

ГЕОЛОГИЯ

Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2025. Т. 25, вып. 3. С. 201–210

Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences, 2025, vol. 25, iss. 3, pp. 201–210

<https://geo.sgu.ru> <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2025-25-3-201-210>, EDN: RPPBFG

Научная статья

УДК 567.3:116.2(470.44)

Первая находка химеровой рыбы (Holocephali, 'Edaphodontidae') в нижнем мелу Среднего Поволжья

Е. В. Попов¹✉, Ю. В. Зенина²

¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

²Общественная организация «Самарское палеонтологическое общество», Россия, 443076, г. Самара, ул. Партизанская, д. 172

Попов Евгений Валериевич, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры исторической геологии и палеонтологии, elasmus74@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2229-0179>

Зенина Юлия Владимировна, независимый исследователь, yuliyazenina77@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0005-4521-6563>

Аннотация. Описывается находка мандибулярной зубной пластины химеровой рыбы *Ischyodus* sp. из нижнемеловых отложений севера Саратовского правобережья (пос. Возрождение, Хвалынский р-н). Предполагаемый возраст находки – нижний апт. Это первая находка остатков химеровых рыб в нижнемеловых (до-альбских) отложениях Среднего и Нижнего Поволжья и четвертая – в отложениях этого возраста в Восточной Европе. Обсуждается состав глобального раннемелового (до-альбского) комплекса химер, включающий 3-4 рода «эдафодонтид» и 1-2 рода ринохимерид, а также возможный путь миграции *Ischyodus thurmanni* в южное полушарие (Австралия) в раннемеловую эпоху.

Ключевые слова: Chimaeriformes, Chimaeroidei, *Ischyodus*, зубная пластина, аптский ярус, Саратовская область

Благодарность. Авторы благодарны В. П. Морозу (Самарский государственный технический университет) за организацию полевых работ в Хвалынском р-не в 2021 г. и Р. А. Гунчину (общественная организация «Самарское палеонтологическое общество») – за участие в них и всестороннюю помощь; проф. А. Ю. Гужикову (геологический факультет Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского) и проф. Е. Ю. Барабошкину (геологический факультет Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова) за обсуждение геологии нижнемеловых отложений севера Саратовской области; Н. Г. Звереву (Геологический институт РАН, Москва) – за замечания по содержанию статьи. Первый автор (ЕВП) благодарен Д. Уорду (Орпингтон, Англия), а также сотрудникам музея естествознания в Лондоне (NHMUK) д-ру Зерине Йохансон, д-ру Марте Рихтер и мисс Эмме Бернар за возможность изучения коллекций музея в 2007, 2012 и 2018 гг. соответственно.

Для цитирования: Попов Е. В., Зенина Ю. В. Первая находка химеровой рыбы (Holocephali, 'Edaphodontidae') в нижнем мелу Среднего Поволжья // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2025. Т. 25, вып. 3. С. 201–210. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2025-25-3-201-210>, EDN: RPPBFG

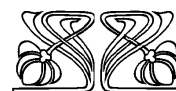
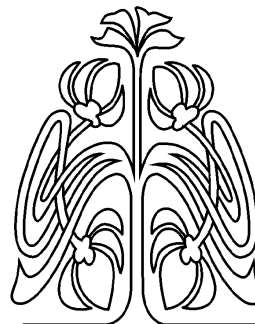
Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

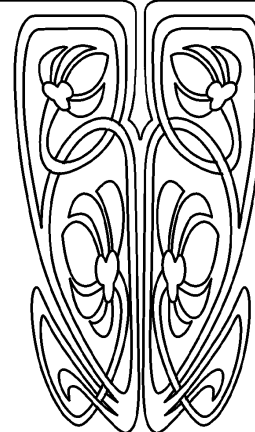
First Record of Chimaeroid Fish (Holocephali: 'Edaphodontidae') from the Lower Cretaceous of the Middle Volga Region

Е. В. Попов¹✉, Ю. В. Зенина²

© Попов Е. В., Зенина Ю. В., 2025



**НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ**





¹Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

²Public organization "Samara Paleontological Society", 172 Partizanskaya St., Samara 443076, Russia

Evgeny V. Popov, elasmodus74@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2229-0179>

Yulia V. Zenina, yuliyazenina77@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0005-4521-6563>

Abstract. The record of a mandibular tooth plate of the chimaeroid fish *Ischyodus* sp. from the Lower Cretaceous deposits of the north of the Saratov Volga River Right Bank is described. The presumed age of the find is the Lower Aptian. This is the first recorded occurrence of chimaeroid remains in the Lower Cretaceous (pre-Albian) deposits of the Middle and Lower Volga regions, and the fourth record in deposits of this age in Eastern Europe. The composition of the global Early Cretaceous (pre-Albian) chimaeroid assemblage, including 3-4 genera of "edaphodontids" and 1-2 genera of rhinochimaerids, and the possible migration path of *Ischyodus thurmanni* to the southern hemisphere (Australia) in the Early Cretaceous are discussed.

Keywords: Chimaeriformes, Chimaeroidei, *Ischyodus*, tooth plate, Aptian Stage, Saratov Region

Acknowledgments. The authors are grateful to Vladimir P. Morov (Samara State Polytechnic University) for organizing the field work in Khvalynsky District in 2021 and to Roman A. Gunchin (Public organization "Samara Paleontological Society") for his participation and comprehensive assistance; to Prof. Andrei Yu. Guzhikov (Faculty of Geology, Saratov State University) and Prof. Evgeny Yu. Baraboshkin (Faculty of Geology, Lomonosov Moscow State University) for discussing geology of the Lower Cretaceous deposits from the north of the Saratov Region; Nikolai G. Zverkov (Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow) for remarks on the paper. The first author (Evgeny V. Popov) is grateful to Dr. David J. Ward (Orpington, UK) as well as to the staff of the Natural History Museum in London (NHMUK) – Dr. Zerina Johanson, Dr. Martha Richter and Ms. Emma L. Bernard for the opportunity to examine the museum's collections in 2007, 2012 and 2018 respectively.

For citation: Popov E. V., Zenina Yu. V. First Record of Chimaeroid Fish (Holocephali: 'Edaphodontidae') from the Lower Cretaceous of the Middle Volga Region. *Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences*, 2025, vol. 25, iss. 3, pp. 201–210 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2025-25-3-201-210>, EDN: RPPBFG

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Химеровые рыбы (Holocephali, Chimaeroidei) в меловом периоде были широко распространены в мелководных эпиконтинентальных морях Лавразии [1]. В геологической летописи их остатки представлены преимущественно разрозненными зубными пластинами, реже – головными класперами самцов и спинными шипами, чрезвычайно редко – отпечатками яйцевых капсул и отпечатками скелетов [1]. Максимальное таксономическое и экологические разнообразие группы в мезозое и раннем кайнозое отмечено для альбских и сеноманских отложений Англии, Польши и европейской части России [2–5]. Анализ количества местонахождений ископаемых химер, известных с территории бывшего СССР, показал [6], что около половины их количества (23 из общего числа в 53 местонахождения) приходится на верхний мел и около четверти (12) – на отложения альба-сеномана.

При этом нижнемеловые (до-альбские) находки остатков химер в Восточной Европе исключительно редки и представлены всего тремя находками. Одна из них – отпечаток яйцевой капсулы химеры *Rhinochimaera caucasica* Obrichev, 1966¹ из нижнего (?) мела северного Кавказа [1, 11–13]. Две другие находки представлены единичными мандибулярными зубными

пластинами химеры *Stoilodon aenigma* Nessel et Averianov, 1996b, соответственно – из рязанского яруса² Подмоскovie [15] и готеривского яруса Чувашии [16]; обе были обнаружены совсем недавно.

Поволжье – особый регион для палеонтологии химеровых рыб. Именно в верхнемеловых отложениях Саратовской губернии (сеноман окрестностей г. Саратова) были сделаны одни из первых находок ископаемых химер в Российской Империи [17]. В Нижнем Поволжье располагается почти четверть (13 из 53) местонахождений их остатков в меловых и палеоценовых отложениях [6]. При этом немного позже их количество возросло до 54 [4], что превышает число всех известных местонахождений мезозоя и палеогена бывшего СССР, установленных десятилетием ранее [6]. Однако находки химер из нижнемеловых до-альбских отложений в Нижнем и Среднем Поволжье ранее совсем не были известны³, несмотря на широкое развитие морских отложений этого возраста в регионе [18], в частности – на Приволжской возвышенности (структурно – в Ульяновско-Саратовском прогибе).

В связи с этим интересна находка в нижнемеловых отложениях правого берега р. Волги в окрестностях пос. Возрождение (север Саратовского правобережья), сделанная в 2021 г. палеонтологами-любителями Самарского пале-

¹Некоторые исследователи придерживаются концепции классификации ископаемых яйцевых капсул химер по паратаксономической системе, как виды ихнорода *Chimaerotheca* Brown, 1946 [7]. Капсула с Кавказа классифицируется ими как *Chimaerotheca caucasica* (Obrichev, 1966) [6, 8–10 и др.].

²Рязанский ярус примерно соответствует берриасскому ярусу международной шкалы [14].

³Находка *Stoilodon* в готериве Чувашии [16] территориально относится к Верхнему Поволжью.



онтологического общества. Эта находка описывается в настоящей статье.

Изображенная зубная пластина хранится в Региональном музее Землеведения Саратовского государственного ун-та (коллекция СГУ № 155). Сравнительные материалы из нижнемеловых отложений Англии, цитированные в тексте, происходят из Музея естествознания в Лондоне – бывшего Британского музея (естественной истории), префикс к коллекционным номерам – NHMUK.

Местонахождение и материал

Описываемая зубная пластина происходит из правого берега р. Волги, напротив пос. Возрождение (Хвалынский р-н Саратовской области, в 15 км южнее границы с Ульяновской областью) (рис. 1). Находка была сделана в полосе приобья и представляет собой окатанный до гальки кусок сидеритовой конкреции с включенной в него зубной пластиной химеры неполной сохранности, а также карбонатным раковинным детритом.



Рис. 1. Схема расположения местонахождения (красная стрелка) зубной пластины химеры *Ischyodus* sp. (экз. СГУ № 155/376) на севере Саратовской области (цвет онлайн)

Обрывы правого берега р. Волги от г. Сызрань (Самарская обл.) до г. Балаково (Саратовская обл.) сложены нижнемеловыми отложениями [19]. Севернее пос. Возрождение в Хвалынском районе, в 12–14 км от места находки располагается известный разрез «Черный затон», где обнажаются барремские (до 30 м) и аптские (до 10 м) отложения [20–22]. К югу нижнемеловые отложения в целом погружаются и у следующего известного разреза «Федоровский створ» (в 2–3 км к югу от места находки) в береговых обрывах наблюдается уже сокращенная мощность баррема (около 26 м)

и увеличенная мощность нижнего апта (более 50 м) [20–21]. В шести км еще южнее (разрез «Ершовский створ») береговая часть сложена только отложениями нижнего апта (около 60 м); барремские отложения залегают уже ниже уреза воды [21]. В береговой полосе от «Черного затона» до «Ершовского створа» конкреции сидерита (как отдельные, разного размера, так и выдержанные прослой) известны из отложений пачек II и III баррема, но еще лучше они развиты в отложениях апта, присутствуя во всех выделенных здесь пачках (V–XII) нижнего и среднего апта [21].

Находки *ex situ* аммонитов зоны *volgensis* нижнего апта на бечевнике в секторе находки зубной пластины (при отсутствии ископаемых барремского яруса) позволяют условно увязать пластину химеры с прослоем сидеритов пачек XVa–XVb зоны *Deshayesites volgensis* нижнего апта (В. П. Мороз, личн. сообщ.).

Зубная пластина (рис. 2) разбита трещинами кальцита на 5 кусков разного размера, 2 медиальных из которых, вероятно, смещены относительно центрального, более крупного, так как тело симфизного тритора расположено под углом 45 град. к плоскости срединного тритора, что не характерно для мандибулярных пластин исхиодусов [23, Figs. 3F–H]. Кроме того, пластина лишена латерально-дистальной части вместе с задне-наружным тритором – очевидно окончательно попав в захоронение уже в поврежденном виде. С учетом наличия фрагментов раковинного детрита в куске породы рядом с пластиной, она могла попасть в локальное скопление детрита на дне бассейна до начала диагенеза. Структура витлокина сохранилась хорошо, имеет белый цвет. Видимая поверхность пластины разрушена вторично, на современном этапе переотложения. Распределение трабекулярного дентина (рис. 2, б: *tb*) в дистальной части образца, а более плотного склеродентина (рис. 2, б: *sot*) – в его медиальной четверти, позволяет говорить, что пластина развернута окклюзивной поверхностью вверх, на наблюдателя. На это также указывает более базальное положение передне-наружного тритора относительно срединного, в медиальном профиле пластины (рис. 2, в: *aot*).

Механическая препарировка медио-латеральной части (медиальнее срединного тритора) образца проводилась бормашинной Proxxon Micromot FBS 240/E (Proxxon, Германия) с твердосплавными бурами, что позволило вскрыть структуру передне-наружного тритора (рис. 2б, 2в, *aot*), который до этого не наблюдался. Зубная пластина была сфотографирована с использованием фотокамеры Nikon D5100 с макрообъективом Nikon Micro Nikkor 60 мм (Nikon, Япония) методом послойной съемки.

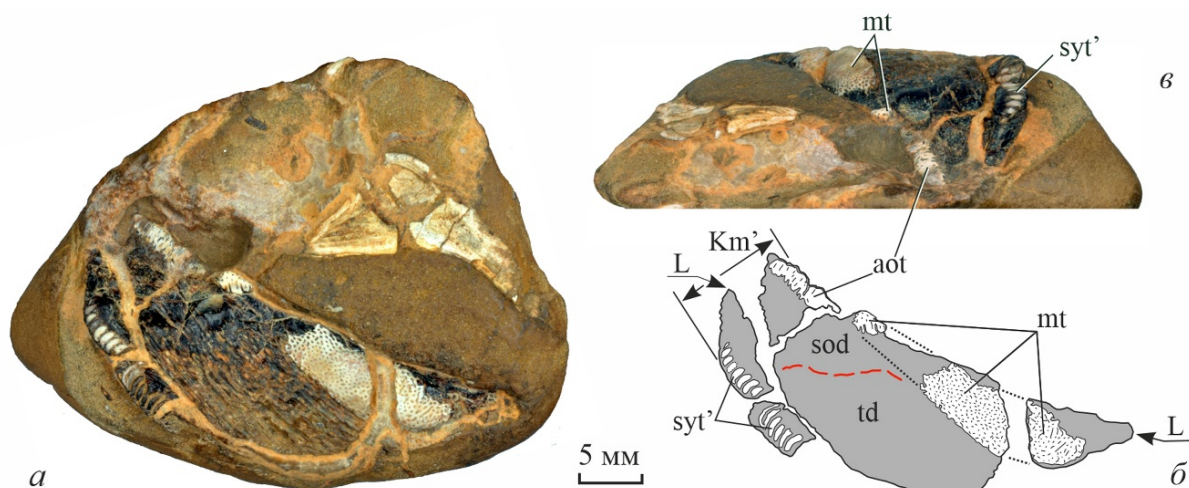


Рис. 2. Правая мандибулярная зубная пластина *Ischyodus* sp. (экз. СГУ № 155/376) из апта Среднего Поволжья и ее морфологическая интерпретация: а – окклюзивный вид; б – морфологическая интерпретация окклюзивной поверхности и основные используемые промеры. Черный точечный пунктир показывает края срединного тритора; красный пунктир показывает приблизительную границу склеродентина и трабекулярного дентина на разрушенной окклюзивной поверхности; в – медиальный вид зубной пластины. Масштабный отрезок (5 мм) универсален для всех фигур. Сокращения: aot – передне-наружный тритор; Km' – выбранная ширина (контрольный промер); L – максимальная медио-дистальная длина образца; mt – срединный тритор (васкулярный витлокин); sod – склеродентин (склеротический остеоидентин, по [32]); syt' – тело пластинчатого витлокина к симфизному тритору; td – трабекулярный дентин (цвет онлайн)

Терминология зубных пластин

Описательная терминология и измерения даны по представлениям первого автора [4, 5, 24, 25–30]. Для гиперминерализованной ткани (плеромин по [31]), формирующей давящие участки (триторы), использован термин «витлокин», следуя рекомендации британских коллег [32]. Основные обсуждаемые признаки показаны на рис. 2.

Авторы следуют системе химеровых рыб по Д. Дидье [33]; ископаемое семейство «Edaphodontidae» Owen, 1846 (*Edaphodon*, *Ischyodus*, и близкие к ним таксоны) рассматривается как сборное [15, 26].

Описание зубной пластины

Образец СГУ 155/376 (см. рис. 2, а–в) представляет собой неполную правую мандибулярную пластину, с медио-дистальной длиной 34 мм и выбранной шириной (Km') около 11 мм⁴. Имеются тела витлокина к трем триторам: васкулярному срединному (из трех частей), васкулярному передне-наружному и пластинчатому симфизному. Максимальная ширина срединного тритора 5.4 мм. Срединный тритор с овальным сечением, без бифуркации. Передне-наружный тритор сравнительно узкий, до 2 мм в ширину, расположен параллельно симфизному и приблизительно на одной линии со срединным, но имеет более

базальное заложение (тело витлокина к передне-наружному тритору расположено под срединным тритором). Наблюдаемая ширина симфизного тритора около 3 мм, витлокин тритора имеет четкую пластинчатую структуру. Другие триторы (задне-наружный, внутренний), обычные для мандибулярных пластин исхиодусов, не сохранились.

Сравнение и замечания

Комбинация пластинчатого симфизного тритора и простого по строению васкулярного срединного тритора характерна для «эдафодонтид» sensu stricto (*Ischyodus*, *Edaphodon*). Пластины эдафодонов при этом значительно латерально сжаты, и срединный тритор сильно смещен медиально, что не наблюдается в случае с экз. СГУ 155/376, а также имеет более базальное положение, чем передне-наружный тритор обсуждаемого образца [23, Fig. 3D–F; 34, рис. 1, б–в]. Комбинация сближенных триторов, подобная наблюдаемой на экз. СГУ 155/376, характерна для мандибулярных пластин химер рода *Ischyodus* Egerton, 1843 [1, Fig. 138F–K, 139D; 2, pl. IX, Figs. 1–4, 6–12; 5, Figs. 3A, 4A–B, F; 23, Fig. 3F–H].

В нижнем мелу известны два близких вида исхиодусов: *Ischyodus thurmanni* Pictet et Campiche, 1858 и *Ischyodus gubkini* Nessov in Nessov et al., 1988. Первый вид широко распро-

⁴Замер приблизительный, произведен между латеральным краем передне-наружного тритора и симфизным краем тела витлокина симфизного тритора (см. рис. 2, б) ввиду отсутствия симфизно-окклюзивного края пластины, располагавшегося над витлокином симфизного тритора [23, 30].



странён в Западной Европе – в апте-альбе Англии [1–3], альбе Швейцарии [35], верхнем альбе Польши [5, 36] и в (?) сеномане Англии [37]⁵. Также имеется находка этого вида в относительно глубоководных отложениях внешнего шельфа (outer-platform) валанжина Франции [38]⁶.

Вид *Ischyodus gubkini* был установлен по небной пластине с характерными дистальными сегментами наружного тритора, из верхнего альба Лебединского карьера в Белгородской области [40]. Как пишет Л. А. Несов с соавторами [40, с. 126]: «...есть 1–5 мелких триторов позади внешнего, они более мелкие, чем, например у *I. dolloi* из Западной Европы». С голотипом были ассоциированы «...нижнечелюстные пластинки широкие, длиной до 7.5 см, с очень большим медиальным тритором, в глубине нередко раздвоенным надвое и тесно сближенным с наружным тритором» [40, с. 126]. Массовый материал по этому виду происходит из верхнего альба – нижнего сеномана Стойленского и Лебединского карьеров в Белгородской области [4], из других местонахождений Восточной Европы зубные пластины этого вида не известны⁷. Таким образом, два нижнемеловых вида исхиодусов различаются особенностями строения небных пластин, диагностировать их по мандибулярным пластинам пока затруднительно. В связи с этим, а также с особенностями сохранности хвалынского образца – экз. СГУ 155/376 может быть классифицирован в открытой номенклатуре (*Ischyodus* sp.). Судя по размерам (Km' = 11 мм) пластина СГУ 155/376 принадлежала молодой особи. Этот размер соответствует нижнему значению в онтогенетической выборке мандибулярных пластин *Ischyodus gubkini* (Km = 10–33 мм: коллекция СГУ, [4]), а также наименьшим по размеру пластинам *Ischyodus thurmanni* в коллекции музея естествознания в Лондоне (NHMUK 47174, Km = 13 мм, NHMUK P4224, Km = 13)⁸.

Обсуждение

В мезозое отмечено два выраженных этапа диверсификации химероидей – в средней

юре и «среднем мелу» [4]. В келловейский век средней юры разнообразие химер увеличивалось до 9 родов – судя по комплексу из «оксфордской глины» Англии [42], а к концу юры сократившись до 4 родов химероидей [28, 43]. Наибольшее таксономическое и экологическое разнообразие приходится на альб-сеноман – из нескольких формаций в Западной Европе и европейской части России известно до 10–12 родов в одном комплексе [5, 37].

Нижнемеловая до-альбская летопись химеровых рыб очень скудна и представлена лишь немногочисленными находками в Англии [3, 37], по одной находке во Франции [38] и Австралии [44], а также упомянутыми ранее еще тремя находками в Европейской части России⁹. Единственный комплекс химер известен из аптских (Hyathe Bed Formation, Lower Greensand Group) отложений Англии, где определено всего два таксона: *Edaphodon sedgwicki* и *Ischyodus thurmanni*. Материал из этих отложений в коллекции музея естествознания в Лондоне (NHMUK) не превышает десятка зубных пластин (ЕВП, личн. набл.). При этом зубные пластины *Ischyodus thurmanni* характеризуются довольно крупными размерами (коллекция NHMUK: Km = 22–23 мм, Kp = 15 мм).

В подошве отложений Lower Greensand Group (или его латерального аналога Woburn Sand formation) залегает так называемый «копролитовый слой»¹⁰ («coprolite bed», Neocomian Bone bed, Neocomian Pebble Bed, и т. п.). Из него известны окатанные находки двух таксонов химер – *Edaphodon* sp. и *Ischyodus thurmanni*. Также здесь встречаются и пластины титонского (портландского) вида *Ischyodus townsendi*, также – в переотложенном состоянии¹¹ [2, 37]. Это указывает на то, что нижнемеловая (до-альбская) ассоциация химер Англии могла включать 3 вида «эдафодонтид»; каллоринхиды и ринохимериды пока остаются здесь не известны.

Еще один стойлодон был описан совсем недавно из нижнемеловых (берриаский ярус) отложений западной Германии (Земля Северный Рейн-Вестфалия) [48]. Сохранившаяся часть озубления от одной особи химеры включала пару мандибулярных пластин и одну неполную

⁵ Датировка вида в интервале турон-маастрихт [1, с. 137] ошибочна.

⁶ Мандибулярные пластины *Ischyodus thurmanni* из сантона Новой Зеландии, первоначально описанные как *Ischyodus brevirostris* Egerton, 1843 [39], относятся, скорее всего, к региональному эндемику, близкому к *Ischyodus dolloi* Leriche, 1902 (ЕВП, личн. набл.).

⁷ Совместное нахождение видов *Ischyodus gubkini* и *I. thurmanni* в сеномане и турон-сантоне Саратова [6, 41] не подтверждается, здесь встречен только один вид исхиодусов – *Ischyodus latus* Newton, 1878 [4].

⁸ Наиболее крупные мандибулярные пластины *Ischyodus thurmanni* в среднем в 2 раза крупнее, например: NHMUK 47180 (Km = 28 мм), NHMUK 35147 (Km = 23 мм).

⁹ *Edaphodon kelheimensis* Riess, 1887, ошибочно датированный как «апте-альб» [1, с. 140], происходит из сеноманских отложений окр. г. Келхейм (Kelheim) в Баварии, Германия (ЕВП, личн. набл.).

¹⁰ В основном этот материал поступал в коллекции во времена работы «копролитовой промышленности» на юго-востоке средней Англии – т. е. разработки базальных фосфоритовых конгломератов нижнемеловых и верхнемеловых формаций как фосфатного сырья для сельского хозяйства в 1850–1870 гг. [45–47].

¹¹ С учетом находки пластины *Ischyodus townsendi* (NHMUK P. 28430) в не переотложенном состоянии в альбских отложениях этот таксон является для нижнего мела транзитным [37].



небную пластину (авторы ошибочно определили ее как сошниковую). Материал был описан как новый вид *Stoilodon lindenbergi* Hornung et al., 2024. Ассоциация находки с солоноватоводными отложениями верхней части формации Истерберг (верхний берриас), откуда известны цельноскелетные остатки плезиозавров, может подтверждать высказанную ранее идею о специализации химер этого рода на питании падалью [15, 16]. Также эта находка может указывать на эвригалинность химер рода *Stoilodon*.

В целом в этот интервал времени в северо-западной Евразии разнообразие химер включало 3 таксона «эдафодонтид» (*Ischyodus thurmanni*, «*Ischyodus townsendi*», *Edaphodon sedgwicki*) и 2-3 таксона ринохимерид (*Stoilodon aenigma*, *Stoilodon lindenbergi*, *Rhinochimaera caucasica*) (рис. 3). При этом роды *Ischyodus* и *Stoilodon* являются для данного интервала времени транзитными таксонами, а род *Edaphodon* – появляется до апта.

Носатые химеры рода *Rhinochimaera* Garman, 1901 – наиболее эволюционно продвинутый современный таксон цельноголовых в составе трех современных видов [49]. Представители рода характеризуются специализированной зубной системой кусающего (режущего) типа и редукцией витлокина в структуре зубных пластин [50]. В ископаемом состоянии зубные пластины этого рода не известны. Однако к роду относят несколько ископаемых отпечатков яйцевых капсул [1], в том числе – *Rhinochimaera arenocola* Vozin, 1968 из верхнего триаса (карний) Якутии [51], одна из древнейших находок представителей подотряда. По особенностям строения такие ископаемые яйцевые капсулы слабо отличны от капсул современной ринохимеры, но заметно отличаются как от современных, так и ископаемых капсул подсемейства харриотин (*Harriotta* spp.) [1, 7, 52, 53]¹².

Одним из вероятных кандидатов на ассоциацию зубных пластин и яйцевых капсул ринохимер является род *Stoilodon*. Озубление стоилодона пока плохо известно, род установлен по одному типу зубных пластин, которые при первоописании были классифицированы как (?) сошниковые, но позже переопределены как мандибулярные пластины [15]. Не исключено, что зубные пластины *Stoilodon* и отпечатки яйцевых капсул *Rhinochimaera caucasica* принадлежат одному таксону ринохимерид. Факт territori-

ального сонахождения в нижнем мелу восточной Европы зубных пластин *Stoilodon* и яйцевой капсулы *Rhinochimaera caucasica* может косвенно свидетельствовать об их связи, тем более что *Stoilodon* первоначально классифицировался как ринохимерид [1, 55]¹³. Другие ринохимериды (*sensu* Б. Сталь [1]) с режущим озублением (*Amylodon*, *Lebediodon*) в нижнемеловых доальбских отложениях не известны. Транзитный и «скрытый» для нижнего мела (так называемый «таксон Лазаря», *Lazarus taxon*) род *Elasmodectes* с режущим озублением известен по цельноскелетным (голоморфным) образцам, у которых отсутствуют вытянутые роstralные хрящи – один из диагностических признаков семейства ринохимерид [56–59].

В южном полушарии, в Австралии, единственная нижнемеловая доальбская находка известна из аптской части «бульдожьего сланца» (*Bulldog Shale*) древнего бассейна Эроманга, первоначально описанная как вид *Edaphodon eyrensis* Long, 1985 [44, 60]. Голотип (и единственный образец) этого вида был переопределен недавно как древнейший представитель эндемичного для Австралии рода *Ptyktoptychion* Lees, 1986. Также это самый ранний из известных представителей химер в полярных широтах южного полушария [23, 61]. Предполагается его эволюция из морфологического состояния «*Ischyodus thurmanni*» [23]. Такая интерпретация указывает на кругосветное распространение вида *Ischyodus thurmanni* в до-аптское время. В Австралию этот вид мог мигрировать вдоль восточного шельфа Гондваны (рис. 3)¹⁴. Попав в итоге в полуизолированный бассейн Эроманга, этот вид эволюционировал в эндемичный для Австралии род *Ptyktoptychion* (апт-альб). Из среднеальбских и среднесеноманских отложений Западной Австралии известен уже вполне типичный комплекс химер, близкий к таковым из альбасеномана Европы [5]. Этот комплекс, однако, лишен представителей рода *Edaphodon*, типичного представителя позднемеловых ассоциаций химер Европы.

Таким образом, глобально раннемеловой (до-альбский) комплекс химер мог включать 3-4 рода «эдафодонтид» («*Ischyodus townsendi*» мог представлять отдельный род, отличный от основной массы юрских и меловых исхиодосов [63]) и 1-2 рода ринохимерид.

¹²Морфотипы капсул хорошо диагностируют современные семейства химеровых рыб [13, 33, 52–54].

¹³Нами ранее [15] род *Stoilodon* был отнесен к семейству «Edaphodontidae», а немецкие палеонтологи [48] предложили рассматривать этот род в составе семейства incertae sedis надсемейства (крановой группы) Chimaeroidea. Этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении.

¹⁴Преимущественно мелководный образ жизни, очевидно, препятствовал юрским и меловым химерам перемещаться через океанские пространства и их возможные миграции скорее всего проходили вдоль шельфа. Современные семейства химер (*Chimaeridae*, *Rhinochimaeridae*) перешли к обитанию на большие глубины континентального склона (мезо- и батипелагические обстановки) в олигоцене [6], или, менее вероятно, после мел-палеогенового вымирания [62], тогда как каллоринхиды сохранили сравнительно мелководный (прибрежный и эпипелагический) образ жизни, но были оттеснены в южное полушарие [49].

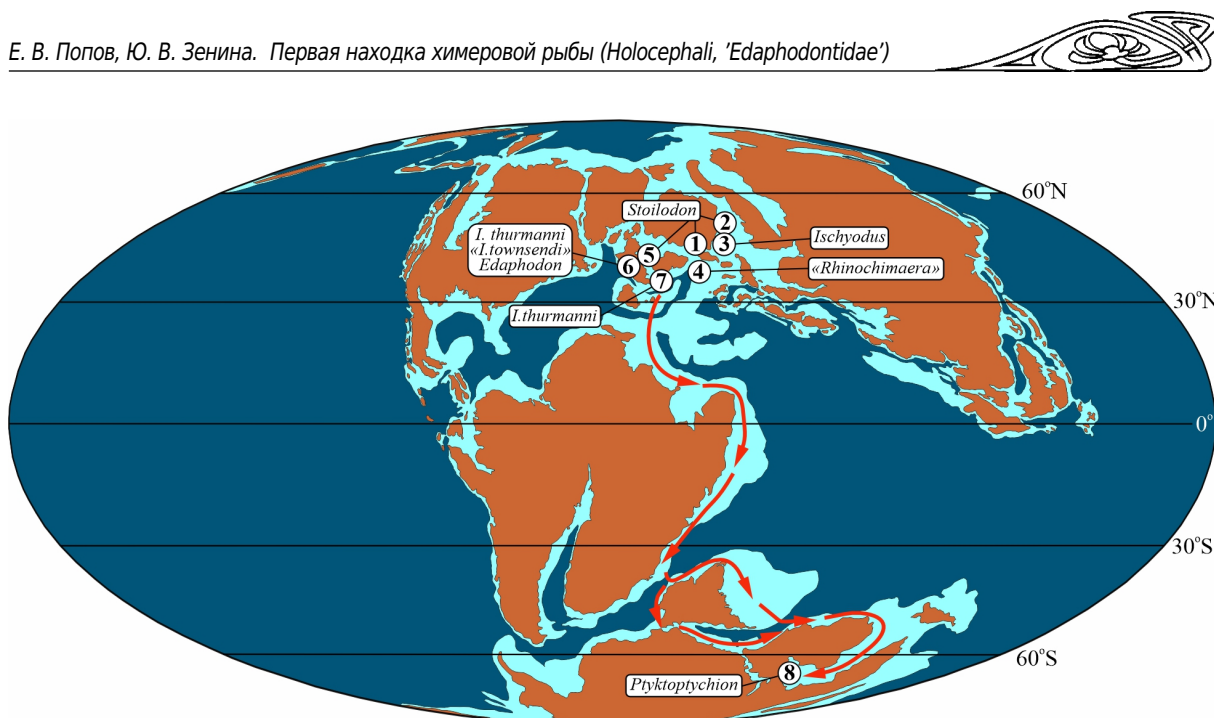


Рис. 3. Палеогеографическая карта начала аптского века (120 млн л. н.) по [67, с изменениями], и расположение известных находок нижнемеловых (до-альбских) химеровых рыб. Светло-коричневая заливка показывает массивы суши, темно-синяя – океаны, светло-синяя – шельф и мелководные моря. Красными стрелками показан возможный маршрут миграции химер *Ischyodus thurmanni* из Западной Европы в Австралию (древний бассейн Эроманга) по восточному шельфу Гондваны. Условные обозначения: места находок нижнемеловых (до-альбских) остатков химер: 1 – *Stoilodon aenigma*, рязанский ярус Подмосковья [15]; 2 – *Stoilodon aenigma*, готерив Чувашии [16]; 3 – *Ischyodus* sp., апт Саратовского Поволжья (данная статья); 4 – *Rhinochimaera caucasica* (яйцевая капсула), нижний (?) мел Северного Кавказа [12, 13]; 5 – *Stoilodon lindenbergi*, берриас Германии [48]; 6 – *Ischyodus thurmanni*, *Edaphodon sedgwicki* и «*Ischyodus townsendi*», апт Англии [2, 37]; 7 – *Ischyodus thurmanni*, валанжин южной Франции [38]; 8 – *Ptyktoptychion eyrensis*, апт Австралии [23, 44] (цвет онлайн)

Раннемеловой (до-альбский) этап низкого разнообразия химероидей, очевидно отражает глобально низкий эвстатический уровень океана, существенно уменьшивший площади шельфа и эпиконтинентальных морей [64], что привело к формированию преимущественно солоноватоводных, опресненных и/или континентальных обстановок (например, формации Вельд в Англии). Это также нашло отражение в ограниченности морских шельфовых комплексов эласмобранхий – в западной Европе их известно всего несколько [38, 65, 66]. В связи с этим дальнейший поиск новых комплексов хрящевых рыб может быть сосредоточен на районах развития эпиконтинентальных морских отложений нижнего мела. Одним из таких районов является Ульяновско-Саратовский прогиб, где широко развиты терригенные отложения нижнего мела (готерив-альб), общей мощностью до 270 м [18]. Систематический поиск здесь остатков хрящевых рыб позволит лучше оценить разнообразие группы на северо-восточной окраине бассейна Перите-тис и лучше понять особенности ее эволюции на раннемеловом этапе.

Заключение

На основании вышеизложенного можно сформулировать некоторые выводы.

1. Из аптских (предположительно нижеаптских) отложений севера Саратовского правобережья описана находка мандибулярной зубной пластины химеровой рыбы *Ischyodus* sp. (семейство «Edaphodontidae»), близкой к видам *Ischyodus thurmanni* и *Ischyodus gubkini*.

2. Это первая находка остатков химеровых рыб в нижнемеловых (до-альбских) отложениях Среднего и Нижнего Поволжья и четвертая – в отложениях этого возраста в Восточной Европе.

3. Нижнемеловые (до-альбские) находки химер в мире очень редки; по имеющимся данным глобальный комплекс химер этого времени мог включать 3-4 рода «эдафодонтид» (*Ischyodus*, «*Ischyodus townsendi*», *Edaphodon*, *Ptyktoptychion*) и 1-2 рода ринохимерид (*Stoilodon*, яйцевые капсулы «*Rhinochimaera*»).

4. Сравнительно низкое разнообразие раннемелового (до-альбского) глобального комплекса химер могло быть связано с глобально низким эвстатическим уровнем океана, существенно уменьшившим площади шельфа и эпиконтинентальных морей, где обитали химеры мелового периода.

5. Раннемеловая миграция вида *Ischyodus thurmanni* в южное полушарие (Австралия, бассейн Эроманга) могла проходить вдоль восточного шельфа Гондваны.



Библиографический список

1. Stahl B. J. Handbook of Paleichthyology. Part 4. Chondrichthyes III. Holocephali / ed. H.-P. Schultze. Munchen, 1999. P. 1–164.
2. Newton E. T. The chimaeroid fishes of the British Cretaceous rocks // Mem. Geol. Surv. UK, 1878. Vol. 4. P. 1–62.
3. Woodward A. S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part 2. London : Taylor and Francis, 1891. 567 p.
4. Попов Е. В. Меловые и палеоценовые химеровые рыбы (Holocephali, Chimaeroidei) юга Европейской России (морфология, система, стратиграфическое распространение) : дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Саратов, 2004. 480 с. EDN: NMTVIB
5. Popov E. V., Machalski M. Late Albian chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei) from Annopol, Poland // Cret. Res. 2014. Vol. 47. P. 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.09.011>, EDN: SKKBNH
6. Несов Л. А., Аверьянов А. О. Древние химерообразные рыбы России, Украины, Казахстана и Средней Азии. 1. Некоторые экологические особенности химер и обзор местонахождений // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 7. 1996. Вып. 1 (7). С. 3–10. EDN: TERXKV
7. Brown R. W. Fossil egg capsules of Chimaeroid fishes // J. Paleontol. 1946. Vol. 20, № 3. P. 261–266.
8. Fischer J., Licht M., Schneider J. W., Kriwet J., Buchwitz M., Kogan I. Stratigraphic record, producer assignment and phylogeny of chondrichthyan egg capsule morphotypes // Palaeobiology & Geobiology of Fossil Lagerstätten through Earth History. A Joint Conference of the “Paläontologische Gesellschaft” and the “Palaeontological Society of China” / eds. Joachim Reitner, Yang Qun, Wang Yingdong and Mike Reich. Göttingen, Germany, September 23–27, 2013. Universitätsverlag Göttingen, 2013. Abstract Volume. P. 50.
9. Harrison G. W. M., Kirkland J. I., Fischer J., San Miguel G., Wood J. R., Santucci V. L. Two Chimaeroid egg case remains from the Late Cretaceous, Mesa Verde National Park, Colorado, U.S.A. // Fossil Record 7: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletins. 2021. Vol. 82 / eds. S. G. Lucas, A. P. Hunt, A. J. Lichtig. P. 113–120.
10. Duffin C. J., Lauer B., Lauer R. Chimaeroid egg cases from the Late Jurassic of the Solnhofen area (S Germany) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen. 2022. Vol. 306, № 2. P. 161–175. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2022/1101>, EDN: UROSZU
11. Эйхгорн Т. Ф. Географическое распространение химер в мезозойско-кайнозойских морях СССР // Ежегодник ВПО. 1968. Т. XVIII. С. 366.
12. Обручев Д. В. Подкласс Holocephali. Целноголовые, или химеры // Основы палеонтологии : справочник для палеонтологов и геологов СССР. Бесчелюстные, рыбы. М. : Наука, 1964. С. 238–266.
13. Обручев Д. В. Ископаемые яйцевые капсулы химер // Палеонтол. журн. 1966. № 3. С. 117–124.
14. Rogov M. A., Zakharov B. A., Pechevitskaya E. B., Vishnevskaya V. S., Zver'kov N. G., Baraboshkin E. Ю. Волжский ярус верхней юры и рязанский ярус нижнего мела Панбореальной биогеографической надобласти // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2024. Т. 32, № 6. С. 30–73. <https://doi.org/10.31857/S0869592X24060027>, EDN: VZMIVJ
15. Попов Е. В., Ефимов В. М. Новые находки химер рода *Stoilodon* Nessov et Averianov, 1996 (Holocephali, Chimaeroidei) в поздней юре и раннем мелу Европейской части России // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2012. Т. 12, вып. 1. С. 66–79. EDN: TBRXSV
16. Березин А. Ю., Александров А. Н. Геология и тафономия находки плезиозавра и химеровой рыбы из отложений готерива нижнего мела Присурского заповедника // Естественнонаучные исследования в Чувашии : материалы докладов региональной науч.-практ. конференции (г. Чебоксары, 17 ноября 2016 г.). Чебоксары : Рекламно-полиграфическое бюро «Плак-кат», 2016. Вып. 3. С. 38–46. EDN: EYPBZP
17. Синцов И. Ф. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии // Материалы по геологии России. СПб. : Изд-во Император. Академии наук, 1872. Т. 4. С. 1–127.
18. Морозов Н. С., Бушинский Г. И., Ротенфельд В. М., Дубейковский С. Г. Меловая система. Нижний отдел // Геология СССР. Т. XI. Поволжье и Прикамье. Часть I. Геологическое описание / ред. Г. И. Блом, Н. А. Громович, Р. Б. Давыдов, А. П. Капустин, Е. И. Тихвинская, К. Р. Чепиков. М. : Недра, 1967. С. 521–543.
19. Милановский Е. В. Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья. Л. : Гостоптехиздат, 1940. 276 с.
20. Барабоскин Е. Ю., Михайлова И. А. Новая стратиграфическая схема нижнего апта Среднего Поволжья // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2002. Т. 10, № 6. С. 82–105.
21. Baraboshkin E. Early Cretaceous palaeogeography of the Russian Platform // Cretaceous Project 200. Vol. 2 : Regional Studies / eds. M. B. Hart, S. J. Batenburg, B. T. Huber, G. D. Price, N. Thibault, M. Wagreich, I. Walaszczyk. Geological Society. London. Special Publications, 2024. Vol. 545, № 1. P. 585–626. <https://doi.org/10.1144/sp545-2023-132>, EDN: NPHXFE
22. Guzhikov A. Y., Baraboshkin E. J., Birbina A. V. New palaeomagnetic data for the Hauterivian – Aptian deposits of the Middle Volga region: A possibility of global correlation and dating of time-shifting of stratigraphic boundaries // Russian Journal of Earth Sciences. 2003. Vol. 5. P. 401–430. <https://doi.org/10.2205/2003ES000137>, EDN: SCWSVX
23. Popov E. V. Systematic reassessment of *Edaphodon eyrensis* Long, 1985 (Holocephali, Chimaeroidei) from the Early Cretaceous of South Australia // Journal of Vertebrate Paleontology. 2020. Vol. 40, № 6. Art. e1884564. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1884564>, EDN: UDQJMR
24. Попов Е. В. Новые данные по морфологии зубных пластин химеровых рыб рода *Ischyodus* из мела и палеогена Центральной России и Поволжья // Труды Зоологического института РАН. 1999. Т. 277. С. 67–82.
25. Попов Е. В. Новый род слоновых химер (Holocephali: Callorhynchidae) из верхнего келловоя Саратовского



- Поволжья, Россия // Палеонтол. журн. 2003. № 5. С. 59–66. EDN: OOQVUT
26. Попов Е. В., Безносоев П. А. Остатки химер (Holocephali: Chimaeroidei) из верхнеюрских отложений Республики Коми // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2006 / под ред. А. Ю. Розанова, А. В. Лопатин, П. Ю. Пархаева. М. : ПИН РАН. 2006. С. 55–64.
27. Попов Е. В., Шаповалов К. М. Новые находки химеровых рыб (Holocephali, Chimaeroidei) в юре европейской части России // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2007 / под ред. А. Ю. Розанова, А. В. Лопатин, П. Ю. Пархаева. М. : ПИН РАН, 2007. С. 25–47.
28. Попов Е. В., Шаповалов К. М. Новый род слоновых химер (Holocephali: Callorhynchidae) из поздней юры центральной России // Палеонтол. журн. 2021. № 4. С. 55–65. <https://doi.org/10.31857/S0031031X21040127>, EDN: NUBNPY
29. Popov E. V., Delsate D., Felten R. A new callorhynchid genus (Holocephali, Chimaeroidei) from the early Bajocian of Ottange-Rumelange, on the Luxembourg-French border // Paleontological Research. 2019. Vol. 23, № 3. P. 220–230. <https://doi.org/10.2517/2018PR021>, EDN: UPQCLA
30. Popov E. V., Johns M. J., Suntok S. A New Genus of Chimaerid Fish (Holocephali, Chimaeridae) from the Upper Oligocene Sooke Formation of British Columbia, Canada // J. Vert. Paleontol. 2020. Vol. 40, № 1. Art. e1772275. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1772275>, EDN: QOGCBT
31. Ørvig T. Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. 5. Ptyctodontid tooth plates and their bearing on holocephalan ancestry: the condition of chimaerids // Zool. Scripta. 1986. Vol. 14. P. 55–79. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1985.tb00178.x>
32. Smith M. M., Underwood C., Goral T., Healy C., Johanson Z. Growth and mineralogy in dental plates of the holocephalan *Harriotta raleighana* (Chondrichthyes): novel dentine and conserved patterning combine to create a unique chondrichthyan dentition // Zool. Lett. 2019. Vol. 5, № 11. P. 1–30. <https://doi.org/10.1186/s40851-019-0125-3>, EDN: NBCMJX
33. Didier D. A. Phylogenetic systematics of extant chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei) // Amer. Mus. Novit. 1995. Vol. 3119. P. 1–86.
34. Попов Е. В., Ярков А. А. Новый гигантский *Edaphodon* (Holocephali: Edaphodontidae) из березовских слоев (нижний палеоцен) Волгоградского Поволжья // Палеонтол. журн. 2001. № 2. С. 76–80.
35. Agassiz L. Recherches sur les Poissons Fossiles. 15th and 16th livraisons. Neuchâtel, 1843.
36. Radwanski A. *Ischyodus thurmanni* Pictet & Campiche and other chimaeroid fishes from the Albian-Cenomanian of the Holy Cross Mountains (Poland) // Acta Palaeontologica Polonica. 1968. Vol. 13. P. 315–322.
37. Popov E. V. A revision of the chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei) from the British Cretaceous // Acta Geologica Polonica. 2008. Vol. 8, № 2. P. 243–247. EDN: LLAZUH
38. Guinot G., Cappetta H., Adnet S. A rare elasmobranch assemblage from the Valanginian (Lower Cretaceous) of southern France // Cretaceous Research. 2014. Vol. 48. P. 54–84. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.11.014>
39. Newton E. T. On two chimaeroid jaws from the Lower Greensand of New Zealand // Quarterly Journal of the Geological Society. 1876. Vol. 32, № 1–4. P. 326–331. <https://doi.org/10.1144/gsl.Jgs.1876.032.01-04.38>
40. Несов Л. А., Мертинене Р. А., Головнева Л. Б., Потанова О. Р., Саблин М. В., Абрамов А. В., Бугаенко Д. В., Налбандян Л. А., Назаркин М. В. Новые находки остатков древних организмов в Белгородской и Курской областях / отв. ред. В. С. Ипатов // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав : мужвуз. сб. Л. : Изд-во ЛГУ, 1988. С. 124–131.
41. Аверьянов А. О., Гликман Л. С. Остатки химер (Chondrichthyes, Holocephali) из «губкового горизонта» верхнего мела Саратова // Палеонтол. журн. 1994. № 2. С. 119–122.
42. Popov E. V., Ward D. J., Matheau-Raven E. A revision of the chimaeroid fishes (Chimaeroidei) from the Lower Oxford Clay (Middle Jurassic, Callovian) of Cambridgeshire, England // The Palaeontological Association, 56th Annual Meeting (December 16–18, 2012, Dublin, Ireland). Programme and Abstracts, 2012. P. 85.
43. Попов Е. В. Новые данные по химеровым рыбам (Chondrichthyes, Holocephali) из юры Европейской России // «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии» : тез. докл. Всерос. совещания (г. Москва, 21–22 ноября 2005 г.), М. : ГИН РАН. 2005. С. 199–200. EDN: GPARTD
44. Long J. A. A new Cretaceous chimaeroid (Pisces, Holocephali) from southern Australia // Transactions of the Royal Society of South Australia. 1985. Vol. 109, № 2. P. 49–53.
45. Grove R. The Cambridgeshire coprolite mining rush. Cambridge : Oleander Press, 1976. P. 1–51.
46. Grove R. Coprolite mining in Cambridgeshire // The Agricultural History Review. 1976. Vol. 24, № 1. P. 36–43.
47. Kelly S. R. A., Rolfe K. R. The “coprolite” bearing Woburn Sands Formation, Lower Greensand Group (Aptian) at Upware, Cambridgeshire, UK // Proceedings of the Geologists' Association. 2020. Vol. 131. P. 334–352. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2020.03.011>, EDN: PBGJOV
48. Hornung J. J., Mulder E. W. A., Nyhuis C. J., Sachs S. A new species of *Stoilodon* (Chondrichthyes: Holocephali) from the Lower Cretaceous of Germany, representing the first record of this chimaeroid genus from Western Europe // Geologie und Paläontologie in Westfalen. 2024. Bd. 98. S. 25–41.
49. Didier D. A., Kemper J. M., Ebert D. A. Phylogeny, Biology, and Classification of Extant Holocephalans // Biology of Sharks and their Relatives (2nd ed.) / eds. J. C. Carrier, J. A. Musick, M. R. Heithaus. Boca Raton, Florida : CRC Press, 2012. P. 97–124. <https://doi.org/10.1201/b11867>
50. Herman J., Hovestadt-Euler M., Hovestadt D. C., Stehmann M. Contributions to the study of the comparative



- morphology of teeth and other relevant ichthyodolites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Part C: Holocephali. 1: Order Chimaeriformes – Suborder Chimaeroidei – family Callorhynchidae – subfamily Callorhynchinae – genus *Callorhynchus*, family Chimaeridae – Genera: *Chimaera* and *Hydrolagus*, family Rhinochimaeridae – Genera: *Harriotta*, *Neoharriotta*, and *Rhinochimaera* // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie. 2001. Vol. 71. P. 5–35.
51. Вozин В. Ф. Яйцевые капсулы химер из триаса Якутии // Геология и геофизика. 1968. № 8. С. 67–77.
52. Fischer J., Licht M., Kriwet J., Schneider J. W., Buchwitz M., Bartsch P. Egg capsule morphology provides new information about the interrelationships of chondrichthyan fishes // Journal of Systematic Palaeontology. 2014. Vol. 12, № 3. P. 389–399. <https://doi.org/10.1080/14772019.2012.762061>
53. Zhao Y., Bestwick J., Fischer J., Bastiaans D., Greif M., Klug C. The first record of a shortnose chimaera-like egg capsule from the Mesozoic (Late Jurassic, Switzerland) // Swiss Journal of Palaeontology. 2025. Vol. 144, № 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.1186/s13358-025-00352-x>
54. Dean B. Chimaeroid fishes and their development // Carnegie Institution of Washington, Publication № 32. Washington, D. C., 1906. 194 p.
55. Несов Л. А., Аверьянов А. О. Древние химерообразные рыбы России, Украины, Казахстана и Средней Азии. II. Описание новых таксонов // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 7. 1996. Вып 3 (21). С. 3–10.
56. Woodward A. S. The Fossil Fishes of the English Chalk. London : 1911. Part VI. P. 185–224.
57. Ward D., Bernard E., Richter M., Popov E. V. The first holomorphic fossil chimaeroid fish (Chondrichthyes, Holocephali) from the Mesozoic of Africa // The Palaeontological Association, 58th Annual Meeting. Programme, abstracts and AGM papers (December 16–19, 2014, University of Leeds). 2014. P. 102–103.
58. Popov E. V. A revision of the Late Mesozoic chimaeroid genus *Elasmodectes* (Holocephali, Chimaeroidei) // Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts. 2014. P. 207.
59. Lauer B. H., Lauer R. H., Bernard E. L., Duffin C. J., Popov E. V., Ward D. J. Observations on the Mesozoic chimaeroid, *Elasmodectes* Newton, 1878 // 79th SVP 2019 Annual Meeting (October 9–12, 2019). Brisbane, Australia, 2019. P. 138.
60. Berrell R. W., Boisvert C., Trinajstić K., Siverson M., Alvarado-Ortega J., Cavin L., Salisbury S. W., Kemp A. A review of Australia's Mesozoic fishes // Alcheringa. 2020. Vol. 44, № 2. P. 286–311. <https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1701078>, EDN: JUQPOG
61. Popov E. V., Rogov M. A. Polar Records of Chimaeroid Fishes (Holocephali, Chimaeroidei) from the Upper Cretaceous of Eastern Siberia // Paleontological Journal. 2024. Vol. 58, suppl. 4. P. S434–S444. <https://doi.org/10.1134/S0031030124601786>
62. Brownstein C. D., Near T. J., Dearden R. P. The Palaeozoic assembly of the holocephalan body plan far preceded post-Cretaceous radiations into the ocean depths // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2024. Vol. 291, № 2033. Art. 20241824. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.1824>, EDN: FEPMPVK
63. Попов Е. В. Новые данные по составу рода *Ischyodus* Egerton, 1843 (Pisces, Holocephali, Chimaeroidei) // Палеонтология, палеобиогеография и палеоэкология : материалы LIII сессии Палеонтол. о-ва при РАН (Санкт-Петербург, 2–6 апреля 2007 г.) / Всероссийский научно-исследовательский геологический институт имени А. П. Карпинского (ВСЕГЕИ). СПб., 2007. С. 104–105.
64. Haq B. U. Cretaceous eustasy revisited // Global and Planetary Change. 2014. Vol. 113. P. 44–58. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2013.12.007>, EDN: SSWOMF
65. Underwood C. J., Mitchell S. F., Veltcamp K. J. Shark and ray teeth from the Hauterivian (Lower Cretaceous) of north-east England // Palaeontology. 1999. Vol. 42, № 2. P. 287–302. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00074>
66. Underwood C. J. Barremian and Aptian (Cretaceous) sharks and rays from Speeton, Yorkshire, NE England // Proceedings of the Yorkshire Geological Society. 2004. Vol. 55, № 2. P. 107–118. <https://doi.org/10.1144/pygs.55.2.107>
67. Blakey R. World paleogeographic maps. Mollweide projection. 2013. URL: <http://cpgeosystems.com/globaltext2.html> (дата обращения: 01.10.2013).

Поступила в редакцию 12.02.2025; одобрена после рецензирования 26.04.2025; принята к публикации 29.05.2025; опубликована 30.09.2025

The article was submitted 12.02.2025; approved after reviewing 26.04.2025; accepted for publication 29.05.2025; published 30.09.2025