

*На правах рукописи*



Триколиди Филипп Анастасович

**ЭЛАСМОБРАНХИИ МЕЛА И НИЖНЕГО ПАЛЕОЦЕНА  
КРЫМА**

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук

Санкт-Петербург - 2022

Работа выполнена во Всероссийском научно-исследовательском геологическом институте им. А. П. Карпинского (ФГБУ «ВСЕГЕИ»)

**Научный руководитель:**

**Аверьянов Александр Олегович**, доктор биологических наук, профессор РАН, зав. Лабораторией териологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт Российской академии наук»

**Официальные оппоненты:**

**Брагина Любовь Георгиевна**, доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник лаборатории микропалеонтологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Геологический институт Российской академии наук

**Малышкина Татьяна Петровна**, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник лаборатории стратиграфии и палеонтологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт геологии и геохимии им. академика А. Н. Заварицкого Уральского отделения Российской академии наук

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита диссертации состоится 28 сентября 2022 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка Российской академии наук по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, конференц-зал

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/f99/b5q61jsplsapt4gmqf3oybr77etioma.pdf>.

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью организации, просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Ученому секретарю диссертационного совета. Отсканированный отзыв высылать по адресу: [konovalovavera@mail.ru](mailto:konovalovavera@mail.ru), факс +7(495)339-12-66.

Автореферат разослан «    »

2022 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета,  
кандидат геолого-минералогических наук



В. А. Коновалова

## ВВЕДЕНИЕ

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

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

**Основными задачами** исследования являлись:

1. Описание основных разрезов меловых и пограничных палеогеновых отложений Крыма, содержащих остатки изученных эласмобранхий.
2. Оптимизация и поиск наиболее эффективной методики обработки пород с целью выделения максимально представительных комплексов микроостатков эласмобранхий.
3. Установление таксономического состава эласмобранхий и особенностей их стратиграфического и географического распространения по находкам зубов.
4. Монографическое описание зубов меловых и датских эласмобранхий Крыма.

**Материалом исследования** послужили сборы остатков эласмобранхий, периодически проводившиеся автором в течение 22 лет, а также переданные автору зубы эласмобранхий. Всего из меловых и датских отложений Крыма выделено и изучено 3317 зубов и плакоидной чешуи из 33 меловых и 9 палеогеновых местонахождений, из них автором обнаружено порядка 3000. Сравнительным материалом послужили коллекции Зоологического института (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Палеонтологического института (ПИН РАН,

Москва), Саратовского государственного университета (СГУ), Государственного Дарвиновского музея (Москва) и сборы автора из меловых отложений Актюбинского Приуралья (Казахстан).

**Научная новизна и личный вклад автора.** Впервые выделен доаптский комплекс зубов эласмобранхий в крымском регионе, а в верхнем мелу и нижнем палеоцене обнаружены достаточно разнообразные комплексы с редкими формами, расширяющими их стратиграфический интервал распространения. Показаны особенности географического распространения некоторых родов акул, рассмотренных в данной работе. Для некоторых групп, таких как гексанхиды (род «*Notidanodon*» и *Hetranchias*) автором проведена ревизия и разработана особая методика анализа признаков, позволяющая строить морфологические ряды таксонов во времени, где выявляется их вероятная филогенетическая взаимосвязь. Семейство Cretodontidae рассматривается как валидное в объеме, предложенном В.И. Железко. Оно включает рода *Cretodus*, *Protolamna*, *Leptostyrax* и *Archeolamna*. Часто находимые в отложениях берриаса – готерива зубы гибодонтных акул свидетельствуют о близости береговой линии и наличии в это время в регионе крупных речных бассейнов. Для извлечения микромерных зубов хрящевых рыб впервые применена методика, используемая в практике микропалеонтологических исследований для извлечения из проб конодонтов. Она дала положительные результаты при обработке различных типов пород нижнемеловых, верхнемеловых (маастрихт) и датских отложений, в результате чего были получены первые данные по количеству и разнообразию микромерных зубов эласмобранхий для нижнего мела, и подтверждены данные предыдущих исследователей для маастрихтских и датских отложений Крыма. Это позволило расширить ареал расселения некоторых из обнаруженных форм эласмобранхий.

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

**Основные защищаемые положения:**

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

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

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

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

**Апробация работы.** Основные положения работы докладывались автором на всероссийских и международных совещаниях. На сессиях (LIX, LXI, LXIII, LXIV, LXV) Палеонтологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 2013, 2015, 2017, 2018, 2019), на III Всероссийской научной конференции «Практическая микротомография» (Санкт-Петербург, 2014), на IV и IX Всероссийском совещании «Меловая система России и ближнего зарубежья: Проблемы стратиграфии и палеогеографии» (Новосибирск, 2008; Белгород, 2018), на XIII конференции Европейского общества палеонтологии позвоночных «13th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists» (Opole, Poland, 2015).

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

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

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность своим учителям и руководителям В.А. Прозоровскому, Л.С. Гликману, Т.Н. Богдановой и А.О. Аверьянову (ЗИН РАН). Также благодарю А.И. Тищенко (КФУ, Симферополь) за передачу для изучения практически всей своей коллекции ископаемых зубов акул Крыма. Особую благодарность хочется выразить В.К. Голубеву (ПИН РАН) за предоставленную для изучения коллекцию зубов акул, часть из которой приходится на сборы А.С. Алексеева и К.М. Шаповалова. Автор признателен Л.Ф. Копаевич (МГУ) и В.В. Аркадьеву (СПбГУ) за передачу зубов акул, собранных в разные годы студентами соответствующих ВУЗов. Благодарю А.С. Алексеева, В.В. Аркадьева, Е.Ю. Барабошкина (МГУ), Э.М. Бугрову (ФГБУ «ВСЕГЕИ») и И.Ю. Бугрову (СПбГУ) за консультации и ощутимую помощь при написании работы. Глубокую благодарность автор выражает И.В. Новикову (ПИН РАН), Ю.Н. Савельевой, А.А. Федоровой (АО «Геологоразведка») за передачу зубов акул из различных стратиграфических горизонтов мела и палеогена Крыма. Неоценимую помощь в сборе палеонтологического материала оказали студенты разных лет выпусков и коллекционеры-любители К.С. Селезнев, В.А. Перминов, В.И. Пологов, Н.И. Пологова, Б.А. Зайцев, Ю.О. Жуков, В.В. Родионов,

С.Ю. Енгальчев, Д.И. Леонтьев и В.В. Малахов. Большую помощь в сборе и транспортировке палеонтологического материала оказали А.Ю. Вовшина, К.А. Королькова, А.В. Максимов (ФГБУ «ВСЕГЕИ») и В.С. Абушкевич. Благодарю также Е.В. Попова (СГУ) за возможность ознакомления с коллекцией зубов из Саратовского Университета, С.П. Нилова (СПБГУ) за операторскую работу на томографе. Благодарю В.В. Смоленского (СПГУ) и А.И. Брусницына (СПБГУ) за продуктивные обсуждения работы. Благодарю директора Дарвиновского музея А.И. Ключину и научного сотрудника Е.М. Байкину за возможность познакомиться с коллекцией зубов акул Л.С. Гликмана. Благодарю И.Я. Гогина, В.Ф. Проскурнина и А.А. Багаеву (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за поддержку. Так же благодарю Н.П. Баландину (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за содействие при пробоподготовке и Е.Л. Грузову (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за неоценимую операторскую работу на электронном микроскопе. Автор выражает глубокую признательность Т.Ю. Толмачевой, А.В. Антонову, Д.И. Леонтьеву, Л.И. Ильиной, Д.В. Збуковой, Е.Л. Грундан, (ФГБУ «ВСЕГЕИ») и Ю.В. Савицкому (СПБГУ) за консультации при работе по извлечению микромерных остатков хрящевых рыб и подготовке препаратов. Глубокую благодарность автор выражает А.Р. Соколову (ФГБУ «ВСЕГЕИ») за всестороннюю поддержку. Искренне благодарен своим родителям Л.Е. Триколиди, А.М. Попандопуло и М.Е. Попандопуло за то, что с детства поощряли мое увлечение палеонтологией. Я также очень благодарен своей жене Г.Ю. Триколиди за неиссякаемую поддержку.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ КРЫМА

Изучение зубов ископаемых хрящевых рыб Крыма можно условно разделить на два этапа. Первый этап - работы XIX – начала XX века, второй этап - вторая половина XX - начало XXI века. На первом этапе остатки хрящевых рыб не всегда являются объектом исследования, а дополняют фаунистическую характеристику отложений региона. Однако, в некоторых работах дается подробное описание и анализ отдельных видов (Bertoldy, 1833; Романовский, 1867, 1872; Штукенберга, 1873; Прендель, 1876; Retowski, 1893; Обручев, 1928). Второй этап начинается работой Л.С. Гликмана (1980). В большинстве случаев, он характеризуется подробным описанием комплексов хрящевых рыб из меловых и палеогеновых отложений Крыма (Гликман, 1980; Найдин, Алексеев, 1980; Гликман, Мертинене, Несов, 1987; Удовиченко, 1998, 1999, 2000, 2004, 2013; Малышкина и др., 2013; Триколиди, 2015; Trikolidi, 2015; Триколиди, Тищенко, 2015; Триколиди, Голубев, 2017; Триколиди, Голубев, Тищенко, 2018). В это время представлено описание комплексов и определено стратиграфическое значение отдельных видов хрящевых рыб (Железко, Козлов, 1999; Малышкина и др., 2013; Удовиченко, 2013). Описаны виды *Hispidaspis prisca*, *Protolamna roanokeensis*, *Pachihexanchus pockrandti*, *Notidanodon dentatus*, *Notidanodon aff. lanceolatus*, *Crassodontidanis aff. wiedenrothi*, *Burnhamia crimensis*, *Myliobatis dixonii* - в большинстве случаев, новые для территории постсоветского пространства (Аверьянов, 2000; Триколиди, 2002, 2008, 2013,

2014; Удовиченко, 2013; Триколиди, Новиков, 2020). Проведено изучение внутреннего строения зубов эласмобранхий из меловых отложений Крыма (Триколиди, Нилов, 2014). В некоторых работах по позвоночным из меловых и палеогеновых отложений Крыма приведены комплексы, в том числе и хрящевых рыб (Новиков, Златински, Энгельман, 1987; Аверьянов, Триколиди, 2000). И наконец, в публикациях, где проведен анализ строения и условий формирования разрезов различных интервалов мела и палеогена Крыма, представлена информация по хрящевым рыбам (Шишлов и др., 2019; 2020).

Следует сказать, что на долю публикаций по зубам меловых акул приходится чуть больше одной трети из приведенных выше. В настоящее время многие виды, обнаруженные в меловых отложениях Крыма, редко встречаются в других регионах мира.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ

Изучались разрезы мела и нижнего палеоцена Юго-Западного Крыма, часть материала происходит из Центрального и Восточного Крыма. Всего выделено и изучено 3317 зубов и плакоидной чешуи из 33 меловых и 9 палеогеновых местонахождений. Материал представлен изолированными зубами и плакоидной чешуей эласмобранхий (Рис.1 – 5, вкладка 1, 2). Сохранность зубов акул и скатов мелового возраста, как правило, хорошая. Материал из датских отложений может иметь как хорошую сохранность, так и нести следы механической обработки, что свидетельствует об особых гидродинамических условиях. Из макромерных остатков в коллекции насчитывается 427 зубов акул и скатов, которые по всему изученному интервалу распределяются неравномерно. В нижнем мелу обнаружено 149 зубов, в верхнем – 58, в датских отложениях 210. На берриас и валанжин приходится по 1%, на готерив – 15%, баррем – 4%, апт – 14%, альб – 2%, сеноман – 7%, турон и коньяк – 1%, на сантон и кампан приходится по одной находке, на маастрихт – 6%, и на датские отложения – 49%. Из проб на микромерные объекты извлечено 1667 зубов и 1233 плакоидной чешуи. Микромерные зубы и плакоидная чешуя также распределяются неравномерно по изученному интервалу (См. рис.3).

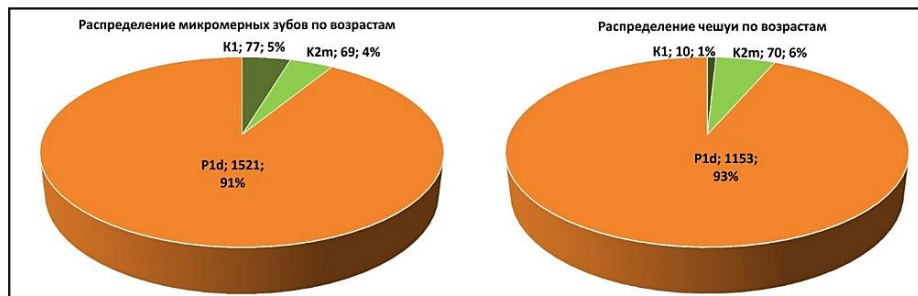


Рис.3 Распределение по возрастам: а - микромерных зубов, б - плакоидной чешуи

## ГЛАВА 3. МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ

### 3.1 Методика сбора и обработки материала

Проведены визуальные поиски остатков хрящевых рыб, так же отбирались пробы от 5 до 15 кг на обнаружение микромерных остатков. Для обогащения остатка (фракции от 1 до 0,25 мм) впервые использовались тяжелые жидкости.

Макромерные зубы фотографировались фотоаппаратом Canon EOS 1100 D с макрообъективом (60 см) методом послышной съемки. Съемка микромерных зубов проводилась на электронном микроскопе. Промеры зубов осуществлялись штангенциркулем и по фотографиям.

### 3.2. Методика изучения зубов эласмобранхий

Основным использованным автором методом изучения зубов эласмобранхий является традиционный анализ комплекса признаков и выявление их значения («веса»). Дополнительно был использован ряд параметров морфологии зубов: системы промеров, в которых важны не конкретные числовые значения, а соотношения этих величин. Автором была использована система промеров зубов акул отряда Hexanchiformes, предложенная Н.И. Удовиченко и А.В. Братишко (2005), дополненная отношениями некоторых параметров. Для определения местоположения зубов в челюсти использована система М. Лериша (Leriche, 1905, 1910, 1926) с дополнениями из работ Л.С. Гликмана (1964), Ш. Эпплгейта (Applegate, 1965) и М.И. Соколова (1978), а также и другие работы (Cappetta, 1986, 1987, 2012; Welton, Farish, 1993; Shimada, 1997; Siverson, 1999 и др.).

Для сравнения морфологических признаков изучаемого материала автор пользовался палеонтологическими коллекциями А.О. Аверьянова (ЗИН РАН), Е.В. Попова (СГУ), коллекциями, хранящимися в музее имени Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР, ФГБУ «ВСЕГЕИ»), выставочными коллекциями Палеонтологического института (ПИН РАН), коллекцией Л.С. Гликмана, хранящейся в Государственном Дарвиновском Музее, а также материалами, собранными в течении двух полевых сезонов автором в Актюбинском Приуралье (Казахстан). Особенности внутреннего строения зубов *Hybodus*, *Squalicorax*, *Archaeolamna*, *Synechodus*, *Lamniformes* indet., и *Sphenodus* были изучены в шлифах и методом компьютерной томографии.

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

При описании зубов использовалась терминология Л.С. Гликмана (1964) и А. Капетты (Cappetta, 1987, 2012). Для описания терминологии зубных систем автор пользовался работами М. Лериша (Leriche, 1905, 1910, 1926) с дополнениями из публикаций Л.С. Гликмана (1964а, б) и Ш. Эпплгейта (Applegate, 1965), также использовались сведения из более поздних работ (Taniuchi, 1970; Гликман, Долганов, 1988; Cappetta, 1987, 2012; Welton, Farish, 1993; Shimada, 1997; Siverson, 1999; Железко, Козлов, 1999; Lucifora et al, 2001; Bourdon, Everhart, 2011; Vor, 2013 и др.). Основные вопросы терминологии рассмотрены в статье автора (Триколиди, 2014).



## ГЛАВА 4. СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

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

*Нижнемеловые отложения* Крымского полуострова протягиваются практически непрерывной полосой в области второй (Предгорной) гряды от Балаклавы на западе до Феодосии на востоке и представлены преимущественно терригенно-карбонатными, реже карбонатными, вулканогенно-осадочными и кремнистыми породами. В пределах Главной гряды они выполняют древние эрозионные ложбины и представлены относительно глубоководными, в основном, глинистыми фациями. В Равнинном Крыму и на Керченском полуострове они вскрыты скважинами под покровом более молодых отложений.

*Верхнемеловые отложения* в Крыму развиты широко. В Горном Крыму они прослеживаются полосой вдоль уступа второй (Предгорной) гряды - от р. Черной на юго-западе до г. Феодосии на востоке. Полоса выходов прерывается лишь на участке между г. Симферополь и селом Зуя, а также в районе г. Старый Крым. На юге Керченского полуострова (мыс Карангат) имеются изолированные выходы пород верхнего мела. В Равнинном Крыму верхнемеловые отложения широко распространены и перекрыты палеогеновыми и неогеновыми образованиями. На поверхность выступают только в одном месте – у с. Меловое в западной части Тарханкутского полуострова, на остальной территории они вскрыты большим числом скважин. Верхнемеловые отложения, в основном, представлены толщей известняково-мергельных пород, среди которых подчиненное значение имеют песчаники.

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

### 4.2. Описание разрезов

При описании разрезов использованы как собственные наблюдения, так и сведения более чем из 50 литературных источников, скомпилированные автором.

**В диссертации описано 22 нижнемеловых местонахождения, в которых обнаружен следующий комплекс эласмобранхий:**

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

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

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

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

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

альб: *Cretoxyrhina* cf. *vracensis*, *Paraisurus* sp., и *Archaeolamna* sp.

### **Верхнемеловой интервал изучен в 10 местонахождениях.**

В отложениях обнаружен следующий комплекс эласмобранхий:

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

турон: *Ptychodus decurrens*;

турон - коньяк: *Ptychodus anonymus*;

сантон: ?*Palaeohypotodus* sp.;

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

маастрихт: **акулы** - *Cretalamna* cf. *appendiculata*, *Cretalamna* cf. *borealis*, *Squalicorax lindstromi*, *Odontaspis* sp., *Eostriatolamia* sp., *Pseudocorax affinis*, *Squatina* sp., *Heterodontus* sp., *Palaeogaleus* sp., *Scyliorhinus* sp., *Crassescyliorhinus* sp., *Hemiscyllium* sp., *Plicatoscyllium* sp., *Pararhincodon* sp., *Squalus* sp., и *Squalus* cf. *crenatidens*; **скаты** - *Rhombodus binkhorsti*, *Microbatis* sp., *Squatirhina* sp., *Rhinobatos* sp., и *Dasyatis* sp.

### **Датский интервал изучен в 9-ти местонахождениях.**

В отложениях обнаружен следующий комплекс эласмобранхий:

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

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

Мезозойские и кайнозойские эласмобранхии относятся к классу хрящевых рыб (*Chondrichthyes*), характерной особенностью которых является хрящевый скелет, сильно обызвествленный (усиленный призмами фосфата кальция) у большинства представителей. По современным данным некоторые позднедевонские акулы, возможно, имели настоящий костный скелет и только в

результате последующих преобразований скелет стал полностью хрящевым (Long et al., 2015). В современной фауне эласмобранхии представлены акулами и скатами, насчитывающимися до 1200 видов. Все они относятся к подкогорте Neoselachii, берущей свое начало преимущественно с мезозоя. Когорта Эвселяхии (Euselachii) включает всех Неоселахий (Neoselachii), насчитывающих большое количество отрядов и два самостоятельных отряда: Ктенакантиформы (Stenacantiformes) - акулы с зубами кладодонтного типа или с пирамидальной коронкой, которые просуществовали с позднего девона по триас, и Гибодонтиформы (Hybodontiformes) - в основном, хищные акулы, иногда склерофаги как морские, так и пресноводные, существовавшие с позднего девона по поздний мел. По современным данным некоторые акулы с кладодонтным типом зубов, типично палеозойские ктенакантиформы и симмориформы, просуществовали вплоть до раннего мела (Guinot et al., 2013; Feichtinger et al., 2018).

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

## ГЛАВА 6. СИСТЕМАТИКА ЭЛАСМОБРАНХИЙ И ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ

### 6.1 Состояние систематики ископаемых эласмобранхий

Современная систематика ископаемых эласмобранхий базируется на комплексе признаков преимущественно изолированных зубов. Такими признаками являются элементы общей морфологии коронки и корня зубов, таксономическое значение которых до сих пор является предметом дискуссий. Так как зубная система эласмобранхий в той или иной степени дифференцирована, для определения комплекса признаков зубов, занимающих различное положение в челюсти необходимы большие выборки из очень узких стратиграфических интервалов. При этом на определение систематического положения той или иной группы влияют как морфологические признаки самих зубов, так и реконструкция их расположения в челюсти. С течением времени находок целых озублений становится больше, что в свою очередь приводит к уточнению диагностики отдельно найденных зубов. Практически до работ Л.С. Гликмана (1964, 1980) некоторые меловые и палеогеновые рода относили к современным родовым группам. Л.С. Гликман показал, что явление конвергенции достаточно широко проявлено у эласмобранхий, и такие рода как «*Oxurhina*» и «*Isurus*» неоднократно появлялись в процессе эволюции в связи с исчезновением добавочных зубов. Примерами конвергенции могут служить меловой род *Cretoxyrhina*, палеогеновый *Macrorhizodus*, и современный *Isurus*. Поэтому со временем авторы стали придавать большее значение признакам васкуляризации и морфологии корня, т.е. таксономический «вес» признаков корня увеличился. Так, отнесенный к скатам *Distobatus nutiae* Werner, 1989, позже А. Капеттой был причислен к гибодонтидам, на основании признаков, которыми обладают корни этих зубов (Cappetta, 2012).

Автор считает, что именно палеонтологический вид представляет таксон наименьшего ранга у древних эласмобранхий, так как систематика на основании

изолированных зубов, при отсутствии целых челюстей или их фрагментов, является достаточно искусственной, что показано в диссертации на примере современных акул рода *Carcharhinus*.

## **6.2 Результаты проведенных систематических исследований**

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

Гребнезубые акулы группы «*Notidanodon*» включены в состав семейства Hexanchidae, которое в современной фауне представлено тремя родами: *Heptranchias*, *Hexanchus* и *Notorynchus*. По мнению автора, группа «*Notidanodon*» состоит как минимум из трех самостоятельных родов.

Для описания морфологии зубов данной группы к уже существующим системам (Ward, 1979; Ward, Thies, 1987; Long et al., 1993 и др.) автором введены дополнительные параметры: апикальная линия, усредненная линия основания коронки и углы  $\alpha$ ,  $\beta$  и т.д., которые контролируются положением дистальных зубцов зуба (Триколиди, 2014). Так как одним из наиболее диагностичных признаков зубов акул рассматриваемой группы является мезиальная зазубренность, состоящая из отдельно расположенных относительно крупных зубцов, род *Heptranchias*, зубы которого имеют такую же особенность, автор рассматривает как близкородственный группе «*Notidanodon*».

Детально проанализировав конструкцию озубления современных гексанхид и всю имеющуюся на сегодня информацию по ископаемым зубам группы «*Notidanodon*», автор пришел к выводу, что если расположить зубы, занимающие приблизительно одинаковое положение в челюсти, в зависимости от их геологического возраста, то можно выявить тренд изменений. В результате были отобраны изображения самых древних представителей группы из работы Д. Ворда и Д. Тиса (Ward, Thies, 1987), относящихся к готериву, и последовательно распределены все изображения по возрасту вплоть до современных *Heptranchias* (Рис. 6). За время, прошедшее после опубликования предложенного автором тренда изменений, вышло несколько зарубежных работ с описанием зубов группы «*Notidanodon*» из юрских отложений. При расположении новых образцов в порядке «раньше/позже», они так же по развитию дистальной части хорошо вписываются в предложенный автором тренд, занимая самую нижнюю его позицию (Рис. 6, апикальные линии 1 и 2).

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

Род *Cretodus* был выделен М.И. Соколовым в 1965 году, на основании работы Л. Агассиса (Agassiz, 1843), в которой описан вид *Otodus semiplicatus*, и Г.Б. Гейница (Geinitz, 1875) с выделенным видом *Otodus sulcatus*. М.И. Соколов не пришел к единому заключению, считать ли оба описанных вида самостоятельными. Но, так как зубы, описанные Г.Б. Гейнцем значительно лучшей сохранности, он предпочел использовать название *O. sulcatus* (Соколов, 1978).

На изображениях в первоисточниках (Рис.7) корень во всех случаях достаточно широкий, но в первой работе Г.Б. Гейница (Geinitz, 1843) он не толстый. На представленных образцах в публикации А. Капетты (Cappetta, 2012)

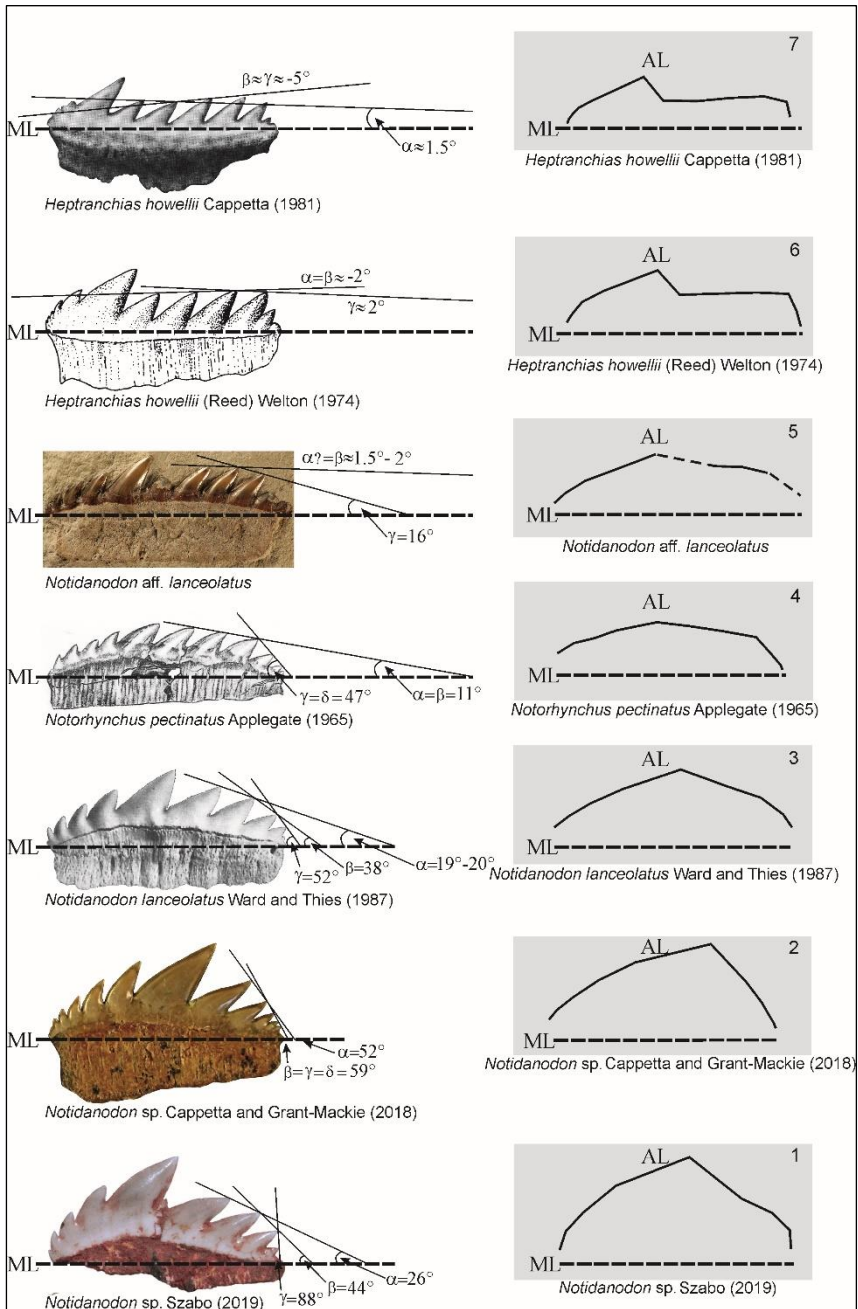


Рис. 6. Морфологический ряд зубов акул группы «Notidanodon» и *Hepranchias*, показывающий их вероятную филогенетическую взаимосвязь

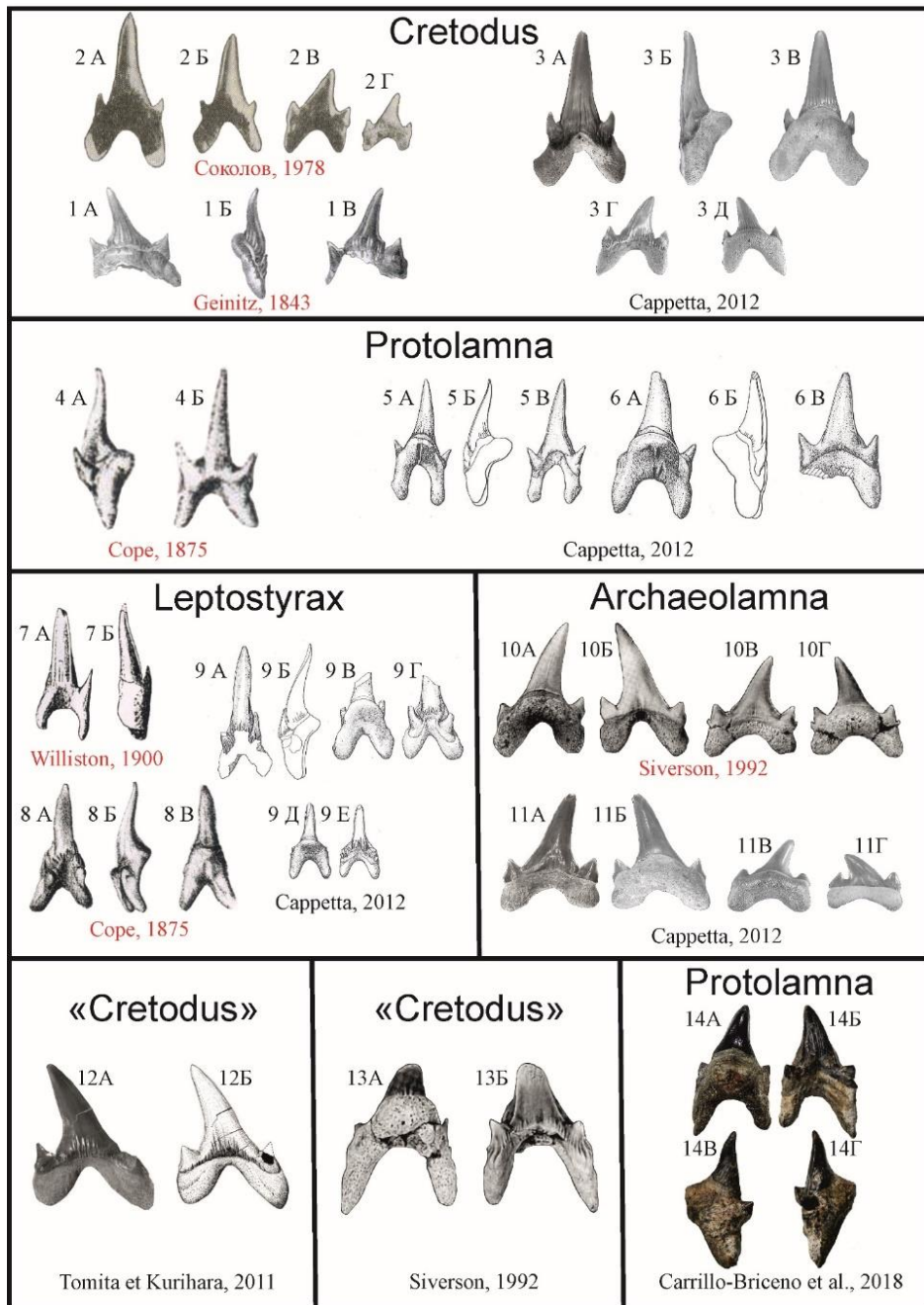


Рис.7 Различные типы зубов семейства Cretodontidae

видны все основные признаки рода *Cretodus*. У *Archeolamna* корень тоже относительно широкий, но имеются уплощения ветвей корня, хотя при этом корень в районе сосочка является толстым. Некоторые *Protolamna* также демонстрируют расширение корней на боковых зубах, ребристость поверхности энамелоида в основании коронки и расширенные добавочные вершины. У рода

*Leptostirax* есть пересечения признаков корня с *Protolamna*, а сосочек корня может быть относительно выпуклым на боковых зубах.

Учитывая литературные данные можно сказать, что в ряду *Cretodus* – *Archeolamna* – *Protolamna* – *Leptostirax* всегда есть пересечение признаков корня и общей морфологии коронки в любой из выбранных пар этого ряда. Общность строения корней зубов этих родов свидетельствует, в первую очередь, об их таксономическом родстве и валидности семейства Cretodontidae Zhelezko 1999.

### 6.3 Принимаемая классификация эласмобранхий

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

- Класс Chondrichthyes Huxly 1880
- Подкласс Elasmobranchii Bonaparte 1883
- Когорта Euselachii Hay 1902
  - Отряд Hybodontiformes Maisey 1975
    - Семейство Hybodontidae Owen 1846
      - Род *Meristodonoides* Underwood and Cumbaa 2010
      - Род *Strophodus* Agassiz 1838
    - Семейство Ptychodontidae Jaekel 1898
      - Род *Ptychodus* Agassiz 1843
  - Подкогорта Neoselachii Compagno 1977
    - Надотряд Squalomorphii Compagno 1973
      - Отряд Hexanchiformes Buen 1926
        - Семейство Hexanchidae Gray 1851
          - Род «*Notidanodon*» Cappetta 1975
          - Род *Xampylodon* Cappetta et al. 2019
          - Род *Hexanchus* Rafinesque 1810
          - Род *Pachyhexanchus* Cappetta 1990
          - Род *Gladioserratus* Underwood et al. 2011
        - Семейство Crassodontidanidae Kriwet and Klug 2011
          - Род *Crassodontidanus* Kriwet and Klug 2011
        - Семейство Orthacodontidae Glikman 1957
          - Род *Sphenodus* Agassiz 1843
        - Семейство Paraorthacodontidae Glikman 1958
          - Род *Paraorthocodus* Glikman 1957

- Семейство Pseudonotidanidae Underwood and Ward 2004  
 Pseudonotidanidae gen. et sp. indet  
 Отряд Squaliformes Goodrich 1909  
 Семейство Squalidae Bonaparte 1834  
 Род *Squalus* Linnaeus 1758  
 Семейство Etmopteridae Fowler 1934  
 Род *Microetmopterus* Siverson 1993  
 Семейство Somniosidae Jordan 1888  
 Род *Scymnodalatis* Garrick 1956  
 Отряд Squatiniformes Buen 1926  
 Семейство Squatinidae Bonaparte 1838  
 Род *Squatina* Dumeril 1806  
 Надотряд Galeomorphii Compagno 1973  
 Отряд Heterodontiformes Berg 1937  
 Семейство Heterodontidae Gray 1851  
 Род *Heterodontus* Blainville 1816  
 Отряд Orectolobiformes Applegate 1972  
 Семейство Hemiscylliidae Gill 1862  
 Род *Hemiscyllium* Smith 1837  
 Семейство Orectolobidae Jordan and Fowler 1903  
 Род *Cederstroemia* Siverson 1995  
 Род *Orectolobus* Bonaparte 1843  
 Семейство Parascylliidae Gill 1862  
 Род *Pararhincodon* Herman 1976  
 Семейство Brachaeluridae Applegate 1972  
 Род *Brachaelurus* Ogilby 1906  
 Семейство Stegostomatidae Gill 1862  
 Род *Stegostoma* Muller and Henle 1837  
 Семейство Ginglymastomatidae Gill 1862  
 Род *Ginglymastoma* Muller and Henle 1837  
 Род *Plicatoscyllium* Case and Cappetta 1997  
 Семейство Rhincodontidae Garman 1913  
 Род *Palaeorhincodon* Herman 1974  
 Отряд Orectolobiformes incertae familiae  
 Род *Dorsetoscyllium* Underwood and Ward 2004  
 Род *Annea* Thies 1983  
 Отряд Lamniformes Berg 1937  
 Семейство Cretodontidae Zhelezko 1999  
 Род *Protolamna* Cappetta 1980  
 Род *Archaeolamna* Siverson 1992  
 Род *Cretodus* Sokolov 1965  
 Род *Leptostyrax* Williston 1900  
 Семейство Odontaspidae Muller and Henle 1839  
 Род *Odontaspis* Agassiz 1843  
 Семейство Carchariidae Jordan and Gilbert 1883



- Род *Hispidaspis* Sokolov 1978  
 Род *Carcharias* Rafinesque 1810  
 Род *Eostriatolamia* Glikman 1980  
 Семейство Jaekelodontidae Glikman 1964  
 Род *Jaekelotodus* Menner 1928  
 Род ?*Palaeohypotodus* Glikman 1964  
 Род *Hypotodus* Jaekel 1895  
 Семейство Cretoxyrhinidae Glikman 1958  
 Род *Cretoxyrhina* Glikman 1958  
 Семейство Paraisuridae Herman 1979  
 Род *Paraisurus* Glikman 1957  
 Семейство Cardabiodontidae Sivirson 1999  
 Род *Cardabiodon* Sivirson 1999  
 Семейство Otodontidae Glikman 1954  
 Род *Cretalamna* Glikman 1958  
 Род *Otodus* Agassiz 1838  
 Семейство Anacoracidae Casier 1947  
 Род *Squalicorax* Whitley 1939  
 Семейство Pseudocoracidae Cappetta 2012  
 Род *Pseudocorax* Priem 1897  
 Семейство Serratolamnidae Landemaine 1991  
 Род *Serratolamna* Landemaine 1991  
 Отряд Carcharhiniformes Compagno 1973  
 Семейство Scyliorhinidae Gill 1862  
 Род *Porodermoides* Noubhani and Cappetta 1997  
 Род *Scyliorhinus* Blainville 1816  
 Род *Cretascyliorhinus* Underwood and Mitchell 1999  
 Род *Foumtizia* Noubhani and Cappetta 1997  
 Род *Platyrhizoscyllium* Adnet 2006  
 Род *Pseudoscyliorhinus* Muller and Diedrich 1991  
 Род *Crassescyliorhinus* Underwood and Ward 2008  
 Род *Prohaploblepharus* Underwood and Ward 2008  
 Семейство Triakidae Gray 1851  
 Род *Khouribgaleus* Noubhani and Cappetta 1997  
 Род *Palaeogaleus* Gurr 1962  
 Род *Paratriakis* Herman 1977  
 Род *Triakis* Muller and Henle 1838  
 Род *Iago* Compagno and Springer 1971  
 Семейство Carcharhinidae Jordan and Evermann 1896  
 Род *Danogaleus* Noubhani and Cappetta 1997  
 Отряд Synechodontiformes Duffin and Ward 1993  
 Семейство Palaeospinacidae Regan 1906  
 Род *Synechodus* Woodward 1888  
 Synechodontiformes incerta familiae  
 Род ?*Mucrovenator* Cuny, Rieppel and Sander 2001

- Надотряд Batomorphii Cappetta 1980
- Отряд Rajiformes Berg 1937
  - Семейство Rhinobatidae Muller and Henle 1838
    - Род *Rhinobatos* Linck 1790
  - Rinobatoidei incerta familiae
    - Род *Microbatis* Cappetta 1993
    - Род *Squatirhina* Casier 1947
  - Семейство Rajidae Blainville 1816
    - Род *Raja* Linnaeus 1758
    - Род *Rajorhina* Jaekel 1894
    - Род *Smithraja* Herman 1986
- Отряд Myliobatiformes Compagno 1973
  - Семейство Dasyatidae Jordan 1888
    - Род *Dasyatis* Rafinesque 1810
  - Dasiatoidea incerta familiae
    - Род *Coupoitezia* Cappetta 1982
  - Miliobatoidea Compagno 1973
    - Семейство Rhombodontidae Cappetta 1987
      - Род *Rhombodus* Dames 1881

#### 6.4 Палеонтологические описания

В данном разделе описаны наиболее важные для систематики, стратиграфии и палеогеографии остатки зубов, обнаруженных эласмобранхий. Описаны и изображены виды, в том числе найденные в крымских разрезах впервые, а также несколько основных типов плакоидных чешуй.

### ГЛАВА 7. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИЗУЧЕННЫХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ

О стратиграфическом значении зубов акул в отечественной литературе говорилось достаточно много. По всей видимости, первым исследователем, четко это сформулировавшим, был А.С. Рогович (1860). В начале XX века В.В. Меннер (1928) провел сопоставление палеогеновых разрезов Мангышлака, Эмбы и Восточного Урала по комплексам эласмобранхий. Возможности использования зубов акул в стратиграфии достаточно убедительно были продемонстрированы М.И. Соколовым в ряде тематических работ, связанных с геологической съемкой Закаспийского региона (Соколов, 1978). Параллельно это направление развивает Л.С. Гликман для меловых и палеогеновых отложений (Гликман, 1964; Гликман, Шважайте, 1971). Р.А. Мертинене (1982) предлагает зональные шкалы для альба и сеномана Восточно-Европейской платформы. Н.И. Удовиченко успешно использует зубы эласмобранхий для решения стратиграфических задач, опираясь на литературные данные по стратиграфическому распространению различных групп эласмобранхий (Удовиченко, 1982, 1983, 1984, 1990). Развивая идеи Л.С. Гликмана, В.И. Железко (1997) показывает значение зубов эласмобранхий в стратиграфии как меловых, так и палеогеновых отложений. Позже Т.П. Малышкина (2006) выделяет слои с фауной для западной окраины Западно-Сибирского

палеогенового бассейна. А.В. Бирюков (2018) приводит данные по сеноману Правобережного Поволжья и выделяет слои с фауной по зубам эласмобранхий.

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

Учитывая вышеперечисленные стратиграфические схемы, автор данной работы определяет стратиграфическое значение обнаруженных эласмобранхий для территории Крыма. Используя схемы М.И. Соколова (1978) можно достаточно точно датировать глауконитовые песчаники в долине р. Бодрак как альбские по обнаружению в них зубов акул рода *Paraisurus*. Опираясь на схему А.В. Бирюкова, можно сказать, что обнаруженные в верхнемеловых отложениях зубы акул *Ptychodus decurens* датируют толщи сеноманом. Это также подтверждается находками *Cardabiodon* морфологически близкими к *C. ricki*, которые на сегодняшний момент известны только из сеномана. Обнаруженные в Юго-Западном Крыму зубы акул *Otodus naidini* по схеме В.И. Железко указывают на датский возраст отложений.

Стратиграфическое распространение изученных эласмобранхий отображено на рисунке 8 (Вкладка 3).

## **ГЛАВА 8. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ИЗУЧЕННЫХ ХРЯЦЕВЫХ РЫБ**

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

### ***Ранний мел***

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

### ***Поздний мел***

Позднемеловой комплекс эласмобранхий Крыма (исключая маастрихтский) менее разнообразен, чем раннемеловой, однако он

свидетельствует о более широких связях бассейнов в эту эпоху, чем в предыдущую. Особенно интересными являются гребнезубые акулы рода *Notidanodon*, обнаруженные практически на всех континентах включая Антарктиду. *Gladioserratus magnus*, обнаруженный в сеномане Крыма, известен только из сеномана южной Индии и Поволжья, что свидетельствует о широком его распространении в пределах Тетиса, с учетом нахождения Индии на тот момент в южном полушарии.

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

Несмотря на регрессию бассейна в Крымском регионе в маастрихте, комплекс эласмобранхий в это время достаточно разнообразный. Он включает как акул, так и скатов, имевших широкое распространение в тетическом регионе, либо являющихся космополитами. Представители рода *Squalicorax* были распространены планетарно. Зубы этих акул обнаружены практически на всех континентах. Они обитали не только в океанах, но и в эпиконтинентальных морях. Также присутствует широко распространенный в маастрихте род скатов *Rhombodus*. В целом, маастрихтский комплекс тяготеет к южной фауне известной из Марокко и Сирии.

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

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

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

Установлено следующее:

1. В меловых и нижнепалеоценовых отложениях выявлено 73 рода 38-ми семейств эласмобранхий.
2. Установлена вероятная филогенетическая связь родов «*Notidanodon*» и *Heptanchias* семейства Неханчиде на основе нового, разработанного автором, метода морфологических исследований зубов.
3. Изучение в шлифах и с помощью микротомографии гистологических особенностей зубов акул *Sphenodus* позволяет идентифицировать их по обломкам, лишенным корня и отличать от ламноидных акул.
4. Наличие форм, которые считаются стратиграфически значимыми, даже в случае единичных находок зубов, позволяет датировать отложения с точностью до века.
5. Комплекс эласмобранхий нижнего мела оказался более разнообразным, чем считалось ранее (21 род, 12 семейств). Выявленный комплекс эласмобранхий верхнего мела (30 родов 15 семейств) свидетельствует о

значительном расширении связей Крымского бассейна с другими бассейнами, включая не только Тетис, но и акватории Южного полушария (Антарктида). Новые данные о датском комплексе эласмобранхий Крыма позволяют считать его одним из самых разнообразных в мире.

6. Некоторые формы эласмобранхий, обнаруженные в Крыму, являются редкими и известны из единичных местонахождений других регионов мира, что расширяет их палеогеографический ареал.

7. Остатки эласмобранхий обнаружены практически во всех фациальных типах меловых отложений. Часть из них приурочено к определенным фациям (*Carcharias*, *Notidanodon* и др.), тогда как другие (например, *Sphenodus*) являются фациально независимыми.

8. Достаточно часто находимые в отложениях берриаса – готерива зубы гибодонтных акул свидетельствуют о близости береговой линии и наличии в это время в регионе крупных речных бассейнов.

### **Список публикаций автора по теме диссертации**

#### **Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:**

1. Аверьянов А.О., Триколиди Ф.А. Первая находка зифодонтного крокодила в маастрихте – палеоцене (?) Крыма // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 7, вып. 3 (№ 23), 2000. с. 73-75.

2. Триколиди Ф.А. Гребнезубые акулы (Hexanchiformes) из меловых отложений Крыма // Труды Зоологического института РАН. Том 318, № 1. 2014. С. 76–97.

3. Триколиди Ф.А., Назаркин М.В. Новые данные по зубам гребнезубых акул (Hexanchiformes) из меловых отложений острова Сахалин (Россия) // Труды Зоологического института РАН, Том 320, № 1, 2016. С. 66–70.

4. Шишлов С.Б., Дубкова К.А., Бугрова И.Ю., Триколиди Ф.А. Строение и условия формирования разрезов валанжина-готерива района среднего течения реки Бодрак (Юго-Западный Крым) // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2019. Т. 64. №1. С. 114-135.

5. Триколиди Ф.А., Новиков И.В. Первая находка зубной пластины рода *Myllobatis* Cuvier, 1817 (Elasmobranchii: Batomorphii) в верхнем палеоцене Крыма // Палеонтологический журнал, 2020. №2. С.73-77.

#### **Иные публикации:**

6. Триколиди Ф.А. Находки остатков хрящевых рыб семейств *Odontaspidae* и *Cretoxyrhinae* в нижнемеловых отложениях Крыма // Геология Крыма / Ученые записки кафедры исторической геологии. Вып. 2. (ред. В.В. Аркадьев). СПб: НИИЗК СПбГУ, 2002. С. 93-101.

7. Триколиди Ф.А., Тищенко А.И. Зубы акул рода *Sphenodus* (Orthacodontidae) из меловых отложений Крыма // Геология и биоразнообразие мезозойско-кайнозойских отложений юга России. – Горячий Ключ, 2015. С.157–160.

8. Стародубцева И.А., Триколиди Ф.А., Аркадьев В.В. Эдуард Иванович Эйхвальд (к 200-летию начала научной деятельности) // Труды палеонтологического общества. Том III. Отв. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН, 2020. С. 117-127.

### **Главы в монографиях:**

9. Шишлов С.Б., Дубкова К.А., Аркадьев В.В., Бугрова И.Ю., Бугрова Э.М., Триколиди Ф.А., Закревская Е.Ю. Мел и палеоген бассейна реки Бодрак (Юго-Западный Крым): учеб. пособие. СПб: ЛЕМА, 2020. 271 с.

### **Тезисы докладов:**

10. Триколиди Ф.А. Остатки хрящевых рыб Hexanchidae из нижнемеловых отложений Крыма. С. 174-176. / В кн. (ред. О.С. Дзюба, В.А. Захаров, Б.Н. Шурыгин): Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Материалы Четвертого Всерос. совещания, г. Новосибирск, 19–23 сентября, 2008 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 208 с.

11. Триколиди Ф.А. Новые данные по гребнезубым акулам (Hexanchiformes) из меловых отложений Горного Крыма // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии. Материалы LIX сессии Палеонтологического общества при РАН (1–5 апреля 2013 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2013. С. 121-123.

12. Триколиди Ф.А., Нилов С.В. Определение систематического положения хрящевых рыб по обломкам зубов // Материалы III Всероссийской научной конференции «Практическая микротомография». Санкт-Петербургский Государственный Университет. Институт наук о Земле. РЦ «Геомодель». Санкт-Петербург, 2014. С. 159–162.

13. Триколиди Ф.А. Первые находки микромерных зубов хрящевых рыб в нижнемеловых отложениях Крыма // Современные проблемы палеонтологии. Материалы LXI сессии Палеонтологического общества при РАН (13-17 апреля 2015 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2015. С. 178–180.

14. Триколиди Ф.А., Голубев В.К. Комплексы эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii) из маастрихтских и датских отложений Крыма // Интегративная палеонтология: Перспективы развития для геологических целей. Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН (3-7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2017. С. 220–222.

15. Триколиди Ф.А., Голубев В.К., Тищенко А.И. Нижнемеловой комплекс эласмобранхий (Chondrichthyes, Elasmobranchii) Крыма // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2018. С. 237–238.

16. Стародубцева И.А., Аркадьев В.В., Триколиди Ф.А. Эдуард Иванович Эйхвальд (к 200-летию начала научной деятельности) // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Материалы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН (1-5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2019. С. 296–298.

17. Trikolidi F.A. First finds of micrometric-sized cartilaginous fish teeth from the Lower Cretaceous deposits of Crimea // 13th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists Opole, Poland, 8-12 July 2015 – Abstracts. P. 124.



