.  
 1959 ?*Corax kaupi* Signeux, p. 224, pl. VII, fig. 14-17.  
 1975 ?*Squalicorax kaupi* Cappetta and Case, p. 8, pl. 7, fig. 17-29.  
 1977 *Squalicorax kaupi* Herman, pp. 107-110, pl. 4, fig. 2.  
 1978 *Anacorax kaupi* Соколов, стр. 24-25, Таб. I, коньяк-сантон (An. kaupi).  
 1979 *Squalicorax kaupi* Hocht, p. 39, pl., fig. 2.  
 1980 ?*Anacorax kaupi* Гликман, стр. 111-113, Таб. XXX, фиг. 4-10.  
 1983 *Squalicorax kaupi* Lauginiger et al., pp. 32-33, fig. 14, pl. I, fig. 4.  
 1988 *Squalicorax kaupi* Lauginiger, p. 25, pl. 9, fig. 4.  
 1991 ?*Squalicorax kaupi* Case, p. 6, pl. 2, fig. 2-3.  
 1992 *Squalicorax pristodontus kaupi* Manning and Dockery, p. 28, pl. 5, fig. 6.  
 1992 *Squalicorax kaupi* Siverson, pp. 548-549, pl. 5, fig. 1-18.  
 1993 *Squalicorax kaupi* Welton and Farish, p. 118, fig. 1-5.  
 2001 *Squalicorax kaupi* Cappetta and Odin, p. 647, pl., fig. 1.  
 2001 *Squalicorax kaupi* Gottfried et al., p. 494, fig. 2g.  
 2002 *Squalicorax kaupi* Antunes and Cappetta, p. 119, pl. 7, fig. 9-12.  
 2005 *Squalicorax kaupi* Shimada and Cicimurri, p. 249, fig. 9.  
 2005 *Squalicorax kaupi* Vullo, p. 615, fig. 3G-H.  
 2013 *Squalicorax kaupi* Guinot et al., p. 42, fig. 15A-O.  
 2017 *Squalicorax kaupi* Schubert et al., p. 13, fig. 5.1-5.5.  
 2017 *Squalicorax kaupi* Case et al., p. 70, fig. 3F.  
 2019 *Squalicorax kaupi* Case et al., p. 75, fig. 2F.  
 2021 *Squalicorax kaupi* Corral et al., p. 95-100, fig. 6. C-D.

**Синтипы.** Зубы, занимающие разное положение в челюсти (Agassiz 1843: pl. 26a, fig. 25- 34, pl. 26, fig. 4-8), верхний мел, США.

**Материал.** 19 зубов различного положения в челюсти; Юго-Западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Бакла, пос. Скалистое, датский ярус; Бахчисарайский р-он, гора Яных-Сырт, датский ярус; Бахчисарайский р-он, гора Беш-Кош, датский ярус.

**Описание.** Вершины передних зубов расположены практически вертикально, а мезиальный и дистальный режущие края сходятся под острым углом (Табл. IX, фиг. 5-8). Мезиальный режущий край прямой или выпуклый, причем выпуклость занимает треть длины режущей кромки в ее основании. Судя по сохранившимся элементам корня, выпуклость была на одном уровне с мезиальной стороной корня, либо незначительно «заходила» за его край. С дистальной стороны режущая кромка дугообразно вынута в мезиальном направлении. Зубцы режущей кромки имеют максимальные размеры, как правило, в центральной части. Корень, относительно размеров зуба, высокий и может быть сопоставим с высотой коронки. Наибольшей высоты достигает с лингвальной стороны зуба. Лабиальная поверхность относительно прямая, лингвальная выпуклая и имеет наибольшее расширение в верхней части корня.

В коллекции нет боковых и задних зубов с сохранившимся целым корнем. Во всех случаях сохранилась только верхняя часть корня. Коронка боковых зубов дугообразно скошена дистально. Мезиальная режущая кромка имеет наибольшую «дугу» в нижней половине коронки. А наиболее крупные зубцы зазубренности расположены, как правило, в средней части или в верхней половине. Дистальная режущая кромка, у зубов, имеющих в основании добавочный «гребешок», практически прямая. Зазубренность часто равномерная, однако в верхней и нижней частях уменьшается, и зубцы зазубренности становятся меньшего размера. С лабиальной стороны зубы плоские, или слабо изогнуты лабиально, лингвальная поверхность дугообразно выпукла.

**Сравнение.** От близкого вида *S. falcatus* отличается дугообразными очертаниями мезиальной режущей кромки, которая у *S. falcatus* имеет депрессию, как правило, в нижней части коронки. От вида *S. lindstromi* отличается положением дуги мезиальной режущей кромки, которая у *S. lindstromi* может выдаваться за мезиальный край корня. Также у *S. lindstromi* менее выражены ветви корня, в отличие от *S. kaupi*. Отличается от вида *S. pristodontus* меньшими размерами, менее выраженными ветвями корня, и меньшей высотой корня относительно размеров коронки, особенно у передних и переднебоковых зубов. Также важным отличием *S. kaupi* от *S. pristodontus* является острый угол в вершине коронки, который у передних и переднебоковых зубов *S. pristodontus*, как правило, более 60°.

**Распространение.** Верхний мел, коньяк – сантон Поволжья и Казахстана; ? коньяк – маастрихт Крыма; сантон – кампан Африки и Европы; кампан Европы и Северной Америки; кампан – маастрихт Европы и Северной Америки; маастрихт Африки и Мадагаскара.

***Squalicorax pristodontus* (Agassiz, 1843)**

Табл. X, фиг. 1-7.

- 1843 *Corax pristodontus* Agassiz, p. 224-225, pl. 26, fig. 10-14, pl. 26a, fig. 31, 32, 34.
- 1849 *Galeocerdo pristodontus* Gibbes, pp. 192-193, pl. XXV, fig. 70.
- 1891 *Corax pristodontus* Woodward, p. 112, pl. III, fig. 10-16.
- 1894 *Corax pristodontus* Woodward, pp. 198-199, pl. VI, fig. 16-18.
- 1911 *Corax pristodontus* Woodward, pp. 197-198, Text-figure 58, pl. XLII, fig. 12-15.
- 1911 *Corax pristodontus* Fowler, pp. 64-66, Text-figure 29 (1-4, 6-9, 16,17).
- 1914 *Corax pristodontus* Priem, pp. 367-368, pl. X, fig. 17.
- 1920 *Corax pristodontus* Gemmellaro, pp. 179-182, tav. I, fig. 45-48; tav. II, fig. 1-3.
- 1935 *Corax pristodontus* Aramburg, p. 427, pl. XIX, fig. 10.
- 1937 *Corax pristodontus* van de Gayn, pp. 17-18, pl. (в тексте), fig. 16-36.
- 1952 *Corax pristodontus* Aramburg, p. 112-113, pl. XX, fig. 1-10.
- 1973 *Squalicorax pristodontus* Case, p. 25, fig. 78.
- 1977 *Squalicorax pristodontus* Herman, pp. 110-113, pl. IV, fig. 2a-f, 3b-d.
- 1978 *Anacorax pristodontus* Соколов, стр. 25-26, Табл. I, маастрихт.
- 1980 *Anacorax pristodontus* Гликман, стр. 115, Табл. XXX, фиг. 1-3.
- 1983 *Squalicorax pristodontus* Lauginiger et al., pp. 33-34, Text-figure 15; pl. I, fig. 1-2.
- 1996 *Squalicorax pristodontus* Corral, pp. 129-131, lam. 1, fig. 1-6.
- 1997 *Squalicorax pristodontus* Schwimmer, pp. 72-74, fig. 1 M,O,Q.
- 1999 *Squalicorax pristodontus* Cappetta and Corral, p. 345, pl. 1, fig. 1.
- 2001 *Squalicorax pristodontus* Gottfried et al., p. 495, fig. 2h.
- 2001 *Squalicorax pristodontus* Zalmout and Mustafa, pp. 397-398, pl. 4, fig. 5, 6, 9, 10.
- 2005 *Squalicorax pristodontus* Vullo, pp. 615-616, fig. 3K-P.
- 2006 *Squalicorax pristodontus* Jagt et al., p. 55, fig. 5A-B.
- 2006 *Squalicorax pristodontus* Shimada and Cicimurri, pp. 177-180, fig. 1.
- 2010 *Squalicorax pristodontus* Bogan and Agnolin, pp. 179-181, fig. 4C-D.
- 2013 *Squalicorax pristodontus* Pramparo et al., pp. 4-5, fig. 3A.
- 2014 *Squalicorax pristodontus* Cappetta et al., pp. 9-10, fig. 7F-I.
- 2015 *Squalicorax pristodontus* Corral et al., p. 7, fig. 5A-I.
- 2017 *Squalicorax pristodontus* Case et al., p. 70, fig. 3G.
- 2019 *Squalicorax* cf. *S. pristodontus* Case et al., p. 75, fig. 2G.
- 2020 *Squalicorax pristodontus* Salama et al., pp. 3-6, fig. 3a, e; fig. 4a.
- 2021 *Squalicorax pristodontus* Corral et al., p. 95, fig. 4A; fig. 6A-B.

**Синтипы.** Зубы, занимающие разное положение в челюсти (Agassiz 1843: pl. 26a, fig. 31, 32, 34, pl. 26, fig. 10-14), верхний мел, США.

**Материал.** 13 зубов различного положения в челюсти; Юго-Западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Бакла, пос. Скалистое, датский ярус; Бахчисарайский р-он, гора Яных-Сырт, датский ярус; Бахчисарайский р-он, с. Староселье, датский ярус.

**Описание.** Вершины передних зубов расположены практически вертикально, а мезиальный и дистальный режущие края сходятся под тупым углом (Табл. X, фиг. 2, 3). Их мезиальная режущая кромка в части приближенной к вершине имеет небольшой дистальный изгиб. Дистальная режущая кромка имеет слабый дугообразный прогиб. Зубцы зазубренности в средних частях достаточно крупные. Лабиальная поверхность зубов достаточно ровная, но на некоторых зубах в средней части коронки имеется бугорчатость энамелоида, которая вытянута в базально-апикальном направлениях (Табл. X, фиг. 3в). Лингвальная поверхность зубов выпуклая, с наибольшей толщиной в верхней части корня. Корень, относительно размеров зуба, достаточно высокий и с лингвальной стороны может превосходить высоту коронки. Переднебоковые зубы (Табл. X, фиг. 1) имеют слабый наклон коронки дистально. Угол при вершине коронки либо прямой ( $90^\circ$ ) либо немного меньше. Мезиальный режущий край длиннее дистального, имеет слабые дугообразные очертания. Дистальный режущий край прямой, либо слегка дугообразный в мезиальном направлении. Корень достаточно высокий и может превосходить высоту коронки с лингвальной стороны. Ветви корня выражены слабо. С лабиальной стороны зубы практически плоские, с лингвальной выпуклые. Наибольшей толщины корень достигает в его верхней части. Боковые зубы (Табл. X, фиг. 4-6) имеют угол при вершине коронки между  $60^\circ$  и  $90^\circ$ . В общем случае схожи с переднебоковыми зубами, только коронка более наклонена дистально, и в выборки имеют меньшие размеры. Заднебоковые зубы по морфологическим особенностям сильно похожи на боковые, но имеют более сильный наклон коронки в дистальном направлении (Табл. X, фиг. 7).

**Сравнение.** От близкого вида *S. kaupi* отличается большими размерами, менее выраженными ветвями корня, и большей высотой корня относительно размеров коронки. Важным отличием также является большая толщина зубов, которые у *S. kaupi*, относительно размеров зубов, значительно меньше, и большими ( $60^\circ$  и более) углами при вершине коронки. Отличается от близкого вида *S. lindstromi* менее дугообразными очертаниями мезиальной режущей кромки, которые у *S. lindstromi* могут заходить за мезиальный край корня. Также большими углами при вершине коронок, и относительно размеров зубов, гораздо большей толщиной.

**Распространение.** Верхний мел, кампан Египта, Франции и США; кампан-маастрихт Египта и США; маастрихт Марокко, Египта, Иордании, Европы, Средней Азии, США, и Аргентины; датский ярус Крыма.

#### Плакоидная чешуя

**Морфотип 1.** Чешуя небольших размеров, в среднем 0.5 мм. Коронка имеет овальную или каплевидную форму, часто образует вершину, вытянутую в заднем направлении (Рис. 6.15, фиг. а). На апикальной поверхности присутствуют два четко выраженных ребра, протягиваясь (часто параллельно краю коронки) от переднего края к заднему (вершине), где они соединяются. Пространство между ребрами имеет прогиб по всей длине или образует площадку, возвышающуюся над коронкой. Латеральные края передней половины коронки нередко имеют волнообразную линию с прогибами менее 0.1 мм в длину (Рис.6.15, фиг. б). Шейка не выражена. База имеет овальную форму по всем направлениям, с наибольшей высотой у переднего края. Ее высота часто равна высоте коронки, или превосходит ее незначительно. На базальной стороне, ближе к задней трети имеет небольшое, но четко выраженное питательное отверстие (Рис. 6.15, фиг. в).

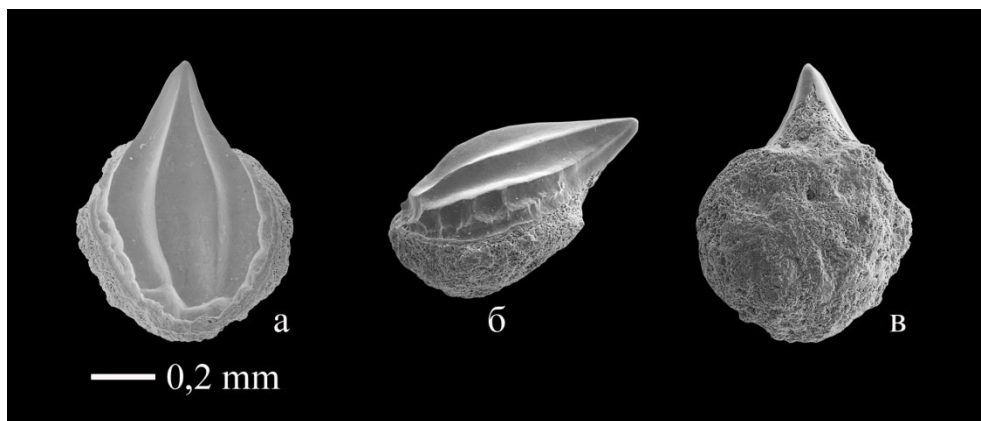


Рисунок 6.15 Плакоидная чешуя. Морфотип 1,  
а – апикальный вид, б – латеральный вид, в – базальный вид

**Обсуждение.** Описанный тип не может быть соотнесен ни с одним из изученных автором типом плакоидной чешуи (Чернышев, Заец, 1971; Campbell, 2003; Thies, Leidner, 2011; Feichtinger et al., 2020 и др.). Наиболее близким является тип чешуи, относящийся к семейству Scyliorhinidae – *Scyliorhinus*, однако отличается формой переднего края чешуи, который не образует четкого «язычка», и расположением коронки относительно базы без образования шейки. Также очень сильно отличается морфология базы. Учитывая все вышесказанное, можно тем не менее предположить, что данный тип относится к акулам отряда Carcharhiniformes.

**Морфотип 2.** Чешуя небольших размеров, в среднем 0.3 мм - 0.5 мм. Коронка, в основном, имеет ромбовидную форму, с вершинами, ориентированными в передне-заднем

направлениях (Рис. 6. 16, фиг. а). На апикальной поверхности имеются четко выраженные ребра, несильно выступающие над коронкой. Центральное ребро, имеющее форму сильно вытянутой капли, протягивается от переднего до заднего края. По краям от центрального ребра имеется пара ребер, расположенных параллельно или под небольшими углами к центральному ребру в виде веера. Они занимают практически  $2/3$  длины коронки. Самые латеральные ребра располагаются на «крыльях» коронки. Шейка хорошо выражена и имеет как с передней, так и задней стороны относительно крупные питательные отверстия (Рис.6.16 фиг. а, б). База имеет ромбовидную форму, вершины которой ориентированы точно также, как и у коронки. На базальной поверхности в центральной части имеется крупное питательное отверстие, смещенное к заднему краю (Рис. 6. 16, фиг. в).

**Обсуждение.** Описанный тип, по всем морфологическим признакам, наиболее близок к чешуе, относящейся к семейству Scyliorhinidae (Campbell, 2003, fig. 8, R-U). Этот тип является вторым по распространению в маастрихтских и датских отложениях Крыма.

**Морфотип 13.** Чешуя небольших размеров, в среднем 0.5 мм. Коронка имеет линзовидную форму с одной вершиной, вытянутой в заднем направлении (Рис. 6. 17, фиг. а). На апикальной поверхности имеется центральное ребро, протягивающееся на  $2/3$  длины коронки к ее вершине. По бокам от центрального ребра расположено по одному ребру в половину длины коронки. Иногда боковые ребра очень слабо выражены или отсутствуют. Латеральные «крылья» хорошо развиты. Шейка невысокая и имеет как с переднего, так и заднего краев тонкие питательные отверстия (Рис. 6. 17, фиг. а, б). База, относительно размеров чешуи, невысокая, имеет форму квадрата. На базальной поверхности в передней части имеется небольшое вздутие, и, практически в центре (немного смещенное в заднем направлении), относительно крупное питательное отверстие (Рис. 6. 17, фиг. в).

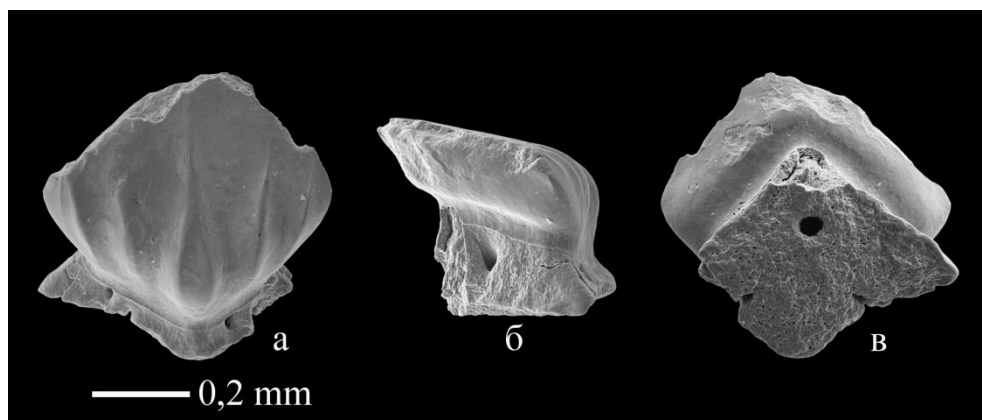


Рисунок 6.16 Плакоидная чешуя. Морфотип 2,  
а – апикальный вид, б – латеральный вид, в – базальный вид

**Обсуждение.** Учитывая сильные морфологические изменения чешуи в пределах одной группы (Reif, 1974; Thies, Leidner, 2011), можно рассматривать описанный тип как один из разновидностей относящийся к семейству Scyliorhinidae (Campbell, 2003, fig. 8, O-Q), несмотря на незначительные отличия, например, более высокая, чем у описанного типа, база с гораздо более крупными питательными отверстиями, и «крылья» с небольшими латеральными вершинами.

**Заключение.** Надо сказать, что морфотипы 1 и 2 составляют в Юго-Западном Крыму 91 %, а в Центральном Крыму 67%. Также, учитывая литературные данные (Reif, 1974), четыре морфотипа плакоидной чешуи можно отнести к акулам семейства Heterodontidae. Несмотря на то, что максимальное количество зубов и плакоидной чешуи относится к отряду Carcharhiniformes, прямой корреляции на уровне рода по процентному отношению провести нельзя. Это хорошо согласуется с данными по реконструкциям обстановок для датского времени, которые для Юго-Западного Крыма интерпретируются как мелководный шельф, а для изученных разрезов Центрального Крыма – как глубоководный (Преображенский, Бугрова,

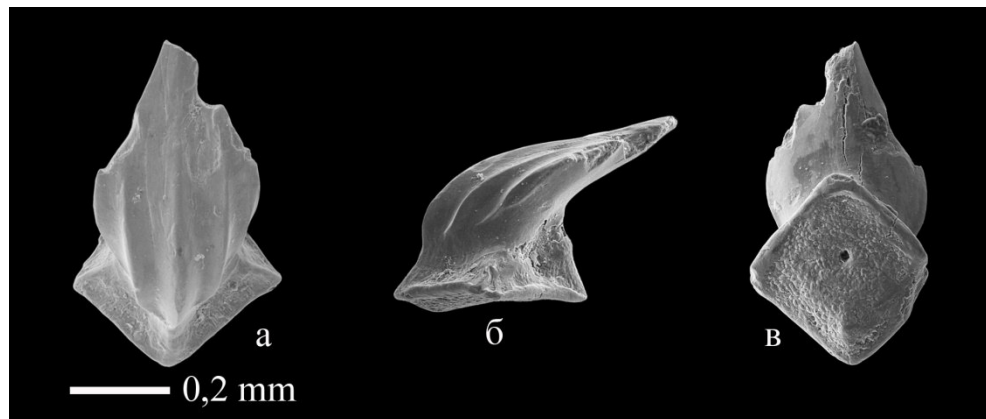


Рисунок 6.17 Плакоидная чешуя. Морфотип 13  
а – апикальный вид, б – латеральный вид, в – базальный вид

2002, Копаевич и др., 2010; Лыгина, 2010, Бугрова, Бугрова, 2015, Дубкова и др., 2019, Шишлов и др., 2020). Чешуя, в общем случае имеющая форму гальки (морфотип 1), в результате волновой сепарации концентрировалась в мелководной части, в то время как чешуя, имеющая форму пластинок (морфотипы 2, 13 и др.), уносилась в более глубоководные части шельфа. В разрезах Юго-Западного Крыма концентрация «галек» очень высока - 87%, «пластиночек» - 13%. В Центральном Крыму концентрация «пластиночек» значительно увеличивается - 64%. Именно по этой причине нельзя проводить прямой корреляции по процентному отношению зубов и чешуи.

## ГЛАВА 7. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИЗУЧЕННЫХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ

О стратиграфическом значении зубов акул в отечественной литературе говорилось достаточно много. По всей видимости, первым исследователем, четко это сформулировавшим, был А. Рогович. В монографии «Об ископаемых рыбах губерний Киевского учебного округа» он пишет: «Между ископаемыми видами рыб почти нет ни одного из них, который попадался бы в двух различных геогностических почвах, или был бы совершенно сходен с видами рыб теперь существующих. На основании этого факта мы можем безошибочно с одной стороны относить слои земли, находимые в различных местах к одной и той же почве, с другой стороны различать одну почву от другой» (Рогович, 1860, стр. 4). Говоря современным языком, по зубам эласмобранхий возможно расчленять отложения и их коррелировать. В начале XX века В.В. Меннер (1928) проводил сопоставление палеогеновых разрезов Мангышлака, Эмбы и Восточного Урала по комплексам эласмобранхий. Данное направление начинает быстро развиваться во второй половине XX века. Возможности использования зубов акул в стратиграфии достаточно убедительно были продемонстрированы М.И. Соколовым в ряде тематических работ, связанных с геологической съемкой Закаспийского региона (Рисунок 7.1). Об этом он говорит в своей монографии (Соколов, 1978). Параллельно это направление развивает Л.С. Гликман для меловых и палеогеновых отложений (Гликман, 1964; Гликман, Шважайте, 1971). Р.А. Мертинене (1982) предлагает зональные шкалы для альба и сеномана Восточно-Европейской платформы, где выделяет три зоны по зубам эласмобранхий семейства *Anacoracidae* (Рисунок 7.2). Зоны по объему соответствуют подъярусам, приводятся параллельные шкалы по аммонитам и фораминиферам. Н.И. Удовиченко успешно использует зубы эласмобранхий для решения стратиграфических задач, опираясь на литературные данные по стратиграфическому распространению различных групп эласмобранхий (Удовиченко, 1982, 1983, 1984, 1990). Развивая идеи Л.С. Гликмана, В.И. Железко (1987, 1997 и др.) показывает значение зубов эласмобранхий в стратиграфии как меловых, так и палеогеновых отложений (Рисунок 7.3). Выделены селахиазоны для палеогена, по объему приблизительно соответствующие подъярусам (Железко, Козлов, 1999) (Рисунок 7.4). Позже Т.П. Малышкина, критически оценивая стратиграфические идеи В.И. Железко, выделяет слои с фауной для западной окраины Западно-Сибирского палеогенового бассейна, по объему приблизительно отвечающие 2-3 нанопланктоновым зонам (Малышкина, 2006) (Рисунок 7.5). А.В. Бирюков (2018) приводит данные по сеноману Правобережного Поволжья и выделяет слои с фауной по



зубам эласмобранхий, каждый из которых по объему приблизительно соответствует подъярусу (Рисунок 7.6).

Таким образом, в одних случаях авторы предлагают последовательности комплексов определенных стратиграфических интервалов, в других показывают изменение морфологических признаков во времени отдельно взятых групп. Можно сказать, что эти подходы дополняют друг друга и могут рассматриваться, как основа для создания параллельных зональных шкал по разным группам эласмобранхий.

Учитывая вышеперечисленные стратиграфические схемы, автор данной работы определяет стратиграфическое значение обнаруженных форм эласмобранхий для территории Крыма. К примеру, используя схемы М.И. Соколова (1978), можно достаточно точно датировать глауконитовые песчаники в долине р. Бодрак как альбские по обнаружению в них зубов рода *Paraisurus*. Опираясь на схему А.В. Бирюкова, можно сказать, что обнаруженные в верхнемеловых отложениях зубы акул *Ptychodus decurens* датируют толщи сеноманом. Это также подтверждается находками *Cardabiodon* морфологически близкими к *C. ricki*, которые на сегодняшний момент известны только из среднего и ?верхнего сеномана. Обнаруженные в Юго-Западном Крыму зубы акул *Otodus naidini* по схеме В.И. Железко указывают на датский возраст отложений. Учитывая, что в Юго-Западном Крыму нижняя зона (NP<sub>1</sub>) датских отложений возможно отсутствует в разрезе (Бугрова, Бугрова, 2015), можно с относительной долей условности, утверждать, что вид *Otodus naidini* существовал практически весь датский век.

Распространение обнаруженных в Крыму зубов эласмобранхий отображено в таблице (Рисунок 7.7). В меловых отложениях наибольшая часть находок приходится на нижний мел, с наиболее важными для стратиграфии зубами акул рода *Paraisurus*. В верхнем мелу наибольшая часть материала обнаружена в сеноманских и маастрихтских отложениях. Малое количество обнаруженного между сеноманом и маастрихтом и в целом верхнемелового материала, связано с технической сложностью обработки верхнемеловых пород. Основное количество находок было обнаружено при визуальном поиске. Наиболее важными в стратиграфическом отношении являются зубы таких родов как *Ptychodus*, *Cardabiodon*, *Squalicorax*, *Serratolamna* и *Rhombodus*. На датские отложения приходится наибольшая часть палеонтологического материала (как макромерных, так и микромерных зубов). Наиболее важными для стратиграфии являются зубы акул \**Squalicorax*, *Otodus*, *Danogaleus*, \**Pseudocorax*, \**Serratolamna*, и скатов \**Rhombodus* и \**Squatirhina* (зубы, отмеченные звездочками переотложены из меловых отложений).

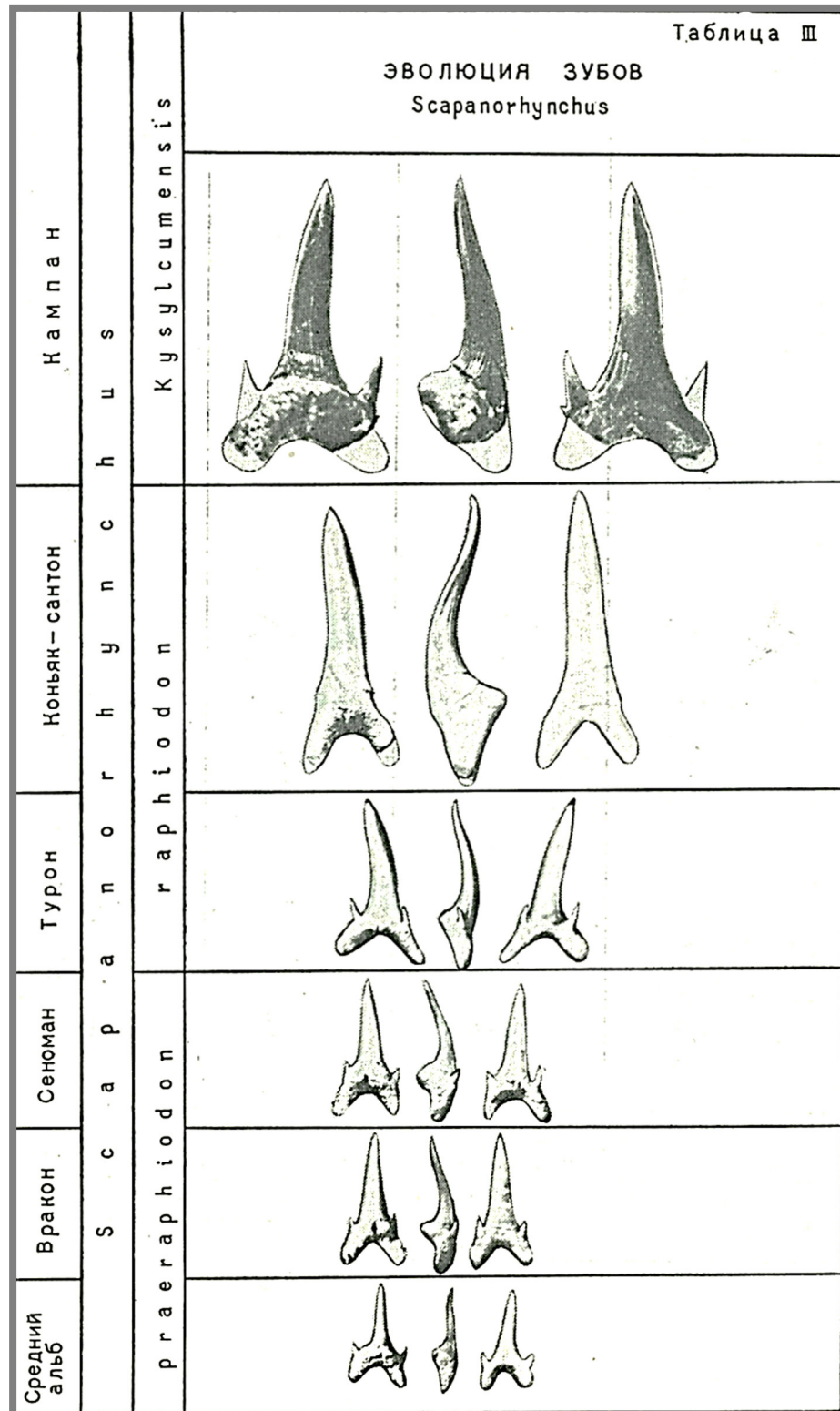


Рисунок 7.1. Одна из схем, показывающих морфологические изменения зубов акул рода *Scapanorhynchus* во времени, что дает возможность их использования в стратиграфии (Соколов, 1978)

Схема зонального расчленения альбских и сеноманских отложений по аммонитам, фораминиферам и акулам

Общая стратиграфическая шкала			Зоны по фораминиферам	Зоны по акулам
Ярус	Подъярус	Зоны по аммонитам		
Сеноманский	Верхний	<i>Acanthoceras rhotomagense</i>  <i>Euomphaloceras euomphalum</i>	<i>Lingulogavelinella globosa</i>	<i>Palaeoanacorax obliquus</i>
	Нижний	<i>Mantelliceras mantelli</i>	<i>Gavelinella cenomanica</i>	<i>Palaeoanacorax volgensis</i>
Альбский	Верхний	<i>Stoliczkaia dispar</i>  <i>St. blancheti</i>  <i>Mortoniceras inflatum</i>  <i>Hysterocheras orbigny</i>  <i>Dipoloceras cristatum</i>	-	<i>Eoanacorax dalinkevichiusi</i>

Рисунок 7.2. Зональная шкала по акулам с параллельными шкалами по аммонитам и фораминиферам для верхнего альба и сеномана Восточно-Европейской платформы (Мертинене, 1982)

Схема биостратиграфии сантонских и нижнекампанских отложений Южного Урала и Мугоджар						
ОСШ			Белемниты, по Д. П. Найдну [12]	Микрофауна, по В. Н. Беньямовскому и др. [3]	Интервал распространения окситом	Иноцерамы, по А. А. Атабеяну [2]
Ярус	Селахиазоны и слои					
Кампан	Зона <i>Anacorax plicatus</i>		VI. Слой с <i>Belemnitella mucronata mucronata</i> V. Безымянные слои			
	Зона <i>Anacorax lindstromi</i>		IV. Слой с <i>Belemnitella praecursor mucronatiformis</i> и <i>Paractinocamax grossouvrei pseudoalfridi</i>	Слой с <i>Gavelinella clementiana clementiana</i>	Птериевые слои	<i>Oxytoma tenuicostata</i> (Roem.)
Сантон	Зона <i>Anacorax kaupi</i>	Слой с <i>Eostriatolamia venusta</i>	III. Слой с <i>Belemnitella praecursor media</i>	Слой с <i>Gavelinella stelligera</i>		
		Слой с <i>Eostriatolamia segedini</i>	II. Слой с <i>Belemnitella praecursor praecursor</i> и <i>Actinocamax verus fragilis</i>	Слой с <i>Gavelinella infrasantonica</i>		
	Зона <i>Anacorax papulovi</i>	I. Слой с <i>Gonicamax lundgreni uilicus</i>				
	Зона <i>Anacorax santonicus</i>					

Рисунок 7.3. Зональная шкала по акулам с параллельными шкалами по белемнитам, фораминиферам и иноцерамам, для сантона и нижнего кампана Южного Урала и Мугоджар (Железко, 1987).

Radiolaria Козлова (1984б) Амон (1994,1996)	Dinoflagellate Ахметьев, Запорожец (1992, 1993), Васильева (1990, 1994)	SHARKS ZONES	Age
	<i>Ch. partispinatum</i>	E20 <i>Araloselachus agespensis</i>	Chattian
		E19 <i>Lamiostoma stolarovi</i>	
	<i>Wetziella gochtii</i>	E18 <i>Lamiostoma rupeliensis crenata</i>	Rupelian
	<i>Phtanoperidinium amoenum</i>	E16 <i>Otodus angustidens angustidens</i>	Priabonian
	<i>Theocyrtis andriashevi</i>	<i>Wetziella clathrata angulosa</i>	
<i>Kisselovia ornata</i>		E14 <i>Otodus sokolovi caspiensis</i>	
<i>Ethmosphaera polysiphonica</i>	<i>Rhombodinium perforatum - Rh. porosum (Rh. draco)</i>	E13 <i>Otodus poseidoni turanensis</i>	Bartonian
<i>Cyrtophormis alta</i>		E12 <i>Otodus poseidoni poseidoni</i>	
<i>Heliod. quadratus</i>		E11 <i>Otodus poseidoni ustyurtensis</i>	
<i>Lich. separatum</i>		E10 <i>Otodus auriculatus auriculatus</i>	Lutetian
<i>Heliodiscus hexasteriscus</i>	<i>Systematophora placacanta - Wetziella ovalis</i>	E9 <i>Otodus auriculatus disauris</i>	Ypresian
<i>Heliodiscus lentis</i>	<i>Dracodinium politum - Charles-downiea coleothrypta</i>	E8 <i>Otodus aksuaticus</i>	
		E7 <i>Otodus obliquus mugodzharcicus</i>	
		E6 <i>Otodus obliquus obliquus</i>	
<i>Sp. paciferum</i>	<i>Apectodinium homomorphum</i>	E5 <i>Otodus obliquus ajatensis</i>	
<i>Pet. fiscella</i>		E4 <i>Otodus minor minor</i>	Thaletian
<i>Ph. cubensis</i>   <i>Pet. foveolata</i>	<i>Cerodinium speciosum</i>		
<i>Spong. delenitor</i>   <i>Tripod. sengilensis</i>		<i>Cromyocarpus ovatus</i>	E2 <i>Otodus minor turkmenicus</i>
	E1 <i>Otodus naidini</i>		

Рисунок 7.4. Зональная шкала по акулам с параллельными шкалами по радиолариям и динофлагелятам, а также фораминиферам (здесь не отображена) для палеогена (Железко, Козлов, 1999)

Система	Отдел	Ярус	Зоны NP (ОСШ)	Горизонт (З.Сиб.) Свита (Зауралье); М - мощн. (м)	Свита (Сев.Тургай) М - мощн. (М)	Региональные комплексы фоссилий Зауралья и Северного Тургай				
						Эласмобранхии	Диноцисты	Планктонные фораминиферы		
Палеогеновая	Эоцен	Рюпель	NP21	Курганские слои	Тонколистватые глины		Phthanoperidinium amoenum	Нет зон		
		Приабон	NP20-NP18	Тавдинская	Чеганская M20	Isurolamna bajarunasi - Carcharias cuspidata	Charlesdowniea clathrata angulosa			
		Бартон	NP17	M150	Белин.т. M15		Kisselovia ornata reticulata Rhombodinium draco			
		Лютет	NP16	M360	Исетская т.	Пески, глины				S. placacantha - W. ovalis
			NP15							
			NP14							
		Ипр	NP13	Лининворский	Ирбитская M260	Качарская т. M30	Xiphodolamia eocaena - Otodus obliquus			Ch. coleothrypta - D. politum Dracodinium varielongitudum Dracodinium simile Wetzeliella meckelfeldensis
			NP12*							
			NP11*							
		Палеоцен	Танет	NP10	Серовская M100	"Полосатая" M20	Isurolamna inflata - Synechodus hesbayensis			A. augustum
	NP9									
	Зеланд		NP8*	M200	Ивдельская M115	Талицкая			Isabelidium? viborgense	
			NP6-7							
			NP5							
	Даний		NP4	M100	Марсятская	M10	Sphenodus lundgreni		Alterbidinium circulum - Cerodinium speciosum	
			NP3							
	NP2	Шадр. M85	слои					Senoniasphaera inornata		
	NP1									
									Acarinina subsphaerica	
									Glomospira gordialiformis - Ciclammina koksuorovae	
								Globorotalia pseudobulloides		

Рисунок 7.5. Слои с фауной по эласмобранхиям с параллельными шкалами по диноцистам и фораминиферам для палеогена западной окраины Западно-Сибирского бассейна (Малышкина, 2006)

Общая стратиграфическая шкала				Предыдущие биостратиграфические схемы по эласмобранхиям				Местные стратиграфические подразделения			
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Гликман, Шважайте, 1971 г.	Железко, Гликман, 1971 г.	Мертинене, 1982 г.	Железко, 1997 г.	Свита	Подсвита		
Меловая	Верхний	Сеноманский	Верхний	Зона Palaeoanacorax pamiricus							
				Зона Palaeoanacorax obliquus	Зона Palaeoanacorax obliquus	Зона Palaeoanacorax obliquus	Зона Palaeoanacorax pamiricus	Верхняя	Ptychodus mammillaris - Squalicorax falcatus		
				Зона Palaeoanacorax volgensis	Зона Palaeoanacorax subserratus	Зона Palaeoanacorax volgensis	Зона Palaeoanacorax obliquus		Средняя	Ptychodus decurrens - Squalicorax curvatus Cretoxyrhina dentuculata Palaeoanacorax volgensis	
					Зона Palaeoanacorax volgensis		Зона Palaeoanacorax obliquus subserratus	Нижняя	Cretoxyrhina vraconensis - Palaeoanacorax volgensis		
							Зона Palaeoanacorax volgensis				
							Зона Palaeoanacorax volgensis				
							Зона Eoanacorax dalinkevichiusi		Зона Eoanacorax dalinkevichiusi		
									Зона Eoanacorax dalinkevichiusi		

Рисунок 7.6. Слои с фауной по эласмобранхиям для сеномана Поволжья (Бирюков, 2018)



## ГЛАВА 8. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ИЗУЧЕННЫХ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

На протяжении всего мелового периода, как показано на палеогеографических реконструкциях Dercourt et al. (2000), связь Тетического бассейна с Атлантическим практически не прерывалась. Также были тесно связаны северные акватории Тетического бассейна с южными и восточными. В раннем мелу в западной и центральной Европе периодически существовало большое количество проливов, а в позднем мелу это были уже сообщающиеся эпиконтинентальные моря. Данные палеогеографические изменения хорошо отражает таксономический состав комплекса эласмобранхий Крыма.

### *Ранний мел*

В комплексе эласмобранхий берриасского возраста Крыма присутствуют зубы рода *Dorsetoscyllium*, которые известны из батских отложений Великобритании (Underwood, Ward, 2004). В настоящее время зубы этих акул известны всего из двух регионов (Рисунок 8.1). Связь северной Атлантики с Тетическим регионом на протяжении юры и раннего мела была достаточно тесной. Эта связь прерывается начиная с валанжинского века. Такие валанжинские и готеривские формы как *Pachyhexanchus* в настоящее время известны всего из трех регионов: Франция, Германия и Крым (Рисунок 8.2). Наличие *Pachyhexanchus* в Крыму (северо-западная часть Тетического региона) подтверждает предположение Д. Тиса (Thies, 1987) о том, что они проникали в Северное море через Германо-Польский пролив.

### *Поздний мел*

Позднемеловой комплекс эласмобранхий Крыма (исключая маастрихтский), менее разнообразный, чем раннемеловой, однако он свидетельствует о более широких связях бассейнов в эту эпоху, чем в предыдущую. Особо интересными являются гребнезубые акулы рода *Notidanodon*, обнаруженные практически на всех континентах, включая Антарктиду. *Gladioserratus magnus*, обнаруженный в сеномане Крыма, известен только из сеномана южной Индии и Поволжья, что свидетельствует о широком его распространении в пределах Тетиса, с учетом нахождения Индии на тот момент в южном полушарии. (Рисунок 8.3).

### *Граница К/Р и ранний палеоцен (даний)*

Несмотря на регрессию бассейна в Крымском регионе в маастрихте, комплекс эласмобранхий здесь достаточно разнообразный. Он включает как акул, так и скатов, имевших широкое распространение в тетическом регионе, либо являющихся космополитами.







Рисунок 8. 2. Палеогеографическая реконструкция западной части тетического бассейна для готеривского времени (по Dercourt et al., 2000). Кружками отмечены местонахождения зубов акул рода *Pachyhexanchus*

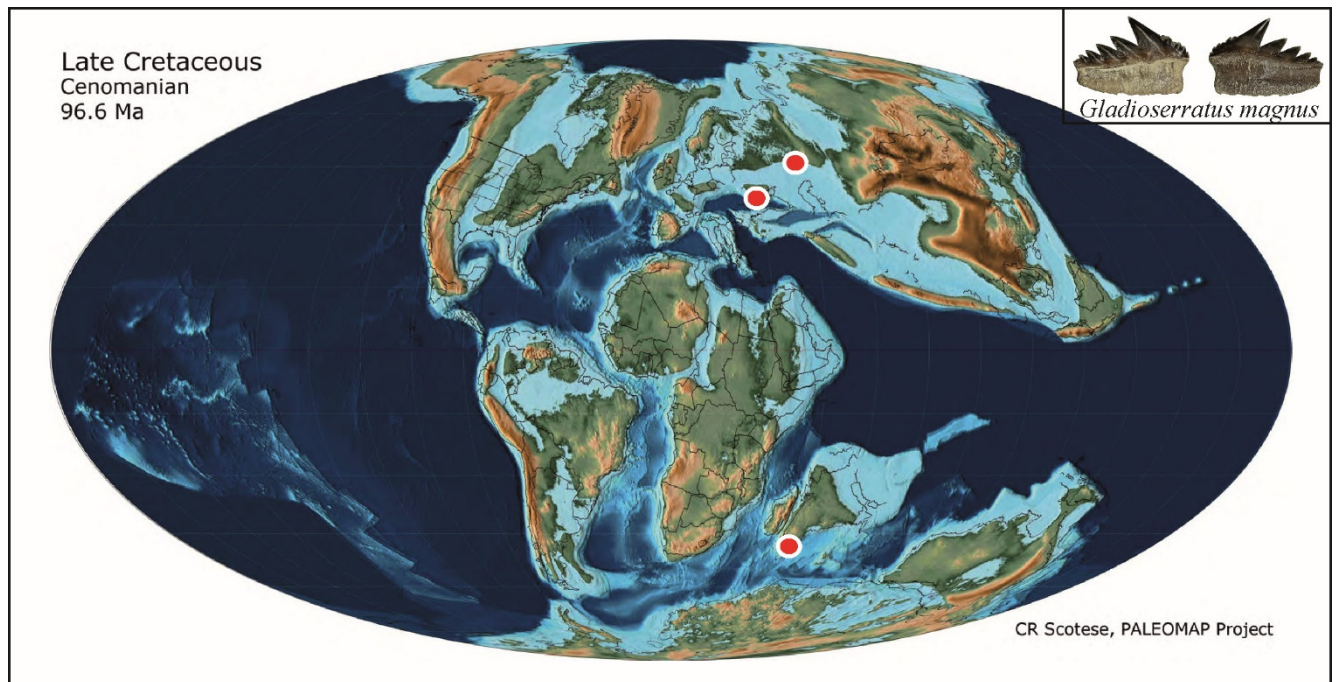


Рисунок 8. 3. Палеогеографическая реконструкция для сеноманского времени (по Scotese, 2014).  
Кружками отмечены местонахождения зубов акул *Gladioserratus magnus*

Представители рода *Squalicorax* были распространены планетарно. Зубы этих акул обнаружены практически на всех континентах. Они обитали не только в океанах, но и в эпиконтинентальных морях. Также присутствует широко распространенный в маастрихте род скатов *Rhombodus*. В целом маастрихтский комплекс тяготеет к южной фауне известной из Марокко и Сирии.

На рубеже мела и палеогена происходит изменение фаунистического состава эласмобранхий. При этом датский комплекс Крыма имеет значительную преемственность родов маастрихта (44%). В нем присутствуют формы, характерные как для северных фаун, так и для южных. С комплексом Западной Европы насчитывается до 16 общих родов, с Поволжьем общих родов тоже 16, с южной фауной, известной из Марокко, насчитывается до 19 общих родов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенными исследованиями выявлен таксономический состав эласмобранхий мела и нижнего палеоцена Крыма, установлено их стратиграфическое значение и географическое распространение, что позволило достигнуть поставленной цели настоящей работы.

Установлено следующее:

1. В меловых и нижнепалеоценовых отложениях выявлено 73 рода 38-ми семейств эласмобранхий.
2. Установлена вероятная филогенетическая связь родов «*Notidanodon*» и *Heptranchias* семейства Неханчиде на основе нового, разработанного автором, метода морфологических исследований зубов.
3. Изучение в шлифах и с помощью микротомографии гистологических особенностей зубов акул *Sphenodus* позволяет идентифицировать их по обломкам лишенным корня и отличать от ламноидных акул.
4. Наличие форм, которые считаются стратиграфически значимыми, даже в случае единичных находок зубов, позволяет датировать отложения с точностью до века.
5. Комплекс эласмобранхий нижнего мела оказался более разнообразным, чем считалось ранее (21 род, 12 семейств). Выявленный комплекс эласмобранхий верхнего мела (30 родов 15 семейств) свидетельствует о значительном расширении связей Крымского бассейна с другими бассейнами, включая не только Тетис, но и акватории Южного полушария (Антарктида). Новые данные о датском комплексе эласмобранхий Крыма позволяют считать его одним из самых разнообразных в мире.
6. Некоторые формы эласмобранхий, обнаруженные в Крыму, являются редкими и известны из единичных местонахождений других регионов мира, что расширяет их палеогеографический ареал.
7. Остатки эласмобранхий обнаружены практически во всех фациальных типах меловых отложений. Часть из них приурочено к определенным фациям (*Carcharias*, *Notidanodon* и др.), тогда как другие (например, *Sphenodus*) являются фациально независимыми.
8. Достаточно часто находимые в отложениях берриаса – готерива зубы гибодонтных акул свидетельствуют о близости береговой линии и наличии в это время в регионе крупных речных бассейнов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверьянов А.О., Триколиди Ф.А. 2000. Первая находка зифодонтного крокодила в маастрихте – палеоцене (?) Крыма // Вестник СПбГУ. Сер. 7, вып. 3 (№ 23): 73–75.
2. Алексеев А.С. 1989. Меловая система. Верхний отдел / В кн. Геологическое строение Качинского поднятия горного Крыма. Под ред. Мозаровича О.А. и Милеева В.С. Издательство Московского университета: 123–158.
3. Аркадьев В.В. 2007. Некоторые верхнеберриасские аммониты Крыма // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и палеогеографии (посвящается 100-летию со дня рождения Г.Я.Крымгольца). Санкт-Петербург: 103–117.
4. Аркадьев В.В. 2015. Новые находки представителей рода *Riasanites* (Ammonoidea) в верхнем берриасе Восточного Крыма // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2 - 4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН: 109–111.
5. Аркадьев В. В. 2021. Аммониты зоны *Voissieri* верхнего берриаса из разреза «Заводская балка» (Феодосия, Восточный Крым)/ Геология Крыма: Ученые записки кафедры осадочной геологии. Вып. 3. СПб.: издательство «ЛЕМА»: 71–79.
6. Аркадьев В.В., Багаева М.И., Гужиков А.Ю., Маникин А.Г., Перминов В.А., Ямпольская О.Б. 2010. Био- и магнитостратиграфическая характеристика разреза верхнего берриаса «Заводская балка» (Восточный Крым, Феодосия) // Вестн. СПбГУ. Геология. География, 7(2): 3–16.
7. Аркадьев В.В., Барабошкин Е.Ю., Багаева М.И., Богданова Т.Н., Гужиков А.Ю., Маникин А.Г., Пискунов В.К., Платонов Е.С., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В. 2015. Новые данные по биостратиграфии, магнитостратиграфии и седиментологии берриасских отложений Белогорского района Центрального Крыма // Стратиграфия. геологическая корреляция, 23(2): 43–80.
8. Аркадьев В.В., Богданова Т.Н. 2009. Представители рода *Neocosmoceras* из берриаса Горного Крыма и их стратиграфическое значение // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 17(4): 67–81.
9. Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Гужиков А.Ю., Лобачева С.В., Мышкина Н.В., Платонов Е.С., Савельева Ю.Н., Шурекова О.В., Янин Б.Т. 2012. Берриас Горного Крыма. Изд-во "ЛЕМА". Санкт-Петербург. 472 с.

10. Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Лобачева С.В., Калачава Е.Д., Сей И.И. 2008. Берриас Горного Крыма: зональное расчленение и корреляция // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 16(4): 57–80.
11. Аркадьев В.В., Гужиков А.Ю., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В., Багаева М.И., Грищенко В.А., Маникин А.Г. 2015. Новые данные по био- и магнитостратиграфии разреза верхнего берриаса «Заводская балка» (Восточный Крым, Феодосия) // Вестник СПбГУ, 7(4): 4–36.
12. Аркадьев В.В., Федорова А.А., Савельева Ю.Н., Тесакова Е.М. 2006. Биостратиграфия пограничных отложений юры и мела Восточного Крыма // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 14(3). С. 84–112.
13. Аркадьев В.В., Федорова А.А., Савельева Ю.Н., Тесакова Е.М. 2006. Биостратиграфия пограничных отложений юры и мела Восточного Крыма // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 14(3): 84–112.
14. Барабошкин Е.Ю. 1997а. Новая стратиграфическая схема нижнемеловых отложений междуречья Качи и Бодрака (Юго-Западный Крым) // Вестн. МГУ, 4(3): 22–29.
15. Барабошкин Е.Ю. 1997б. Новые данные по стратиграфии готеривских отложений в междуречье Кача – Бодрак // В: Е.Е. Милановский (ред.), Очерки геологии Крыма, Труды Крымского геологического научно - учебного центра им. профессора А.А.Богданова, вып.1, Москва, Издательство геологического факультета МГУ, Москва: 27–53.
16. Барабошкин Е.Ю. 2001. Нижний мел Восточно-Европейской платформы и ее южного обрамления (стратиграфия, палеогеография, бореально – тетическая корреляция) // Автореф. д.г-м.н. Москва. 50 с.
17. Барабошкин Е.Ю., Аркадьев В.В., Гужиков А.Ю., Барабошкин Е.Е. 2019. Зона *Tirnovella occitanica* берриаса в районе Феодосии (Восточный Крым) // Вестн. МГУ, 4(1): 26–37.
18. Барабошкин Е.Ю., Аркадьев В.В., Копаевич Л.Ф. 2016. Опорные разрезы меловой системы Горного Крыма. Путеводитель полевых экскурсий Восьмого Всероссийского совещания 26 сентября – 3 октября 2016 г // Под ред. Е.Ю. Барабошкина. Симферополь: Издательский Дом «Черномор Пресс». 90 с.
19. Барабошкин Е.Ю., Горбенко Е.С., Пещевицкая Е.Б., Перминов В.А. 2012. Новые данные по стратиграфии неокомских отложений Восточного Крыма. Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Материалы Шестого Всероссийского совещания (10-15 сентября 2012 г., г. Геленджик), Геленджик: 34–38.
20. Барабошкин Е.Ю., Гужиков А.Ю., Муттерлоуз Й., Ямпольская О.Б., Пименов М.В., Гаврилов С.С. 2004. Новые данные о стратиграфии баррем - аптских отложений Горного Крыма в связи с обнаружением аналога хрона М0 в разрезе с. Верхоречье // Вестн. МГУ, 4(1): 10–20.

21. Барабошкин Е.Ю., Янин Б.Т. 1997. Корреляция валанжинских отложений Юго-западного и Центрального Крыма / В кн.: Очерки геологии Крыма // Труды Крымского геологического научно-учебного центра им. проф. А.А. Богданова. Вып. 1. М.: изд. Геол. ф-та МГУ: 4–26.
22. Бирюков А.В. 2018. О стратиграфическом значении эласмобранхий (*Chondrichthyes*, *Elastobranchii*) в сеномане Правобережного Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле, 18(1): 27–40.
23. Богданова Т.Н., Аркадьев В.В. 1999. Представители рода *Dalmaniceras* (*Ammonoidea*) из берриаса Горного Крыма // Палеонтол. журнал, 4: 20–26.
24. Братишко А.В., Удовиченко Н.И. 2007. Ихтиофауна верхней части эоценовых отложений в районе Белогорска (Крым) // Палеонтологічні дослідження в Україні: історія, сучасний стан та перспективи: Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України / П.Ф. Гожик, відпов. ред. Київ: 238–244.
25. Бровина Е.А. 2017. Проблемы биостратиграфии верхнего баррема и апта по планктонным фораминиферам // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Москва, 25(5): 41–57.
26. Бугрова И.Ю. 2006. Морские организмы как индикаторы условий осадконакопления в древних бассейнах. 101 с.
27. Бугрова И.Ю., Бугрова Э.М. 2015. Разрезы палеоцена и нижнего эоцена южной части полуострова Крым // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 23(6): 56–69.
28. Гликман Л.С., Мертинене Р.А., Несов Л.А., Рождественский А.К., Хазацкий Л.И., Яковлев В.Н. 1986. Позвоночные. Стратиграфия СССР. Меловая система (полутом II). Под ред. М. М. Москвина. — М.: Недра: 255–257.
29. Гликман Л.С. 1957. О генетической связи семейств *Lamnidae* и *Odontaspidae* и новых родах верхнемеловых ламнид // Труды Геологического Музея им. А. П. Карпинского АН СССР. 1: 110–117.
30. Гликман Л.С. 1964а. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. Издательство «Наука», Ленинград, 229 с.
31. Гликман Л.С. 1964б. Подкласс *Elastobranchii*. Акуловые / В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы. Издательство «Наука», Москва: 196–237.
32. Гликман Л.С. 1980. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. Издательство «Наука», Москва, 246 с.
33. Гликман Л.С., Шважайте Р.А. 1971. Акулы семейства *Apsogacidae* из сеномана и турона Литвы, Поволжья и Средней Азии / В кн.: Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс: 185–193.



34. Горбач Л.П. 1972. Стратиграфия и фауна моллюсков раннего палеоцена Крыма. М.: "Недра", 152 с.
35. Горбачик Т.Н. 1986. Юрские и меловые планктонные фораминиферы Юга СССР. Москва, Изд-во «Наука». 239 с.
36. Горбачик Т.Н., Друщиц В.В., Янин Б.Т. 1975. Нижнемеловые отложения междуречья Бельбек-Альма (Крым) // Вестн. МГУ, 6: 19–31.
37. Грищенко В.А., Шурекова О.В. 2020. Магнитостратиграфия и диноцисты нижнего мела г. Коклюк (Восточный Крым). Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы Десятого Всероссийского совещания (г. Магадан, 20–25 сентября 2020 г.): 72–75.
38. Губанов Е. П., Кондюрин В.В., Мягков Н.А. 1986. Акулы мирового океана. М., Агропромиздат. 272 с.
39. Гужиков А.Ю., Аркадьев В.В., Барабошкин Е.Ю., Багаева М.И., Пискунов В.К., Рудько С.В., Перминов В.А., Маникин А.Г. 2012. Новые седиментологические, био- и магнитостратиграфические данные по пограничному юрскому - меловому интервалу Восточного Крыма // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 20(3): 35–71.
40. Друщиц В.В., Михайлова И.А. и Нероденко В.М. 1981. Зональное деление аптских отложений Юго-Западного Крыма. Бюллетень Московского о-ва испытателей природы. Отд-ние геол., 56(1): 95–103.
41. Дубкова К., Шишлов С., Черепихина А. 2019. Разрез палеоцена-эоцена в районе горы Ак-Кая (Центральный Крым) и его геоисторическая интерпретация // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле, Т.64. №1: 4–23.
42. Железко В.И. 1977. Стратиграфия и ископаемые акулы верхнемеловых отложений Западного Казахстана. Автореф. дисс. ... канд. геол.-минер. наук. М.: 31 с.
43. Железко В.И. 1987. Селахиазоны сантона и нижнего кампана Южного Урала и Мугоджар // Биостратигр. и литология верхнего палеозоя Урала: 117–131.
44. Железко В.И. 1997. Зональная хроностратиграфическая шкала верхнего мела Евразии по акуловым рыбам // Ежегодник-96. Екатеринбург: 9-13.
45. Железко В.И., Козлов В.А. 1999. Эласмобранхии и биостратиграфия палеогена Зауралья и Средней Азии // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, Вып. 3. 324 с.
46. Зонов Н.Т., Хабаков А.В. 1935. Акулы Подмосковной юры // Труды Центрального Научно-Исследовательского Геолого-Разведочного Института, Вып. 34: 16 с.
47. Копаевич Л.Ф., Алексеев А.С., Никишин А.М., Беньямовский В.Н., Яковишина Е.В., Соколова Е.А., Вознесенский А.И. 2007. О позднемаастрихтско-раннедатских водных массах,

- литологических и фораминиферовых комплексах в тектонически различных зонах Горного Крыма // Вестник МГУ, 4(3): 42–49.
48. Копаевич Л.Ф., Валащик И. 1993. Расчленение турон-коньякских отложений разреза Аксудере по иноцерамам и фораминиферам // Вестник МГУ, 4(5): 70–82.
49. Копаевич Л.Ф., Лыгина Е.А., Яковишина Е.В., Шалимов И.В. 2010. Датские отложения Крымского полуострова: фациальные особенности и условия осадконакопления // Вестн.. МГУ, 4(5): 12–20.
50. Копаевич Л.Ф., Прошина П.А., Рябов И.П., Овечкина М.Н., Гречихина Н.О. 2020. Новые микропалеонтологические данные о положении границы сантона и кампана в разрезе Алан-Кыр (Центральный Крым) // Вестник МГУ, 4(2): 43–50.
51. Лыгина Е.А. 2010. Датская и эоценовая карбонатные платформы Крыма: строение и условия формирования // Автореферат к.г.м.н. Москва. 27 с.
52. Лысенко В.И. 2003. Палеобиостратиграфическое обоснование альбских олистостром в окрестностях Балаклавы // Теоретичні та прикладні аспекти сучасної біостратиграфії фанерозою України. Збірник наукових праць Інституту геологічних наук. Київ: 128–129.
53. Лысенко Н.И. 2003. Новые данные о валунах Балаклавской котловины // Геол. журн., 4: 40–47.
54. Лысенко В.И. 2004. Эратические валуны Балаклавы - продукт альбской олистостромы // Проблемы геодинамики и нефтегазоносности Черноморско-Каспийского региона. Сборник докладов V Международной конференции "Крым-2003". Симферополь: Агео.: 172-182.
55. Лысенко В.И. 2016. Геологическая история развития мелового вулканизма в Юго-Западном Крыму по результатам изучения терригенно-вулканогенной толщи верхнего альба Балаклавской котловины // Пространство и Время. Т. 11. Вып. 1: Система планета Земля. Стационарный сетевой адрес: 2227-9490e-aprovr\_e-ast11-1.2016.13.
56. Малышкина Т. П. 2006. Эласмобранхии западной окраины Западно-Сибирского палеогенового бассейна. Екатеринбург. 123 с.
57. Малышкина Т.П, Гонсалес-Барба Х, Банников А.Ф. 2013. Находки зубов Эласмобранхий Северного Кавказа (Россия) и Крыма (Украина) // Палеонтологический журнал, 1: 76–80.
58. Меннер В.В. 1928. Селяхии палеогена Мангышлака, Эмбы и Восточного Урала // Бюлл. МОИП, Отдел геологич., 6 (3-4): 292–338.
59. Мертинене Р. А. 1982. Гистология зубов эласмобранхий // Палеонтологический журнал, 4: 74–82.
60. Мертинене Р. А. 1982. Зональное расчленение альбских и сеноманских отложений западной части Восточно-Европейской платформы по зубам акул. // Современное значение палеонтологии для стратиграфии. Л.: 110–117.

61. Найдин Д.П., Алексеев А.С. 1980. Разрез отложений сеноманского яруса междуречья Качи и Бодрака (Крым) // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка, 4: 11–25.
62. Найдин Д.П., Алексеев А.С., Копаевич Л.Ф. 1981. Фауна туронских отложений междуречья Качи и Бодрака (Крым) и граница сеноман-турон / Эволюция организмов и биостратиграфия середины мелового периода. Владивосток: 22–40.
63. Найдин Д.П., Беньямовский В.Н., Копаевич Л.Ф. 1984. Схема биостратиграфического расчленения верхнего мела Европейской палеобиогеографической области // Вестн. МГУ, 4(5): 3–15.
64. Наумов Н.П., Карташев Н.Н. 1979. Зоология позвоночных. Часть 2. Издательство «Высшая школа», Москва, 272 с.
65. Никитин М.Ю., Болотов С.Н. 2006. Геологическое строение Крымского учебного полигона МГУ. Альбом рисунков по второй учебной геологической практике. Часть I. М.: изд-во МГУ. 136 с.
66. Никитин М.Ю., Болотов С.Н. 2007. Геологическое строение Крымского учебного полигона МГУ. Альбом рисунков по второй учебной геологической практике. Часть II. М.: изд-во МГУ. 113 с.
67. Новиков И.В., Златински В.Д. и Энгельман Ф. 1987. О находках меловых и палеоценовых позвоночных в восточной части Бахчисарайского района (Крым). Известия высших учебных заведений. Геология и разведка, 1: 109–110.
68. Обручев Д.В. 1928. Ненормальный экземпляр зубного аппарата *Myliobatis* // Ежегодник Российского Палеонтологического общества, 7: 139–141.
69. Постановления Межведомственного Стратиграфического Комитета и его постоянных комиссий. Выпуск 12. Ленинград, 1972: 94–105.
70. Постановления Межведомственного Стратиграфического Комитета и его постоянных комиссий. Выпуск 22. Ленинград, 1985: 55–57.
71. Прендель Р.А. 1876. Геологический очерк меловой формации Крыма и слоев переходных от этой формации к эоценовым образованиям // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей, 4(1): 67–102.
72. Преображенский М.Б., Бугрова Э.М. 2002. Фациальная характеристика зоны карбонатного осадконакопления раннепалеоценового бассейна Юго\_Западного Крыма (по данным микрофациального анализа) // Геология Крыма. Геология Крыма. СПбГУ. Геол. факультет. Кафедра исторической геологии. Ученые записки. Вып. 2: 75–85.
73. Рогович А. С. 1860. Об ископаемых рыбах губерний Киевского учебного округа. Киев. 87 с.

74. Романовский Г.Д. 1867. Геологический очерк Таврической Губернии и обзор Крымского Полуострова относительно условий для артезианских колодцев // Горный Журнал, СПб, ч.3, кн. 7, с. 69 – 100, кн. 8, с. 273–307.
75. Романовский Г.Д. 1872. Записки о геологическом строении Крыма // Записки Императорского СПб. Минералогического общества, СПб. Серия 2, ч. 7: 233–235.
76. Савельева Ю.Н. 2018. Берриас-Валанжинские остракоды Восточного Крыма // XVII Всероссийское Микропалеонтологическое совещание «Современная микропалеонтология – проблемы и перспективы» (Казань, 24–29 сентября 2018 г.) ТРУДЫ: 253–257.
77. Савельева Ю.Н., Тесакова Е.М. 2010. Новые данные об аптских остракодах Крыма // В: Подобина В.М. (отв. ред.) Эволюция жизни на Земле: Материалы IV Международного симпозиума, 10-12 ноября 2010 г. Томск: ТМЛ-Пресс: 408–411.
78. Смирнова Т.Н., Барабошкин Е.Ю. 2004. Валанжин-нижнеготеривские комплексы брахиопод междуречья Кача-Бодрак (Юго-Западный Крым) // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 12(2): 48–63.
79. Соколов В.Д. 1884. Материалы для геологии Крыма // Бюллетень Московского общества Испытателей Природы. М., № 4, т. 58: 309–336.
80. Соколов М.И. 1978. Зубы акул как руководящие ископаемые при зональном расчленении меловых отложений Туранской плиты. М.: Недра, 70 с.
81. Стародубцева И.А., Аркадьев В.В., Триколиди Ф.А. 2019. Эдуард Иванович Эйхвальд (к 200-летию начала научной деятельности) // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Материалы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН (1-5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург: 296–298.
82. Стародубцева И.А., Триколиди Ф.А., Аркадьев В.В. 2020. Эдуард Иванович Эйхвальд (к 200-летию начала научной деятельности) // Труды палеонтологического общества. Том III. Отв. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН: 117–127.
83. Тесакова Е.М., Савельева Ю.Н. 2005. Остракоды пограничных слоев юры и мела Восточного Крыма: стратиграфия и палеоэкология // в: Алексеев А.С., Михайлова И.А. (ред.) Палеобиология и детальная стратиграфия фанерозоя. К 100-летию со дня рождения академика В.В.Меннера. М.: РАЕН: 135–155.
84. Тесакова Е.М., Савельева Ю.Н. 2005. Остракоды титона и берриаса Восточного Крыма как индикаторы древних турбидитов // Материалы XIII – Всероссийского Микропалеонтологического совещания «Микропалеонтология в России на рубеже веков». Москва, Геол. институт РАН: 113–115.

85. Триколиди Ф.А. 2002. Находки остатков хрящевых рыб семейств *Odontaspidae* и *Sretoxyrhinidae* в нижнемеловых отложениях Крыма // Геология Крыма / Ученые записки кафедры исторической геологии. Вып. 2. (ред. В.В. Аркадьев). СПб: НИИЗК СПбГУ: 93–101.
86. Триколиди Ф.А. 2008. Остатки хрящевых рыб *Hexanchidae* из нижнемеловых отложений Крыма. Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Материалы Четвертого Всероссийского совещания (19-23 сентября 2008, Новосибирск). Издательство Сибирского отделения РАН, Новосибирск: 174–176.
87. Триколиди Ф.А. 2013. Новые данные по гребнезубым акулам (*Hexanchiformes*) из меловых отложений Горного Крыма // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии. Материалы LIX сессии Палеонтологического общества при РАН (1-5 апреля 2013 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург: 121–123.
88. Триколиди Ф.А. 2014. Гребнезубые акулы (*Hexanchiformes*) из меловых отложений Крыма // Труды Зоологического института РАН, 318(1): 76–97.
89. Триколиди Ф.А. 2015. Первые находки микромерных зубов хрящевых рыб в нижнемеловых отложениях Крыма // Современные проблемы палеонтологии. Материалы LXI сессии Палеонтологического общества при РАН (13-17 апреля 2015 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург: 178–180.
90. Триколиди Ф.А., Голубев В.К. 2017. Комплексы эласмобранхий (*Chondrichthyes*, *Elasmobranchii*) из маастрихтских и датских отложений Крыма // Интегративная палеонтология: Перспективы развития для геологических целей. Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН (3-7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург: 220–222.
91. Триколиди Ф.А., Голубев В.К., Тищенко А.И. 2018. Нижнемеловой комплекс эласмобранхий (*Chondrichthyes*, *Elasmobranchii*) // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Материалы LXIV сессии Палеонтологического Общества при РАН (2-6 апреля 2018, Санкт-Петербург). - Санкт-Петербург: 237–238.
92. Триколиди Ф.А., Назаркин М.В. 2016. Новые данные по зубам гребнезубых акул (*Hexanchiformes*) из меловых отложений острова Сахалин (Россия) // Труды Зоологического института РАН, 320(1): 66–70.
93. Триколиди Ф.А., Нилов С.П. 2014. Определение систематического положения хрящевых рыб по обломкам зубов // Материалы III Всероссийской научной конференции «Практическая микротомография». Санкт-Петербург: 159–162.
94. Триколиди Ф.А., Новиков И.В. 2020. Первая находка зубной пластины рода *Myliobatis* Cuvier, 1817 (*Elasmobranchii*: *Batomorphii*) в верхнем палеоцене Крыма // Палеонтологический журнал, 2: 73–77.

95. Триколиди Ф.А., Тищенко А.И. 2015. Зубы акул рода *Sphenodus* (Orthacodontidae) из меловых отложений Крыма // Геология и биоразнообразие мезозойско-кайнозойских отложений юга России. – Горячий Ключ: 157–160.
96. Удовиченко Н.И., Братишко А.В. 2005. О систематическом значении морфологических признаков зубов акул семейства *Hexanchidae* // Біостратиграфічні критерії розчленування та кореляції відкладів фанерозою України / Відп. ред. П.Ф. Гожик: 143–149.
97. Удовиченко Н.И. 1984. О возрасте нижней части палеогеновых отложений Юго-Западной Ферганы по палеоихтиологическим данным // Палеонтология и стратиграфия фанерозою Украины.- К.: Наук. Думка: 126–130.
98. Удовиченко Н.И. 1989. Зубы палеогеновых эласмобранхий Ферганы и некоторых других территорий и их стратиграфическое значение // Автореф. дисс. канд. геол-мин. наук. Луганск. 20 с.
99. Удовиченко Н.И. 1998. Новые находки остатков акулловых рыб в датских отложениях Крыма // Палеобіогеографічні дослідження та проблеми створення регіональних стратиграфічних шкал / Редкол.: Ю.В. Тесленко (видн. ред.) та ін. – К.: ТОВ «Міжнар. фін. агенція»: 39.
100. Удовиченко Н.И. 1999. Сравнение эоценовых комплексов акулловых рыб Крыма, Мангышлака и Центральных Кызылкумов // Актуальні проблеми біостратиграфії фанерозою України / Відпов. ред. Ю.В. Тесленко. – К.: Знання: 54–55.
101. Удовиченко Н.И. 2000. О маастрихтском комплексе хрящевых рыб Крыма // Наука на рубеже столетий. Материалы научной конференции кафедры географии и информатики. Луганск: 62.
102. Удовиченко Н.И. 2004. Комплексы акулловых рыб палеогена Украины // Матеріали всеукраїнської науково – практичної конференції (пам' яті О.П. Фисуненка) (14-16 квітня 2004 року, м. Луганськ). Луганськ: 110–117.
103. Удовиченко Н.И. 2008. О некоторых результатах изучения палеогеновых акул Украины // Матеріали міжнародної наук.-практ. конф. «Регіон 2008: стратегія оптимального розвитку» (16-17 жовтня 2008 р., м. Харків) РВВ ХНУ ім.В.Н.Каразіна, Харків: 355–358.
104. Удовиченко Н.И. 2013. Комплексы эласмобранхий (*Chondrichthyes*, *Elasmobranchii*) из маастрихтских и датских отложений Крыма // Стратиграфия осадочных образований верхнего Протерозоя и Мезозоя. Материалы Международной научной конференции (23-26 сентября 2013 г., Киев). – Киев: 147–148.
105. Удовиченко Н.И. 2013. Новые данные о роде *Burnhamia* (*Mobulidae*, *Elasmobranchii*) из эоцена северного Перитетиса // Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. Т. 6, вип. 1. Київ: 116–122.

106. Чернышев О.Б., Заец В.А. 1971. Некоторые особенности чешуйного покрова акул различных скоростных групп // Гидробиологический журнал, 4: 77–81.
107. Шишлов С.Б., Дубкова К.А., Аркадьев В.В., Бугрова И.Ю., Бугрова Э.М., Триколиди Ф.А., Закревская Е.Ю. 2020. Мел и палеоген бассейна реки Бодрак (Юго-Западный Крым): учеб. пособие. СПб: ЛЕМА. 271 с.
108. Шишлов С.Б., Дубкова К.А., Бугрова И.Ю., Триколиди Ф.А. 2019. Строение и условия формирования разрезов валанжина-готерива района среднего течения реки Бодрак (Юго-Западный Крым) // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. Т. 64. №1: 114–135.
109. Штукенберг А.А. 1873. Геологический очерк Крыма. Диссертация, представленная в Физико-Математический Факультет Императорского Санкт-Петербургского Университета для получения степени Магистра Минералогии и Геогнозии. Санкт-Петербург. 102 с.
110. Юдин В.В. 2009. Геологическая карта и разрезы горного, предгорного Крыма. Масштаб 1: 200 000. Научно-производственный центр «Союзкарта», Симферополь.
111. Ямпольская О.Б., Барабошкин Е.Ю., Гужиков А.Ю., Пименов М.В., Никульшин А.С. 2006. Палеомагнитный разрез нижнего мела юго-западного Крыма // Вестник МГУ, 4(1): 3–15.
112. Янин Б.Т. 1997. О соотношении общих и местных стратиграфических подразделений нижнего мела юго-западного Крыма (междуречье Кача-Бодрак) // Вестник МГУ, 4(3): 29–36.
113. Янин Б.Т., Барабошкин Е.Ю. 2000. Разрез берриасских отложений в бассейне р. Бельбек (Юго-Западный Крым) // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 8(2): 66–77.
114. Янин Б.Т., Вишневецкий Л.Е. 1989. Меловая система. Нижний отдел / В кн.: Геологическое строение Качинского поднятия Горного Крыма. Стратиграфия мезозоя. М.: МГУ: 81–123.
115. Adnet S. 2006. Biometric analysis of the teeth of fossil and Recent hexanchid sharks and its taxonomic implications // Acta Palaeontologica Polonica 51 (3): 477–488.
116. Agassiz L. 1833-44. Recherches sur les poissons fossiles. Vol.III, Neuchatel, 390 pp.
117. Alekseev A.S., Kopaevich L.F. 1997. Foraminiferal biostratigraphy of the uppermost Campanian-Maastrichtian in SW Crimea (Bakhchisaray and Chakhmakhly sections) // Sciences de la Terre, 67: 103–118.
118. Amadori M., Amalfitano J., Giusbert L., Fornaciari E., Carnevale G., Kriwet J. 2020. A revision of the Upper Cretaceous shark *Ptychodus mediterraneus* Canavari, 1916 from northeastern Italy, with a reassessment of *P. latissimus* and *P. polygyrus* Agassiz, 1835 (Chondrichthyes; Elasmobranchii) // Cretaceous Research, 110, Article 104386.
119. Antunes M.T., Cappetta H. 2002. Sélaciens du Crétacé (Albien-Maastrichtien) d'Angola // Palaeontographica, Abt. A, 264(5–6): 85–146.

120. Applegate S.P. 1965a. A confirmation of the validity of *Notorhynchus pectinatus*; the second record of this upper cretaceous cowshark. *Bulletin Southern California Academy Sciences*, 64 (3): 122–126.
121. Applegate S.P. 1965b. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias Taurus Rafinesque* // *Contributions in Science* 86: Los Angeles Co. Mus., Los Angeles: 1–18.
122. Applegate S.P. 1978. Phyletic Studies; Part I; Tiger Sharks. Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Instituto de Geologia. *Revista*, 2 (1): 55–64.
123. Applegate S.P., Espinosa-Arrubarrena, L. 1996. Chapter 4. The fossil history of *Carcharodon* and its possible ancestor, *Cretolamna*: a study in tooth identification. In: Klimley, A.P. and Ainley, D.G. (eds.), *Great white sharks. The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego (Academic Press): 19–36.
124. Arambourg C. 1935. Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des phosphates du Maroc // *Bulletin de la Société géologique de France*, 5(5): 413–439.
125. Arambourg C. 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie) // *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 92: 1–372.
126. Arkadiev V.V., Grishchenko V.A., Guzhikov A.Yu., Manikin A.G., Savelieva Yu.N., Feodorova A.A., Shurekova O.V. 2017. Ammonites and magnetostratigraphy of the Berriasian–Valanginian boundary deposits from eastern Crimea // *Geologica Carpathica*, 68(6): 505–516.
127. Averianov A.O. 2000. A new record of *Hispidaspis prisca* Sokolov, 1978 (Chondrichthyes: Lamniformes: Odontaspidae) // *Zoosystematica Russica*, 8(2): 349–350.
128. Baraboshkin E.J., Mikhailova I.A. 2000. New and poorly known Valanginian ammonites from South-West Crimea // *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la terre*, 70: 89–120.
129. Bass A.J., D'Aubrey J.D. and Kistnasamy N. 1975. Sharks of the East coast of southern Africa. V. The families Hexanchidae, Chlamydoselachidae, Heterodontidae, Pristiophoridae and Squatinidae. *Investigational Report Oceanographic Research Institute*, 43: 1–50.
130. Beaumont G. 1960. Contribution a l'Etude des Genres *Orthacodus* Woodw. et *Notidanus* Cuv. (Selachii) // *Memires Suisses de Paleontologie*, 77: 4–46.
131. Bertoldy M. 1833. Dent de Squale fossile trouvee Tauride // *Bulletin de la Societe Imperiale des naturalistes de Moscou*, Tome VI: 24–29.
132. Biddle J.P. 1993. Liste d'élasmodontes du Crétacé inférieur du bassin de Paris // *Cossmanniana*, Hors-série 2: 49–51.



133. Bogan S., Agnolin F.L. 2010. Primera ictiofauna marina del Cretácico Superior (Formación Jaguel, Maastrichtiano) de la provincia de Río Negro, Argentina // *Papéis Avulsos de Zoología*, 50(12): 175–188.
134. Bogan S., Agnolin F.L., Novas F.E. 2016. New selachian records from the Upper Cretaceous of southern Patagonia: paleobiogeographical implications and the description of a new taxon // *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(3), Article e1105235.
135. Bor T.J. 2013. Terminologie en determinatie van haaien- en roggentanden // *Afzettingen WTKG*, 34(4): 116–137.
136. Böttcher R., Duffin C.J. 2000. The neoselachian shark *Sphenodus* from the Late Kimmeridgian (Late Jurassic) of Nusplingen and Egesheim (Baden-Württemberg, Germany) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, 283: 1–31.
137. Campbell R.J. 2003. Selachian scales from the Cenomanian (Late Cretaceous) of Bathurst Island, northern Australia // *Alcheringa*, 27: 93–05.
138. Cappetta H. 1975. Selaciens et Holocephale du Gargasien de la region de Gargas (Vaucluse). *Geologie mediterraneenne*, 2 (3): 115–134.
139. Cappetta H. 1980. Modification du statut générique de quelques espèces de sélaciens crétacés et tertiaries // *Palaeovertebrata*, 10(1): 29–42.
140. Cappetta H. 1986. Types dentaires adaptatifs chez les Sélaciens actuels et post-paléozoïques // *Palaeovertebrata*, 16(2), 57–76.
141. Cappetta H. 1987. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In *Handbook of Paleoichthyology, Chondrichthyes II*. H.-P. Schultze Edit., 3B, Stuttgart, 193 pp.
142. Cappetta H. 1990. Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Cretace inferieur du Sud de la France // *Palaeovertebrata*, 20 (1): 33–54.
143. Cappetta H. 2006. Elasmobranchii Post-Triadici (Index specierum et generum). *Fossilum Catalogus I: Animalia Pars 142*, Leiden, 472 pp.
144. Cappetta H. 2012. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. In *Handbook of Paleoichthyology, Chondrichthyes*. H.-P. Schultze Edit., 3E, Munchen, 512 pp.
145. Cappetta H., Bardet N., Pereda Suberbiola X., Adnet S., Akkrim D., Amalik M. Benabdallah A. 2014. Marine vertebrate faunas from the Maastrichtian phosphates of Benguéir (Ganntour Basin, Morocco): Biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 409: 217–238.
146. Cappetta H., Case G.R. 1975. Contribution à l'étude des Sélaciens du groupe Monmouth (Campanien-Maastrichtien) du New Jersey // *Palaeontographica, Abt. A*, 151(1–3):1–46.
147. Cappetta H., Case G.R. 1999. Additions aux faunes de sélaciens du Crétacé du Texas (Albien supérieur-Campanien) // *Palaeo Ichthyologica*, 9: 5–111.

148. Cappetta H., Corral J.C. 1999. Upper Maastrichtian selachians from the Condado de Treviño (Basque-Cantabrian region, Iberian peninsula) // *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(N Esp. 1): 339–372.
149. Cappetta, H., Grant-Mackie, J. 2018. Discovery of the most ancient Notidanodon tooth (Neoselachii: Hexanchiformes) in the Late Jurassic of New Zealand. New considerations on the systematics and range of the genus // *Palaeovertebrata*, 42(1), Article e1.
150. Cappetta, H., Morrison, K., Adnet, S. 2021. A shark fauna from the Campanian of Hornby Island, British Columbia, Canada: an insight into the diversity of Cretaceous deep-water assemblages // *Historical Biology*, 33(8): 1121–1182.
151. Cappetta H., Odin G.S. 2001. Les sélaciens du Campanien-Maastrichtien de Tercis-les-Bains (SO France) // *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 19: 645–651.
152. Carrillo-Briceño J.D., Parra J.D., Luque J. 2019. A new lamniform shark *Protolamna ricaurtei* sp. nov. from the Lower Cretaceous of Colombia // *Cretaceous Research*, 95: 336–340.
153. Case G.R. 1973. Fossil sharks: a pictorial review. Private Publication, 64 p.
154. Case G.R. 1978. A new selachian fauna from the Judith River Formation (Campanian) of Montana // *Palaeontographica, Abt. A*, 160 (1–6): 176–205.
155. Case G.R. 1991. Selachians (sharks) from the Tupelo Tongue of the Coffee Sands (Campanian, Upper Cretaceous) in northern Lee County, Mississippi // *Mississippi Geology*, 11: 1–8.
156. Case G.R. 2001. A new selachian fauna from the Coleraine Formation (Upper Cretaceous/Cenomanian) of Minnesota // *Palaeontographica, Abt. A*, 261(4–6): 103–112.
157. Case G.R., Cappetta H. 2004. Additions to the elasmobranch fauna from the late Cretaceous of New Jersey (lower Navesink Formation, early Maastrichtian) // *Palaeovertebrata*, 33(1–4): 1–16.
158. Case G.R., Cook T.D., Kightlinger T., Borodin P.D. 2019. Middle Campanian Euselachian Diversity of the Southern Region of the Atlantic Coastal Plain of North America // *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*, 7: 69–82.
159. Case G.R., Cook T.D., Sadorf E.M., Shannon K.R. 2017. A late Maastrichtian selachian assemblage from the Peedee Formation of North Carolina, USA // *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*, 3: 63–80.
160. Cicimurri D.J. 2001. Cretaceous elasmobranchs of the Greenhorn Formation (Middle Cenomanian-Middle Turonian), western South Dakota // *Proceedings of the 6th Fossil Resource Conference: National Park Service Geological Resource Division Technical Report NPS/NRGRD/GRDTR01/01*, in V. L. Santucci and L. McClelland(eds.): 27–43.
161. Cione A.L., Medina F.A. 1987. A record of *Notidanodon pectinatus* (Chondrichthyes, Hexanchiformes) in the Upper Cretaceous of the Antarctic Peninsula // *Mesozoic Research*, 1(2): 79–88.

162. Cope E.D. 1875. The Vertebrata of the Cretaceous formations of the West // Report of the United States Geological Survey of the Territories, 2: 303 p.
163. Corral J.C. 1996. *Squalicorax pristodontus* (Agassiz 1843), selacio citado por M. Ruiz de Gaona en la Sierra de Urbasa (Navarra). Descripción de nuevo material en Álava // *Principe de Viana, Suplemento de Ciencias*, 16(14–15): 125–136.
164. Corral J.C., Berreteaga A., Cappetta H. 2016. Upper Maastrichtian shallow marine environments and neoselachian assemblages in North Iberian palaeomargin (Castilian Ramp, Spain) // *Cretaceous Research*, 57: 639–661.
165. Corral J.C., Berreteaga A., Poyato-Ariza F.J., Bardet N., Cappetta H., Floquet M., Astibia H., Badiola A., Pereda-Suberbiola X. 2021. Stratigraphy, age, and vertebrate palaeontology of the latest Cretaceous Quintanilla la Ojada locality (Basque-Cantabrian Region, northern Spain): a synthesis // *Comptes Rendus Palevol*, 20(7): 91–117.
166. Cumbaa S.L., Schröder-Adams C., Day R.G., Phillips A.J. 2006. Cenomanian bonebed faunas from the northeastern margin, Western Interior seaway, Canada // *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*, 35: 139–155.
167. Cumbaa S.L., Shimada K., Cook T.D. 2010. Mid-Cenomanian vertebrate faunas of the Western Interior Seaway of North America and their evolutionary, paleobiogeographical, and paleoecological implications // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 295(1–2): 199–214.
168. Davis J.W. 1890. On the Fossil Fish of the Cretaceous Formation of Scandinavia // *Scientific Transactions of the Royal Dublin Society, Ser.2, Vol. 4(6)*: 363 – 434.
169. Delsate D., Thies D. 1995. Teeth of the fossil shark *Annea THIES 1983* (Elasmobranchii, Neoselachii) from the Toarcian of Belgium // *Belgian Geological Survey, Professional Paper: Elasmobranches et Stratigraphie*, 278: 45–64.
170. Dercourt J., Gaetani M., Vrielynck B., Barrier E., Biju-Duval B., Brunet M.F., Cadet J.P., Crasquin S., Sandulescu M. 2000. *Peri-Tethys Paleogeographical Atlas*. 2000.
171. Diedrich C.G. 2013. Facies related phylostratigraphy of the benthic neoselachian *Ptychodus* from the Late Cretaceous (Cenomanian/Turonian) of the Pre-North Sea Basin of Europe // *Cretaceous Research*, 41: 17–30.
172. Dixon F. 1850. *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. London. – XVI+422 p.
173. Dixon F. 1878. *The geology of Sussex; or the Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. New edition, revised and augmented / By T. Rupert Jones; Brighton (W. J. Smith). - XXIV +469 p.

174. Everhart M.J., Caggiano T. 2004. An associated dentition and calcified vertebral centra of the Late Cretaceous elasmobranch, *Ptychodus anonymus* Williston 1900 // *Paludicola*, 4(4): 125–136.
175. Feichtinger I., Engelbrecht, A., Lukeneder, A., Kriwet, J. 2020. New chondrichthyans characterised by cladodont-like tooth morphologies from the Early Cretaceous of Austria, with remarks on the microstructural diversity of enameloid // *Historical Biology*, 32(6): 823–836.
176. Feichtinger I., Lukeneder A., Guinot G. 2020. A Lower Cretaceous chondrichthyan dermal denticle assemblage and its bearing on placoid scale diversity and histology // *Cretaceous Research*, 111: Article 104444.
177. Fowler H.W. 1911. A description of the fossil fish remains of the Cretaceous, Eocene and Miocene formations of New-Jersey // *Geological Survey of New Jersey Bulletin*, 4: 182 p.
178. Gale A.S., Hancock J.M., Kennedy W.J. 1999. Biostratigraphical and sequence correlation of the Cenomanian successions in Mangyshlak (W. Kazakhstan) and Crimea (Ukraine) with those in southern England // *Bull. De L' Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Sciences de la Terre, Supp.* 69 A: 67–86.
179. Geinitz H.B. 1843. Die Versteinerungen von Kieslingswalda im Glatzischen und Nachtrag zur Charakteristik des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges: 1–19.
180. Gemmellaro M. 1920. Ittiodontoliti Maëstrichtiani di Egitto // *Atti della Accademia di Scienze, Lettere e Arti di Palermo*, (ser. 3), 11: 149–204.
181. Gibbes R.W. 1849. Monograph of the fossil Squalidae of the United States. Art. 14 // *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1(ser. 2): 191–206.
182. Gottfried M.D., Rabarison J.A., Randriamiarimanana L.L. 2001. Late Cretaceous elasmobranchs from the Mahajanga Basin of Madagascar // *Cretaceous Research*, 22(4): 491–496.
183. Grande L., Chattarjee S. 1987. New Cretaceous fish fossils from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontology* 30 (4): 829–837.
184. Guinot, G., Adnet, S., Cavin, L., Cappetta, H. 2013. Cretaceous stem chondrichthyans survived the end-Permian mass extinction // *Nature Communications*, 4, Article 2669.
185. Guinot G., Cappetta H., Adnet S. 2014. A rare elasmobranch assemblage from the Valanginian (Lower Cretaceous) of southern France // *Cretaceous Research*, 48: 54–84.
186. Guinot G., Underwood, C.J., Cappetta H., Ward D.J. 2013. Sharks (Elasmobranchii: Euselachii) from the Late Cretaceous of France and the UK // *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(6): 589–671.
187. Hamm S.A. 2008. Systematic, stratigraphic, geographic, and paleoecological distribution of the Late Cretaceous shark genus *Ptychodus* within the Western Interior Seaway // Unpublished MS thesis, University of Texas, Dallas, 434 pp.

188. Hamm S.A. 2019. First Associated Tooth Set of *Ptychodus anonymus* (Elasmobranchii: Ptychodontidae) in North America from the Jetmore Chalk in Kansas // Transactions of the Kansas Academy of Science, 122 (1–2): 1–18.
189. Hamm S.A. 2020. Stratigraphic, Geographic, and Paleocological Distribution of the Late Cretaceous Shark Genus *Ptychodus* within the Western Interior Seaway, North America // New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, 81, 1–94.
190. Herman J. 1975 (1977). Les Sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale // Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique, 15: 1–401.
191. Herman J., Hovestadt-Euler M. and Hovestadt D.C. 1987. Part A: № 1. Order: Hexanchiformes. Family: Hexanchidae. Commissural teeth, in Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Editor: M. Stehmann. Bulletin de L' Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie, 57: 43–56.
192. Hoch E. 1992. First Greenland record of the shark genus *Ptychodus* and the biogeographic significance of its fossil assemblage // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 92(3–4): 277–281.
193. Hocht F. 1979. Eine Lagerstätte kreidezeitlicher und paläogener Chondrichthyes-Reste bei Fürstenau (Niedersachsen) // Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen, 6: 35–44.
194. Jagt J.W.M., Motchurova-Dekova N., Ivanov P., Cappetta H., Schulp A.S. 2006. Latest Cretaceous mosasaurs and lamniform sharks from Labirinta cave, Vratsa district (northwest Bulgaria): a preliminary note // Annales Géologiques de la Péninsule Balkanique, 67: 51–63.
195. Kanno S., Nakajima Y., Hikida Y., Sato T. 2017. *Sphenodus* (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Upper Cretaceous in Nakagawa Town, Hokkaido, Japan // Paleontological Research, 21(2): 122–130.
196. Kemp N.R. 1978. Detailed comparisons of the dentitions of extant Hexanchid sharks and Tertiary Hexanchid teeth from South Australia and Victoria, Australia (Selachii: Hexanchidae) // Memoirs of the National Museum of Victoria, 39: 61–83.
197. Kopaeovich L., Vishnevskaya V. 2016. Cenomanian–Campanian (Late Cretaceous) planktonic assemblages of the Crimea–Caucasus area: Palaeoceanography, palaeoclimate and sea level changes // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 441: 493–515.
198. Kriwet J., Klug S. 2004. Late Jurassic selachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from southern Germany: Re-evaluation on taxonomy and diversity // Zitteliana, 44: 67–95.

199. Kriwet J., Klug S. 2011. A new Jurassic cow shark (Chondrichthyes, Hexanchiformes) with comments on Jurassic hexanchiform systematics // *Swiss Journal of Geoscience*, 104 (Suppl. 1): 107–114.
200. Kriwet J., Lirio J.M., Nuñez H.J., Puceat E. and Lecuyer C. 2006. Late Cretaceous Antarctic fish diversity. Geological Society, London, Special Publications, 258: 83–100.
201. Kumar K., Bajpai S., Pandey P., Ghosh T., Bhattacharya D. 2021. Hybodont sharks from the Jurassic of Jaisalmer, western India // *Historical Biology*, in press.
202. Lauginiger E.M. 1988. Cretaceous Fossils From The Chesapeake And Delaware Canal: A Guide For Students And Collectors // Geological Survey, University of Delaware, Special Publication, 18: 61 pp.
203. Lauginiger E.M., Hartstein E.F. 1983. A guide to fossil sharks, skates, and rays from the Chesapeake and Delaware Canal area, Delaware // *Open File Report*, 21: 6–95.
204. Leriche M. 1902. Révision de la faune ichthyologique des terrains crétacés du Nord de la France // *Annales de la Société Géologique du Nord*, 31: 87–154.
205. Leriche M. 1902. Révision de la faune ichthyologique des terrains crétacés du Nord de la France // *Annales de la Société Géologique du Nord*, 31: 87–154.
206. Leriche M. 1905. Les poissons tertiaires de la Belgique. II. Les poissons eocenes // *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 3 (3): 49–228.
207. Leriche M. 1910. Note sur les poissons stampiens du bassin de Paris // *Annales de la Société Géologique du Nord*, 39: 324–336.
208. Leriche M. 1910. Sur quelques poissons du Crétacé du Bassin de Paris // *Bulletin de la Société géologique de France*, (Serie 4), 10: 455–471.
209. Leriche M. 1926. Les poissons tertiaires de Belgique. IV. Les poissons néogènes // *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 32: 367–472.
210. Leriche M. 1927 (1929). Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (note préliminaire). Les résultats stratigraphiques de leur étude // *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 37(3): 199–299.
211. Leuzinger L., Cuny G., Popov E.V., Billon-Bruyat J.P. 2017. A new chondrichthyan fauna from the Late Jurassic of the Swiss Jura (Kimmeridgian) dominated by hybodonts, chimaeroids and guitarfishes // *Papers in Palaeontology*, 3(4): 471–511.
212. Long D.J., Murphy M.A. and Rodda P.U. 1993 A new world occurrence of *Notidanodon lanceolatus* (Chondrychthyes, Hexanchidae) and comments on Hexanchid sharks evolution // *Journal of Paleontology*, 67(4): 655–659.

213. Long, J.A., Burrow, C.J., Ginter, M., Maisey, J.G., Trinajstić, K.M., Coates, M.I., Young, G.C., Senden, T.J. 2015. First Shark from the Late Devonian (Frasnian) Gogo Formation, Western Australia Sheds New Light on the Development of Tessellated Calcified Cartilage // *PLoS ONE*, 10(5): 1–24.
214. Maisey J.G. 1986. The Upper Jurassic Hexanchoid Elasmobranch *Notidanoides* n. g. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 172(1): 83–106.
215. Maisey J.G., Wolfram K.E. 1984. “*Notidanus*”. In: N. Eldregge and S. Stanley (Ed.). *Living Fossils*. New York, Berlin, Tokyo: 170–180.
216. Manning E.M., Dockery D.T. 1992. A guide to the Frankstown vertebrate fossil locality (Upper Cretaceous), Prentiss County, Mississippi // Mississippi Department of Environmental Quality, Office of Geology, Circular 4: 43 pp.
217. Marcinowski R., Naidin D.P. 1976. An Upper Albian ammonite fauna from Crimea // *Acta geologica polonica*, 26(1): 83–118.
218. Mertinene R. 1998. Microstructure of some elasmobranch teeth from the Cretaceous of Lithuania // *Geologija*, Viknius, 26: 121–131.
219. Müller A. 2008. Ein artikulierter Fund von *Ptychodus* aus dem Obercenoman von Westfalen // *Geologie und Paläontologie in Westfalen*, 70: 55–63.
220. Nagrodski M., Shimada K., Schumacher B.A. 2012. Marine vertebrates from the Hartland Shale (Upper Cretaceous: Upper Cenomanian) in southeastern Colorado, USA // *Cretaceous Research*, 37: 76–88.
221. Ouroumova O., Shimada K., Kirkland J.I. 2016. Fossil Marine Vertebrates from the Blue Hill Shale Member (Middle Turonian) of the Upper Cretaceous Carlile Shale in Northeastern Nebraska // *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 119(2): 211–221.
222. Pictet F.J., Campiche G. 1858. Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix, 1ère partie // *Matériaux pour la Paléontologie Suisse*, 2: 1–380.
223. Prámparo M.B., Cione A.L., Gonzalez Riga B. 2014. Sharks (*Neoselachii*) and palynomorphs from Mendoza (Argentina): new evidence of the Late Cretaceous Atlantic marine transgression // *Alcheringa*, 38(2): 177–189.
224. Priem M.F. 1908. Etude des poissons fossiles du Bassin Parisien // *Annales de Paléontologie*: 1–144.
225. Priem M.F. 1912. Sur des poissons des Terrains Secondaires du Sud de la France // *Bulletin de la Société géologique de France*, (Serie 4), 12: 250–271.
226. Priem M.F. 1914. Sur les Vertébrés du Crétacé et de l'Eocène d'Égypte // *Bulletin de la Société géologique de France*, (ser. 4), 14: 366–382.
227. Radwański A., Marcinowski R. 1996. Elasmobranch teeth from the mid-Cretaceous sequence of the Mangyshlak Mountains, western Kazakhstan // *Acta Geologica Polonica*, 46(№1–2): 165–169.

228. Rafinesque C.S. 1810. Caratteri di alcuni nuovi generi e nuovi specie de animalie e piante della Sicilia. Palermo: 105 p.
229. Rees J., Underwood C.J. 2008. Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic) // *Palaeontology*, 51(1): 117–147.
230. Reif W.E. 1974. Morphogenese und Musterbildung des Hautzähnen-Skelettes von *Heterodontus* // *Lethaia*, 7(1): 25–42.
231. Retowski O. 1893. Die tithonischen Ablagerungen von Theodosia. Ein Beitrag zur Paläontologie der Krim // *Bulletin de la Societe imperiale des naturalistes de Moscou*, 7(№ 2-3): 206 – 301.
232. Richter M., Ward D.J. 1990. Fish remains from the Santa Marta Formation (Late Cretaceous) of James Ross Island, Antarctica // *Antarctic Science*, 2(1): 67–76.
233. Salama Y., Altoom N.G., Allam A.A., Ajarem J.S., Abd-Elhameed S. 2021. Late Cretaceous anacoracid sharks (*Squalicorax*) from Duwi Formation, Gebel Duwi, central Eastern Desert, Egypt: qualitative and quantitative analyses // *Historical Biology*, 33(11): 3056–3064.
234. Savelieva Yu.N., Shurekova O.V., Feodorova A.A., Arkadiev V.V., Grishchenko V.A., Guzhikov A.Yu., Manikin A.G. 2017. Microbiostratigraphy of the Berriasian–Valanginian boundary in eastern Crimea: foraminifers, ostracods, organic-walled dinoflagellate cysts // *Geologica Carpathica*, 68(6): 517–529.
235. Schweizer R. 1964. Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken // *Palaeontographica Abt. A*, 123(1-3): 58–110.
236. Schwimmer D.R., Stewart, J.D., Williams G.D. 1997. Scavenging by sharks of the genus *Squalicorax* in the Late Cretaceous of North America // *Palaios*, 12(1): 71–83.
237. Schubert J.A., Wick S.L., Lehman T.M. 2017. An Upper Cretaceous (middle Campanian) marine chondrichthyan and osteichthyan fauna from the Rattlesnake Mountain sandstone member of the Aguja Formation in West Texas // *Cretaceous Research*, 69: 6–33.
238. Scotese C.R. 2014. Atlas of Late Cretaceous Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, vol. 2. The Cretaceous. Mollweide Projection. PALEOMAP Project. Evanston. IL., Maps 16–22.
239. Shimada K. 1997. Dentition of the Late Cretaceous Lamniform Shark, *Cretoxyrhina mantelli*, from the Niobrara Chalk of Kansas // *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(2): 269–279.
240. Shimada K. 2002. Dental Homologies in Lamniform Sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Journal of Morphology*, 251: 38–72.
241. Shimada K., Cicimurri D.J. 2005. Skeletal anatomy of the Late Cretaceous shark, *Squalicorax* (Neoselachii: Anacoracidae) // *Paläontologische Zeitschrift*, 79(2): 241–261.



242. Shimada K., Martin D.J. 2008. Fossil fishes from the basal Greenhorn Limestone (Upper Cretaceous: late Cenomanian) in Russell County, Kansas // *Fort Hays Studies, (Special Issue 2)*: 89–103.
243. Signeux J. 1959. Contributions à la stratigraphie et la paléontologie du Crétacé et du Nummulitique de la marge NW de la Péninsule Arabique. A: Poissons et reptiles marins // *Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient*, 7: 223–228.
244. Siverson, M. 1992. Biology, Dental Morphology and Taxonomy of Lamniform Sharks from the Campanian of the Kristianstad Basin, Sweden // *Palaeontology*, 35(3): 519–554.
245. Siverson M. 1995. Revision of the Danian Cow sharks, sand Tiger sharks, and Goblin sharks (Hexanchidae, Odontaspidae, and Mitsukurinidae) from Southern Sweden // *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(1): 1–12.
246. Siverson M. 1999. A new large lamniform shark from the uppermost Gearle Siltstone (Cenomanian, Late Cretaceous) of Western Australia // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, 90: 49–66.
247. Stumpf S., López-Romero F.A., Kindlimann R., Lacombe F., Pohl B., Kriwet, J. 2021. A unique hybodontiform skeleton provides novel insights into Mesozoic chondrichthyan life // *Papers in Palaeontology*, 7(3), 1479–1505.
248. Szabó, M. 2020. A Late Jurassic (Kimmeridgian–early Tithonian) fish fauna of the Eperkés-hegy (Olaszfalu, Bakony Mts., Hungary): the oldest record of *Notidanodon* Cappetta, 1975 and a short revision of Mesozoic Hexanchidae // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 100(1): 151–170.
249. Thies D. 1983. Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England (Jurassic Neoselachians from Germany and S-England) // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 58: 1–116.
250. Thies D.T. 1987. Paleocology of Lower Cretaceous cow sharks (Neoselachii, Hexanchiformes) // *Palaeontologische Zeitschrift*, 61: 133–140.
251. Thies D. 1993. New evidence of *Annea* and *Jurobato*, two rare neoselachians (Pisces, Chondrichthys) from the Jurassic of Europa // *Belgian Geological Survey, Professional Paper: Elasmobranches et Stratigraphie*, 264: 137–146.
252. Thies D., Leidner A. 2011. Sharks and guitarfishes (Elasmobranchii) from the Late Jurassic of Europe // *Palaeodiversity*, 4: 63–184.
253. Thurmond J.T. 1971. Cartilaginous fishes of the Trinity Group and related rocks (Lower Cretaceous) of North Central Texas // *Southeastern Geology*, 13(4): 207–227.
254. Tomita, T., Kurihara K. 2011. First Record of a Large Lamniform Shark *Cretodus semiplicatus* in the Pacific Region, from the Mikasa Formation (Lower Cenomanian), Hokkaido, Japan // *Paleontological Research*, 15(3): 181–184.

255. Trbusek J. 1999. Upper Cretaceous Sharks and Rays from the Prokop Opencast Mine at Brezina Near Moravska Trebova // *Acta Universitatis Palackianae Olmucensis, Geologica*, 36: 51–61.
256. Trikolidi F.A. 2015. First finds of micrometric-sized cartilaginous fish teeth from the Lower Cretaceous deposits of Crimea // 13th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists Opole, Poland, 8-12 July 2015 – Abstracts. P. 124.
257. Underwood C.J. and Ward D.J. 2004. Neoselachian sharks and rays from the British Bathonian (Middle Jurassic). *Palaeontology*, 47 (3): 447–501.
258. Underwood C.J., Cumbaa S.L. 2010. Chondrichthyans from a Cenomanian (Late Cretaceous) bonebed, Saskatchewan, Canada // *Palaeontology*, 53(4): 903–944.
259. Underwood C.J., Goswami A., Prasad G.V.R., Verma O., Flynn J.J. 2011. Marine vertebrates from the 'middle' Cretaceous (early Cenomanian) of South India // *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(3): 539–552.
260. Underwood C.J., Ward D.J. 2004. Neoselachian sharks and rays from the British Bathonian (Middle Jurassic) // *Palaeontology*, 47 (3): 447–501.
261. van de Geyn W. 1937. Les élasmobranches du Crétacé marin du Limbourg Hollandais // *Natuurhistorisch Maandblad Maestricht*, 26: 16–21.
262. Verma O. 2015. Cretaceous vertebrate fauna of the Cauvery Basin, southern India: Palaeodiversity and palaeobiogeographic implications // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 431: 53–67.
263. Voigt M., Weber, D. 2011. *Field Guide for Sharks of the Genus Carcharhinus*. München. 151 pp.
264. Vullo R. 2005. Selachians from the type Campanian area (Late Cretaceous), Charentes, western France // *Cretaceous Research*, 26(4): 609–632.
265. Ward D.J. 1979. Additions to the fish fauna of the English Paleogene. 3. A review of the Hexanchid sharks with a description of four new species // *Tertiary Research*, 2 (3): 111–129.
266. Ward D.J. 2016. *An Illustrated Guide to the British Middle Eocene Vertebrates (Second Edition)*. Privately published. London. 59 p.
267. Ward D.J. and Thies D. 1987. Hexanchid sharks teeth (Neoselachii, Vertebrata) from the Lower Cretaceous of Germany and England // *Mesozoic Research*, 1(2): 89–106.
268. Welton B.J. 1974. *Heptranchias howellii* (Reed, 1946), (Selachii: Hexanchidae) in the Eocene of the United States and British Columbia // *Paleobioscience* 117: 1–15.
269. Welton B.J., Farish R.F. 1993. *The Collector's Guide to Fossil Sharks and Rays from the Cretaceous of Texas*. 204 p.
270. Werner C. 1989. Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Ägypten // *Palaeo Ichthyologica*, 5: 1–112

271. Williamson T.E., Kirkland, J.I., Lucas S.G. 1993. Selachians from the Greenhorn cyclothem («Middle» Cretaceous: Cenomanian-Turonian), Black Mesa, Arizona, and the paleogeographic distribution of late Cretaceous selachians // *Journal of Paleontology*, 67(3): 447–474.
272. Williamson T.E., Lucas S.G., Kirkland J.I. 1991. The Cretaceous Elasmobranch *Ptychodus decurrens* from North America // *Geobios*, 24(5): 595–599.
273. Williston S.W. 1900. Some fish teeth from the Kansas Cretaceous // *Kansas University Quarterly*, 9(1): 27–42.
274. Woodward A.S. 1886. On the Palaeontology of the Genus *Notidanus* Cuvier // *Geological Magazine*, 3(3): 205–217, 253–259.
275. Woodward A.S. 1887. On the Dentition and Affinities of the, Selachian Genus *Ptychodus*, Agassiz // *Quarterly Journal of the Geological Society*. 43: 121–131.
276. Woodward A.S. 1888. On some remains of the extinct selachian *Asteracanthus* from the Oxford Clay of Peterborough, preserved in the collection of Alfred N. Leeds, esq., of Eyebury // *Annals and Magazine of Natural History*, (Series 6), 2: 336–342.
277. Woodward A.S. 1889. *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History) Part I*, London. 474 pp.
278. Woodward A.S. 1891. Notes on some fish-remains from the lower Tertiary and Upper Cretaceous of Belgium, collected by Monsieur A. Houzeau de Lahaie // *Geological Magazine*, decade 3(8): 104–114.
279. Woodward A.S. 1894. Notes on the Sharks teeth from British Cretaceous Formation // *Proc. Geologists Assn. London*, 13(6): 190–200.
280. Woodward A.S. 1904. On the jaws of *Ptychodus* from the Chalk // *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 60: 133–136.
281. Woodward A.S. 1911. *Fossil Fishes of the English Chalk, Part VI*. The Palaeontographical Society, London: 185 – 224.
282. Woodward A.S. 1912. *The Fossil Fishes of the English Chalk. Part VII* // *Monograph of the Palaeontographical Society London*, 65: 225–264.
283. Yanin B.T. 2004. Early Cretaceous Trigoniids of the Craimea // *Paleontological Journal*, 38 (Suppl. 6): 563–652.
284. Zalmout I.S., Mustafa H.A. 2001. A selachian fauna from the Late Cretaceous of Jordan // *Abhath Al-Yamouk Basic Sciences and Engineering*, 10(2b): 374–434.

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

**Фототаблица I.** Зубы акул *Meristodonoides* sp., и *Strophodus* sp. 1. Фиг. 1. *Meristodonoides* sp., боковой зуб, 1а – лабиальный вид, 1б – латеральный вид, 1в – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка), правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 2. *Strophodus* sp. 1, боковой зуб, 2а – апикальный вид, 2б – лингвальный вид, 2в – базальный вид; г. Патиль (пос. Прохладное), левый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 3. *Strophodus* sp. 1, боковой зуб, 3а – апикальный вид, 3б – лингвальный вид, 3в – базальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка), правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 4. *Strophodus* sp. 1, боковой зуб, 4а – апикальный вид, 4б – лабиальный вид, 4в – базальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 5. *Strophodus* sp. 1, боковой зуб, 5а – апикальный вид, 5б – лингвальный вид, 5в – базальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка), правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив.

**Фототаблица II.** Зубы акул *Strophodus* sp. 1. Фиг. 1, боковой зуб, 1а – апикальный вид, 1б – лабиальный вид, 1в – базальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка), правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 2, переднебоковой зуб, 2а – апикальный вид, 2б – лабиальный вид, 2в – базальный вид; г. Лесистая («у домика лесника») правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 3, переднебоковой зуб, 3а – апикальный вид, 3б – лингвальный вид, 3в – базальный вид; Центральный Крым, р. Сары-Су (бывший населенный пункт – Благодатное), нижний берриас. Фиг. 4, боковой зуб, апикальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка), правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 5, боковой зуб, апикальный вид; г. Длинная (пос. Прохладное), левый борт долины р. Бодрак, нижний валанжин. Фиг. 6, боковой зуб, апикальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка), правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 7 – 9, задние зубы, апикальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка), правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив.

**Фототаблица III.** Фиг. 1. *Strophodus* sp. 2, боковой зуб, 1а – апикальный вид, 1б – лабиальный вид, 1в – дистальный вид, 1г – лингвальный вид, 1д – мезиальный вид; г. Длинная (пос. Прохладное), левый борт долины р. Бодрак, нижний валанжин. Фиг. 2. *Strophodus* sp. 3, боковой зуб, 2а – апикальный вид, 2б – лабиальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 3. *Ptychodus anonytus*, 3а – апикальный вид, 3б – латеральный вид, 3в – лингвальный вид, 3г – лабиальный вид; Овраг Аксу-Дере, правый борт долины

р. Кача, турон – нижний коньяк. Фиг. 4. *Ptychodus decurrens*, апикальный вид, г. Сель-Бухра (северо-западный склон), левый борт долины р. Бодрак, верхний турон. Фиг. 5. *Ptychodus* sp., 5а – апикальный вид, 5б – латеральный вид, 5в – лабиальный вид; г. Сель-Бухра, левый борт долины р. Бодрак, ? сеноман.

**Фотогатаблица IV.** Фиг. 1. Неханчиде род и вид не определены, второй верхний симфизный зуб, 1а – лабиальный вид, 1б – мезиальный вид, 1в – лингвальный вид; г. Сель-Бухра, левый борт долины р. Бодрак, средний сеноман. Фиг. 2. «*Notidanodon*» cf. *lanceolatus*, верхний боковой зуб, 2а – лабиальный вид, 2б – лингвальный вид; Симферопольский район, окрестности пос. Марьино (карьер кирпичного завода), средний апт. Фиг. 3. «*Notidanodon*» *lanceolatus*, нижний боковой зуб, 3а – лингвальный вид, 3б – лабиальный вид; г. Белая (пос. Верхоречье), правый борт долины р. Кача, нижний баррем. Фиг. 4. «*Notidanodon*» cf. *lanceolatus*, нижний боковой зуб, 4а – лабиальный вид, 4б – лингвальный вид; г. Белая (пос. Верхоречье), правый борт долины р. Кача, верхний баррем. Фиг. 5. *Hexanchus microdon*, нижний переднебоковой зуб, 5а – лабиальный вид, 5б – лингвальный вид; г. Сель-Бухра (северный склон), левый борт долины р. Бодрак, средний сеноман. Фиг. 6. «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus*, нижний боковой зуб, лабиальный вид; Белое обнажение («сеноманская стенка» - пос. Трудолюбовка), левый борт долины р. Бодрак, нижний-средний сеноман. Фиг. 7. «*Notidanodon*» aff. *lanceolatus*, нижний заднебоковой зуб, 7а – отпечаток лингвальной стороны, 7б – отпечаток лабиальной стороны; Белое обнажение («сеноманская стенка» - пос. Трудолюбовка), левый борт долины р. Бодрак, нижний-средний сеноман. Фиг. 8. *Xampylodon dentatus*, нижний боковой зуб, 8а – дистальная часть зуба с лабиальной стороны, 8б – мезиальная часть зуба с лингвальной стороны; г. Кременная, левый борт долины р. Бодрак, нижний сеноман. Фиг. 9. *Xampylodon dentatus*, нижний боковой зуб, 9а – лингвальный вид, 9б – лабиальный вид; г. Сель-Бухра (северный склон), левый борт долины р. Бодрак, средний сеноман.

**Фотогатаблица V.** Фиг. 1. *Pachyhexanchus rockrandti*, симфизный зуб, 1а – лабиальный вид, 1б – дистальный вид, 1в – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 2. *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi*, верхнебоковой зуб, 2а – лингвальный вид, 2б – лабиальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 3. *Pachyhexanchus rockrandti*, нижнебоковой зуб, 3а – лабиальный вид, 3б – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 4. *Gladioserratus magnus*, переднебоковой зуб, 4а – лабиальный вид, 4б – лингвальный вид; г. Сель-Бухра (северный склон), левый борт долины р. Бодрак, средний сеноман. Фиг. 5. *Hexanchus microdon*,

нижний боковой зуб, 5а – лабиальный вид, 5б – лингвальный вид; г. Феодосия, местонахождение «французская ломка», палеоген. Фиг. 6. *Sphenodus* sp. 2, верхний переднебоковой зуб, 6а – лабиальный вид, 6б – дистальный вид, 6в – лингвальный вид; г. Резаная (пос. Верхоречье), правый борт долины р. Кача, нижний валанжин. Фиг. 7. *Sphenodus* sp. 1, ?верхний передний зуб, 7а - лабиальный вид, 7б – мезиальный вид, 7в – лингвальный вид; г. Чатыр-Даг (пос. Мраморное, над мраморным карьером), овраг Тас-Кор, верхний берриас. Фиг. 8. *Strophodus* sp., апикальный вид; г. Резаная (пос. Верхоречье), правый борт долины р. Кача, нижний валанжин.

**Фототаблица VI.** *Sphenodus* sp. Фиг. 1, 3, 4, 5, 7, ?8. *Sphenodus* sp. 3, 1а – лабиальный вид, 1б –латеральный вид, 1в – лингвальный вид, 1г – базальный вид; 3а – лабиальный вид, 3б – латеральный вид; 4а – лабиальный вид, 4б – латеральный вид; 5а – лабиальный вид, 5б – латеральный вид; 7а – лабиальный вид, 7б – латеральный вид; 8а – лабиальный вид, 8б – латеральный вид; Симферопольский район, окрестности пос. Марьино (карьер кирпичного завода), средний апт. Фиг. 2, 6. *Sphenodus* sp. 3, боковые зубы, 2а - лабиальный вид, 2б – дистальный вид; 6а - лабиальный вид, 7б – дистальный вид; Симферопольский район, окрестности пос. Марьино (карьер кирпичного завода), средний апт. Фиг. 10, 12. *Sphenodus* sp. 3, верхние передние зубы, 10а – лабиальный вид, 10б – мезиальный вид; 12а - лабиальный вид, 12б – дистальный вид; Симферопольский район, окрестности пос. Марьино (карьер кирпичного завода), средний апт. Фиг. 9. *Sphenodus* sp. 3, нижний передний зуб, 9а – лабиальный вид, 9б – латеральный вид; Симферопольский район, окрестности пос. Марьино (карьер кирпичного завода), средний апт. Фиг. 11. *Sphenodus* sp., 11а – лабиальный вид, 11б – латеральный вид; пос. Верхоречье, верхний мел, ?сеноман. Фиг. 13. *Sphenodus* sp., лабиальный вид; г. Белая, южный склон (пос. Верхоречье), нижний мел, готерив-нижний баррем.

**Фототаблица VII.** Фиг. 1. *Protolamna infracretacea*, верхний заднебоковой зуб, 1а – лабиальный вид, 1б – дистальный вид, 1в – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 2. *Protolamna infracretacea*, боковой зуб, 2а – лабиальный вид, 2б – латеральный вид, 2в – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 3. *Protolamna infracretacea*, верхний задний зуб, 3а – лабиальный вид, 3б – мезиальный вид, 2в – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 4. *Protolamna infracretacea*, нижний боковой зуб, 4а – лабиальный вид, 4б – мезиальный вид, 4в – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 5. *Protolamna* sp., ?верхний боковой зуб, 5а – лабиальный вид,

5б – латеральный вид, 5в – лингвальный вид; Первомайский карьер (пос. Трудолюбовка) правый борт долины р. Бодрак, нижний готерив. Фиг. 6. *Protolamna sokolovi*, верхний заднебоковой зуб, 6а – лабиальный вид, 6б – дистальный вид, 6в – лингвальный вид; г. Белая (пос. Верхоречье), правый борт долины р. Кача, верхний баррем. Фиг. 7. *Protolamna* sp., 7а – лабиальный вид, 7б – латеральный вид, 7в – лингвальный вид; г. Симферополь, восточнее с. Луговое, г. Кара-Оба, нижний мел, готерив-баррем.

**Фототаблица VIII.** *Eostriatolamia* sp. Фиг. 1. *Eostriatolamia* sp., верхнебоковой зуб, 1а – лабиальный вид, 1б – латеральный вид, 1в – лингвальный вид, 1г – апикальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, верхний мел, маастрихтский ярус. Фиг. 2. *Eostriatolamia* sp., передний зуб верхней челюсти, 2а – лабиальный вид, 2б – латеральный вид, 2в – лингвальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, верхний мел, маастрихтский ярус. Фиг. 3. *Eostriatolamia* sp., боковой зуб, лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, верхний мел, маастрихтский ярус. Фиг. 4. *Eostriatolamia* sp., передний зуб (?) нижней челюсти, 4а – лабиальный вид, 4б – латеральный вид, 4в – лингвальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 5. *Eostriatolamia* sp., боковой зуб, лабиальный вид; г. Датская куэста, правый борт долины р. Бельбек, верхний мел, маастрихтский ярус. Фиг. 6. *Eostriatolamia* sp., боковой зуб, 6а – лабиальный вид, 6б – латеральный вид, 6в – лингвальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, верхний мел, маастрихтский ярус. Фиг. 7. *Eostriatolamia* sp., заднебоковой зуб верхней челюсти, лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 8. *Eostriatolamia* sp., боковой зуб, 8а – лабиальный вид, 8б – латеральный вид, 8в – лингвальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, верхний мел, маастрихтский ярус. Фиг. 9. *Eostriatolamia* sp., боковой зуб нижней челюсти, лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, верхний мел, маастрихтский ярус.

**Фототаблица IX.** *Squalicorax kaupi*. Фиг. 1. *Squalicorax kaupi*, боковой зуб, 1а – лингвальный вид, 1б – латеральный вид, 1в – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 2. *Squalicorax kaupi*, боковой зуб, 2а – лингвальный вид, 2б – латеральный вид, 2в – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 3. *Squalicorax kaupi*, боковой зуб, 3а – лингвальный вид, 3б – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 4. *Squalicorax kaupi*, боковой зуб, 4а – лингвальный вид, 4б – латеральный вид, 4в – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт

долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 5. *Squalicorax kaupi*, переднебоковой зуб, 5а – лингвальный вид, 5б – лабиальный вид; г. Карабельная куэста (пос. Скалистое), левый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 6. *Squalicorax kaupi*, передний зуб, 6а – лингвальный вид, 6б – латеральный вид, 6в – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 7. *Squalicorax kaupi*, передний зуб, 7а – лингвальный вид, 7б – латеральный вид, 7в – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 8. *Squalicorax kaupi*, передний зуб, лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус.

**Фототаблица X.** *Squalicorax pristodontus*. Фиг. 1. *Squalicorax pristodontus*, переднебоковой зуб, 1а – лингвальный вид, 1б – латеральный вид, 1в – лабиальный вид; Бахчисарайский р-он, овраг Кичик-Атлама-Дере, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 2. *Squalicorax pristodontus*, передний зуб, 2а – лингвальный вид, 2б – латеральный вид, 2в – лабиальный вид; Бахчисарайский р-он, с. Староселье, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 3. *Squalicorax pristodontus*, передний зуб, 3а – лингвальный вид, 3б – латеральный вид, 3в – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 4. *Squalicorax pristodontus*, боковой зуб, 4а – лингвальный вид, 4б – латеральный вид, 4в – лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 5. *Squalicorax pristodontus*, боковой зуб, лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 6. *Squalicorax pristodontus*, боковой зуб, лабиальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус. Фиг. 7. *Squalicorax pristodontus*, заднебоковой зуб, лингвальный вид; г. Бакла (пос. Скалистое), правый борт долины р. Бодрак, нижний палеоцен, датский ярус.



ФОТОТАБЛИЦЫ

Таблица I

