

ИСКОПАЕМЫЕ РЫБЫ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ. Часть 2. ЭЛАСМОБРАНХИИ (ELASMOBRANCHII)

© 2024 В.П. Моров¹, Д.В. Варенов², Т.В. Варенова², Р.А. Гунчин³,
Л.В. Гущина^{3,4}, Ю.В. Зенина³, И.В. Колчин³, Н.А. Крайнов³, А.А. Лентин³,
Н.А. Лентин^{3,5}, А.А. Малышев³, А.А. Морова⁶, И.В. Новиков⁷,
Ф.Ф. Шаймарданов³

¹ Самарский федеральный исследовательский центр РАН,

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

² Самарский областной историко-краеведческий музей им. П.В. Алабина, г. Самара (Россия)

³ Самарское палеонтологическое общество, г. Самара (Россия)

⁴ АО «Медхим», шахта «Новокашпирская», г. Сызрань (Россия)

⁵ Строительно-энергетический колледж им. П. Мачнева, г. Самара (Россия)

⁶ Самарский государственный технический университет, Самара (Россия)

⁷ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва (Россия)

Поступила 20.12.2024

Аннотация. В статье впервые представлен обзор (включающий литературные данные и неопубликованные собственные сборы авторов) находок ископаемых эласмобранхий в интервале с позднего карбона до позднего мела, известных с территории Самарской области.

Ключевые слова: ископаемые рыбы, палеоихтиофауна, Elasmobranchii, биоразнообразии, Самарская область

Одной из основных групп ископаемых рыб, известных из разновозрастных отложений Самарской области, являются **Акуловые (Elasmobranchii)**¹. Это современный подкласс рыб, описанный в 1838 году французским натуралистом Шарлем Бонапартом. Совместно с Цельноголовыми составляют класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes). Наиболее ранние представители известны из среднего девона; иногда производится значительное удревнение группы за счёт присоединения к ней акантод. Основная диверсификация происходила в течение каменноугольного периода; с поздней юры происходит новое бурное развитие эласмобранхий в морских бассейнах.

Внутренний скелет, за исключением содержащих фосфат кальция зубов и чешуи, хрящевой, у большинства сильно обызвествлен (особенно у палеозойских представителей). Верхняя челюсть не срастается с черепом, а нижняя челюсть сочленяется с верхней. Зубной аппарат сильно развит, почти всегда гетеродонтный (различные в функциональном отношении группы зубов отличаются разным размером, формой коронок). Характерны многочисленные последовательности сменяющих друг друга зубов, рассматриваемые как ряды – расположенные параллельно челюсти – и серии – перпендикулярные рядам (Гликман, 1964). Зубы у большинства покрыты слоем эмалеподобного вещества – ориентированного энамелоида. Особенности строения зубов и челюстного аппарата в целом являются определяющими признаками для систематики внутри подкласса. Детальный

¹ Широко распространённое в литературе прежних лет название группы «Пластиножабрные» не рекомендуется к использованию из-за созвучности с крупным таксоном моллюсков.

Моров Владимир Павлович, мл. науч. сотр., moroff@mail.ru; Варенов Дмитрий Владимирович, канд. пед. наук, гл. науч. сотр., vdy-muz@mail.ru; Варенова Татьяна Владимировна, зав. отделом, tvv-muz@mail.ru; Гунчин Роман Александрович, gunchin@mail.ru; Гущина Лидия Владимировна, гл. маркшейдер, lidiagu@mail.ru; Зенина Юлия Владимировна, slava_kpss@mail.ru; Колчин Илья Владимирович, kolchin.ilja@yandex.ru; Крайнов Никита Ана-

тольевич, hithonhypsocormus@gmail.com; Лентин Андрей Александрович, aalentin@yandex.ru; Лентин Никита Андреевич, студент, aalentin@yandex.ru; Малышев Александр Анатольевич, 9909575@mail.ru; Морова Алёна Александровна, ст. преподаватель, andaluzit@mail.ru; Новиков Игорь Витальевич, докт. биол. наук, канд. геол.-минерал. наук, доцент, ведущ. науч. сотр., inovik@paleo.ru; Шаймарданов Фаниль Фаридович, fanil.s99s@gmail.com

обзор особенностей зубного аппарата элазмобранхий, в частности, мезозойских, приведён в работе (Бирюков, 2023).

Имеется от 5 до 7 пар жаберных щелей, открывающихся индивидуально наружу. Чешуя плакоидная (рис. 1) (Основы ..., 1964; Михайлова, Бондаренко, 2006; Класс Элазмобранхии ..., 2024).



Рис. 1. Строение плакоидных чешуй (Анатомия сравнительная ..., 2024).

Fig. 1. Structure of the placoid scales.

С самого начала элазмобранхии представлены различными группами морских форм: прибрежными, пелагическими, придонными. С позднего карбона и до ранней юры основные ветви элазмобранхий переходят в пресные воды, где легко выделить хищников с режущими зубами, с колющими и хватающе-ударными зубами и дробяще-зубых моллюскоядных акул. Начиная с поздней юры большинство акул, по-видимому, становятся вторично-морскими и чётко разделяются на прибрежных, придонных и пелагических. В рамках общей картины, в палеозое процветали акулы с ортодентиновыми зубами наравне с остеодентиновыми (рис. 2), в мезозое подавляющее большинство имеют остеодентиновые, а в кайнозое – ортодентиновые зубы (Основы ..., 1964).

В ископаемом состоянии от элазмобранхий остаются, в первую очередь, зубы, а также имеющие слабую диагностичность чешуи, позвонки, плавниковые шипы (ихтиодорулиты), фоссилизированные экскременты (копролиты) (рис. 3) (Бирюков, 2023).

Из прочих остатков элазмобранхий характерны шиповидные плакоидные чешуи (дермальные дентикулы). Химически плакоидная чешуя в основном состоит из кристаллов гидроксилатапата, перемежающихся плотной сетью коллагена и других белков (Kawasaki et al., 1980).

Однако отнесение единичных дентикул какому-либо известному роду или виду, как правило, затруднено и в основном невозможно, так как многие таксоны демонстрируют значительную изменчивость дермальных дентикул. Тем не ме-

нее, можно распознать различные морфотипы (Kriwet et al., 2009).

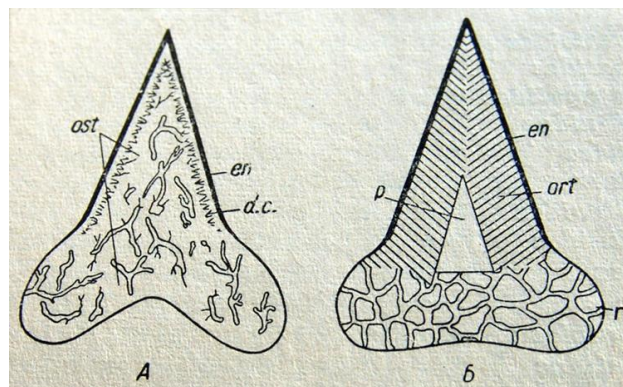


Рис. 2. Основные типы строения зубов элазмобранхий: остеодентиновый (А), ортодентиновый (Б). en – энамеллоид, ort – ортодентин; ost – остеодентин; p – пульпа; r – ризодентин; d.c. – дентиновые каналца (Гликман, 1964).

Fig. 3. Main types of elasmobranchia tooth structure: osteodentine (A), orthodentine (B).

en – enamel, ort – orthodentin; ost – osteodentin; p – pulp; r – rhizodentine; d.c. – dentin tubules.

Остатки элазмобранхий с территории Самарской области относятся в основном к различным группам акул (гибодонтообразные, ламнообразные др.), иногда принадлежат скатам (надотр. Batomorphii). За редким исключением, они представлены изолированными зубами различной сохранности. Как правило, сохраняется конус (коронка) зуба – нередко только главный; сохранность же базиса (корня) чаще недостаточна для определения материала. Определение обломков с отсутствующим базисом является очень приблизительным; не всегда возможно отнесение к таксону даже ранга семейства. Среди находок зубов позднемелового возраста преобладает материал, собранный на пляже и в разной степени подвергшийся абразивной обработке.

В верхнем карбоне на территории Самарской области элазмобранхии представлены, в первую очередь, **Ктенакантообразными (Stenacanthiformes)** (рис. 4). Это отряд вымерших (средний девон – поздний триас) хрящевых рыб, близких к настоящим акулам. Зубы ортодентиновые, кладодонтные (с центральной и сильно развитыми боковыми вершинами) либо пирамидальные; у некоторых – тупые давящие. Корни плоские или слегка вогнутые снизу. Зуб *Glikmanius occidentalis* (Leidy, 1859), изображённый как “*Cladodus* sp.” (рис. 4, А) (Штукенберг, 1905; Ginter et al., 2005), в стратиграфическом плане принадлежит, в современном представлении, терминальной части касимовского яруса (Ноинский, 1913).



Рис. 3. Ископаемые остатки элазмобранхий (Бирюков, 2023).

Fig. 3. Fossil remains of elasmobranchs.

В последние годы сделаны находки зубов рода *Heslerodus*, на настоящий момент монотипного для семейства *Heslerodidae*, с видом *H. divergens* (Trautschold, 1879) (рис. 5). Это небольшие рыбы с тупой мордой и очень мелкими

зубами в форме трезубца. Челюсти выдаются вперёд, возможно, могли выдвигаться. Орбиты очень большие. Передний плавник больше заднего, шипы очень глубоко посажены (Отряд Ктенакантообразные ..., 2024).

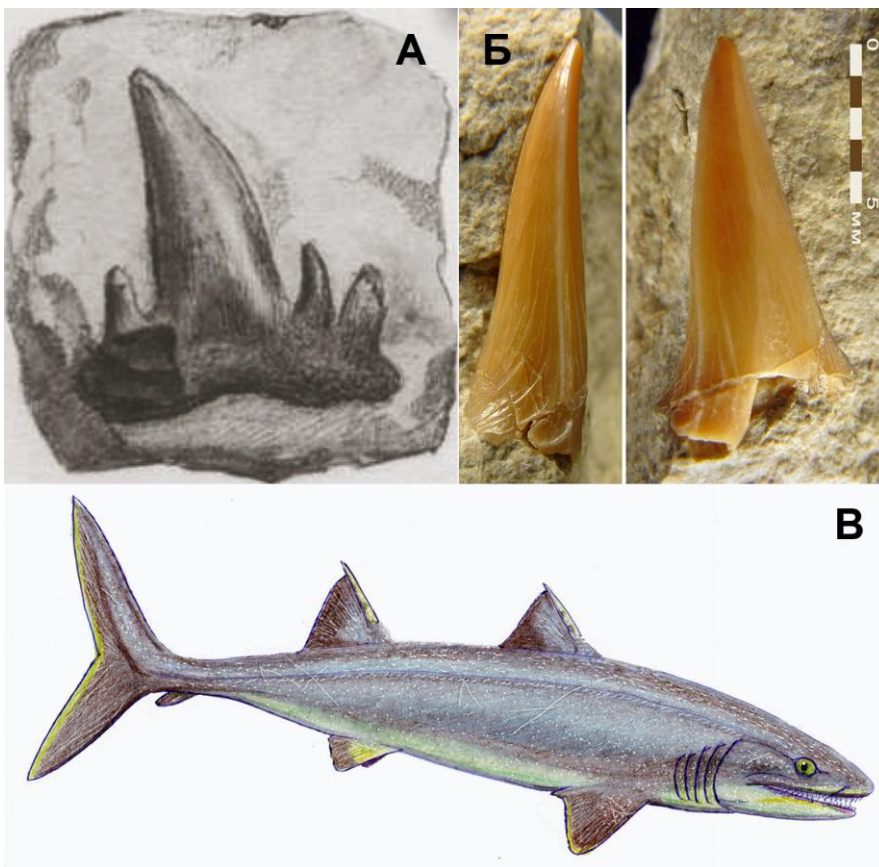


Рис. 4. Зубы ктенакантид. Карбон, касимовский ярус. А – *Glikmanius occidentalis*, г.о. Жигулёвск, Ширяево (Штукенберг, 1905). Б – ?*Glikmanius* sp., кар. Яблоневоый Овраг (г.о. Жигулёвск); ИЭВБ, сбор В.П. Морова, 2004, фото Д.В. Варенова. В – реконструкция *Glikmanius* [Д.В. Богданов] (*Glikmanius* ..., 2008).

Fig. 4. Teeth of ctenacanthids. Carboniferous, Kasimovian stage. A – *Glikmanius occidentalis*, Zhigulyovsk, Shiryaevo. B – ?*Glikmanius* sp., Yablonevy Ovrage quarry (U. d. Zhigulyovsk); IEVB, collection by V.P. Morov, 2004, photo by D.V. Varenov. C – reconstruction of *Glikmanius* [D.V. Bogdanov].

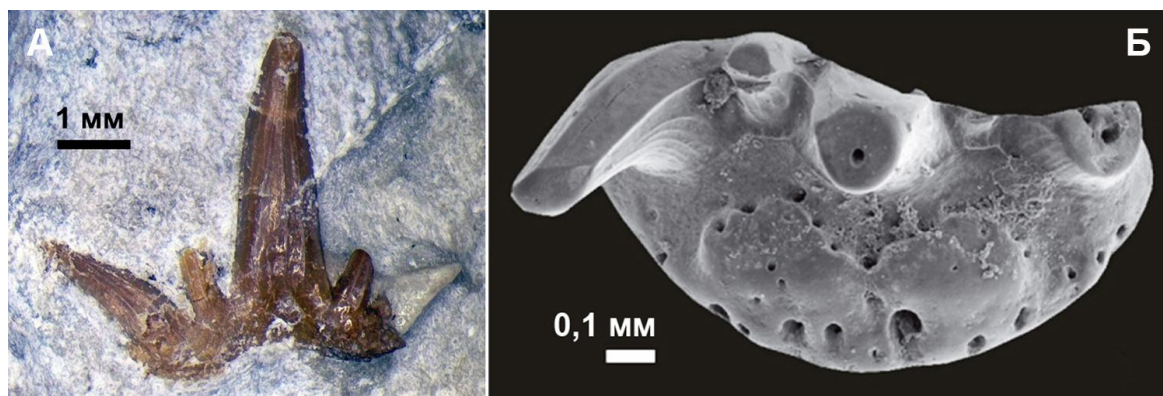


Рис. 5. Зубы ктенаканта *Heslerodus divergens*. А – гзельский ярус. Сокский кар. (г.о. Самара); сбор и фото А.А. Лентина, 2022. Б – верхний карбон. Кар. Яблоневый Овраг (г.о. Жигулёвск) (Иванов, 2017).

Fig. 5. Teeth of the ctenacanth *Heslerodus divergens*. А – Gzhelian stage. Soksky quarry (U. d. Samara). Collection and photo by A.A. Lentin, 2022. В – Upper Carboniferous. Yablonevy Ovrage quarry (U. d. Zhigulyovsk).

Также ко ктенакантам был отнесён недавно описанный А.О. Ивановым монотипичный позднекарбонный род *Samarodus*. Голотип типового вида *S. flexus* Иванов, 2022 происходит из Яблоневского Оврага окрестностей г.о. Жигулёвск, где собрано 15 зубов этого вида (рис. 6). Одновременно А.О. Ивановым был описан из Подмосковья род *Gzhelodus*; при этом единственный

зуб *G. serratus* Иванов, 2022 известен и из Яблоневского Оврага (Иванов, 2022).

Из других представителей эласмобранхий в касимовском ярусе верхнего карбона отмечены *Adamantina foliacea* Иванов, 1999 из недавно выделенного отр. Джалодонтообразные (**Jalodontiformes**) (Иванов, 2017) Для отряда характерны ортодентиновые зубы с тремя почти равными по высоте вершинами (рис. 7).



Рис. 6. Зубы ктенакантида *Samarodus flexus*. Карбон, гзельский ярус. А – голотип. Кар. Яблоневый Овраг (г.о. Жигулёвск) (Иванов, 2017). Б – Сокский кар. (г.о. Самара); сбор и фото А.А. Лентина, 2022.

Fig. 6. Teeth of the ctenacanthid *Samarodus flexus* (holotype). Carboniferous, Gzhelian stage. А – holotype. Yablonevy Ovrage quarry (U. d. Zhigulyovsk). В – Soksky quarry (U. d. Samara); collection and photo by A.A. Lentin, 2022 (B).

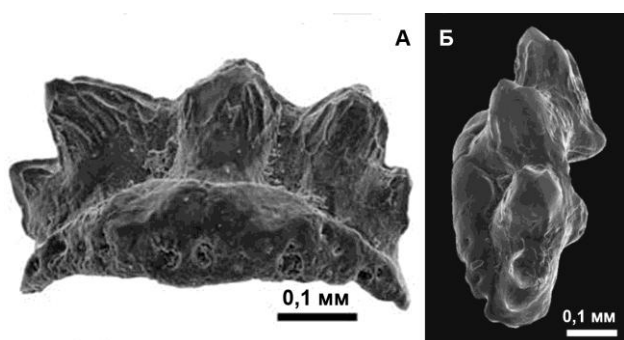


Рис. 7. Джалодонтообразные: зуб *Adamantina foliacea*. Карбон, касимовский ярус. Ширяево (г.о. Жигулёвск). А – (Иванов et al., 2021), Б – (Иванов, 2017).

Fig. 7. Jalodontiformes: tooth of *Adamantina foliacea*. Carboniferous, Kasimovian stage. Shiryayev (U. d. Zhigulyovsk).

Наконец, в верхнем карбоне региона отмечены **Симмориеобразные (Symmoriiformes)** рода *Danaea* (Иванов, 2017), в т.ч. вид *D. wangi* Wang, Jin et Wang, 2004 (рис. 8).

Симмориеобразные появились в девоне, вымерли, по-видимому, в миоцене. Систематиче-

ское положение их среди хрящевых не вполне определённое, и отнесение к эласмобранхиям многими оспаривается. Зубы ортодентиновые, с плоскими корнями. Отличительной особенностью самцов части родов является дорсальный шип, о назначении которого нет единого мнения.

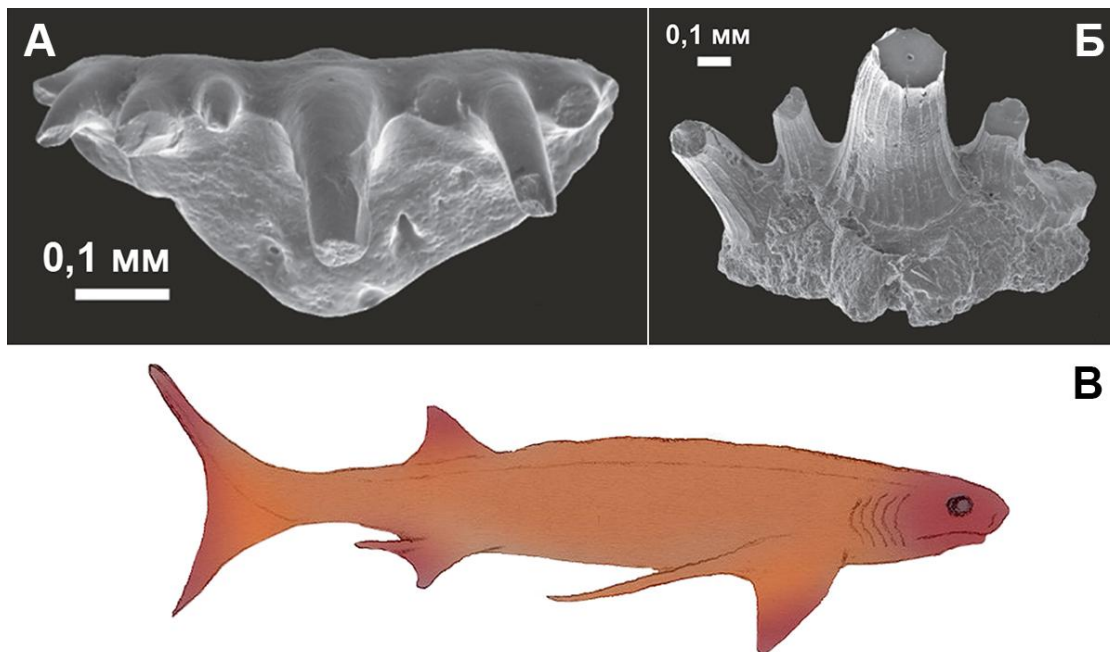


Рис. 8. Симмориеобразные *Danaea*. Зубы, верхний карбон. А – *D. wangi*; касимовский ярус, Ширяево (г.о. Жигулёвск). Б – *D. sp.*, гзельский ярус, кар. Яблонево Овраг (г.о. Жигулёвск) (Иванов, 2017). В – реконструкция (*Danaea* ..., 2010).

Figure 8. Symmoriiformes: *Danaea*. Teeth, Upper Carboniferous. А – *D. wangi*; Kasimovian stage, Shiryaevo (U. d. Zhigulyovsk). В – *D. sp.*, Gzhelian Stage, Yablonevy Ovrage quarry (U. d. Zhigulyovsk). С – reconstruction.

Сведения об эласмобранхиях пермского возраста из региона ещё более отрывочные. В позднеказанских отложениях (средняя пермь) местонахождения позвоночных Аксаково (Шенталинский р-н) обнаружены зубы ксенакантообразного, известного как "*Xenosynechodus egloni*" Gluckman, 1980².

В отряд **Ксенакантообразные (Xenacanthiformes)**, средний девон – поздний триас) включаются обитатели, обычно мелкие, пресноводных водоёмов и морских мелководий (рис. 9). Особенностью их является зубчатый шип у основания шеи. Зубы у ранних представителей ортодентиновые, у более поздних – переходного типа к остеодентиновому, имеют сильно развитые боковые вершины.

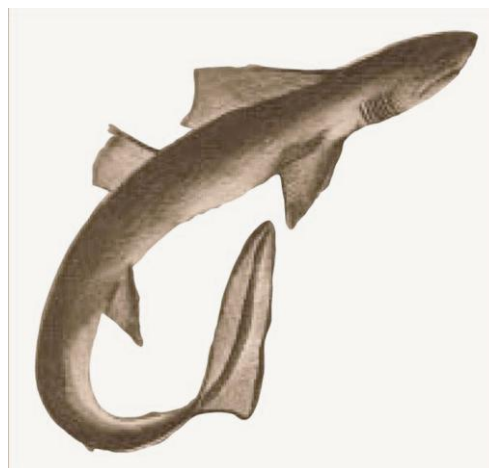


Рис. 9. Ксенакантиды "*Xenosynechodus*" (средняя пермь), реконструкция [И.С. Михеев, О.А. Лебедев] (Палеонтологический музей ..., 2012).

Fig. 9. Xenacanthids: "*Xenosynechodus*" (Middle Permian), reconstruction [I.S. Mikheev, O.A. Lebedev].

² Частное сообщение А.С. Бакаева. В работе (Бакаев и др., 2018) дан как ближе не определённый представитель сем. Sphenacanthidae. Очевидно, имеет место принадлежность к неопisanному роду сем. Xenosynechodontidae (Иванов, 2010, 2012).

Из песчано-карбонатных баровых отложений раннеказанского возраста (средняя пермь) у с. Карабикулово имеется единичная находка зуба, предположительно принадлежащего сим-

моридам рода *Stethacanthus* (рис. 10). Из этого же местонахождения известна находка зуба и другого, неопределимого из-за сохранности, представителя эласмобранхий (рис. 11).

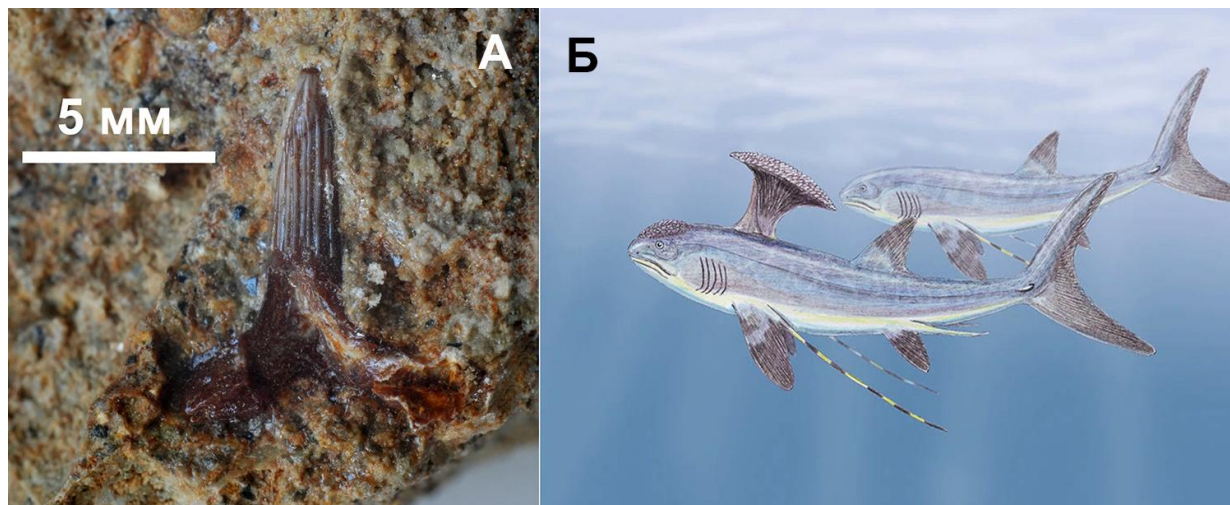


Рис. 10. Симмориеобразные. А – зуб *Stethacanthus* sp. (?). Средняя пермь, нижнеказанский подъярус. Карабикулово-2 (Шенталинский р-н). Сбор и фото Р.А. Гунчина, 2021. Б – реконструкция *Stethacanthus* (*Stethacanthus altonensis* .., 2024).

Figure 10. Symmoriiformes. A – tooth of *Stethacanthus* sp. (?). Middle Permian, Lower Kazanian substage. Karabikulovo-2 (Shentala district). Collection and photo by R.A. Gunchin, 2021. B – reconstruction of *Stethacanthus*.

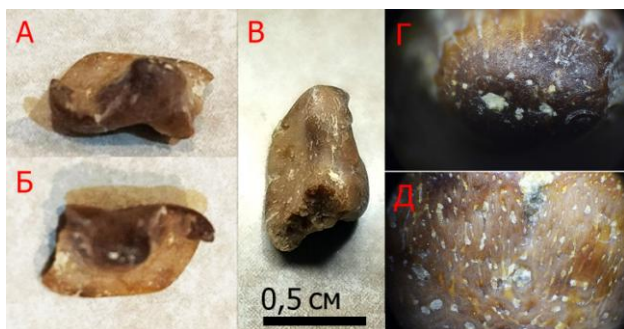


Рис. 11. Эласмобранхии. А-Д – *Elasmobranchii* ord. indet., окатанный фрагмент зуба. Средняя пермь, нижнеказанский подъярус. Карабикулово-2 (Шенталинский р-н). Сбор и фото Ф.Ф. Шаймарданова, 2023.

Fig. 11: *Elasmobranchii* ord. indet., rounded tooth fragment. Middle Permian, Lower Kazanian suborder. Karabikulovo-2 (Shentala district). Collection and photo by F.F. Shaimardanov, 2023.

В нижнем триасе региона эласмобранхии представлены отр. Гибодонтообразные (*Hybodontiformes*). Это группа вымерших (поздний девон – поздний мел), преимущественно хищных, акул, обитавших как в морских, так и в пресноводных бассейнах. Они обладали относительно коротким черепом со слабо разви-

тым ростром и двумя спинными плавниками, каждый из которых снабжен крупным шипом (рис. 13). Шипы в сечении имеют овальную форму и несут два ряда зубчиков на задней поверхности. Зубы остео- либо ортодентиновые.

Плавниковые шипы гибодонтных акул – ихтиодорулиты в Самарской области известны из рыбинского горизонта нижнего триаса бассейнов рек Таволжанки (рис. 12) и Съезжей и относятся к роду *Hybodus* (*H. spasskiensis* A. Minich, 1985 и *H. sp.*) (Миних, Миних, 2005; Новиков, Морозов, 2011).



Рис. 12. Ихтиодорулит *Hybodus* sp. Триас, оленёкский ярус, рыбинский горизонт. Мечеть V (Борский р-н). СОИКМ, сбор и фото Д.В. Варенова, 2015.

Fig. 12. Ichthyodorulite of *Hybodus* sp. Triassic, Olenyokian stage, Rybinskian horizon. Mechet V (Borskoye district). SOIKM, collection and photo by D.V. Varenov, 2015.



Рис. 13. Реконструкция гибодонтной акулы *Hybodus* (Hybodus ..., 2024).

Fig. 13. Reconstruction of the hybodont shark *Hybodus*.

Фрагменты зубов акул (в т.ч. также, предположительно, гибодусов) встречены в келловей-

нижнеоксфордском интервале юрской системы Общего Сырта (рис. 14-15).



Рис. 14. Зуб акулы cf. *Hybodus* spp. Юра, нижний келловей – нижний оксфорд. Шариповка (Алексеевский р-н). Сбор и фото А.А. Лентина, 2024.

Fig. 14. Tooth of shark cf. *Hybodus* spp. Jurassic, Lower Callovian – Lower Oxfordian. Sharipovka (Alekseevka district). Collection and photo by A.A. Lentin, 2024.



Рис. 15. Зуб акулы Elasmobranchii ord. indet. Юра, нижний келловей – нижний оксфорд. Шариповка (Алексеевский р-н). Сбор и фото А.А. Лентина, 2024.

Fig. 15. Tooth of shark Elasmobranchii ord. indet. Jurassic, Lower Callovian – Lower Oxfordian. Sharipovka (Alekseevka district). Collection and photo by A.A. Lentin, 2024.

В позднеюрских отложениях (волжский ярус Общего Сырта и Кашпира) встречены, в первую очередь, зубы ортакодонтид, предположительно относящиеся к разным видам рода *Sphenodus*: *S. cf. longidens* (Agassiz, 1843) и др. (рис. 17-19). Ортакодонтиды (Orthacodontidae) – семейство вымерших (ранняя юра – ранний палеоцен) акул с не вполне ясным систематическим положением (рис. 16). В первом варианте оно относится к отряду Многожаберникообразные (Hexanchiformes). По другому варианту, оно входит в недавно выделенный отряд Синеходонтообразные (*Synechodontiformes*, ранняя пермь – палеоген). Основные общие признаки последнего отряда касаются анатомии зубов: корни остеодентиновых зубов имеют специфический рисунок васкуляризации – вращающиеся кровеносной системы, с углублением на корне зуба, где расположены питательные желобки.

В целом, сфенодусы – относительно крупные акулы, вероятно, ведущие придонный образ жизни.

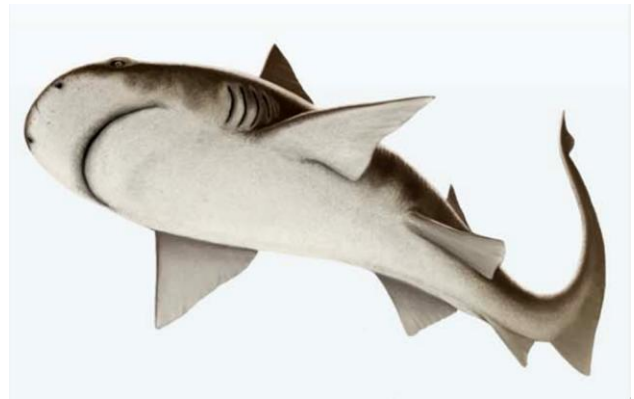


Рис. 16. Реконструкция [А.А. Атучин] акулы *Sphenodus longidens* (Попов, Атучин, 2010).

Fig. 16: Reconstruction [A.A. Atuchin] of *Sphenodus longidens*.

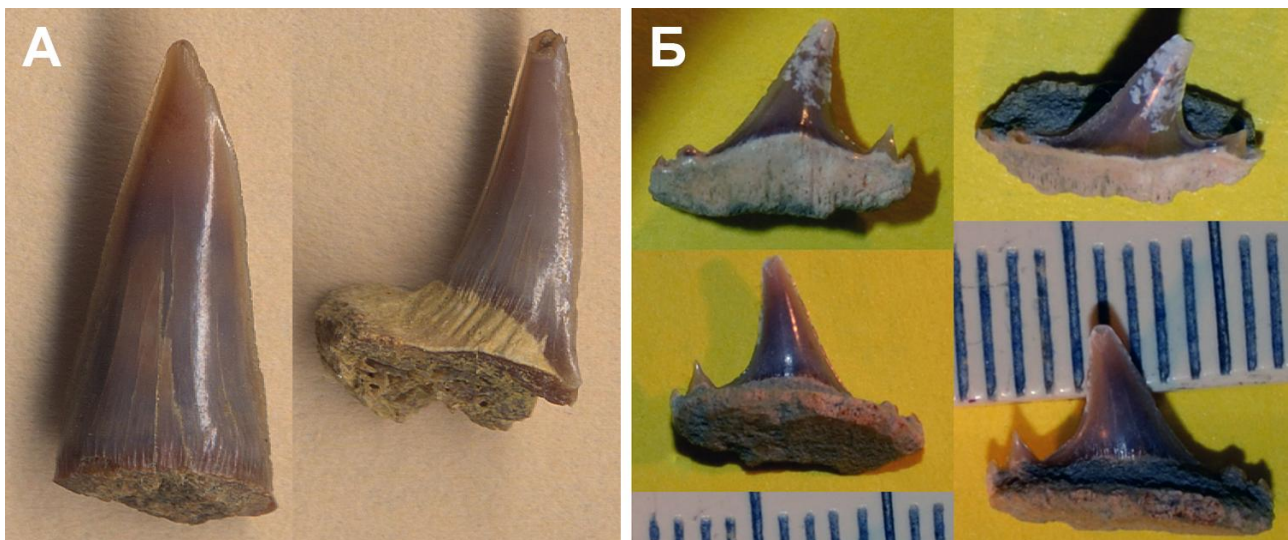


Рис. 17. Зубы ортакодонтид. Юра, волжский регионярус, средний подъярус. А – *Sphenodus cf. longidens*. Краснооктябрьский (Большечерниговский р-н); СОИКМ, сбор и фото Д.В. Варенова, 2005. Б – *S. sp.*, Каменнодольск (Большеглушицкий р-н); ИЭВБ, сбор и фото В.П. Морова, 2010.

Fig. 17. Teeth of Orthacodontidae. Jurassic, Middle Volgian. A - *Sphenodus cf. longidens*. Krasnooktyabrsky (Bolshechernigovsky district); SOIKM, collection and photo by D.V. Varenov, 2005. B - *S. sp.*, Kamennodolsk (Bolsheglushitsky district); IEVB, collection and photo by V.P. Morov, 2010.



Рис. 18. Зубы ортакодонтид *Sphenodus sp.* Юра, волжский регионярус. Заводское (г.о. Сызрань); сбор и фото Н.А. Крайнова, 2024.

Fig. 18. Teeth of Orthacodontidae *Sphenodus sp.* Jurassic, ?Upper Volgian. Zavodskoe (U. d. Syzran); collection and photo by N.A. Krainov, 2024.

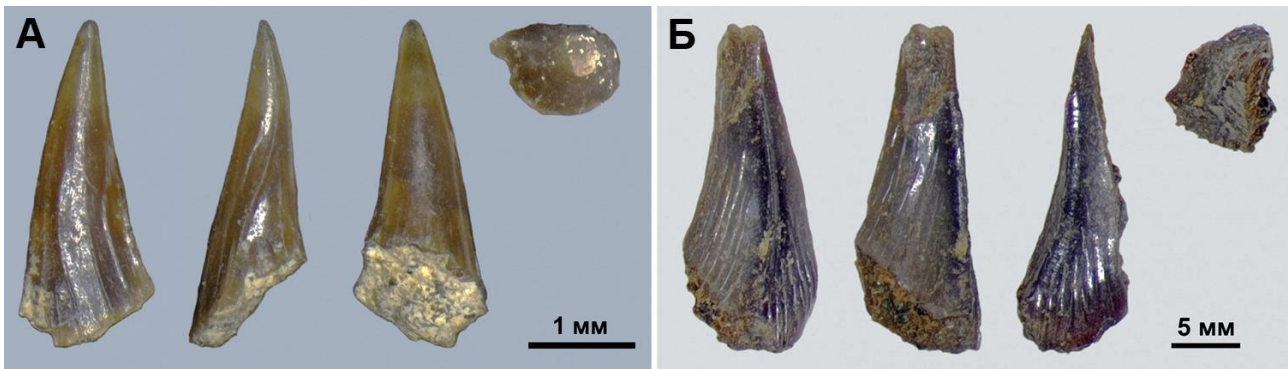


Рис. 19. Фрагменты зубов акул. Юра, волжский региоярус. А – *?Sphenodus* sp., верхний подъярус. Б – *Elasmobranchii* indet., средний подъярус. Нов. Рачейка (Сызранский р-н); сбор и фото А.А. Лентина, 2023.

Fig. 19. fragments of shark teeth. Jurassic, Volgian. А – *?Sphenodus* sp., upper substage. В – *Elasmobranchii* indet., middle substage. Novaya Racheyka (Syzran district); collection and photo by A.A. Lentin, 2023.



Рис. 20. Позвонок акулы *?Sphenodus* sp. Юра, кимериджский–волжский ярусы (из аллювия). Заводское (г.о. Сызрань). Сбор и фото Н. Карасёва, 2016 (Рыбий позвонок ..., 2017).

Fig. 20. Vertebra of a shark *?Sphenodus* sp. Jurassic, Kimmeridgian–Volgian (from alluvium). Zavodskoye (U. d. Syzran); collection and photo by N. Karasyov.



Рис. 21. Зуб *Lamniformes* fam. indet. Юра, волжский региоярус, средний подъярус. Аверьяновский (Большечерниговский р-н); ИЭВБ, сбор и фото В.П. Морова, 2011.

Fig. 21. Tooth of *Lamniformes* fam. indet. Jurassic, Middle Volgian. Averyanovsky (Bolshechernigovskiy district); IEVB, collection and photo by V.P. Morov, 2011.

Помимо этого, в отложениях волжского века с Общего Сырта имеются находки не определенных до рода (из-за сохранности) зубов **ламнообразных** (*Lamniformes*, юра – ныне) (рис. 21). Это преимущественно крупные акулы открытого моря с торпедообразной формой тела, у которых один анальный и два спинных плавника без шипов. Рот большой, зубы обычно очень мощные, остеодентиновые.

Из средневолжского подъяруса региона известны также находки зубов многожаберников: *Pachyhexanchus* sp. (рис. 22). Современный отряд **Многожаберникообразные** (*Hexanchiformes*) возник в ранней юре. У представителей имеется

единственный спинной плавник без шипа, шесть или семь жаберных щелей. Верхняя лопасть хвостового плавника удлинена, нижняя лопасть короткая или отсутствует. Тело цилиндрическое или слегка сдавленное, голова коническая, немного приплюснутая, рот крупный и удлиненный (рис. 23). Зубы сложные, с серией сравнительно узких пульпарных каналов. Форма зубов меняется в зависимости от их расположения на челюсти.

Помимо зубов, к различным зонам волжского яруса приурочены находки плакоидных чешуй нескольких морфотипов (рис. 24).

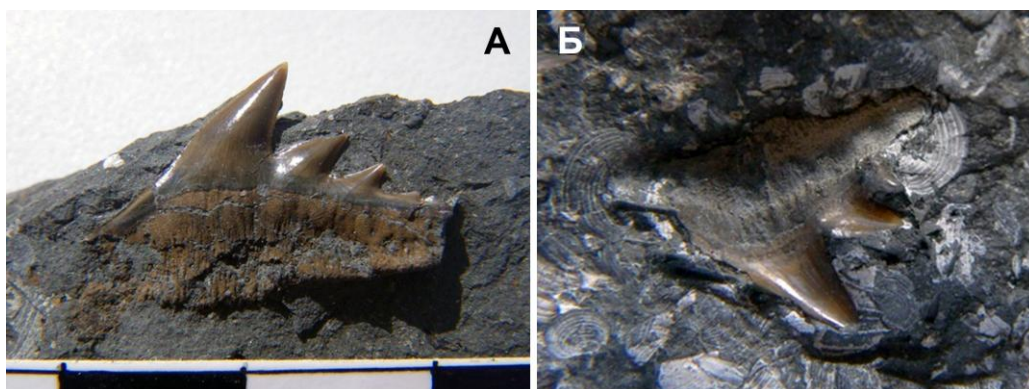


Рис. 22. Многожаберники: зубы *Pachyhexanchus* sp. А – нижний боковой, Б – верхний передне-боковой. Юра, волжский региоярус, средний подъярус. Шахта «Новокашпирская» (г.о. Сызрань); сбор и фото Л.В. Гушиной, 2015.

Fig. 22. Hexanchiformes: teeth of *Pachyhexanchus* sp. A – lower lateral, B – upper antero-lateral. Jurassic, Middle Volgian. Novokashpirskaya mine (U.d. Syzran); collection and photo by L.V. Gushchina, 2015.

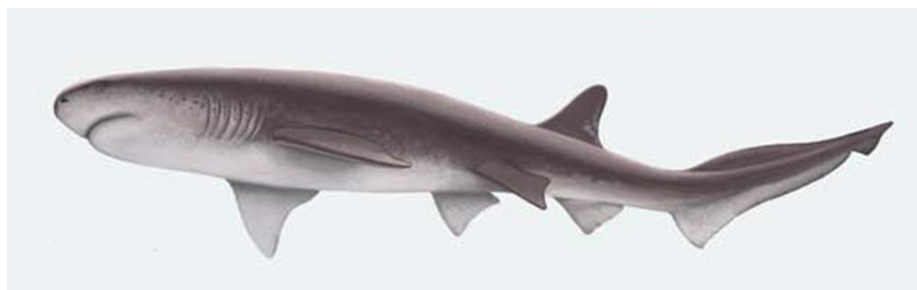


Рис. 23. Реконструкция [А.А. Атучин] позднеюрской многожаберниковой акулы [*Notidanoides*] (Попов, Атучин, 2010).

Fig. 23. Reconstruction [A.A. Atuchin] of the Late Jurassic Hexanchiform shark [*Notidanoides*].

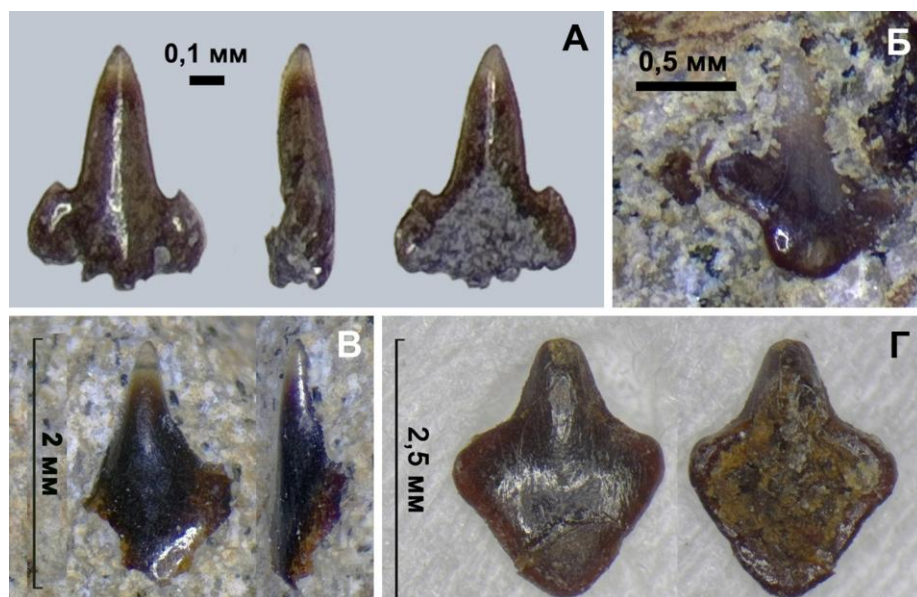


Рис. 24. Плакоидные чешуи акул. Нов. Рачейка (Сызранский р-н). Морфотип I: А – юра, волжский региоярус, средний подъярус; Б – мел, рязанский региоярус; В – юра, волжский региоярус, верхний подъярус, зона Nodiger. Морфотип II: Г – юра, волжский региоярус. Сбор и фото А.А. Лентина, 2023.

Fig. 24. Placoid scales of sharks. Novaya Racheyka (Syzran district). Morphotype I: A – Jurassic, Middle Volgian; B – Cretaceous, Ryazanian; C – Jurassic, Upper Volgian, Nodiger zone. Morphotype II: D - Jurassic, Volgian. Collection and photo by A.A. Lentin, 2023.

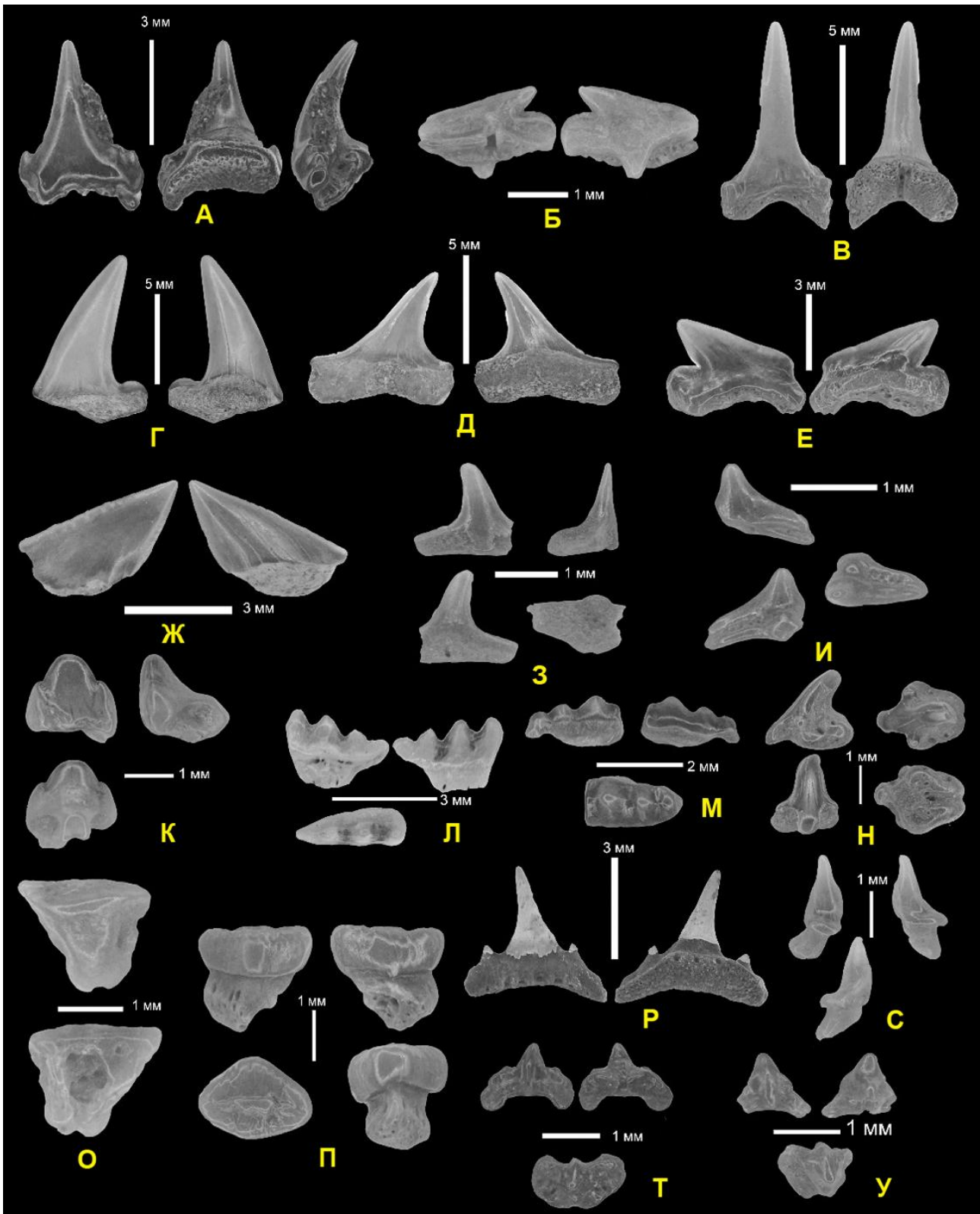


Рис. 25. Сенomanский комплекс эласмобранхий из местонахождения Климовка (Шигонский р-н). А – *Synechodus dubrisiensis*; Б – *Protosqualus glickmani*; В – *Eostriatolamia subulata*; Г – *Archaeolamna* cf. *kopingensis*; Д – *Anomotodon principalis*; Е – *Palaeoanacorax volgensis*; Ж – *Squalicorax* sp.; З – *Squatina cranei*; И – *Cederstroemia* cf. *triangulata*; К – *Heterodontus canaliculatus*; Л, М – *Polyacrodus illingworthi*; Н, О – *Squatirhina draytoni*; П – *Turoniabatis cappettai*; Р – *Paraorthacodus recurvus*; С – *Sclerorhynchidae* gen. indet.; Т, У – *Orectoloboides angulatus* (Бирюков и др., 2018а).

Fig. 25. Elasmobranchii: Cenomanian complex from the Klimovka locality (Shigony district).

Остатки эласмобранхий раннемеловой эпохи, за исключением чешуй в пограничном с юрой слое (рис. 24, Б) на описываемой территории пока не встречены.

Однако с самого начала позднего мела ситуация резко меняется, и находки зубов имеются по всему верхнемеловому интервалу. Остатки целого ряда представителей хрящевых рыб, подавляющее число которых относятся к эласмобранхиям, формируют специфический комплекс (рис. 25) в маломощном прослое фосфатизированных кварц-глауконитовых песков в подошве туронского яруса верхнего мела. Данный комплекс встречен в нескольких местонахождениях на берегу Куйбышевского водохранилища. Он заметно отличается от аналогов: представлен зубами мелкоразмерных хрящевых рыб при полном отсутствии крупных пелагических акул и отражает прибрежно-морские условия позднесеноманского времени и, вероятно, является

наиболее поздним для сеномана Среднего Поволжья.

Установленное систематическое разнообразие сеноманского комплекса весьма велико. В нём численно преобладают синеходнтообразные акулы *Synechodus dubrisiensis* (Mackie, 1863) из сем. Palaeospinacidae (рис. 25, А; 26, А) и катраны *Protosqualus glickmani* Averianov, 1997 (рис. 25, Б) из сем. Squalidae, что даёт основание относить бассейн к бореальному типу (Бирюков и др., 2018а, 2018б, 2023).

Катранообразные (Squaliformes, поздняя юра – ныне) – отряд акул с торпедообразной формой тела, пятью жаберными щелями и двумя спинными плавниками при отсутствии анального (рис. 26, Б). Зубы ортодентиновые, высотные, с хорошо развитой пульпарной полостью. Плакоидные шипы крупные, редко расположенные.

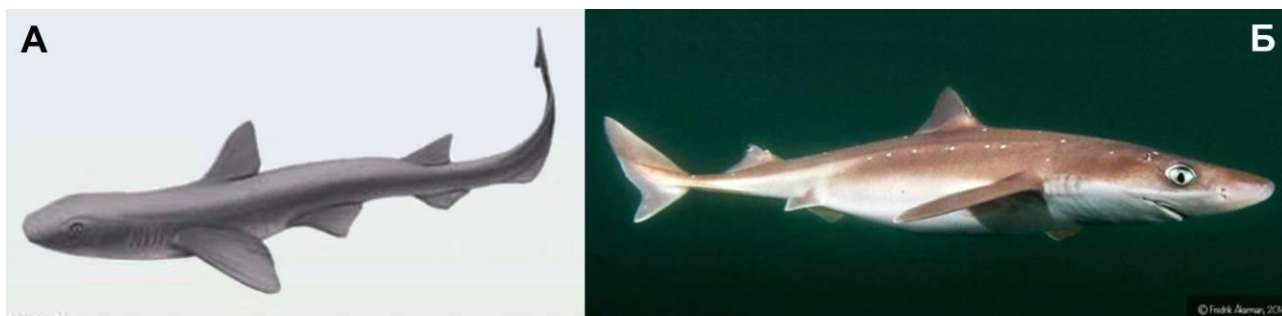


Рис. 26. А – реконструкция [А.А. Атучин] акулы *Synechodus* (Попов, Атучин, 2010). Б – современный представитель сем. Squalidae: *Squalus acanthias* (Feichtinger et al., 2024).

Fig. 26. А – reconstruction [A.A. Atuchin] of the shark *Synechodus*. Б – extant representative of Squalidae: *Squalus acanthias*.

Существенно меньше в сеноманском комплексе доля ламнообразных акул: *Eostriatolamia subulata* (Agassiz, 1843) (рис. 25, В), *Archaeolamna* cf. *kopingensis* (Davis, 1890) (рис. 26, Г; 27, А), *Anomotodon principalis* Cappetta, 1975

(рис. 25, Д; 27, Б), *Palaeoanacorax volgensis* (Glickman, 1971) (рис. 24, Е), *Squalicorax* sp. (рис. 25, Ж; 28), *Protolamna* cf. *sokolovi* Cappetta, 1980 (рис. 29).

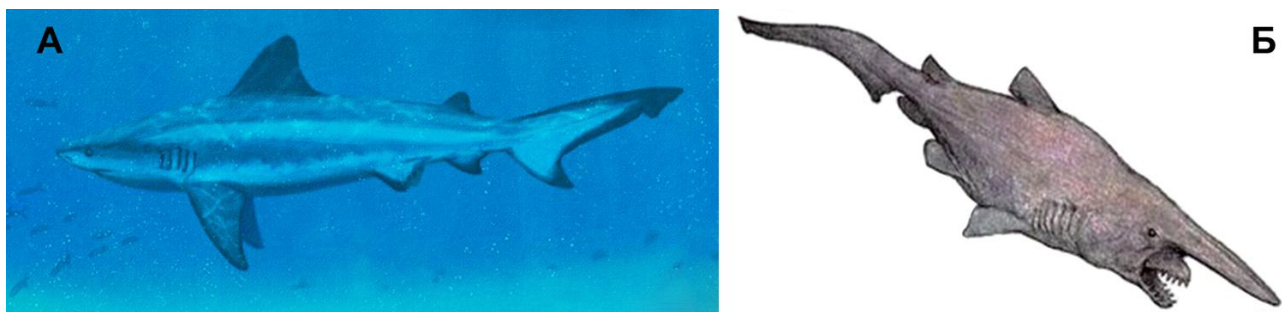


Рис. 27. Ламнообразные. Реконструкции: А – *Archaeolamna* [А.А. Атучин] (Солонин, Архангельский, 2022); Б – *Anomotodon* (Anomotodon ..., 2024).

Fig. 27. Lamniformes. Reconstructions: А – *Archaeolamna* [A.A. Atuchin]; Б – *Anomotodon*.

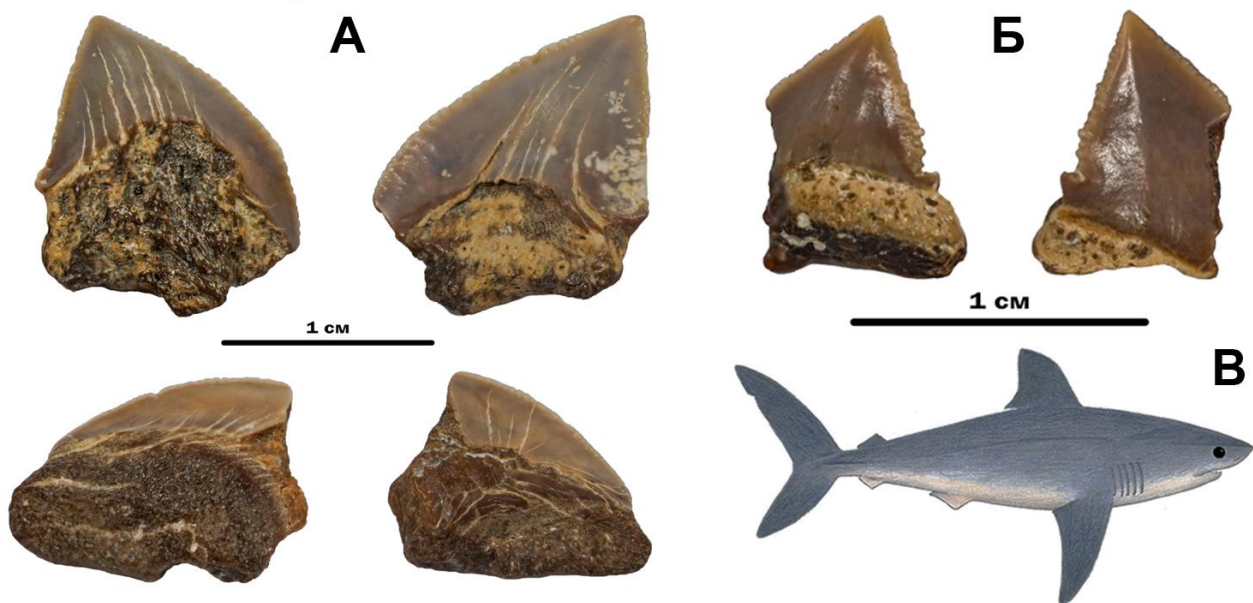


Рис. 28. Ламнообразные. А, Б – *Squalicorax* sp., из аллювия. Новодевичье (Шигонский р-н). Сбор и фото И.М. Чичева, 2020(А), И.В. Колчина, 2020 (Б). В – реконструкция акулы *Squalicorax* (Abdale, 2013).

Fig. 28. Lamniformes. A, B – *Squalicorax* sp., from alluvium. Novodevichye (Shigony district). Collection and photo by I.M. Chichev, 2020 (A), I.V. Kolchin, 2020 (B). C – reconstruction of a shark *Squalicorax*.

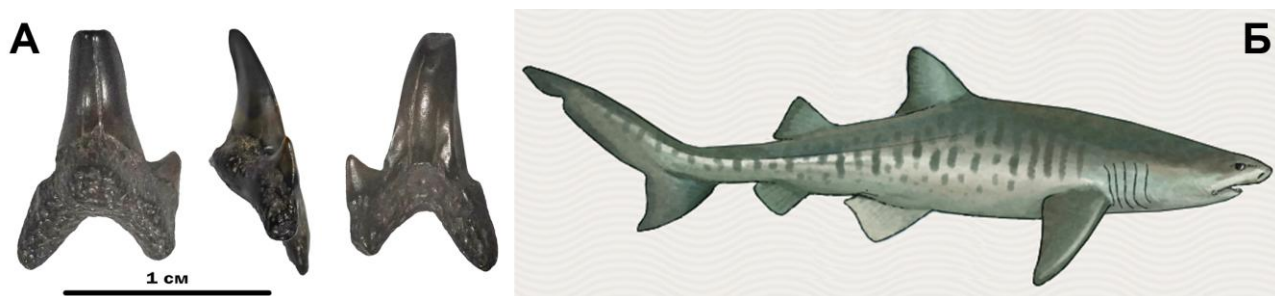


Рис. 29. Ламнообразные *Protolamna* cf. *sokolovi*. А – зуб из аллювия. Новодевичье (Шигонский р-н), сбор и фото И.В. Колчина, 2020. Б – реконструкция [J. Lacerda] (Lacerda, 2018).

Fig. 29. Lamniformes: *Protolamna* cf. *sokolovi*. A – tooth from alluvium. Novodevichye (Shigony district), collection and photo by I.V. Kolchin, 2020. B – reconstruction [J. Lacerda].

Воббегонгообразные (Orectolobiformes, поздний альб – ныне) в комплексе представлены видами ковровых акул *Cederstroemia* cf. *triangulata* Siverson, 1995 (рис. 25, И; 30, А) и (впервые для Поволжья) *Orectoloboides angulatus* Underwood et Cumbaа, 2010 (рис. 25, Т, У; 30, Б). Представители отряда характеризуется отсутствием шипов у основания спинных плавников, наличием анального плавника, пятью парами широких жаберных щелей, из которых последние две или три лежат над основаниями грудных плавников. Рот расположен заметно впереди глаз. Зубы ортодентиновые, небольшие, многочисленные; у многих видов могут поворачиваться, чтобы захватить добычу, и такая морфология зубов является уникальной среди акул (Boyd, Seitz,

2021). Морские ангелы из отр. **Скватинообразные (Squatiniiformes),** известного с поздней юры, представлены одним видом *Squatina cranei* (Woodward, 1888) (рис. 25, З). Включаемые в отряд виды – придонные засадные хищники, имеющие сильно уплощённое скатообразное тело с увеличенными грудными и брюшными плавниками (рис. 31, А). Зубы ортодентиновые. Из **разнозубообразных (Heterodontiformes,** ранняя юра – ныне) в комплексе обнаружены *Heterodontus canaliculatus* (Egerton in Dixon, 1850) (рис. 25, К). Зубы представителей отряда ортодентиновые, функционально и по форме отличаются друг от друга: передние зубы мелкие и острые, предназначены для захвата добычи, в то время как задние зубы – уплощённые, дро-

блящие – служат для раздавливания добычи, покрытой твёрдой оболочкой. Голова массивная; есть анальный плавник, оба спинных плавника имеют ихтиодорюлиты. Жаберных щелей пять. Обитатели литорали (рис. 31, Б).

Гибодонтообразные акулы *Polyacrodus illingworthi* (Dixon, 1850) (рис. 25, Л, М; 32, А) и ещё один вид – *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold, 1877) (рис. 25, Р; 32, Б), обычно относимый к многожаберникообразным, в сеноманском комплексе отмечаются единично.

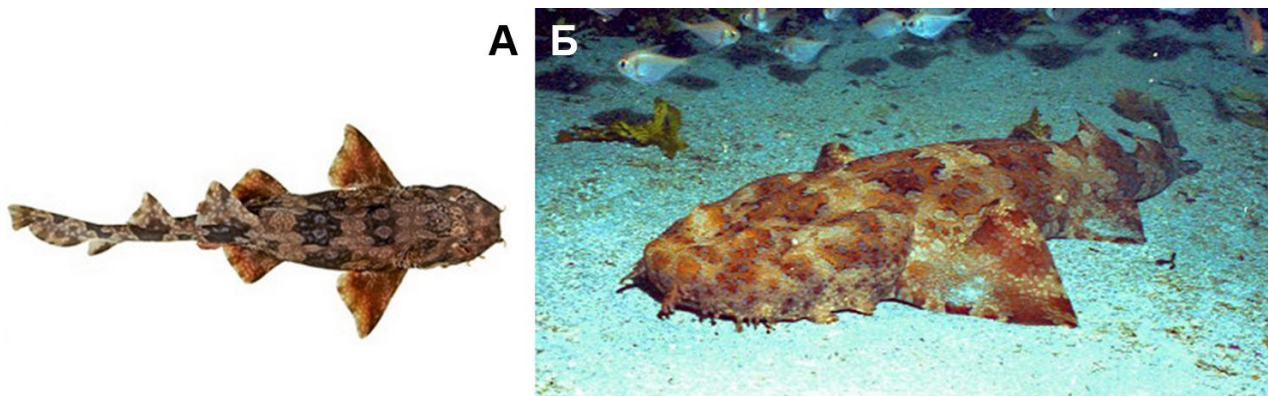


Рис. 30. Воббегонгообразные. А – реконструкция *Cederstroemia* (Lhomme, 2022); Б – современный представитель сем. *Orectolobidae*: *Orectolobus ornatus* (McGroutther, 2022).

Fig. 30. Wobbegongiformes. A – reconstruction of *Cederstroemia*; B – extant representative of *Orectolobidae*: *Orectolobus ornatus*.

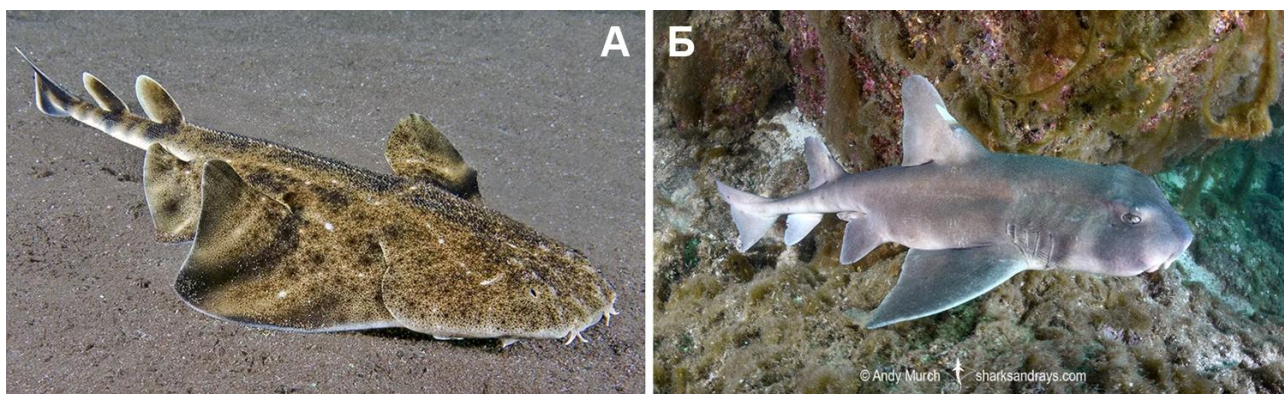


Рис. 31. А – морские ангелы: современный представитель *Squatina squatina* (Mazza, 2024); Б – разнозубообразные: современный представитель *Heterodontus mexicanus* (Mexican Horn .., 2024).

Fig. 31. A – Angel sharks: extant representative of *Squatina squatina*; B – Heterodontiformes: extant representative of *Heterodontus mexicanus*.



Рис. 32. Реконструкции гибодонтообразных акул: А – *Polyacrodus* [J.R. Abdale] (Abdale, 2022); Б – *Paraorthacodus* [А.А. Атучин] (Попов, Атучин, 2010).

Fig. 32. Reconstructions of hybodontiform sharks: A – *Polyacrodus* [J.R. Abdale]; B – *Paraorthacodus* [A.A. Atuchin].

Кроме акул, сеноманский комплекс охарактеризован зубами скатов. Систематика этого над-

отряда Batomorphii до настоящего времени не устоялась. Обнаруженные *Squatirhina draytoni*

Guinot et al., 2012 (рис. 25, Н, О) и *Turoniabatis cappelletti* Landemaine, 1991 (рис. 25, П) относятся к отр. **Скатообразные, или Ромботелые (Rajiformes)** и сближаются с гитарниковыми скатами (Rhinobatoidei) (рис. 33, А) (Бирюков, 2023). Данный отряд характеризуется сильно уплощённым, более или менее ромбовидным телом, заострённым или округлым рылом и чётко отграниченным от туловища тонким хвостовым стеблем, заканчивающимся маленьким хвостовым плавником. Грудные плавники расширены и срощены с головой и телом. Спинных плавни-

ков до двух, анальный отсутствует (рис. 33, А). Зубы ортодентиновые, имеют форму шипиков, либо закруглены и сильно уплощены. Плакоидные чешуи крупные, у некоторых видов отсутствуют.

Не определённый до уровня рода сеноманский представитель пила-рыб из сем. Склероринхиды (Sclerorhynchidae) из Климовки (рис. 25, С; 33, Б) является самым древним представителем семейства на территории Поволжья (Бирюков, 2018а, 2023).

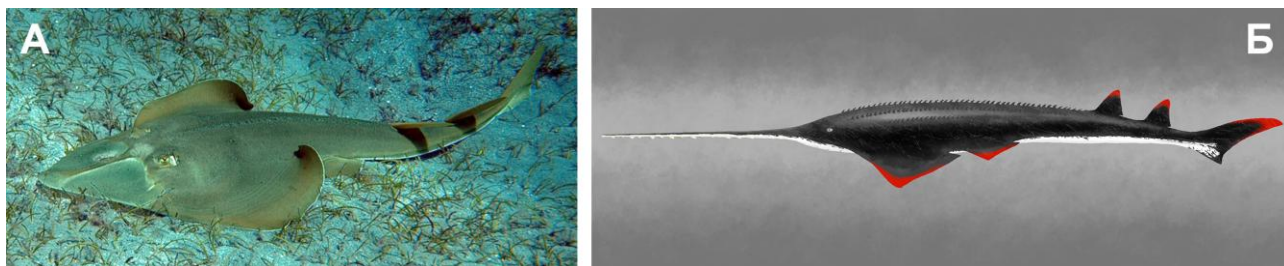


Рис. 33. А – гитарниковые скаты: современный представитель *Rhynchobatus djiddensis* (Гигантский гитарник ..., 2013); Б – склероринхиды: реконструкция *Atlanticopristis* (Atlanticopristis ..., 2018).

Fig. 33. A – Guitarfishes: extant representative of *Rhynchobatus djiddensis*; B – Sclerorhynchids: reconstruction of *Atlanticopristis*.

Далее, отдельные зубы ламнообразных встречаются в туронском ярусе в грубых мелах совместно с двустворками *Inoceramus* ex gr. *lamarcki*.

Из-за плохой сохранности они отнесены к родам *Archaeolamna* и *Cretoxyrhina* лишь предположительно (рис. 34).

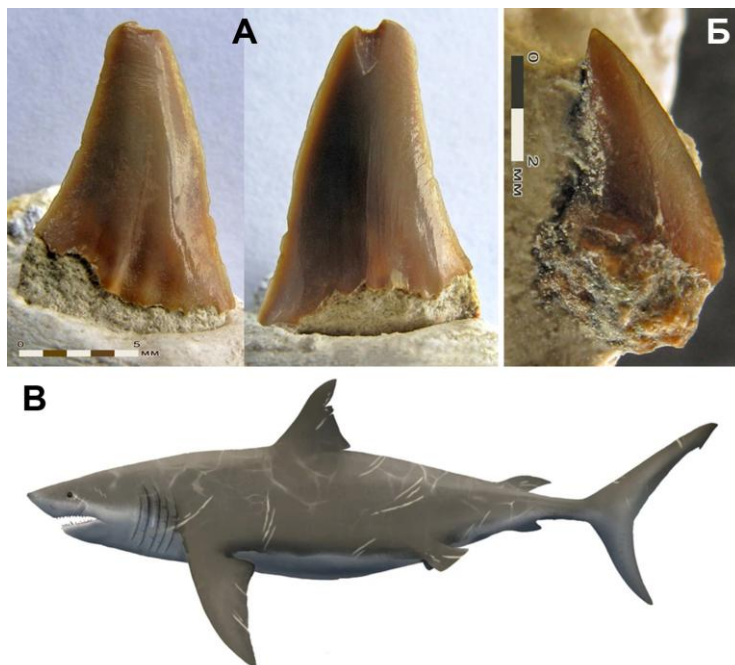


Рис. 34. Ламнообразные. А, Б – зубы. Мел, турон. Климовка (Шигонский р-н). А – *Cretoxyrhinidae* gen. indet.; Б – *Archaeolamna* sp. ИЭВБ: сбор К.Е. Петренко, 2000 (А), сбор В.П. Морова, 2000 (Б), фото Д.В. Варенова. В – реконструкция акулы *Cretoxyrhina* (Curtice, 2020).

Fig. 34. Lamniformes. A, B – teeth. Cretaceous, Turonian. Klimovka (Shigony district). A – *Cretoxyrhinidae* gen. indet.; B – *Archaeolamna* sp. IEVB; collection by K.E. Petrenko, 2000 (A), collection by V.P. Morov, 2000 (B), photo by D.V. Varenov. C – reconstruction of *Cretoxyrhina* shark (Curtice, 2020).

Одной из характернейших групп меловых эласмобранхий являются птиходусы (род *Ptychodus*, альб – кампан), относящиеся к недавно выделенному отряду Ptychodontiformes (Amadori et al., 2022). Это очень крупные (до 10 и более метров) придонные рыбы, по способу питания – duroфаги, зубы которых были приспособлены для раздавливания панцирей и раковин беспозвоночных – например, моллюсков: тупые, с массивной коронкой, плоские и широкие, с покрытой рёбрами рабочей поверхностью. Зубы

селяхиоморфного типа: несут три слоя различно структурированного энамелоида, что отличает их от примитивных зубов гибодонтид, однослойный энамелоид которых состоит из беспорядочно ориентированных кристаллитов (рис. 35) (Hoffman et al., 2016).

Зубы птиходусов в Самарском регионе известны из турон–коньякских отложений: *P. cf. rugosus* Dixon, 1850 (Горбенко, Гунчин, 2020), *P. cf. anonymus* Williston, 1900; нижнего (Гунчин, 2019) и верхнего сантона; в заметном количестве встречаются в современных пляжевых отложениях Куйбышевского водохранилища: *P. cf. mammillaris* Agassiz, 1835; *P. spp.* (рис. 36–39). Единично встречен фрагмент энамелоидного слоя зуба птиходуса (рис. 35, А) в «базальном горизонте турона», где сконцентрирована переотложенная сеноманская фауна (туронская в нём не обнаружена, но возможность её находок нельзя исключить). Первая находка птиходуса на территории региона была сделана Д.И. Яковлевым в 1926 г. в позднеплейстоценовом аллювии (песчаная коса Тунгуз в волжском левобережье; ныне – затоплена Куйбышевским вдхр.); обнаруженный зуб был определён А.В. Хабаковым как *P. latissimus* Agassiz, 1835 [f. *paucisulcata*] (Яковлев, 1928; Горбенко, Гунчин, 2020); и почти столетие она была единственной.

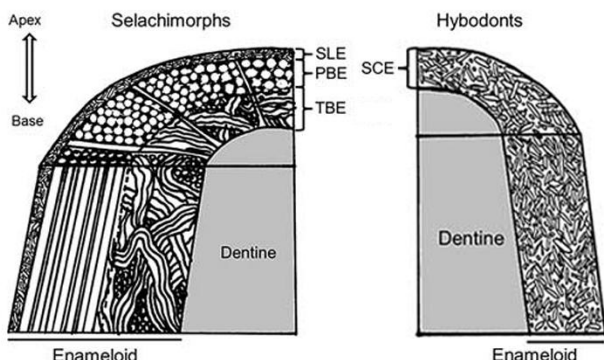


Рис. 35. Строение энамелоида неоселяхий (слева) и гибодонтид (справа) (Hoffman et al., 2016).

Fig. 35. Structure of the enameloid of Neoselachii (left) and Hybodontiformes (right).

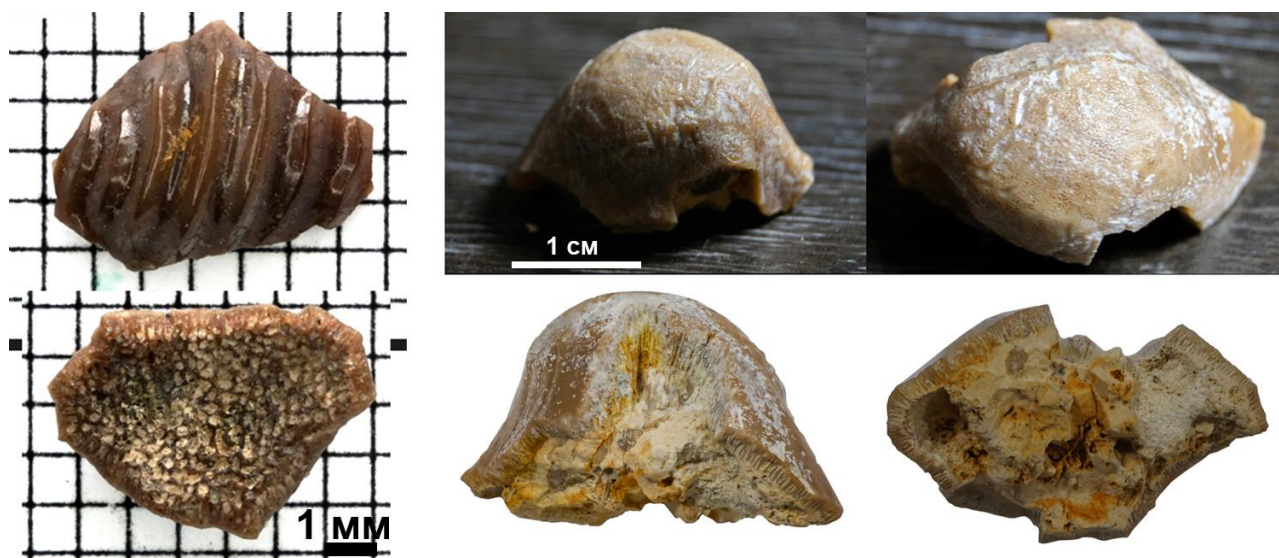


Рис. 36. Зубы птиходусов *Ptychodus* spp. Верхний мел. А – фрагмент энамелоидного слоя, Б – зуб с утраченным энамелоидным слоем. Сеноман (?турон) (А), турон–коньяк (Б). Шигонский р-н: Климовка (Д), Подвалье (Е). Сбор и фото А.А. Малышева, 2019 (А), И.В. Колчина, 2020 (Б). СОИКМ (Г).

Fig. 36. Teeth of *Ptychodus* spp. Upper Cretaceous. А – fragment of enameloid layer, В – tooth with lost enameloid layer. Cenomanian (?Turonian) (А); Turonian–Coniacian (Б). Shigony district: Klimovka (А), Podvalye (В). Collection and photo by A.A. Malyshev, 2019 (А); I.V. Kolchin, 2020 (Б). SOIKM (D).

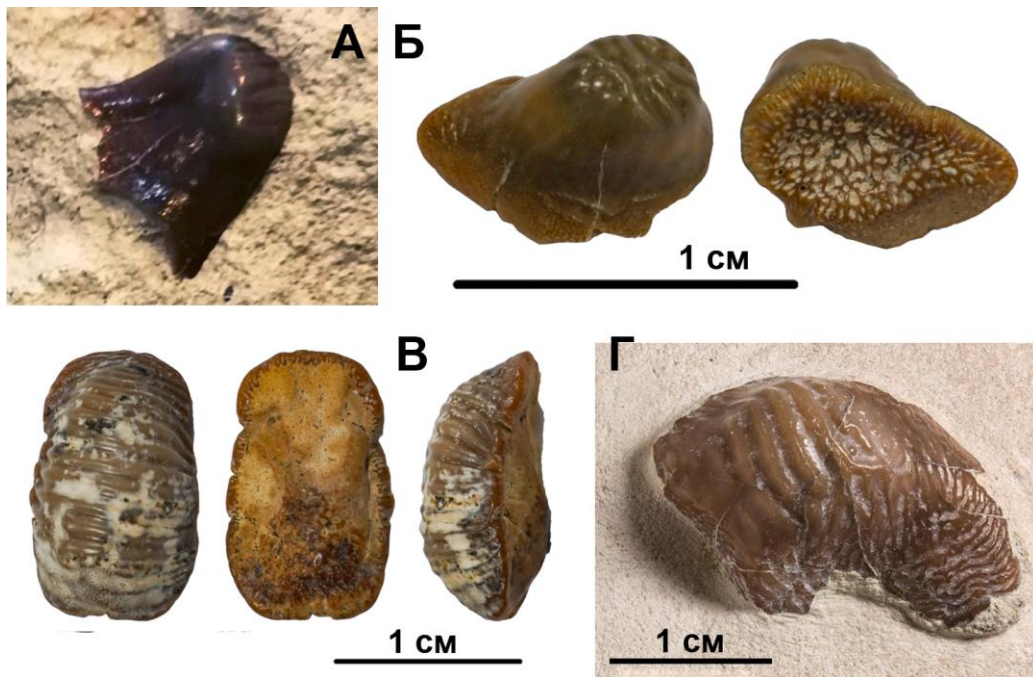


Рис. 37. Зубы птиходусов. Верхний мел. А, Б – *Ptychodus* cf. *anonymus*; В – *P.* cf. *mammillaris*; Г – *P.* cf. *rugosus*. Турон–коньяк (А, Г); из аллювия (Б, В). Новодевичье. Сбор и фото Ф.Ф. Шаймарданова, 2021 (А), И.В. Колчина, 2020 (Б, В), В.Г. Горбенко, 2019 (Г). СОИКМ (Г).

Fig. 37. Teeth of Ptychodonts. Upper Cretaceous. А, В – *Ptychodus* cf. *anonymus*; С – *P.* cf. *mammillaris*; D – *P.* cf. *rugosus*. Turonian–Coniacian (А, D); from alluvium (B, C). Novodevichye (Shigony district). Collection and photo by F.F. Shaimardanov, 2021 (А), I.V. Kolchin, 2020 (B, C), V.G. Gorbenko, 2019 (D). SOIKM (D).

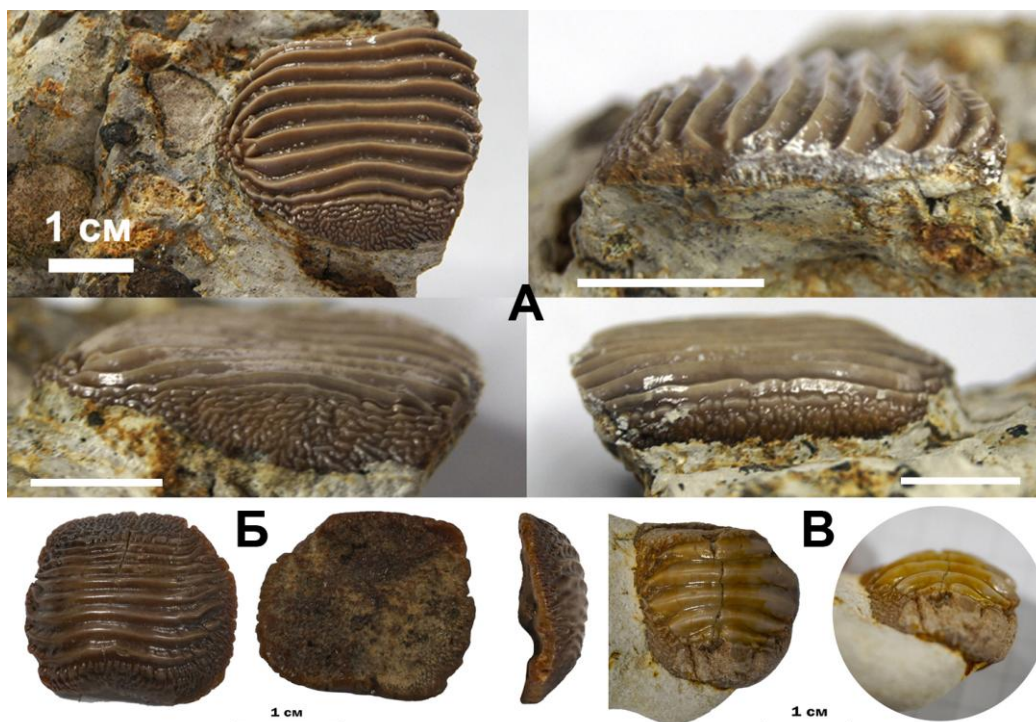


Рис. 38. Зубы птиходусов *Ptychodus latissimus*. Верхний мел: А – нижний сантон; Б, В – из аллювия. Шигонский р-н: Климовка, сбор и фото Р.А. Гунчина, 2016 (А). Новодевичье, сбор И.В. Колчина (Б), В. Трунина (В), 2023; фото И.В. Колчина.

Fig. 38. Teeth of *Ptychodus latissimus*. Upper Cretaceous: А – Lower Santonian; В, С – from alluvium. Shigony District: Klimovka, collection and photo by R.A. Gunchin, 2016 (А). Novodevichye, collected by I.V. Kolchin (B), V. Trunin (C), 2023; photo by I.V. Kolchin.



Рис. 39. Реконструкция [F. Spindler] птиходуса *Ptychodus* (Vullo et al., 2024).

Fig. 39. Reconstruction [F. Spindler] of *Ptychodus*.

Характерные шилообразные зубы ламнообразных рода *Scapanorhynchus* из сем. Скапаноринховые, представители Акул-гоблинов (*Mitsukurinidae*, альб – ныне) – к которому относится и аномотодон – встречаются, как минимум,

в нижесантонском подъярусе (рис. 40-41). Наряду с ними обнаружены и другие представители ламнообразных, определение которых затруднено плохой сохранностью (рис. 42, А, Б).



Рис. 40. Зубы акул *Scapanorhynchus* sp. Верхний мел: А – нижний сантон; Б – из аллювия. Климовка, сбор и фото Р.А. Гунчина, 2016 (А). Новодевичье, сбор и фото И.В. Колчина, 2020 (Б).

Fig. 40. Teeth of sharks *Scapanorhynchus* sp. Upper Cretaceous: А – Lower Santonian; В, С – from alluvium. Klimovka, collection and photo by R.A. Gunchin, 2016 (А). Novodevichye, collection and photo by I.V. Kolchin, 2020 (B).



Рис. 41. Ламнообразные.
Реконструкция акулы
Scapanorhynchus
(Scapanorhynchus .., 2024).
Fig. 41. Lampiformes. Re-
construction of the shark
Scapanorhynchus.

Следует отметить, что зубы, встречающиеся в мелкой фракции пляжевых галечников правого берега Куйбышевского вдхр., изредка имеют удовлетворительную сохранность (рис. 28, А; 29, А, Б; 40, Б). Однако точная привязка такого материала к конкретному слою невозможна, по-

скольку стратиграфический интервал коренных отложений включает, помимо полного разреза верхнего мела, ещё и альб (правда, последний практически не содержит никакой макрофауны). Наряду с зубами известны находки позвонков (рис. 42, В).



Рис. 42. Позднемеловые акулы. А – зуб *Cretoxyrhinidae* gen. indet., нижний сантон; Климовка; сбор и фото А.А. Малышева, 2019. Б – зуб *Lamniformes* gen. indet., из аллювия; Новодевичье; сбор Е.Миляева, 2024, фото Р.А. Гунчина. В – позвонок акулы *Elasmobranchii* ord. indet., из аллювия, Климовка, 2023 (ammonit.ru/foto/76555.htm).

Fig. 42. Late Cretaceous Selachii. А – tooth of *Cretoxyrhinidae* gen. indet., Lower Santonian; Klimovka; collection and photo by A.A. Malyshev, 2019. Б – tooth of *Lamniformes* gen. indet., from alluvium; Novodevichye; collection by E. Milyaev, 2024, photo by R.A. Gunchin. В – vertebra of shark *Elasmobranchii* ord. indet., from alluvium, Klimovka, 2023.

Находки остатков эласмобранхий непосредственно на обнажениях кампанского и маастрихтского ярусов верхнего отдела меловой системы в регионе на настоящий момент неизвестны, хотя, вне всякого сомнения, соответствующие бассейны они населяли. В осадочных толщах

на территории Самарской обл., оставленных палеоценовым бассейном, остатки эласмобранхий не обнаружены, как и в отложениях, соответствующих наиболее позднему трансгрессиям (средняя фаза акчагыльской и хвалынской).

Благодарности / Acknowledgements. К. г.-м. н., доценту СГУ А.В. Бирюкову и к. г.-м. н., научному сотруднику ЦНИГР музея института Карпинского Ф.А. Триколиди – за определение части материала и ценные замечания в процессе написания работы; членам Самарского палеонтологического общества – за помощь в проведении полевых исследований.

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Список русскоязычной литературы

Анатомия сравнительная // Единая коллекция ЦОР. URL: files.school-collection.edu.ru/dlrstore/3bf48ecd-fafe-33a7-f3cd-dc32c95c77c2/0001900G.htm (дата обращения: 01.09.2024).

Бакаев А.С., Голубев В.К., Буланов В.В., Морозов В.П., Морова А.А. Фауна позвоночных местонахождения Аксаково (средняя пермь, Самарская область) // Фундаментальная и прикладная палеонто-

логия. Мат.-лы LXIV сессии Палеонтол. об-ва при РАН (2-6 апреля 2018 г., С.-Петербург). СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2018. С. 173-174.

Бирюков А.В. Эласмобранхии сеномана Поволжья: разнообразие, палеобиогеография и стратиграфическое значение / дисс. к.г.-м.н. Саратов: НИГУ им. Чернышевского, 2023. 350 с.

Бирюков А.В., Попов Е.В., Морозов В.П., Морова А.А. Новый комплекс эласмобранхий (*Chondrichthyes*) из базального горизонта турона Самарского

Предволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Мат-лы IX Всерос. совещ. 17-21 сентября 2018 г., БелГУ. Белгород: ПОЛИТЕРРА, 2018а. С. 58-61.

Бирюков А.В., Попов Е.В., Моров В.П., Морова А.А. О сеноманских эласмобранхиях (Pisces, Chondrichthyes) в базальном горизонте турона Самарского Предволжья // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Мат-лы LXIV сессии Палеонтол. об-ва при РАН (2-6 апреля 2018 г., С.-Петербург) // СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2018б. С. 178-179.

Богданов Д.В. Звероящеры и другие пермские монстры. М.: Фитон XXI, 2018. 280 с.

Варенов Д.В., Варенова Т.В., Гусева Л.В. Фауна мезозоя в палеоэкологической экспозиции Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. Сб. науч. работ // СПб.: Мама-тов, 2011. С. 39-44.

Гигантский гитарник или скат акулохвостый // Портал «Инфоглаз». URL: infoglaz.ru/?p=31840 (дата обращения: 25.12.2013).

Гликман Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1964. 229 с.

Горбенко В.Г., Гунчин Р.А. О находке хрящевой рыбы рода *Ptychodus* из поздне меловых отложений Самарской области // Самарский край в истории России. Вып. 7. Мат-лы Межрегион. науч. конф., посвящ. 195-летию со дня рождения П.В. Алабина. Самара: СОИКМ им. П.В. Алабина, 2020. С. 62-64.

Гунчин Р.А. О первой находке хрящевой рыбы рода *Ptychodus* из сантонских отложений Самарской области // Трещниковские чтения – 2019: Современная географическая картина мира и технологии географического образования. Мат-лы всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием // Ульяновск, УлГПУ им. И.Н. Ульянова, 2019. С. 265-266.

Иванов А.О. Систематическое положение пермской акулы *Xenosynechodus* // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии: мат-лы V Междунар. конф., 22-23 ноября 2010, Москва. М.: ПИН РАН, 2010. С. 68-70.

Иванов А.О. Хрящевые рыбы из позднего карбона Поволжья, Россия // Междунар. стратиграфическая конф. Головкинского – 2017 и 4-ая Всерос. конф. «Верхний палеозой России». Планетарные системы верхнего палеозоя: биостратиграфия, геохронология и углеводородные ресурсы (19–23 сентября 2017 г., Казань, Россия) / под ред. Д.К. Нургалиева, В.В. Силантьева. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2017. С. 82-83.

Иванов А.О. Эласмобранхии казанского яруса Европейской России // Палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия. Мат-лы III Всерос. совещ., 24-28 сентября 2012 г., Санкт-Петербург. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2012. С. 101-104.

Класс Эласмобранхии, Щележаберные рыбы, Пластиножаберные рыбы, Акулообразные рыбы, Class Elasmobranchii Bonaparte, 1838 (Shark, Rays). 11 отрядов // Портал «fishbiosystem.ru». URL: fishbiosystem.ru/elasmobranchii1.html (дата обращения: 01.09.2024).

Миних М.Г., Миних А.В. Ихтиофауна в корреляции разрезов триаса Южного Приуралья, Воронежской и юго-востока Волго-Уральской антеклиз и Прикаспийской впадины // Недра Поволжья и Прикаспия. 2005. Вып. 42. С. 35-45.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология / 2-е изд., перераб. и доп. М.: МГУ, 2006. 592 с.

Новиков И.В., Моров В.П. Рыбы ископаемые // Энциклопедия Самарской области. Т. 4: Н-Р. Самара: СамЛюксПринт, 2011. С. 306-307.

Ноинский М.Э. Самарская Лука. Геологическое исследование // Тр. Об-ва естествоиспытателей при Имп. Казанском Ун-те. Т. XLV, вып. 4-6. Казань, Типо-литография Имп. Ун-та, 1913. 768 с.

Основы палеонтологии. Т. 11. Бесчелюстные, рыбы / под ред. Б.П. Марковского и др. М.: АН СССР, 1964. 623 с.

Отряд Ктенакантообразные, Ктенакантиды, Order Ctenacanthiformes Cappetta, 1988 // Портал «fishbiosystem.ru». URL: fishbiosystem.ru/shark/Ctenacanthiformes/Ctenacanthiformes1.html (дата обращения: 01.09.2024).

Палеонтологический музей имени Ю.А. Орлова. М.: ПИН РАН, 2012. 320 с.

Попов Е.[В.], Атучин А.[А.]. Челюсти юрских морей // ПалеоМир. 2010, № 1 (8). С. 40-51.

Рыбий позвонок // Палеонтологический портал «Аммонит.ру». 2017. URL: ammonit.ru/foto/53198.htm (дата обращения: 01.09.2024).

Солонин С.В., Архангельский М.С. Новые данные о кампанской ихтиофауне Нижнего Поволжья // Природа. 2022, № 3. С. 57-59.

Штукенберг А.А. Фауна верхнекаменноугольной толщи Самарской Луки // СПб.: тип. М.М. Стасюлевича, 1905. 144 с.

Яковлев Д.И. Описание полуострова Тунгуза и местонахождения на нем костей четвертичных животных // Изв. Геол. ком. 1928. т. XLVII, № 5. С. 533-546.

Общий список литературы / Reference List

Comparative Anatomy // Uniform collection of Digital educational resources. URL: files.school-collection.edu.ru/dlrstore/3bf48ecd-fafe-33a7-f3cd-dc32c95c77c2/0001900G.htm (accessed: 01.09.2024). (In Russian).

Bakaev A.S., Golubev V.K., Bulanov V.V., Morov V.P., Morova A.A. Vertebrate fauna of the Aksakovo locality (Middle Permian, Samara region) // Fundamental and Applied Palaeontology. Proc. LXIV session of the Paleontol. Soc. RAS (2-6 April 2018, St. Petersburg). St. Petersburg: Cartographic Factory of VSEGEI, 2018. pp. 173-174. (In Russian).

Biryukov A.V. Elasmobranchs of the Cenomanian of the Volga region: diversity, palaeobiogeography and stratigraphic significance / Cand. biol. sci. diss. Saratov: SNRSU named after Chernyshevsky, 2023. 350 p. (In Russian).

Biryukov A.V., Popov E.V., Morov V.P., Morova A.A. New complex of Elasmobranchs (Chondrichthyes) from the basal horizon of the Turonian of the Samara Cis-Volga region // Cretaceous system of Russia and near-abroad countries: problems of stratigraphy and palaeogeography: Proc. IX All-Rus. meeting,

17-21 Sept. 2018, Belgorod SU. Belgorod: POLITERRA, 2018a. pp. 58-61. (In Russian).

Biryukov A.V., Popov E.V., Morov V.P., Morova A.A. On Cenomanian Elasmobranchs (Pisces, Chondrichthyes) in the basal horizon of the Turonian of the Samara Cis-Volga region // Fundamental and Applied Paleontology. Proc. LXIV session of the Paleontol. Soc. RAS (2-6 Apr. 2018, St. Petersburg) // St. Petersburg: Cartographic Factory of VSEGEI, 2018b. pp 178-179. (In Russian).

Bogdanov D.V. The theriodonts and other Permian monsters. Moscow: Phytion XXI, 2018. 280 p. (In Russian). (In Russian).

Varenov D.V., Varenov T.V., Guseva L.V. Fauna of the Mesozoic in the palaeoecological exposition of the Samara Regional historical-lore museum named after P.V. Alabin // Evolution of the organic world in the Paleozoic and Mesozoic. Coll. sci. art. // St. Petersburg: Mamatov, 2011. pp. 39-44. (In Russian).

Giant guitarfish, or shark-tailed stingray // Portal "Infoglaz". URL: infoglaz.ru/?p=31840 (accessed: 25.12.2013). (In Russian).

Glikman L.S. Sharks of the Palaeogene and their stratigraphic significance. Moscow: Nauka, 1964. 229 p. (In Russian).

Gorbenko V.G., Gunchin R.A. The find of cartilaginous fish of the genus *Ptychodus* from Upper Cretaceous of Samara region // Samara region in the history of Russia. Vol. 7. Proc. Interreg. sci. conf., dedicated to the 195th anniv. of the birth of P.V. Alabin. Samara: SOIKM named after P.V. Alabin, 2020. pp. 62-64. (In Russian).

Gunchin R.A. On the first discovery of cartilaginous fish of the genus *Ptychodus* from the Santonian of the Samara region // Tryoshnikov Readings - 2019: Modern geographical picture of the world and technologies of geographical education. Proc. All-Rus. sci.-pract. conf. with internat. part. // Ulyanovsk, UISPU named after I.N. Ulyanov, 2019. pp. 265-266. (In Russian).

Ivanov A.O. Systematic position of the Permian shark *Xenosynechodus* // Paleontology and stratigraphy of the Permian and Triassic of Northern Eurasia: proc. V Internat. conf., 22-23 Nov. 2010, Moscow. Moscow: PIN RAS, 2010. pp. 68-70. (In Russian).

Ivanov A.O. Chondrichthyan fishes from the late carboniferous of the Volga river basin, Russia // Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting – 2017 and 4th All-Rus. conf. "Upper Palaeozoic of Russia". Upper Palaeozoic Earth systems: high-precision biostratigraphy, geochronology and petroleum resources. Abstr. vol. Kazan, 19-23 Sept. 2017 / Eds. D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev. Kazan: Univ. Press, 2017. pp. 82-83. (In Russian).

Ivanov A.O. Elasmobranchs of the Kazanian Stage of European Russia // Paleozoic of Russia: regional stratigraphy, palaeontology, geo- and bioevents. Proc. III All-Rus. meeting, 24-28 Sept. 2012, St. Petersburg. St. Petersburg: VSEGEI P.H., 2012. pp. 101-104. (In Russian).

Class Elasmobranchii, Slit-branched Pisces, Elasmobranchs, Sharks, Class Elasmobranchii Bonaparte, 1838 (Shark, Rays). 11 orders // Portal "fishbiosystem.ru". URL: fishbiosystem.ru/elasmobranchii1.html (accessed: 01.09.2024). (In Russian).

Minich M.G., Minich A.V. Ichthyofauna in the correlation of Triassic sections of the Southern Urals, Voronezh and south-east of the Volga-Ural antecline and the Caspian depression // Volga and Pricaspian region resources. 2005. Iss. 42. pp. 35-45. (In Russian).

Mikhailova I.A., Bondarenko O.B. Palaeontology / 2nd ed., rev. and suppl. Moscow: MSU, 2006. 592 p. (In Russian).

Novikov I.V., Morov V.P. Fossil fishes // Encyclopedia of the Samara Region. Vol. 4: N-R. Samara: SamLuxPrint, 2011. pp. 306-307. (In Russian).

Noinsky M.E. Samarskaya Luka. Geological study // Proc. Soc. of Natural History at the Imp. Kazan Univ. Vol. XLV, Iss. 4-6. Kazan, Tipo-lithography of the Imp. Kazan Univ., 1913. 768 p. (In Russian).

Fundamentals of palaeontology. Vol. 11. Jawless Vertebrates, Fishes / ed. D.V. Obruchev. Moscow: AS USSR, 1964. 623 p. (In Russian).

Order Ctenacanthiformes, Ctenacanthides, Order Ctenacanthiformes Cappetta, 1988 // Portal "fishbiosystem.ru". URL: fishbiosystem.ru/shark/Ctenacanthiformes/Ctenacanthiformes1.html (accessed: 01.09.2024). (In Russian).

Paleontological Museum named after Yu.A. Orlov. Moscow: PIN RAS, 2012. 320 p. (In Russian).

Popov E., Atuchin A. Jaws of the Jurassic seas // PalaeoWorld. 2010, No. 1 (8). pp. 40-51. (In Russian).

Fish vertebrae // Palaeontological portal "Ammonit.ru". URL: ammonit.ru/foto/53198.htm (accessed: 01.09.2024). (In Russian).

Solonin S.V., Arkhangelsky M.S. New data on the Campanian ichthyofauna of the Lower Volga region // Nature. 2022, No. 3. pp. 57-59. (In Russian).

Shtukenberg A.A. Fauna of the Upper Carboniferous strata of Samarskaya Luka // S-Peterburg: M.M. Stasyulevich P.H., 1905. 144 p. (In Russian).

Yakovlev D.I. Description of the Tunguz Peninsula and locations of Quaternary animal bones on it // Bull. Geol. Committee. 1928. Vol. XLVII, No. 5. pp. 533-546. (In Russian).

Abdale J.R. Cretoxyrhina and Squalicorax // Dinosaurs and barbarians: Articles and artwork on science and history. 2013. URL: dinosaursandbarbarians.com/2013/07/01/cretoxyrhina-and-squalicorax (accessed: 01.09.2024).

Abdale J.R. Polyacrodus // Dinosaurs and barbarians: Articles and artwork on science and history. 2022. URL: dinosaursandbarbarians.com/2022/05/04/polyacrodus (accessed: 01.09.2024).

Amadori M., Solonin S.V., Vodoretzov A.V., Shell R., Niedzwiedzki R, Kriwet J. The extinct shark, *Ptychodus* (Elasmobranchii, Ptychodontidae) in the Upper Cretaceous of central-western Russia – The road to easternmost peri-Tethyan seas // Journal of Vertebrate Paleontology. 2022. Vol. 42, Iss. 2. e2162909. 26 p.

Anomotodon // NatureRules1 Wiki. URL: naturerules1.fandom.com/wiki/Anomotodon (accessed: 01.12.2024).

Atlanticopristis // Wikipedia: the free encyclopedia. 2018. URL: en.wikipedia.org/wiki/Atlanticopristis#/media/File:Atlanticopristis_by_PaleoGeek.png (accessed: 01.12.2024).

- Boyd B.M., Seitz J.C.** Global shifts in species richness have shaped carpet shark evolution // BMC Ecology and Evolution. 2021, No. 21, Art. 192. 10 p. doi.org/10.1186/s12862-021-01922-6.
- Curtice B.** *Cretoxyrhina mantelli*, gigantic warm-blooded shark! // Fossil Crates. 2020. URL: <https://www.fossilcrates.com/blogs/news/cretoxyrhina-mantelli> (accessed: 01.12.2024).
- Denaea // Wikipedia: L'encyclopedie libre. 2010. URL: <fr.wikipedia.org/wiki/Denaea#/media/Fichier:Denaea.jpg> (accessed: 01.12.2024).
- Feichtinger I., Unger E., Ludi B., Pollerspöck J.** Haie und rochen der molasse. URL: <molasse-haie-rochen.de/haie/squaliformes/squalus-sp> (accessed: 01.12.2024).
- Ginter M., Ivanov A., Lebedev O.** The revision of "*Cladodus*" *occidentalis*, a late Palaeozoic ctenacanthiform shark // Acta Palaeontologica Polonica, 2005. Vol. 50, No. 3. pp. 623-631.
- Glikmanius // Wikipedia: the free encyclopedia. 2008. URL: <en.wikipedia.org/wiki/Glikmanius#/media/File:Glikmanius1DB.jpg> (accessed: 01.12.2024).
- Hoffman B.L., Hageman S.A., Claycomb G.D.** Scanning electron microscope examination of the dental enameloid of the Cretaceous durophagous shark *Ptychodus* supports neoselachian classification // J. Paleont. 2016. 22 p. DOI:10.1017/jpa.2016.64 (accessed: 01.12.2024).
- Hybodius // WikiWords. URL: <words.fandom.com/wiki/Hybodus> (accessed: 01.12.2024).
- Ivanov A.O.** New late Carboniferous chondrichthyans from the European Russia // Bull. Geosci. 2022. Vol. 97, No. 2. pp. 219-234.
- Ivanov A.O., Duffin Ch.J., Richter M.** Youngest jalodontid shark from the Triassic of Europe and a revision of the Jalodontidae // J. Vertebrate Paleont., 2021. No. 41 (2). 14 p. DOI: 10.1080/02724634.2021.1931259.
- Kawasaki H., Kawaguchi T., Yano T., Fujimura S., Yago M.** Chemical nature of proteins in the placoid scale of the blue shark, *Prionace glauca* L. // Archives of Oral Biology, 1980. No. 25. pp. 313-320.
- Kriwet J., Nunn E.V., Klug S.** (2009) Neoselachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Lower and lower Upper Cretaceous of north-eastern Spain // Zool. J. Linnean Soc. 2009, No. 155. pp. 316-347.
- Lacerda J.** Evolution series: Shark shenanigans. 2018. URL: <www.tumblr.com/paleoart/177210161174/evolution-series-shark-shenanigans-shark-fossils> (accessed: 01.12.2024).
- Lhomme J.-F.** Departement de la Marne (France) Cretace superieur – Campanien // Vertebres fossils. 2022. URL: vertebresfossiles.free.fr/faunes_elasmobranches_diverses/requins_fossiles_divers/pl_cederstroemia_broussy1.jpg (accessed: 01.12.2024).
- Mazza G.** *Squatina squatina* // Monaco Nature Encyclopedia. URL: <www.monaconatureencyclopedia.com/squatina-squatina> (accessed: 01.09.2024).
- McGroutier M.** Banded Wobbegong, *Orectolobus ornatus* (De Vis, 1883) // Australian Museum. 2022. URL: <australian.museum/learn/animals/fishes/banded-wobbegong-orectolobus-ornatus-de-vis-1883> (accessed: 01.09.2024).
- Mexican Horn Shark: *Heterodontus mexicanus* // Sharks and Rays. URL: <www.sharksandrays.com/mexican-horn-shark> (accessed: 01.09.2024).
- Scapanorhynchus // Prehistoric Wiki. URL: <prehistoric-wiki.fandom.com/wiki/Scapanorhynchus> (accessed: 01.12.2024).
- Stethacanthus altonensis // Fossil Wiki. URL: fossil.fandom.com/wiki/Stethacanthus_altonensis (accessed: 01.12.2024).
- Vullo R. et al.** Exceptionally preserved shark fossils from Mexico elucidate the long-standing enigma of the Cretaceous elasmobranch *Ptychodus* // Proc. Royal Soc. B. 291: 20240262. 12 p.

FOSSIL FISHES OF SAMARA REGION. Part 2. ELASMOBRANCHII

© 2024 V.P. Morov¹, D.V. Varenov², T.V. Varenova², R.A. Gunchin³, L.V. Gushchina^{3,4}, Y.V. Zenina³, I.V. Kolchin³, N.A. Kraynov³, A.A. Lentin³, N.A. Lentin^{3,5}, A.A. Malyshev³, A.A. Morova⁶, I.V. Novikov⁷, F.F. Shaimardanov³

¹ Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Tolyatti (Russia)

² Samara Regional historical-lore Museum named after P.V. Alabin, Samara (Russia)

³ Samara paleontological society, Samara (Russia)

⁴ Medkhim JSC, Novokashporskaya mine, Syzran (Russia)

⁸ Construction and Power Engineering College named after P. Machnev, Samara (Russia)

⁹ Samara State Technical University, Samara (Russia)

⁷ Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow (Russia)

Abstract. The paper presents for the first time a review (including literature data and unpublished own collections of the authors) of fossil Elasmobranchii findings in the interval from the Late Carboniferous to Late Cretaceous known from the territory of the Samara region.

Key words. fossil fishes, palaeoichthyofauna, Elasmobranchii, biodiversity, Samara region