

ИСКОПАЕМЫЕ РЫБЫ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ. Часть 3. ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ (HOLOSERPHALI)

© 2024 В.П. Моров¹, Д.В. Варенов², Р.А. Гунчин³, Ю.В. Зенина³,
И.В. Колчин³, Н.А. Крайнов³, И.В. Новиков⁴,
М.Л. Паперный³, Е.А. Пархоменко³

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 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 цельноголовых рыб в интервале с позднего карбона до позднего мела, известных с территории Самарской области.

Ключевые слова: ископаемые рыбы, палеоихтиофауна, хрящевые рыбы, Holoserpali, биоразнообразие, Самарская область

Цельноголовые, или Слитночерепные, или Настоящие хрящеголовые (Holoserpali) – современный подкласс рыб, описанный французским натуралистом Шарлем Бонапартом в 1832 году. Совместно с Эласмобранхиями составляют класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes). Наиболее ранние представители известны из позднего девона; иногда производится удревнение группы до среднего ордовика, связанное с отнесением к ней отдельных проблематик. Расцвет цельноголовых был достигнут в раннем–среднем карбоне и позднее – в мелу; современные представители являются реликтовой группой.

У представителей верхняя челюсть полностью слита с черепом. Челюсти с зубными пластинками из трубчатого дентина, без эмали, у большинства немногочисленными. Кожа голая или частично покрыта плакоидными чешуйками. Внут-

ренний скелет, за исключением зубных пластин и (если имеются) чешуй, хрящевой. Каналы боковой линии на голове окружены обызвествлёнными хрящевыми кольцами. Четыре жаберных щели прикрыты складкой кожи, наружное жаберное отверстие одно.

Морские рыбы, ведущие придонный образ жизни, по способу питания – склерофаги. Ископаемые представители в основном связаны с шельфовыми морями, современные – глубоководные.

Систематика группы является зубной, т.е. сводится к классификации зубов (рис. 1-2) или плавниковых шипов – ихтиодорулитов (Основы ..., 1964).

Исторически первая находка зуба представителя группы была опубликована в монографии А.А. Штукенберга (1905) как не определённая и приуроченная к местонахождению Царёв Курган, вмещающие отложения которого в настоящее время относятся к гжельскому ярусу верхнего отдела каменноугольной системы. Однако в своей более поздней монографии М.Э. Ноинский указывает место сбора как с. Ширяево, на противоположном берегу Волги, приводя детальное описание соответствующего местонахождения (Ноинский, 1913), из которого следует вывод о приуроченности находки к терминаль-

Моров Владимир Павлович, мл. науч. сотр., moroff@mail.ru; Варенов Дмитрий Владимирович, канд. пед. наук, гл. науч. сотр., vdv-muz@mail.ru; Гунчин Роман Александрович, gunchin@mail.ru; Зенина Юлия Владимировна, slava_kpss@mail.ru; Колчин Илья Владимирович; kolchin.ilja@yandex.ru; Крайнов Никита Анатольевич, hithonhypsocormus@gmail.com; Новиков Игорь Витальевич, докт. биол. наук, канд. геол.-минерал. наук, доцент, ведущ. науч. сотр., inovik@paleo.ru; Паперный Максим Львович, maх063@yandex.ru; Пархоменко Екатерина Алексеевна, kolibri82@yandex.ru

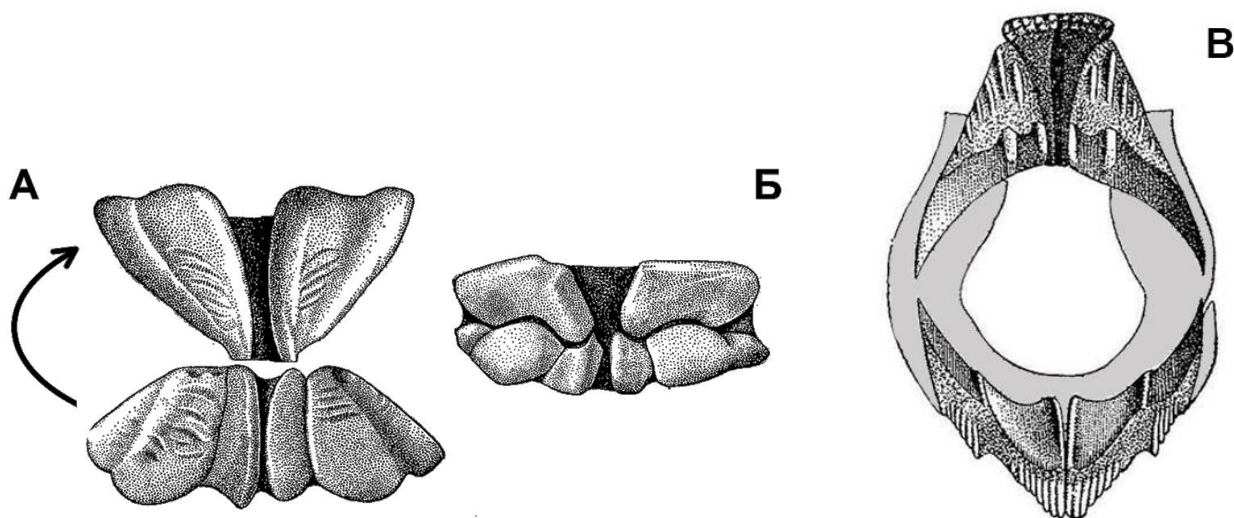


Рис. 1. Озубление цельноголовых (вид спереди). А, Б – Cochliodontiformes, *Deltodus*: А – в раскрытом, Б – в закрытом состоянии (Branson, 1918, с изм.). В – Chimaeriformes, *Chimaera* (Dean, 1906).

Fig. 1. Dentition of Holocephali (anterior view). А, В - Cochliodontiformes, *Deltodus*: А - in open, В – in closed state. В – Chimaeriformes, *Chimaera*.

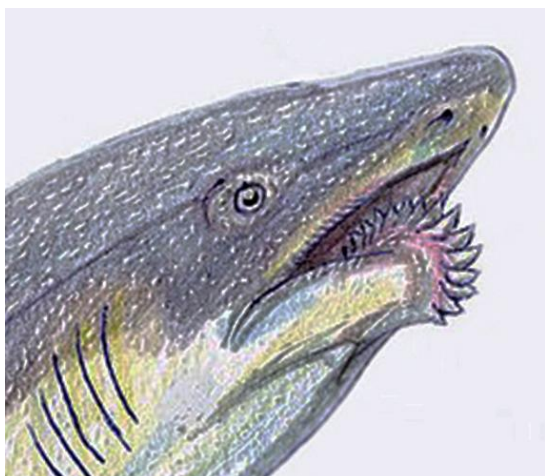


Рис. 2. Реконструкция [Д.В. Богданов] расположения симфизной зубной спирали у еугенедонтид *Helicoprion* (Геликоприон ..., 2008).

Fig. 2. Reconstruction [D.V. Bogdanov] of the location of the symphyseal dental spiral of the Eugeneodontida *Helicoprion*.

ной части касимовского яруса в современном представлении¹.

Данная находка соответствует кохлиодонтообразным – «улиткозубым», была позднее переописана Брансоном (Branson, 1916) как *Crassidonta stuckenbergi* Branson, 1916 и в течение столетия оставалась для современной территории Самарской обл. единственной (рис. 3).

Кохлиодонтообразные (Cochliodontiformes) – специализированная вымершая группа морских цельноголовых средних размеров (до 1,5 м). Тело уплощённое, относительно длинное. Зубной аппарат представлен мелкими зубами давящего типа, расположенными в области симфиза (переднего сочленения костей нижней челюсти), и последующими за ними 1-3 парами крупных зубных пластин. Коронка зубных пластинок выпуклая и имеет форму завитка, закрученного вокруг оси каждой ветви нижней челюсти. Спинной плавник единственный, с крупным шипом. Достоверно известны с позднего девона по конец перми, предположительно являлись предками химер.



Рис. 3. Зуб [кохлиодонтообразного *Crassidonta stuckenbergi*. Карбон, касимовский ярус¹. Ширяево] (Штукенберг, 1905).

Fig. 3. Tooth [of the cochliodontida *Crassidonta stuckenbergi*. Carboniferous, Kasimovian. Shiryaevo].

¹ В монографии (Основы палеонтологии ..., 1964) стратиграфический интервал вида указан как нижнепермский.

Обнаруженные в последние годы в окрестностях г.о. Самара и Жигулёвск отдельные зубы и шипы кохлиодонтообразных из верхнего карбона (касимовский и гжельский ярусы) относятся

предположительно к родам *Oxytomodus*, *Deltodus* (Новиков, Моров, 2011), *Sandalodus*, *Helodus* (рис. 4-6).

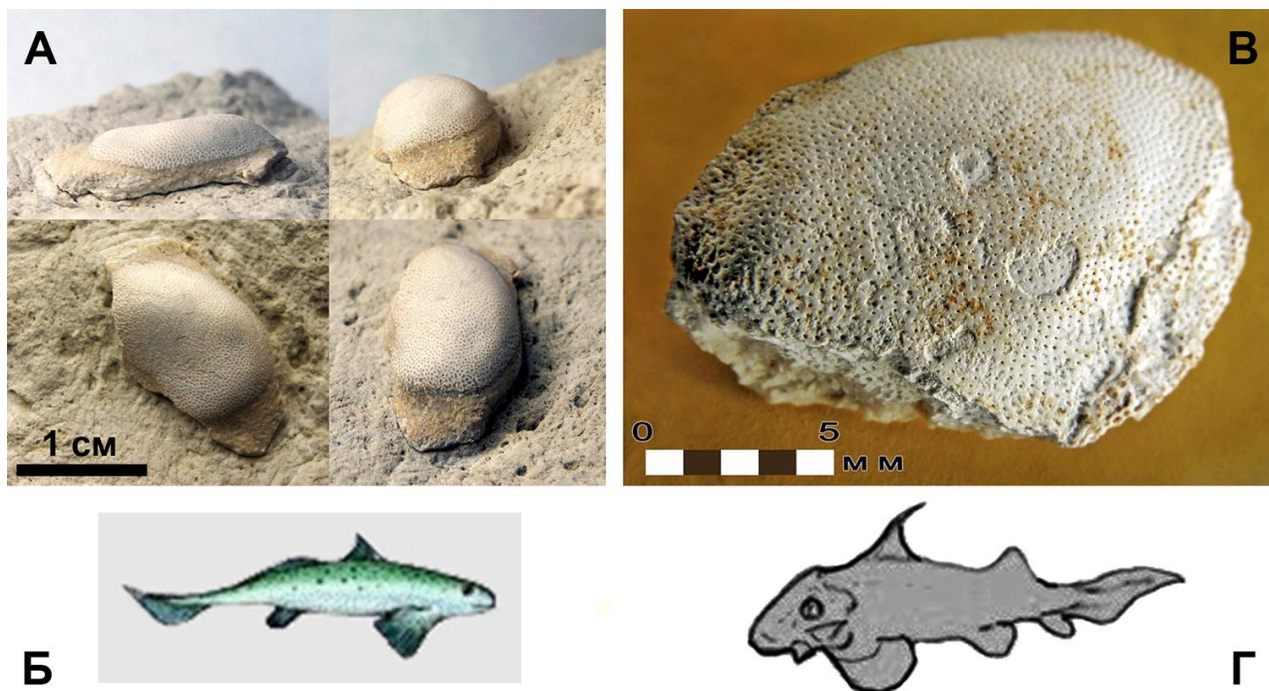


Рис. 4. Кохлиодонтообразные. Верхний карбон. А – зуб cf. *Sandalodus* sp. Касимовский ярус. Богатырь (г.о. Жигулёвск). Сбор и фото Р.А. Гунчина, 2016. Б – реконструкция *Sandalodus* (*Sandalodus* .., 2024). В – зуб cf. *Deltodus* sp. Гжельский ярус. Сокский кар. (г.о. Самара). ИЭВБ (№ 2421), сбор В.П. Морова, 2004, фото Д.В. Варенова. Г – реконструкция [J.P. Hodnet] *Deltodus* (Hodnet, 2024).

Fig. 4. Cochliodontiformes. Upper Carboniferous. A – tooth of cf. *Sandalodus* sp. Kasimovian. Bogatyr (U. d. Zhigulyovsk). Collection and photo by R.A. Gunchin, 2016. B – reconstruction of *Sandalodus*. C – tooth of cf. *Deltodus* sp. Gzhelian. Sokskey quarry (U. d. Samara). IEVB (No. 2421), collection by V.P. Morov, 2004, photo by D.V. Varenov. D – reconstruction [J.P. Hodnet] of *Deltodus*.



Рис. 5. Зубы кохлиодонтообразных cf. *Oxytomodus* sp. Карбон, касимовский ярус. Кар. Яблоневого Оврага (г.о. Жигулёвск). ИЭВБ, сбор С.В. Гришина и В.П. Морова, 2004, фото Д.В. Варенова.

Fig. 5. Teeth of cochliodontiformes cf. *Oxytomodus* sp. Carboniferous, Kasimovian. Yablonevy Ovrage quarry (U. d. Zhigulyovsk). IEVB, collected by S.V. Grishin and V.P. Morov, 2004, photo by D.V. Varenov.

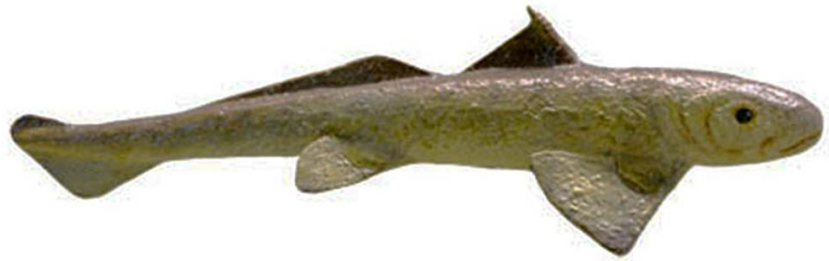
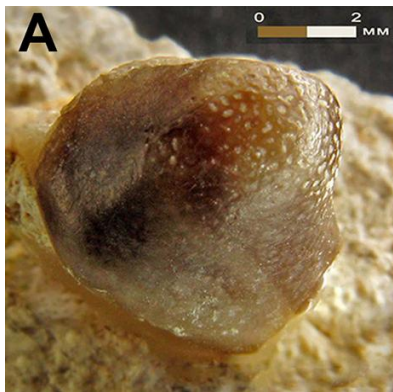


Рис. 6. Кохлиодонтообразные *Helodus*. А – зуб cf. *H. sp.* Карбон, касимовский ярус. Кар. Яблоневый Овраг (г.о. Жигулёвск). ИЭВБ, сбор С.В. Гришина и В.П. Морова, 2004, фото Д.В. Варенова. Б – реконструкция [Государственный Дарвиновский музей, Москва] (Брадиодонт ..., 2024).

Fig. 6. Cochliodontiformes *Helodus*. А – tooth of cf. *H. sp.* Carboniferous, Kasimovian. Yablonevy Ovrage quarry (U. d. Zhigulyovsk). IEVB, collection by S.V. Grishin and V.P. Morov, 2004, photo by D.V. Varenov. B – reconstruction [State Darwin Museum, Moscow].

Единственная находка зуба евгенеодонта *Fadenia* sp. известна из верхнего карбона Жигулёвска (рис. 7). **Евгенеодонтообразные (Eugeneodontiformes)** – «благороднозубые» – отряд вымерших (ранний карбон – поздний (?) триас) хрящевых рыб, близких к общим предкам химер и акул. Жаберные дуги расположены позади мозговой коробки, как у акул. Зубная сис-

тема гетеродонтная. Замечательной особенностью представителей является наличие зубной спирали на нижней челюсти. У представителей рода *Fadenia* она превращена в дугообразный ряд вздутых давящих симфизных зубов. Несмотря на давящее озубление, внешний облик фадений соответствует быстроходным обитателям толщи воды.

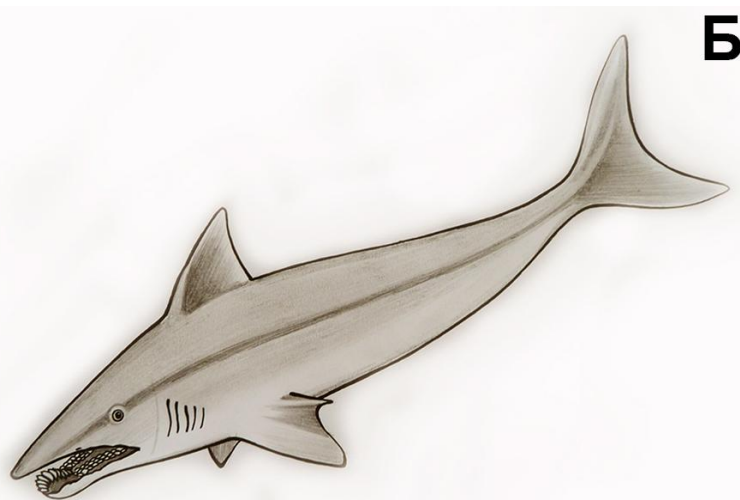
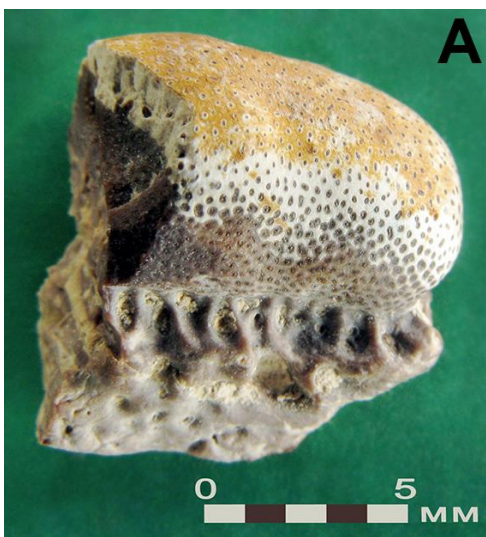


Рис. 7. Евгенеодонтообразные *Fadenia*. А – зуб cf. *F. sp.* Карбон, касимовский ярус. Кар. Могутова гора (г.о. Жигулёвск); ИЭВБ (№ 2420), сбор С.В. Гришина, 2004, фото Д.В. Варенова. Б – реконструкция [Н. Алёнина] (Моров, 2012).

Fig. 7. Eugeneodontiformes *Fadenia*. А – tooth of cf. *F. sp.* Carboniferous, Kasimovian. Mogutova Gora quarry (U. d. Zhigulyovsk); IEVB (No. 2420), collection by S.V. Grishin, 2004, photo by D.V. Varenov. B – reconstruction [N. Alyonina].

Также единственная находка зуба представителя цельноголовых – по-видимому, *Psephodus* из кохлиодонтообразных – известна из нижнека-

занского подъяруса средней перми северо-востока Самарской обл. (рис. 8).



Рис. 8. Зуб кохлиодонтообразного cf. *Psephodus* sp. Средняя пермь, нижнеказанский подъярус. Карабикулово (Шенталинский р-н). Сбор и фото И.В. Колчина, 2022.

Fig. 8. Tooth of Cochliodontiformes cf. *Psephodus* sp. Middle Permian, Lower Kazanian. Karabikulovo (Shental district). Collection and photo by I.V. Kolchin, 2022.

Мезозойские представители цельноголовых – химерообразные – на территории региона отмечаются в меловой системе. Представители отр. **Химерообразные (Chimaeriformes)** достоверно известны с ранней юры, проблематичные имеются в раннем карбоне. Зубные пластинки в числе одной пары в нижней челюсти и одной – трёх пар в верхней образуют подобие кусающего клюва и обладают постоянным ростом (Основы ..., 1964).

Остатки ископаемых химер встречаются в виде зубных – мандибулярных, нёбных и сошниковых – пластин, как правило, значительно фрагментированных. Обломки зубных пластин химер, наряду с другим материалом беспозвоночных и рыб, изредка обнаруживаются на правом

берегу Куйбышевского водохранилища, в основном в пляжевых галечниках, образованных за счёт переработки пород преимущественно позднемелового возраста. Оттуда определён сенманско-сантонский (Averianov, 2001) вид *Elasmodus* cf. *sinzovi* Averianov, 1994 (рис. 9, А). Кроме того, они отмечены в Кашпире, также в пляжевых галечниках Волги; последние сложены перемытыми породами волжского регионаруса юры, нижнего и, в меньшей степени, верхнего мела (рис. 9, Б).

Встреченная здесь же пластина *Ischyodus thurmanni* Picet et Campiche, 1858 (рис. 10), вероятнее всего, происходит из альбских отложений, практически лишённых макрофауны, что значительно повышает ценность находки для региона.



Рис. 9. Фрагменты зубных пластин химер из пляжевых галечников Волги. А – *Elasmodus* cf. *sinzovi*, левая нёбная. Новодевичье (Шигонский р-н). Сбор и фото И.В. Колчина, 2023.

Б – *Chimaeroidei* gen. et sp. indet. Кашпир (г.о. Сызрань). Сбор и фото Н.А. Крайнова, 2024.

Fig. 9. Fragments of dental plates of chimaeras from beach gravels of the Volga river. А – *Elasmodus* cf. *sinzovi*, left palatine. Novodevichye (Shigonsky district). Collection and photo by I.V. Kolchin, 2023.

В – *Chimaeroidei* gen. et sp. indet. Kashpir (U. d. Syzran). Collection, photo by N.A. Kraynov, 2024.

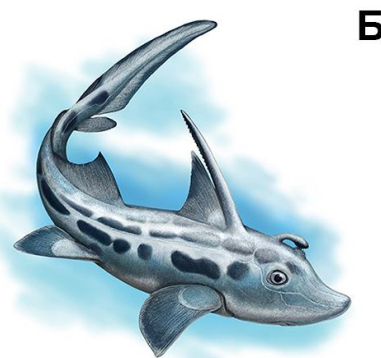


Рис. 10. Химеры *Ischyodus*. А – правая нижнечелюстная пластина *I. thurmanni*. Мел, ?альб. Новодевичье (из аллювия). Сбор и фото М.Л. Паперного, 2023. Б – реконструкция [А.А. Атучин] *Ischyodus* (*Ischyodus* ..., 2024).

Fig. 10. *Ischyodus* chimeroids. А – right mandibular plate of *I. thurmanni*; Cretaceous, ?alb. Novodevichye (from alluvium). Collection and photo by M.L. Paperny, 2023. В – reconstruction [A.A. Atuchin] of *Ischyodus*.

Наиболее впечатляющая находка сделана в отложениях туронского (?) яруса (в осыпи). Она представляет собой три очень крупных зубных пластины: почти полную мандибулярную, фрагмент другой мандибулярной и одну нёбную пластины одной особи (т. наз. «природно ассоциированное озубление») химеры *Edaphodon* sp. (рис. 11). Данный образец является самым крупным (максимальная длина более полной мандибулярной пластины – около 23 см (а с учётом

размера утраченного «клюва» – более 30 см), нёбной пластины – около 15 см) из когда-либо найденных на территории России и, возможно, одним из наиболее крупных из известных для меловых химер в мире. Кроме того, «природно ассоциированные озубления» ископаемых химер в мире единичны (Stahl, 1999), что повышает научную значимость образца (Пархоменко и др., 2023).

Выше по разрезу на территории Самарской обл. остатки цельноголовых не встречаются.



Благодарности / Acknowledgements.
Д. г.-м. н., доценту СГУ Е.В. Попову – за определение материала химер; ему же и к. г.-м. н., доценту СГУ А.В. Бирюкову – за ценные замечания в процессе написания работы; С.В. Гришину (ГИН РАН) и членам Самарского палеонтологического общества – за помощь в проведении полевых исследований.

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Рис. 11. Химеры: фрагменты зубных пластин особи *Edaphodon* sp. Мел, турон–сантон. Новодевичье. СГУ (сбор Е.А. Пархоменко и Ю.В. Зениной, 2022, фото Е.А. Пархоменко) (Пархоменко и др., 2023).

Fig. 11. Chimeras: fragments of dental plates of an individual of *Edaphodon* sp. Cretaceous, Turonian-Santonian. Novodevichie. SSU (collection by E.A. Parkhomenko and Yu.V. Zenina, photo by E.A. Parkhomenko, 2022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Список русскоязычной литературы

Брадиодонт // Государственный Дарвиновский музей. URL: www.darwinmuseum.ru/subprojects/exposition/?hall=7&showcase=11&zone=1&id=100787 (дата обращения: 01.09.2024).

Геликоприон // Википедия. URL: ru.m.wikipedia.org/wiki/Геликоприон (дата обращения: 01.12.2008).

Моров В.П. Палеонтология // в кн.: Могутова гора: взаимоотношения человека и природы / Под ред. С.В. Саксонова и С.А. Сенатора. Тольятти: Кассандра, 2012. С. 26-30.

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 естествоисп. при Имп. Казанском Ун-те. Том 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.

Пархоменко Е.А., Зенина Ю.В., Гунчин Р.А. О первой находке химеры *Edaphodon* в верхнемеловых отложениях Самарской области // Вопросы палеонтологии и региональной стратиграфии фанерозоя Европейской части России: Всерос. науч.-практич. конф. (г. Ульяновск, 22-25 сентября 2023 г.): сб. науч. тр. / под ред. В.П. Морова, М.А. Рогова, Н.Г. Зверькова. Ундоры: УПИМ, 2023. С. 76-77.

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

Ischiodus // Палеонтологический портал «Аммонит.ру». URL: www.ammonit.ru/tag/5645/foto/44742.htm (дата обращения: 01.09.2024).

Общий список литературы / Reference List

Bradiodont // State Darwin Museum. URL: www.darwinmuseum.ru/subprojects/exposition/?hall=7&showcase=11&zone=1&id=100787 (accessed: 01.09.2024). (In Russian).

Helicoprion // Wikipedia. URL: ru.m.wikipedia.org/wiki/Геликоприон (accessed: 01.12.2008). (In Russian).

Morov V.P. Palaeontology // in the book: Mogutova Gora: Relations between man and nature /

Eds. S.V. Saxonov and S.A. Senator. Tolyatti: Kassandra, 2012. pp. 26-30. (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).

Parkhomenko E.A., Zenina Yu.V., Gunchin R.A. On the first discovery of *Edaphodon* chimaera in the Upper Cretaceous sediments of the Samara region // Issues of palaeontology and regional stratigraphy of the Phanerozoic of the European part of Russia: All-Rus. sci.-pract. conf. (Ulyanovsk, 22-25 Sept. 2023: coll. sci. proc. / Eds. V.P. Morov, M.A. Rogov, N.G. Zverkov. Undory: UPM, 2023. pp. 76-77. (In Russian).

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

Ischyodus // Palaeontological portal "Ammonit.ru". URL: www.ammonit.ru/tag/5645/foto/44742.htm (accessed: 01.09.2024). (In Russian).

Averianov A.O. Systematics of the Cretaceous-Paleogene chimaeroid fish of the genus *Elasmodus* (Chondrichthyes, Holocephali) // Paleontol. J. 2001. Vol. 35, No. 3. pp. 289-300.

Branson E.B. The Lower Embar of Wyoming and its fauna // J. Geol. 1916. No. 24 (7). pp. 639-664.

Dean B. Chimaeroid fishes and their development / Carnegie Inst. of Washington publ. No. 32. 1906. 194 p.

Hodnet J.P. Fossil inventories uncover Permian sharks in Western National parks // Park paleontology news. 2022. Vol. 14, No. 2. URL: www.nps.gov/articles/000/fossil-inventories-uncover-permian-sharks-in-western-national-parks.htm (accessed: 20.12.2024).

Sandalodus // Jurassic Park Institute Wiki. URL: jurassic-park-institute.fandom.com/wiki/Sandalodus (accessed: 20.12.2024).

Stahl B.J. Chondrichthyes III – Holocephali // Handbook of Paleichthyology. V. 4. / Ed. H.-P. Schultze. Munich: Verl. F. Pfeil, 1999. 164 p.

FOSSIL FISHES OF SAMARA REGION. Part 3. HOLOCEPHALI

© 2024 V.P. Morov¹, D.V. Varenov², R.A. Gunchin³, Y.V. Zenina³, I.V. Kolchin³, N.A. Kraynov³, I.V. Novikov⁴, M.L. Paperny³, E.A. Parkhomenko³

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 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 Holocephali findings in the interval from the Late Carboniferous to Late Cretaceous known from the territory of the Samara region.

Key words. fossil fishes, palaeoichthyofauna, Holocephali, Chondrichthyes, biodiversity, Samara region