

Л.С.ГЛИКМАН

ЭВОЛЮЦИЯ МЕЛОВЫХ И КАЙНОЗОЙСКИХ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ



Издательство «Наука»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт биологии моря

Л.С.ГЛИКМАН

**ЭВОЛЮЦИЯ
МЕЛОВЫХ
И КАЙНОЗОЙСКИХ
ЛАМНОИДНЫХ
АКУЛ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1980

Г л и к м а н Л.С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука, 1980. 248 с.

В монографии, продолжающей вышедший труд этого же автора "Акулы палеогена", обосновывается предложенное ранее деление подкласса эласмобранхий на две основные ветви — остеодонтов и ортодонтов, из которых в процессе эволюции вторая ветвь вытесняет первую.

Книга представляет интерес для широкого круга эволюционистов, морфологов, систематиков, стратиграфов и палеонтологов.

Табл. 6. Ил. 24. Библ. 545 назв. Фототабл. 33.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук

Л.И. ХОЗАЦКИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Обширный материал по современным и вымершим акулам и наличие капитальных сводок по отдельным вопросам экологии, анатомии, палеонтологии и зоогеографии акул позволяют на настоящем этапе развития этого раздела науки перейти к его обобщению. По единодушному мнению исследователей эласмобранхий, эта древняя группа дожила до настоящего времени в почти неизменном состоянии. Следствие этой точки зрения – занижение таксономических рангов внутри группы и представление о низком темпе видообразования, что ведет, в частности, к обесцениванию группы в прикладных областях (стратиграфия). Настоящая работа призвана доказать ошибочность этого представления. Ныне существующие классификации эласмобранхий строятся на четком подразделении этой группы на два крупных таксона – акул и скатов. В настоящей работе будет показано, что такая классификация не исходит из генетической близости групп, а строится на искусственном объединении жизненных форм.

Наиболее распространенные в настоящее время классификации эласмобранхий сближают внутри одного отряда семейства кархаринидных и ламноидных акул. Так, по Джордену [Jordan, 1923] и Фаулеру [Fowler, 1941], отряд *Astrospondyli* включает в себя такие семейства, как *Heterodontidae*, *Scyliorhinidae*, *Orectolobidae*, *Isuridae*, *Carcharhinidae* и др. Подобная классификация искусственно объединяет группы, не имеющие между собой ничего общего, за исключением внешне похожих друг на друга позвонков. Другие авторы в какой-то мере отделяют кархаринидных акул от ламноидных. Например, Уайт [White, 1937] подразделяет отряд *Galea* на подотряды *Isurida* и *Carcharhinida*. При этом подотряд *Isurida* делится на надсемейства *Orectoloboidae*, *Odontaspoidae* и *Isuroidae*. При таком разделении, когда оректолобиды сближены с изуридами, мы опять-таки теряем четкие принципы классификации. Это усугубляется тем, что в системе Уайт, как и в большинстве других систем, скаты резко противопоставляются акулам. Между тем еще Гудрич [Goodrich, 1909] низвел скатов до ранга подотряда одного из отрядов акул и совершенно справедливо сблизил их в своей системе со сквалидными акулами. К сожалению, взгляды Э. Гудрича не были поддержаны в дальнейшем другими ихтиологами. Существующие классификации, включая последние [Bigelow, Schroeder, 1948, 1953; Берг, 1955; Arambourg, Bertin, 1958; и др.], основаны на тех же принципах, при которых ламноидные акулы сближены с кархаринидными акулами и особенно с гинглимостоматидами, а акулы противопоставлены скатам.

Хольмгрен [Holmgren, 1940, 1941], исследуя черепа акул и скатов, пришел к выводу, что эти две группы разделились еще в девоне, поскольку череп ската крайне непохож на череп акулы. Однако в данном случае для деления группы на очень крупные таксоны положены признаки жизненных форм, которыми подтверждаются выводы ихтиологов, также берущих за основу своих систем внешние морфологические признаки жизненных форм.

Анатомия ламноидных акул изучена слабо, потому что для анатомических исследований предпочитают брать более доступных "близких" родственников этих акул. Этот факт в значительной мере объясняет причину, почему до сих пор акулы семейств Lamnidae, Odontaspidae, Scapanorhynchidae соседствуют в классификациях с акулами семейств Ginglymostomatidae и Cetorhinidae. Однако, будучи оценена как "близкая" к этим семействам, группа ламноидных акул теряет свою специфику и характеризуется хаотичной совокупностью признаков, которые могут варьировать в любых пределах.

Более всего не согласуются с делением всех эласмобранхий на два инфракласса — Osteodonta и Orthodonta — представления Н. Хольмгрена [Holmgren, 1940, 1941, 1942]. Хольмгрен обосновывает таксономический разрыв между акулами и скатами данными эмбриологии и морфологии.

Работы Хольмгрена были подвергнуты критике эмбриологом Н.Н. Дислером [Дислер, 1966]. Ниже мы проведем критический анализ работы Н. Хольмгрена с позиций морфологии и палеонтологии. Следует прийти к окончательному выводу о подразделении эласмобранхий на две крупные группы — либо, как принято ранее, на акул и скатов, либо, как показано мною [Гликман, 1964а], на остеодонтов и ортодонтов. Принятие той или иной точки зрения может оказать влияние на рассмотрение общих вопросов эволюции хрящевых рыб и, безусловно, отразится в прикладных областях, как, например, в стратиграфии. Именно по этой причине в данной работе дополнительно к уже опубликованным данным [Гликман, 1964а] приведены новые доказательства в пользу деления эласмобранхий на инфраклассы Osteodonti и Orthodonti и дана критика положений, которые этому противоречат.

В работе Г.У. Линдберга и Т.С. Расса [1970], а также Г.У. Линдберга [1971] принимается отделение от отряда Lamniformes как отряда Sarcharhiniformes, так и семейства Orectolobidae и Cetorhinidae. Деление эласмобранхий на инфраклассы Osteodonta и Orthodonta принято в Болгарии Д. Дачевым [Дачев, 1967] и В.Цанковым и Д. Дачевым [Цанков, Дачев, 1968] японскими учеными Абе и др. [Abe T. et al., 1968; Abe T. et al., 1969], а в США — Олсеном [Olsen, 1971].

В работе использованы следующие материалы: краниологические коллекции акул и скатов МГУ, ЛГУ, собственная коллекция (сборы разных авторов) и др. Исследованы черепа и челюсти следующих видов: Chlamydoselachus anguineus Garman, Hexanchus griseus (Bonnatere), Squalus acanthias L., Dalatias licha (Bonnatere), Sciliorhi-

nus caniculus (L.), *Carcharhinus longimanus* Poey, *Sphyrna zygaena* (L.), *Raja clavata* L., *Lamna ditropis* Hubbs et Follett, *Isurus oxurhynchus* Raf. Изучались также отдельные челюсти: *Rhincodon typus* Smith., *Somniosus brevipinna* Lesueur, *Galeocerdo cuvier* (Lesueur), *Prionace glauca* (L.), *Trygon pastinaca* (L.), *Myliobatis* sp., *Odontaspis taurus* Raf, *Lamiostoma belyaevi* Glückman. Определено до вида или близко к нему более 175 тыс. зубов меловых, палеогеновых и неогеновых акул более чем из 1000 точек СССР и зарубежных стран. Изученные зубы принадлежат к следующим семействам (вымершие семейства в список не входят): Hexanchidae, Heterodontidae, Echinorhinidae, Squalidae, Dalatiidae, Cetorhinidae, Squatinidae, Ginglymostomatidae, Rhinobatidae, Platyrhinidae, Pristidae, Rajidae, Myliobatidae, Sciliorhinidae, Carcharhinidae, Sphymidae, Alopiidae, Isuridae, Mitsukurinidae, Lamnidae, Carcharodontidae.

Особенности характера озубления современных акул исследовались также по материалам ЗИН АН СССР.

Цель работы — показать значение акул в морских и солоноватоводных биоценозах мезозоя и кайнозоя и особенности их изменения во времени в зависимости от различных факторов среды, выявить основные систематические категории эласмобранхий, на примере ламноидных акул определить характер и темп эволюции акул мезозоя и кайнозоя, разобрать корреляцию между морфологическими особенностями акул и строением их зубных аппаратов, проследить характер изменения зубных аппаратов акул в непрерывных филетических рядах в разных формах, идущих от одного корня, построить классификацию зубных аппаратов ламноидных акул, определить палеозоогеографическое и стратиграфическое значение акул.

Работа посвящена ламноидным акулам (надотряд Lamnae), другие акулы и скаты рассматриваются лишь в сравнительном плане. Ныне существующие ламноидные акулы (в своем большинстве крупные пелагические хищники, труднодоступные для изучения анатомами и систематиками) составляют небольшую группу, которая, по широко бытующим представлениям, входит в отряд Carcharhiniformes. Между тем это единственная ныне существующая группа эласмобранхий, для которых характерны остеодинтиновые зубы. В 1964 г. мною было показано [Гликман, 1964а], что эта особенность морфологии ламноидных акул дает основания резко отделять их от всех прочих акул и скатов.

Выделение ламноидных акул в отдельную большую группу имеет первостепенное значение. Во-первых, в позднем мезозое и кайнозое, вплоть до конца плиоцена, ламноидные акулы — господствующая группа океана, и подавляющее количество остатков эласмобранхий из отложений этого времени принадлежит именно им. Во-вторых, ламноидные акулы — обособленная крупная группа организмов, и морфология отдельных органов и их деталей в пределах группы подчиняется специфическим и закономерным особенностям; эта специфика должна распространяться, в частности, на строение зубного аппарата ламноидных акул.

Таким образом, доказательство обособленности ламноидных акул не только по микростроению их зубов, но и по строению других систем органов имеет большое значение. Анализ всех систем органов эласмобранхий слишком трудоемок, а для вымерших форм чаще всего просто невозможен. Ввиду этого мы прежде всего останавливаемся на детальном разборе строения черепа селажий, как одной из ведущих структур в организации позвоночного животного. Поэтому глава настоящей работы посвящена исследованию морфологии (прежде всего черепа) ныне живущих эласмобранхий, почти все отряды которых известны начиная с юрских отложений, а также ксе-накантов, известных из позднего палеозоя и закончивших свое существование в триасе.

В результате показано, что ламноидные акулы действительно большая самостоятельная группа эласмобранхий.

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую благодарность всем, кто способствовал формированию моих взглядов, содействовал моим экспедиционным работам, предоставлял мне условия для научной деятельности.

Я сердечно благодарю Л.И. Хозацкого, под руководством которого мною были сделаны первые шаги в области палеозоологии, а также моих наставников и дорогих учителей Д.В. Обручева и В.М. Меннера.

КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В 1833–1844 гг. выходят труды швейцарского зоолога–палеонтолога Луи Агассиса [Agassiz, 1833–1844]. С этого момента начато серьезное изучение вымерших акул. Агассис обобщил в своих трудах разрозненные сведения по акулам и описал значительное число родов и видов фанерозойских акул. Другой капитальной сводкой следует считать знаменитый каталог Вудварда [Woodward, 1889a], который расширил наши сведения об акулах. Перу этого же автора принадлежит множество других работ [Woodward, 1899, 1902–1911, 1916–1919 и т.д.], в которых описаны акулы из различных местонахождений, преимущественно из Англии.

Одновременно с Вудвардом во Франции публиковались труды Прима [Priem, 1897a, b, c, d, 1898 и др.], в которых описывались акулы по преимуществу с территории Франции. В Германии и в других странах выходят труды О. Икеля, имеющие общетеоретическое значение; в США – труды Истмена; в Италии – Стефано; в России – А. Роговича, В. Киприянова и др. Революцией в изучении ископаемых акул следует признать труды М. Лериша, который последовательно изучал акул позднего и отчасти раннего мела, палеоцена, эоцена, олигоцена, миоцена и плиоцена Бельгии и Франции [Leriche, 1902a, b, 1905, 1910a, b, c, 1926a и др.]. Кроме того, им были изучены фаунистические комплексы акул из различных горизонтов Швейцарии, Нидерландов, США, Центральной Америки, Африки и Индии. Важным этапом в изучении вымерших акул следует признать монографии Е. Уайта [White, 1926, 1931, 1935], а также капитальные труды К. Арамбура [Arambourg, 1935, 1940, 1952]. Наконец, работы Э. Казье [Casier, 1947a, b, c, 1952, 1960 и др.], а также Дартвела и Казье [Dartvelle, Casier, 1943, 1959] следует признать высшим достижением в изучении ископаемых акул.

Среди работ общего характера следует отметить труды Грегори [Gregory, 1951], Хейя [Hay, 1902, 1929], Жолена [Joleaud, 1939], Рейфа [Reif, 1973a, b] и Циттеля [Zittel, 1932].

Подробные сводки по отдельным группам, родам или семействам. К ним следует отнести труды Диббли [Dibley, 1911 – Ptychodus], Канавари [Canavari, 1916 – Ptychodus], Пейера [Peyer, 1946 – Astercanthus], Бомона [Beaumont, 1960 – Orthacodus].

Региональные работы. Существуют многочисленные статьи, заметки и монографии по акулам мела и кайнозоя почти всех стран Западной Европы, а также отдельных стран и провинций Азии, Северной и Южной Америки, Африки, Австралии и Новой Зеландии.

Здесь особо выделены русские работы, а также указаны основные публикации зарубежных исследователей по всем континентам.

СССР. Богачев В.В., 1939; Гликман Л.С., 1953, 1956б, 1957б-г, 1959, 1962; Гликман Л.С., Столяров А.С., 1966; Гликман Л.С., Железко В.И., Лазур О.Г., Сегедин, Р.А., 1970; Гликман Л.С., Шважайте Р.А., 1971; Железко В.И., Гликман Л.С., 1971; Зонов Н.Г., Хабаков А.В., 1935; Иекель О., 1895; Кудрин Л.Н., 1975б; Меннер В.В., 1928; Никитин С.Н., 1888; Обручев Д.В., 1928; Рогович А., 1860; Романовский Г.Д., 1878; Савченко А.С., 1912; Синцов И.Ф., 1870, 1872, 1885; Соколов М.И., 1965; Хозацкий Л.И., 1949; Dalinkevicius J.A., 1935; Eichwald E., 1871; Kiprijanoff V., 1853b, 1854, 1859, 1860, 1880; Trautschold H., 1877.

Западная Европа. Albers H., Weiler W., 1964; Alessandri G. de 1896, 1897, 1902a, b; Andreae M., 1892; Bassani F., 1877, 1878, 1894; Bauza Rullan J., 1948, 1949; Beaumont G., 1960; Beneden (Van) P.J., 1873; Canavari M., 1916; Cappetta H.C., 1970, 1972, 1973a, b, 1974; Casier E., 1942, 1943a, b, 1946, 1949, 1950, 1964, 1966a, 1967; Charlesworth E., 1837; Coekerell T.D., 1908; Comaschi Caria I., 1973; Costa O.G., 1850, 1854-1856; Daimerles A., 1888, 1889a, b, 1891; Davis J.W., 1881, 1890; Delvaux E., 1888; Dibley G.E., 1911; Dixon F., 1850, 1878; Egerton P.N., 1845b; Erasmo G.D., 1921-1922; Fossa-Mancini E., 1921; Fraas E., 1896, 1907; Frice A., 1879, 1885, 1889, 1894; Fritch A., 1878; Galeotti H., 1837; Gemmellaro G.G., 1857; Gervais P., 1852, 1859; Gosselet J., 1881, 1883; Gurr P.R., 1963; Hebert E., 1856; Heim A., 1919; Herman J., 1972; Issel A. 1886; Jaekel O., 1889, 1890, 1894, 1898a, b; Kissling E., 1896; Koch Antal, 1903; Kruckov Th., 1959, 1965; Kuch E., 1949; Lawley R., 1876, 1877, 1881; Le Hon H., 1871; Leriche M., 1901, 1902a, b, 1905, 1907a, b, 1908, 1909c, 1910b, c, 1911, 1912, 1921b, 1923, 1926b, 1929, 1930, 1932a, b, 1926-1928, 1936a, 1938b, 1951; Lluca F.G., 1919; Marck W.W., 1863-1894; Miller K., 1876; Munster G., 1846; Noetting F., 1885a, b, 1886; Obrador A., Mercadal B., 1973; Pasquale M., 1903; Patterson C., 1966; Pawlowska K., 1960; Pedroni P.M., 1844; Peyer B., 1946; Pictet, Campiche, 1858; Philippi R.A., 1846; Priem F., 1897a, 1898, 1904a, b, 1906, 1907a, 1908b, 1911; Princippi, 1920; Probst J., 1858, 1859, 1878, 1879; Quenstedt A., 1882; Reuss A., 1845-1846; Sauvage H.E., 1875, 1880, 1882; Schrodt F., 1890; Schultz O., 1971; Serra G., 1933; Signeux J., 1949; Sismonda E., 1849; Stefano G., 1901, 1909, 1910a, b, 1912a, b; Storms R., 1894a, b, 1901; Strömer E., 1904; Sykes J.H., 1974; Umbgrove J.H.F., 1926; Vardabasso S., 1919-1922; Vinassa de Regny P., 1899; Vincent G., 1873, 1876; Van de Geyn W.A.E., 1937a, b; Weiler W., 1920, 1922, 1927, 1928, 1931, 1933, 1938; Weitzel W., 1930; White E.I., 1931; Winkler T.C., 1874a-c, 1880; Woodward A.S., 1887, 1888a, b, 1894a, b, 1899, 1902-1911, 1904, 1916-1919, 1918, 1932a; Zbyszewski G., 1947; Zbyszewski G., Moitinho d'Almeida F., 1950.

Азия. Applegate S., Teruya U., 1968; Egerton P. Sir., 1845a; Ghosh B.K., 1959; Kryshtafovich A.N., 1924; Leriche M., 1954; Martin K., 1883; Matsumoto H., 1930; Noetting F., 1901; Tan Keinosuke, 1949; Weiler W., 1932; Yoshiwara S., 1901; Yabe H., Obata T., 1930a, b.

Африка. Arambourg C., 1927, 1935, 1936; Choubert B., 1935; Colignon M., Cottreau J., 1927; Cottreau J., 1922; Dacque E., 1903; Dames W., 1881a, b, 1883, 1887, 1888; Darteville E., 1934a-c, 1935, 1938, 1939, 1941; Darteville E., Casier J.J., 1972; Gemmellaro M., 1920; Greco B., 1916; Hay O.P., 1903; Herman J., 1973; Hussakof L., 1917; Jaekel O., 1904; Joleaud L., 1905-1906, 1907; Leriche M., 1913, 1919, 1921a, 1927b; Priem F., 1897b-d, 1899, 1903, 1905, 1907b, 1908a, 1909, 1915, 1924; Quass A., 1902; Sauvage H.E., 1889; Signeux J., 1950; Strömer E., 1903, 1905a, 1906, 1909, 1911, 1917, 1925, 1927; Strömer E., Weiler W., 1930; Tessier F., 1952; Wanner J., 1902; Weiler W., 1926, 1929, 1930, 1935; Whaitе E.I., 1926, 1927, 1935; Woodward A.S., 1889b, 1892b, 1893, 1922, 1942.

Северная Америка. Agassiz L., 1856; Applegate S., 1970; Case G.R., 1965; Casier E., 1958, 1966b; Cope E.D., 1867, 1872, 1874, 1875, 1876; Eastman C.R., 1895, 1901, 1904; Estes R., 1964; Fowler H.W., 1911; Gibbes R.W., 1849; Jordan D.S., 1907; Jordan D.S., Hannibal H., 1923; Kruckow T., 1957; Leidy J., 1856, 1873, 1877; Leriche M., 1909b, 1938a, 1942; McNulthy C.L., 1964; McNulthy C.L., Slaughter B.H., 1962; Meyer H., 1840, 1867; Olsen S.J., 1964; Reinhart R.H., 1951; Roig M.S., 1920; Stanton T.W., 1920; Thurmond J.T., 1971; White E.I., 1956; Williston S.W., 1900.

Южная Америка. Ameghino F., 1901, 1906, 1908; Cope E.D., 1886; Falke H., 1950; Frenguelli G., 1928; Leriche M., 1907c; Oliveira P.E., Santos R. da S., 1950; Priem F., 1912a; Reinhart R.R., 1951; Rusconi C., 1933; Schaeffer B., 1963; Silva Santos R., 1968; Wenz S., 1973; Woodward A.S., 1900, 1907.

Австралия и Новая Зеландия. Chapman F., 1909, 1918; Chapman F., Pritchard G.B., 1904; Davis J.W., 1888a, b; Etheridge R.J., 1889; Keyes I.W., 1972; Pledge N.S., 1967.

Случайные описания комплексов акул из некоторых горизонтов различных стран или описания отдельных видов, [Heim, 1919; Tessier, 1952, et al.]. Эти описания, так же как и определения видов, не всегда делались квалифицированно. Дело в том, что ископаемые зубы акул обладают своеобразной притягательной силой и вызывают у неспециалистов желание публиковать данные по сделанным ими находкам. Зубы акул описывались и геологами (наиболее распространенный вариант), причем часто геологами, не знакомыми со строением современных акул и даже со строением их зубных аппаратов, зоологами, не знакомыми с палеонтологией, а тем более с начатками геологии [Jordan, Hannibal, 1923; Fowler, 1911], и даже ботаниками [Kryshstofovich, 1924]. Справедливости ради нужно оговорить, что описание *Megaselachus* сделано Криштофовичем вполне квалифицированно, хотя вид этого рода определен неправильно. Подобное положение совершенно нетерпимо, так как приводит к загромождению синонимии "новыми" видами, неверными определениями как видов, так и родов и т.д. Многие авторы при определении пользуются очень ограниченным числом литературных источников, определяют до вида, а часто и до нового вида заведомо неопределимые обломки. Руководствуясь принципом "похож" и "не похож", та-

кие авторы зачастую миоценовые виды описывают под названиями даже палеоценовых, например Гхош [Ghosh, 1959]. Описания по музейным коллекциям с явно перепутанными этикетками приводят к искажению в оценках геологического распространения отдельных видов. Так, например, Дэвисом [Davis, 1890] описан позднемiocеновый—современный вид *Carcharodon carcharias* (= *C. rondeleti*) для датского века Дании. В результате этого *Carcharodon carcharias*, распространенный в позднемiocеновых—плиоценовых и антропогеновых слоях из многочисленных пунктов Евразии, Африки, Америки и Новой Зеландии, отмечается для датских отложений Дании. При этом он не только не известен из любых других верхнемеловых толщ, но и нацело отсутствует в палеогене земного шара.

Ярким примером того, к чему приводит незнание элементарных основ геологии и палеонтологии, может служить работа Фаулера [Fowler, 1911]. Этот автор описывает всемирно распространенный позднемiocеновый—плиоценовый вид *Megaselachus megalodon* из меловых отложений США. В более поздних работах те слои, которые во времена Фаулера считались меловыми, были отнесены к верхнему эоцену, но это не главное. Важно то, что на эти отложения с размывом ложатся слои позднего миоцена, и, таким образом, *Megaselachus megalodon* просто сполз на "меловые" отложения Фаулера. *Megaselachus megalodon* описан из позднемiocеновых—плиоценовых отложений из тысячи точек всех континентов (исключая Антарктиду) и из многочисленных проб позднемiocенового—плиоценового возраста со дна всех океанов (не считая Северного Ледовитого). Эволюционный ряд этого 30–40-метрового хищника хорошо изучен [Casier, 1960]. В мелу предок *Megaselachus* — *Cretolamna appendiculata* через ряд меловых видов постепенно превращается в раннеэоценовый вид *Otodus obliquus*, который позднее переходит в вид *Procarcharodon subserratus* (Ag.) и далее через виды *Procarcharodon auriculatus* (Bl.), *P. angustidens* (Ag.), *P. Sokolovi* (Jaekel), *P. turgidus* (Ag.), *Megaselachus praemegalodon* (Weiler) и *Megaselachus chubutensis* (Amgh.) переходит в *Megaselachus megalodon* (Ag.). Фаулером эволюция *Megaselachus* не изучалась, он описывает этот род из мела без каких-либо оговорок.

Что касается описания и определений видов, то работа Фаулера представляет собой образец поверхностного подхода к палеонтологическим объектам. Под одним видовым названием Фаулер рассматривает до 5–6 разных видов, далее описывая другие экземпляры этих же видов под новыми названиями.

Аналогичным образом в работе Джордена и Ганнибала [Jordan, Hannibal, 1923] почти все виды, найденные в Калифорнии, оцениваются как новые, хотя большинство этих видов имеют глобальное распространение и до Джордена и Ганнибала описывались из самых различных пунктов. По этим авторам, такие виды, как *Megaselachus megalodon* (Ag.) и *Cosmopolitodus trigonodon* (Ag.), везде вымершие в плиоцене, в Калифорнии обнаружены в плейстоцене, что заведомо ошибочно [Беляев, Гликман, 1970б].

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ОРТОДОНТОВ И ОСТЕОДОНТОВ

ПРИЗНАКИ ПРОГРЕССИВНОСТИ АКУЛ

1. Органы движения. Несмотря на свою исходную примитивность, органы движения позволяют акулам занимать одно из первых мест среди самых скоростных обитателей океана. Уже в меловое время как ортодонты, так и остеодонты имели вполне сформированные тела позвонков, в том числе и со сложным и весьма прочным типом обызвествления (астероспондилия). Число основных элементов парных плавников подверглось олигомеризации уже в палеозое. Идеальные или близкие к идеальным гидродинамические данные (серповидный хвост, особое расположение, форма и величина парных и непарных плавников, общая форма тела, особенности в строении покровов и ростра и т.д.) у акул развились намного раньше, чем у отдельных, и притом весьма немногочисленных, видов и родов костистых рыб (*Xiphias*, *Tunnus* и некоторых других). Между тем тот факт, что эласмобранхии – первые из рыб – овладели пелагиалью, привел к частым, повторяющимся параллельным и конвергентным образованиям скоростных форм. Вслед за развитием органов движения шли прогрессивные изменения в строении нервной системы, органов чувств, органов кровообращения, дыхания и т.п.

2. Пищеварительная система. Дифференциация зубного аппарата, гетеродонтность, которая позволяет вывести зубную формулу [Гликман, 1964а; Applegate, 1965]. Достижение эффекта жевания. У акул имеются дробящие зубы, коронки которых покрыты как поперечными, так и продольными ребрами, что свидетельствует о возможности смещения челюстей одна относительно другой. Смещение челюстей может быть легко осуществлено благодаря мощной челюстной мускулатуре и хрящевой структуре челюстей. Тот же жевательный эффект может быть достигнут у некоторых родов (*Lamiostoma*, *Xiphodolamia*) за счет увеличения числа действующих рядов передних зубов и асимметрии в расположении коронок зубов по отношению к их корням. Разнонаправленные ряды сабель превращают добычу во время кусания практически в кровавую жижу. Наконец, повышенная кислотность позволяет акулам быстро переварить проглоченную добычу, даже вовсе не используя зубной аппарат.

3. Нервная система. Здесь следует отметить сильно развитые большие полушария, крайне развитый мозжечок, изгиб мозга и нервные клетки в плаще (архипаллиум) крыши переднего мозга [Обухов, 1975].

4. Органы чувств. Общеизвестно, что акулы на больших расстояниях реагируют на ничтожные концентрации крови и улавливают са-

мые слабые вибрации. В этом отношении акулы стоят вне конкуренции. Механизм химического чутья акул изучен еще недостаточно и, по-видимому, осуществляется с помощью ампул Лоренцини, которые, возможно, представляют собой особый орган чувства.

5. Органы кровообращения. У ламноидных акул органы кровообращения развиты заметно прогрессивнее, чем у других рыб. Это выражается в том, что у них высокое кровяное давление, большая, чем у других рыб, вместимость сосудов и, стало быть, больший объем циркулирующей по артериям крови. Наконец, недостаточность сердца, которое у других рыб не обеспечивает перегонку крови по всему туловищу, у ламноидных акул компенсируется развитием мускульных волокон в стенках сосудов отдельных участков туловища, что обеспечивает активное перемещение крови по всему туловищу.

6. Органы и характер размножения. Акулы имеют внутреннее оплодотворение. Они откладывают немногочисленные крупные яйца с плотной и жесткой оболочкой либо живородящи. В последнем случае развитие эмбриона осуществляется за счет псевдоплаценты, т.е. самка обеспечивает питание эмбриона собственной кровью.

Перечисленные признаки могут характеризовать акул только как сугубо прогрессивную группу.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ

Современные ламноидные акулы по преимуществу представлены скоростными пелагическими хищниками. Однако среди них есть и прибрежные формы — часть видов рода *Odontaspis* и один глубоководный вид *Mitsukurina owstoni* Jord. Все современные виды ламноидных акул имеют по два спинных плавника, анальный плавник присутствует. Хвостовой плавник гетероцеркный, с хорошо развитой нижней лопастью. Рот конечный или почти конечный. Брызгальца есть или отсутствуют. Носо-ротовой борозды и усиков в области рта нет. Глаза не защищены мигательной перепонкой. Ростр из трех хрящевых балок. Базалий и плавниковых шипов в спинных плавниках нет. Грудной плавник с длинным сегментированным метаптеригием, большая часть его радиалий достигает свободного края плавника. Позвонки астероспондильные. Зубы в соседних сериях не заходят друг за друга.

Особенности строения *Lamna ditropis* Hubbs et Follett как характерного представителя ламноидных акул

Описанию морфологических особенностей строения ламноидных акул следует предпослать описание анатомии одного из характернейших видов этой группы — *Lamna ditropis*.

Вскрытие *Lamna ditropis* показало, что этот вид во многих отношениях подобен *Lamna nasus*, однако своеобразные особенности в строении ростра, плечевого пояса, хвостового стебля и зубов позволяют отнести этот вид к новому роду.

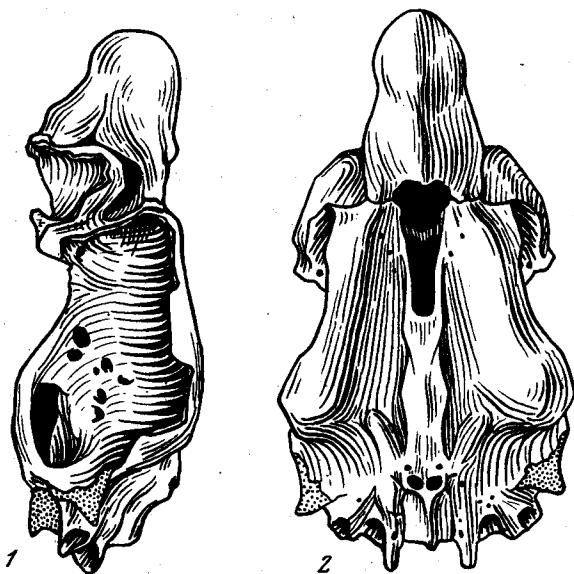


Рис. 1. Хондрокраниум *Lamna ditropis* Hubbs et Follett.
1 - вид сбоку, $\times 1/3$; 2 - вид сверху, $\times 1/3$

В роstralной части, *L. ditropis* обнаружено мощное цельное образование (рис. 1). Это образование соединяется с черепом швами. Природа ткани пока не выяснена. В плечевом поясе коракоиды своеобразно выгнуты, и их выпуклые части значительно выдаются в стороны, обуславливая образование особых выступов, подобных обтекателям реактивного самолета. В выдающейся части коракоид сильно укреплен обызвествленным хрящом.

Под кожей акулы располагается плотный и довольно толстый слой сухожилий. Тончайшая сеть этих сухожилий подходит к плакоидным чешуям, и это дает основание предполагать, что чешуи акулы могут обладать известной подвижностью.

Череп *Lamna ditropis* обнаруживает характерные признаки строения черепа ламноидной акулы. Передняя фонтанель, подобно другим представителям ламноидных акул, мала и в отличие от кархаринидных акул надежно защищена ростром. Роstralная часть черепа у кархаринидных акул лишь частично закрывает большую переднюю фонтанель, значительная часть ее прикрыта лишь сухожилиями и кожей.

У *Lamna ditropis* передняя фонтанель вмещает особый хрящ, вокруг которого располагается мощная система ампул Лоренцини (однако менее развитая, чем у кархаринидных акул). Сейсмочувствительный орган *Lamna ditropis* перекрыт очень толстым слоем крепчайших сухожилий, которые создают над нейрокраниумом как бы своеобразный сейсмочувствительный череп - "сейсмочувствительнокраниум". Эти сухожилия, перекрытые шагренью, заменяют акуле покровные кости костистых рыб и, очевидно, более надежны.

У рода *Carcharhinus* сейсмочувствительный орган развит несравненно сильнее, в связи с чем роstralная часть черепа очень расширена и выполняет функцию твердого дна этого органа. В гипертрофированном виде то же наблюдается у рода *Sphyrna*. Таким образом, особая форма головы рыбы-молота должна прежде всего объясняться крайним развитием сейсмочувствительной системы.

Кожа у *L. ditropis* покрыта чешуей с тонким основанием, на котором располагается от трех до пяти торпедообразных валиков. В местах наиболее активного действия плавников кожа их голая. Значительные оголенные участки свидетельствуют об очень большом радиусе действия плавника.

Зубы *L. ditropis* не такие толстые, как у *L. nasus*, они более заостренные, расширенные, и корни их заметно слабее.

Кили *Lamna ditropis* развиты несравненно лучше, чем у других представителей ламноидных акул. Хвостовой стебель благодаря этому имеет ширину, превосходящую высоту. Кили укреплены особыми "килевыми" хрящами.

Нижние радиалии хвостового плавника *L. ditropis* сильно обызвествлены.

Спиральный клапан кишечника у *L. ditropis* образует 38 оборотов (у *L. nasus* - 40). Сердце у нее устроено подобно сердцу *L. nasus*. Печень очень велика и пронизана крайне разветвленной сетью кровеносных сосудов.

Форма тела, строение плавников и килей, наличие обтекателей свидетельствуют о том, что скорости, которые может развивать *L. ditropis*, должны в несколько раз превышать среднюю скорость *Prionace glauca* (около 40 км/час). По-видимому, *L. ditropis* - наиболее скоростная акула. Об этом свидетельствует особое устройство ее роста.

ЧЕРЕП И ЧЕЛЮСТИ

Череп позвоночного животного - одна из наиболее информативных структур его организации.

У эласмобранхий черепная коробка представлена единым монолитным хрящевым образованием, причем хрящ, как правило (особенно у палеозойских групп), сильно обызвествлен. У части скатов вторично появляются крупные фонтанели в крыше черепа.

У всех эласмобранхий череп подразделяется на следующие отделы: мозговой, орбитальный, этmoidный и роstralный (роstralная часть черепа может отсутствовать). Позвоночный столб прочно прикрепляется к затылочной части черепа, причем хорда иногда заходит в затылок. Специфической особенностью черепа эласмобранхий является то, что мозговая коробка впереди открывается в переднюю фонтанель.

Многу специально исследовались черепа *Lamna ditropis* и *Isurus oxyrinchus*. Кроме того, я учитываю здесь особенности строения черепов *Lamna nasus* и *Carcharodon carcharias*, которые были описа-

ны и изображены Паркером [Parker, 1887]. Изучены также челюсти *Odontaspis taurus* и *Lamiostoma belyaevi*. Особенности строения черепа и челюстей этих видов, так же как, по-видимому, особенности строения черепов *Alopias* и *Mitsukurina*, могут лишь в частных случаях изменить общую картину. Из ортодонтов рассмотрены черепа представителей следующих семейств: Squatinidae, Squalidae, Dalatiidae, Trygonidae, Rajidae, Carcharhinidae, Sphymidae, Scyliorhinidae, Nehan-chidae, Chlamydoselachidae.

Материал позволяет сделать ряд общих заключений об особенностях строения черепа и челюстных дуг селасхий, в том числе и ламноидных акул.

Если не считать небольшой описательной статьи Паркера [Parker, 1887], черепа ламноидных акул никем не изучались, и почти все приведенные ниже признаки выявлены впервые.

Следует отметить во избежание возможной путаницы, что в работе Паркера [Parker, 1887] на с. 28 упоминается молодой экземпляр *Carcharodon rondeletii* (= *C. carcharias*). Его череп, гиоидная дуга, позвонки и мозг изображены Паркером [Parker, 1887] в его работе на табл. 8. Особенности в строении всех указанных органов безоговорочно свидетельствуют о досадной ошибке, допущенной Паркером: изображения указывают на принадлежность этой особи к роду *Carcharhinus*. Естественно, что это в нежелательную сторону повлияло на выводы Паркера.

Особенности строения черепа ламноидных акул

Наиболее существенными признаками в строении черепа ортодонтов и ламноидных акул являются следующие:

1. Мозговая коробка ортодонтов имеет плоское дно и не образует на крыше черепа полусферического в поперечном разрезе возвышения. У ламноидных акул она вогнута внизу и выпукла сверху, благодаря чему вдоль крыши черепа в ее середине тянется приподнятый валик. Таким образом, мозговой канал имеет форму трубки, диаметр которой почти постоянен по всей длине мозга. Она очень узка и открывается в роstralной части черепа очень небольшой передней фонтанелью. У ортодонтов трубка постепенно расширяется к передней фонтанели, что особенно характерно для высших ортодонтов, у которых передний мозг развит заметно лучше, чем у ламноидных акул. Таким образом, если у ортодонтов мозговая коробка с увеличением мозга разрастается в ширину, что позволяет широкий осевой череп, то у ламноидных акул мозговая коробка разрастается вверх и вниз, так как их осевой череп сравнительно узок.

2. У ламноидных акул мала обонятельная часть черепа, длинная и очень узкая орбитальная часть черепа, она располагается по центральной продольной оси черепа и приподнята. Очень короткая и узкая слуховая часть черепа представлена двумя небольшими буграми, прижатыми к центральной продольной оси черепа. Затылочная часть короткая и узкая. Такое строение черепа резко выделяет ламноид-

ных акул среди прочих селажий. Для сравнения опишем особенности строения черепа *Carcharhinus*. У этой акулы широкая и крупная обонятельная область черепа. Очень широкая (особенно в задней половине) и длинная орбитальная часть черепа (у ламноидных очень узкая и высокая). Орбитальная и слуховая части черепа *Carcharhinus* вздымаются крупными буграми, между которыми в центре черепа расположена глубокая впадина. Эти бугры заметно отдаляются от центральной продольной оси черепа.

3. Носовые капсулы ламноидных акул расположены латерально (*Lamna*) или дорзолатерально (*Isurus*, *Carcharodon*). Согласно А.Н.Северцову (Северцов, 1948, т. IV, с. 343); *Cladodus* имеют дорзолатеральное положение носовых капсул, а из современных акул латеральное положение наблюдается у *Chlamydoselachus*. У прочих селажий носовые капсулы располагаются снизу. Таким образом, латеральное или дорзолатеральное положение носовых капсул – крайне примитивный признак, подобный значительному числу жаберных дуг. Носовые капсулы ламноидных акул заметно сближены, в то время как у других акул они удалены одна от другой (за исключением некоторых скатов).

4. Глаза ламноидных акул располагаются латерально и прикрыты сверху широкими надорбитальными краями глазниц. У кархаринидных акул глаза прикрываются только частично и располагаются дорзолатерально, что обеспечивает этим акулам обзор не только вбок, но и вверх. У скатов глаза дорзальные.

5. Гиомандибулярный хрящ ламноидных акул не имеет непосредственного сочленения с затылочной частью черепа. Между ним и затылочной частью черепа располагается необыкновенная мембрана. Хрящ затылочной части черепа в месте прикрепления гиомандибулярного хряща превращен в тонкую пластинку и не имеет сочленованных углублений, так же как и тонкая пластина гиомандибулярного хряща. У ортодонтов гиомандибулярный хрящ входит в сочленованные углубления и в желобки ушной области черепа.

6. Рабочая часть челюстей ортодонтов имеет полукруглую форму и далеко выступает за пределы осевого черепа. У ламноидных акул челюсти тянутся вдоль узкого осевого черепа и выступают за его пределы только в затылочной области. Рычаг таких челюстей длинный, и они менее эффективны в работе.

7. У ламноидных акул, подобно *Chlamydoselachus* и *Heterodontus*, наблюдается ростральное соединение небно-квадратного хряща с черепом. В отличие от *Chlamydoselachus* и *Heterodontus*, у которых передняя часть *palatoquadratum* непосредственно примыкает к базальной поверхности черепа, у ламноидных акул симфизная часть небно-квадратного хряща связана с основанием средней балки ростра длинными связками.

8. У ламноидных акул близ симфиза небно-квадратного хряща располагаются *processus nasalis palatoquadrati* – под этим новым названием я понимаю перемещенные в носовую область *processus palatoquadratum orbitalis* или отростки, не имеющие генетической

общности с *processus orbitalis*. Основное назначение *processus nasalis palatoquadrati* - вмещать в себя по несколько действующих серий передних зубов. Эти отростки отсутствуют у ортодонтот.

9. На нижней челюсти соответственно *processus nasalis palatoquadrati* располагаются *bulbus mandibularis*. Под этим новым термином мы понимаем вздутые передние участки нижних челюстей, которые, так же как *processus nasalis palatoquadrati*, обеспечивают одновременное функционирование по несколько передних зубов в сериях. У ортодонтот *bulbus mandibularis* не развиваются.

10. У ламноидных акул гиоидная копула - *basihyale* - короткая, узкая и отстоит далеко от симфиза челюстей (за исключением *Lamiostomatidae*, у которых *basihyale* принимают особую функцию), не образуя дна пасти. У ортодонтот широкий *basihyale* прикрепляется к меккелеву хрящу и образует своеобразное дно пасти.

11. В гиоидной дуге ламноидных акул присутствуют рудиментарные *hyohyalia* [Гликман, 1964а], которые отсутствуют у ортодонтот.

12. Небольшой и узкий, хотя и хорошо дифференцированный мозг ламноидных акул имеет передний отдел [Miklucho-Maclay, 1870], не расширяющийся впереди, как это наблюдается у семейств *Carcharhinidae* и *Sphyrhidae*, а также у скатов.

Строение черепа свидетельствует о слабом развитии органов слуха по сравнению с большинством черепов современных ортодонтот; то же следует отнести к органам обоняния. Поскольку череп узок, ростральные хрящи сближены, а челюсти располагаются непосредственно под черепом, площадь, которую занимают сейсмочувствительные органы, незначительна по сравнению с таковой у других акул и скатов. Между тем при анатомировании *Carcharhinus longimanus*, я убедился, что у этого вида на голове все пространство между кожей и черепом представляет собой мощное поле из ампул Лоренцини. Это пространство во много раз больше, чем у ламноидных акул.

13. Полуокруглая форма челюстей свойственна всем ортодонтотам, исключая *Chlamydoselachus*, у которого челюсти вытянуты. Они также вытянуты у ламноидных акул.

14. Гиомандибулярный хрящ и гиоидная дуга тянутся вдоль челюстей и создают вместе с ними единую прочную конструкцию у всех ортодонтот. У ламноидных акул гиомандибулярный хрящ и гиоидная дуга соприкасаются с челюстями только в месте их взаимного прикрепления.

15. Черепа ортодонтот либо амфи-гиостилические (архаичные формы), либо амфи-десмостилические (архаичные формы), либо гиостилические (все остальные). У ламноидных акул наблюдается особый тип прикрепления челюстей к черепу (десмотилия), - тип, принципиально отличный от близкородственных и вышеперечисленных типов прикрепления челюстей к черепу [Гликман, 1956а, 1964а]. Десмотилия и примитивное устройство черепа отрицательно влияют на развитость органов чувств у ламноидных акул. Возможно, что у ламноидных акул среди органов чувств ведущее значение имеют органы

зрения. Об этом свидетельствует характер нападения акул на человека и особенно на шлюпки на большой скорости и с дальней дистанции.

Помимо этого следует отметить и другие особенности в строении черепа ламноидных акул.

1. Базальная поверхность нейрокраниума узкая и вогнутая в ее середине. От средней части орбит до начала позвоночного столба протягивается срединный гребень. По этому признаку ламноидные акулы противостоят всем современным ортодонтам.

2. Базальный угол между предорбитальной и посторбитальной частями базальной поверхности черепа есть. По этому признаку ламноидные акулы противостоят кархаринидным акулам и оректолобидам.

3. Палатобазальное сочленение отсутствует. По этому признаку ламноидные акулы противостоят всем ортодонтам, кроме скатов.

4. Палатобазального отростка, подобно скатам и в отличие от прочих ортодонтов, у ламноидных акул нет.

5. В отличие от низших акул и скатов, так же как у кархаринидных акул и у оректолобид, у ламноидных акул присутствует широкий подглазничный уступ. Задняя, ушная часть уступа, так же как у акул семейства *Carcharhinidae*, у ламноидных акул очень широкая и прободается крупным отверстием наружной сонной (орбитальной) артерии.

6. Подобно большинству акул, ламноидные акулы имеют два отверстия для внутренних сонных артерий. Однако эти отверстия в отличие от акул семейства *Carcharhinidae* крайне сближены и располагаются с обеих сторон от срединного гребня базальной поверхности черепа.

7. Передняя фонтанель, как и у всех акул и скатов, есть, но она намного меньше, чем у кархаринидных акул, оректолобид, а также у скатов.

8. Подобно большинству акул и скатов у ламноидных акул наблюдается предмозговое углубление, что отличает их от кархаринидных акул (*Heterodontus* и *Chiloscyllium*).

9. Нет фронтальной и париетальной фонтанелей подобно тому, что наблюдается у других акул и у части скатов.

10. В отличие от других акул и скатов фронтальная яма находится на возвышенном срединном полусферическом валике. Она удлиненная и крайне мелкая у ламноидных акул. Париетальная ямка глубока у всех акул и мелка у всех скатов; она едва различима (рудиментарна) у ламноидных акул.

11. Подобно подавляющему большинству акул, у ламноидных акул нет затылочных мышечков.

12. У ламноидных акул ушная область очень короткая, ушные капсулы несравненно меньше, чем у кархаринидных акул.

13. Подобно кархаринидным акулам и оректолобидам, они не имеют хрящевой латеральной комиссуры.

14. Сочленовные углубления для гиомандибулярного хряща находятся у современных ортодонтов в ушной области. У ламноидных

акул этого углубления нет, а гиомандибулярный хрящ прикрепляется связками к гладкой, в месте его прикрепления, затылочной области.

15. Заднеушные отростки, как и у многих других акул, отсутствуют.

16. Предглазничная стенка, так же как у низших акул и скатов, у ламноидных акул хорошо развита. Она отсутствует у кархаринидных и оректолобидных акул.

17. Подобно большинству акул, у ламноидных есть предглазничный и заднеглазничный отростки, а также надглазничный гребень.

18. Так же как у большинства других акул и скатов, у ламноидных акул нет сочленовой поверхности на заднеглазничном отростке.

19. Глазной стебелек незначительный, так же как у многих ортодонтов.

20. В отличие от других акул и скатов у ламноидных акул внутриносовая септа состоит из двух ветвей и имеет форму латинской буквы "V", между ветвями расположена одна из эктетмоидных камер.

21. Подносовое окно (базальная коммуникация), подобно *Hertapichus* и сквалидным акулам и в отличие от прочих ортодонтов, присутствует, открываясь в эктетмоидную камеру.

22. Носовая капсула ламноидных акул имеет мембрану в задней части (носовая фонтанель), подобно другим ортодонтам (*Isurus*), однако у *Lamna ditropis* задняя часть носовой капсулы представлена обызвествленным хрящом (у наиболее крупных экземпляров).

23. У ламноидных акул, подобно другим акулам, нет *processus articularis* на поверхности носовых капсул.

24. В отличие от акул семейства *Carcharhinidae* у ламноидных акул нет эктетмоидного отростка.

25. В отличие от кархаринидных акул у ламноидных эктетмоидные камеры хорошо выражены и очень глубокие. Их по три у *Isurus* и *Lamna* (одна передняя средняя и по две боковые задние), у *Carcharodon* — одна передняя средняя. У *Isurus* боковые задние камеры в передней части имеют мембрану, соединяющую их с носовыми капсулами. Передние (средние) эктетмоидные камеры развиты только у ламноидных акул.

26. Подобно кархаринидным акулам, ламноидные имеют ростр с тремя балками, слитыми вместе. Предмозговая яма, как и у кархаринидных акул, не продолжается на ростр.

27. Присутствуют парные ростральные стержни, так же как у кархаринидных акул.

28. В отличие от кархаринидных и оректолобидных у ламноидных акул есть предглазничный хрящ.

29. Как и у остальных акул, у ламноидных акул нет ростральных аппендиксов.

30. Так же как у прочих акул, у ламноидных акул нет соединения между подглазничным хрящом и ростром.

31. В отличие от прочих акул и скатов (кроме *Chlamydoselachus* и *Potamotrygon*) гиомандибулярный хрящ ламноидных акул длинный и слабый.

32. Гиоидная копула у ламноидных акул узкая, у кархаринидных акул и *Orectolobus* она широкая.

33. В отличие от всех акул у ламноидных акул, подобно скатам, нет орбитального отростка небно-квадратного хряща.

34. В отличие от других акул, так же как у *Chlamydoselachus* и *Heterodontus*, у ламноидных акул симфиз челюстей соединяется с основанием ростра впереди обонятельных капсул.

35. В отличие от всех акул (исключая *Pristiophorus*) губных хрящей нет.

Сравнительная характеристика краниологических признаков современных ортодонт

При сравнении черепов разных групп современных ортодонт использованы описания их признаков, предложенные Хольмгреном [Holmgren, 1941]. Данные Хольмгрена по возможности сверены с коллекционными материалами по представителям семейств, исследованных автором настоящей работы. Поскольку Хольмгрен предполагал, что скаты и акулы имеют дифилетическое происхождение, при анализе признаков особое внимание уделено проверке специфичности в организации представителей этой группы.

1¹. Хорда сохраняется в основании черепа у всех акул и отсутствует у всех скатов. Однако для *Chiloscyllium* и *Pristiurus*, а так же, и это особенно важно, для *Heptanchus* Хольмгрен указывает, что хорда у акул этих родов сохраняется в основании черепа лишь частично. Таким образом, если уже у *Heptanchus* намечается редукция хорды в основании черепа и коль скоро скаты не являются прямыми потомками современных акул, ясно, что отсутствие хорды в черепах скатов не свидетельствует об их обособленности от других акул. Это подтверждается тем, что при описании этого признака для *Pristiophorus* (!), т.е. для акулы, подозреваемой в ближайшем родстве со скатами, он пишет, что хорда, кажется, внутри черепа отсутствует, но этого нельзя утверждать совсем определенно.

2. Базальная поверхность черепа у большинства акул и скатов широкая и плоская, причем у *Pristiophorus*, подобно скатам семейств *Rhinobatidae*, *Discobatidae*, *Rajidae* и *Pristidae*, она не направляется впереди вниз, как это имеет место у *Torpedidae*, *Dasybatidae* и *Myliobatidae*.

Признак, таким образом, не дает основания отделять скатов от прочих акул.

3. Базальный угол между предорбитальной и посторбитальной частями базальной поверхности присутствует у гексанхид, сквалид и далатиид, слабый — у *Pristiophorus*. Его нет у *Chlamydoselachus*, галеоидных акул, у *Squatina*, *Chiloscyllium*, *Heterodontus* и скатов.

¹ Терминология и латинские названия даны по Хольмгреному. Родовое название *Rhina* заменено на *Squatina*. Галеоидные акулы Хольмгрена эквивалентны кархаринидным акулам.

У *Chlamydoselachus* и *Squatina* присутствует "presphenoid bolster". У *Orectolobus* и *Squatina* передний конец базальной поверхности образует угол. Таким образом, признак роднит гексанхид и сквалид, *Squatina*, *Orectolobus* и *Chlamydoselachus*. Признак не свидетельствует об обособленном положении скатов.

По данным А.Н.Северцова [1949], базальный угол основания черепа обусловлен сохранением эмбриональных соотношений между трабекулами и парахордалиями, и, согласно А.Н.Северцову "... у скатов (*Raja clavata* и *Torpedo ocellata*) трабекулярная пластинка занимает на некоторых стадиях развития то же угловое положение по отношению к парахордалиям, что и у *Acanthias*". И далее: "... Это обстоятельство говорит в пользу того предположения, к которому уже пришел сравнительно-анатомическим путем Гегенбаур [1872], именно, что скатов по строению их черепа следует рассматривать как формы вторично измененные, происшедшие от предков, близкородственных низкоорганизованным акулам. В этом отношении череп взрослой *Acanthias* стоит гораздо ближе к эмбриональному черепу, сходному у акул и скатов, чем череп взрослого ската" [Северцов, 1949, с. 93].

4. Палатобазальное сочленение характерно для всех акул. У скатов палатобазального сочленения нет. По этому признаку скаты обособлены от других акул.

5. Палатобазальный отросток хорошо развит у большинства акул. Однако у *Squatina* и галеонидных акул он очень широкий и длинный, уступообразный, неотличимый от подглазничного уступа. Палатобазального отростка нет у скатов. Но, как мы видели, он практически отсутствует и у *Squatina*, многочисленные особенности строения акул этого рода давали справедливое основание многим анатомам и систематикам считать *Squatina* промежуточной формой между акулами и скатами.

6. Подглазничного уступа нет у *Hexanchidae*. Его нет у *Chlamydoselachus* (однако он имеется у 27-миллиметрового эмбриона). Его нет также у скатов. Уступ у сквалидных акул перемещается в подушную область черепа. У *Squatina* базальная пластинка с шельфообразным краем. У остальных акул выражен подглазничный уступ.

Таким образом, подглазничный уступ отсутствует у низших акул (*Hexanchidae* и *Chlamydoselachidae*, у последних он выражен только в эмбриональном состоянии). Поскольку у *Squalidae* его нет, но есть уступ в подушной области, возможно, что, образовавшись впервые здесь, он впоследствии передвинулся в подглазничную область. Он имеется здесь как у высших акул (галеонидные акулы в понимании Хольмгрена), так и у *Orectolobidae* и *Pristiophoridae*. У *Squatina* он практически сведен на нет. Является ли его полное отсутствие у скатов признаком примитивности, роднящим их с далекими гексанхидными предками, или это окончательный вариант редукции, которую мы наблюдаем у *Chlamydoselachus* и *Squatina*, решить трудно. В том и другом случае отсутствие подглазничного уступа у скатов не опровергает теснейшего родства скатов с другими представителями отряда *Squatinida*.

7. Небный нерв не прободает черепа у Hexanchidae, Chlamydoselachidae и Squatina. У Squalidae небный нерв прободает базальную часть боковой комиссуры фронтально (исключая Oxypnotus). У молодых экземпляров он лежит впереди от комиссуры. Он не прободает базальную пластинку у галеонидных акул, Heterodontus, Chiloscylium, Orectolobus и у скатов, исключая Dasybatus. Он лежит в стороне от осевого черепа у Pristiophorus.

Тот факт, что у Dasybatus базальная пластинка продырявлена небным нервом, так же как у сквалид, а также то, что у Pristiophorus, галеонидных акул и у всех скатов, кроме Dasybatus, небный нерв не прободает базальную пластинку, не свидетельствуют о каком-либо обособленном положении скатов по отношению к акулам.

8. Нет среднего кия на вентральной стороне внутренней носовой пластинки у взрослых Heptanchus, но у эмбриона короткий киль присутствует. Внутренняя носовая пластинка у Hexanchus узкая, у Nororhynchus она очень широкая и впереди вогнута. Нет кия у Chlamydoselachus. Есть или отсутствует киль у сквалидных акул: если киль есть, он тянется почти до вершины ростра и до палато-базального отростка. Нет кия у Squatina и галеонидных акул.

Однако у Carcharhinus очень незначительный киль имеется в передней части пластины. Нет кия у Heterodontus, Chiloscyllium и Orectolobus. У Pristiophorus он есть, но не очень значительный. У скатов кия нет, и в этом отношении они примыкают к гексанхидам, Squatina, Orectolobidae и сквалидным акулам (к той их части, которая не имеет кия).

9. Два отверстия для сонных артерий имеются у Hexanchidae и Chlamydoselachidae. У большинства акул и скатов также остается по два отверстия. У Heterodontus и Raja по два отверстия у эмбрионов, но по одному у взрослых. По одному отверстию и у большинства сквалидных акул, у Pristiophorus, Squatina и у части скатов, в том числе у Pristis.

Таким образом, по одному отверстию у взрослых акул наблюдается только у видов. отряда Squatinida, причем Pristiophorus по этому признаку примыкает к Pristis.

10. Передняя фонтанель (praefrontal fontanella) присутствует как у акул, так и у скатов.

11. Предмозговая яма есть у Hexanchidae, Chlamydoselachidae, Squatina и у сквалидных акул. Ее нет у галеонидных акул, у Heterodontus и Chiloscylium. Она есть у Orectolobus. У Pristiophorus она трубковидная (в пиле). Она есть у Discobatidae и Rajidae. У Rhinobatus вытянута фронтально в виде трубки, то же у Pristis. Она есть у Torpedidae, но ее нет у Myliobatidae и Dasybatidae.

Таким образом, низшие скаты и Torpedidae вплотную примыкают по этому признаку к другим представителям отряда Squatinida. Особенно тесная связь наблюдается при этом между родами Pristiophorus, Rhinobatus, Pristis.

12. Фронтальной или париетальной фонтанели нет у всех акул. Однако она есть у части скатов. Поскольку она может отсутство-

вать или присутствовать у видов одного рода (*Raja*) и поскольку она отсутствует у *Pristidae*, а из *Torpedidae* — у *Torpedo* и *Nurgarce*, признак имеет диагностическое значение лишь для близкородственных групп.

13. Parietalная яма глубокая у всех акул и мелкая у всех скатов. Признак этот не является четким, поскольку степень глубины не указана. Кроме того, он не может расцениваться в качестве признака высокого таксономического ранга; так как даже внутри одного семейства он может очень сильно варьировать, например у семейства *Torpedidae*. У родов *Torpedo* и *Narcine* имеется по две ямы.

14. Затылочные бугорки отсутствуют у всех акул, исключая *Squatina*. По этому признаку *Squatina* примыкает к скатам, у которых они всегда присутствуют. По данным Иекеля [Jaekel, 1890], затылочные бугорки присутствуют и у *Pristiophorus*.

15. Задняя церебральная вена имеет собственное отверстие у *Heptanchus*. У *Notorhynchus* она, возможно, проходит через канал X нерва. У *Chlamydoselachus* наблюдаются оба варианта. То же у сквалидных акул. Свое отверстие есть у *Squatina* и *Torpedo*. У остальных акул и скатов вена проходит через канал X нерва. Наличие самостоятельного отверстия для церебральной вены — признак примитивности, поскольку оно присутствует у всех высших акул и у скатов. Этот признак роднит *Heptanchus*, *Chlamydoselachus*, *Squatina*, сквалидных акул и *Torpedo*?, а прочих акул — с остальными скатами.

16. Ушная часть длинная у всех примитивных акул (*Hexanchidae*, *Chlamydoselachidae*), а также у *Squalidae*, *Squatinidae*, *Pristiophoridae* и у всех скатов. Она короткая у остальных акул. По этому признаку скаты не отделяются от прочих представителей отряда *Squatinida*.

17. Нет (устойчивой) латеральной комиссуры у *Hexanchidae*. У взрослого *Chlamydoselachus* нет хрящевой латеральной комиссуры. Латеральная комиссура всегда есть у сквалидных акул. У *Squatina* сильная латеральная комиссура. Нет хрящевой латеральной комиссуры у галеонидных акул, у *Chiloscyllium*, *Heterodontus* и *Orectolobus*. Она есть у *Pristiophorus*, *Rhinobatus*, *Pristis*, *Dasybatidae* и *Myliobatidae*, но ее нет у *Rajidae*, *Discobatidae*, *Torpedidae*.

Таким образом, *Squatina*, *Pristiophorus*, *Squalidae* и *Dalatiidae* по этому признаку родственны скатам.

18. Сочленовная ямка для гиомандибулярного хряща есть у *Heptanchus* в задней части ушной области. У *Chlamydoselachus* — на боковой поверхности ушной капсулы. У сквалидных акул — в задней части ушной капсулы, однако не у всех. У *Squatina* широкий желоб протягивается далее задней половины ушной капсулы. У галеонидных акул сочленовная ямка находится в передней половине ушной области, у *Orectolobus* она протягивается вдоль наружной части ушной области, но наиболее глубокая ее часть впереди. У *Pristiophorus* и у скатов две сочленовные ямки для гиомандибулярного хряща. По этому признаку очевидно родство *Pristiophorus* и скатов.

19. Нет выраженных заднеушных отростков у Hexanchidae, Chlamydoselachus; нет заднеушных отверстий. У сквалидных акул заднеушные отростки и отверстия могут отсутствовать, но у части из них присутствуют. У Squatina нет заднеушного отверстия, то же у галеонидных акул, у Heterodontus, Chiloscylidium и Orectolobus. Для скатов и Pristiophorus Хольмгрен этот признак не рассматривает, но пишет, что хрящевой "мост" имеет соединение заднего угла базальной пластинки с ушной капсулой у Rhinobatidae, Discobatidae, Rajidae и Pristidae. Такого "моста" нет у Torpedidae, Dasybatidae и Myliobatidae, а также у Pristiophorus.

Указанные признаки, как видим, не говорят ни в пользу родства тех или иных групп, ни в пользу их генетической отдаленности. "Мост" лишь сближает несколько семейств скатов.

20. Предглазничная стенка хорошо развита у Hexanchidae, Chlamydoselachidae и у части акул отряда Squatinida: Pristiophoridae, Squalidae, а из низших скатов — у Pristidae, Rajidae, Rhinobatidae, Discobatidae. У высших акул, а также у Squatinidae, Orectolobidae, Heterodontidae и высших скатов она отсутствует.

Присутствие предглазничной стенки — признак явно примитивный и роднит семейства Hexanchidae и Pristiophoridae с Pristidae и Rajidae. Он исчезает в линии Squatinidae — Orectolobidae — высшие скаты. Возможно, что этот признак может рассматриваться в качестве одного из указаний на гетерогенное происхождение скатов.

21. Предглазничный канал присутствует у Hexanchidae, Chlamydoselachus, Squalidae, Dalatiidae, Squatina, Chiloscylidium, Heterodontus, Orectolobus и скатов, за исключением Torpedo. У Narce он неполный. У Pristiophorus он не отделяется от носовой капсулы, то же у Raja. Он очень короткий — только прободает крышу черепа у Squatina. У галеонидных акул это отверстие в крыше черепа или есть вырезка позади предглазничного отростка. Отверстием в крыше черепа он представлен у Chiloscylidium и Heterodontus. Он короткий у Orectolobus и Raja.

Таким образом, у всех высших акул и скатов наблюдается тенденция к редукции канала. По этому признаку Pristiophorus близок к Raja.

22. У Neptanchus присутствуют: предорбитальный отросток, надорбитальный гребень и заглазничный отросток, то же у Notorhynchus, Chlamydoselachus и сквалидных акул. У Squatina предглазничный отросток не отделяется от надорбитального гребня; заглазничный отросток сильно развит и имеет уплощенную латеральную часть, которая изогнута впереди для соединения с надорбитальным гребнем. Заглазничный отросток образует с бокового края большое дорзальное окно, которое контактирует с очень длинным орбитальным отростком небно-квадратного хряща. У галеонидных акул предорбитальный отросток есть или слит с надорбитальным гребнем. У Heterodontus, Chiloscylidium и Orectolobus заглазничный отросток сильно удлинен, хорошо развит и слит с надорбитальным гребнем. Предорбитальный отросток не отделен от надглазничного гребня, но присут-

ствуется заглазничный отросток. У *Torpedidae* предглазничная часть надглазничного гребня соединяется с носовой капсулой, образуя наружную стенку предорбитального канала, который открывается в носовую капсулу. У *Rhinobatidae*, *Discobatidae*, *Rajidae*, у которых надглазничный гребень выражен по-разному, предглазничный отросток слит с носовой капсулой и образует снаружи стенку для предорбитального канала. У *Pristidae* предглазничный отросток слит с носовой капсулой; надглазничный гребень и заглазничный отросток присутствуют. У *Torpedidae* предглазничный отросток есть (*Torpedo*), его вершина соединена лигаментом с крышей черепа. Предглазничный канал неполный (*Narce*). Надглазничный гребень у *Torpedidae*, по-видимому, отсутствует. Заглазничные отростки незначительны. У *Dasybatidae* и *Myllobatidae* предглазничные отростки соединены с носовой капсулой, которая имеет каудально-латеральный отросток. Этот признак свидетельствует о несомненном родстве *Pristiophorus* и скатов.

23. У *Heptanchus* на заглазничном отростке есть хорошо выделяющаяся ямка для сочленения с небно-квадратным хрящом; у *Notorhynchus* сочленовный диск плохо выделяется. У остальных акул и скатов подобная ямка отсутствует.

24. У *Heptanchus* и *Notorhynchus* V и VII головные нервы, исключая гиомандибулярную ветвь VII, проходят через *foramen prooticum*; гиомандибулярная ветвь VII с отдельным отверстием. Присутствует короткая предфациальная комиссура, VI нерв имеет собственное отверстие. У *Chlamydoselachus* V и VII нервы проходят через *foramen prooticum*; у гиомандибулярной ветви VII отдельное отверстие. Предфациальная комиссура довольно длинная, то же у сквалидных акул, но предфациальная комиссура присутствует или отсутствует. То же у *Squatina*. Предфациальная комиссура у этого рода короткая. У галеонидных акул V и VII проходят через *foramen prooticum*, но ветви *ophthalmicus* V и VII имеют специальные отверстия или общее отверстие в дорзальной части орбит; гиомандибулярная ветвь VII без собственного отверстия, комиссуры нет. У *Heterodontus* и *Chiloscyllium ophthalmicus* VII нерва с собственным отверстием в дорзальной части орбит (*Chiloscyllium*, *Stegostoma*) или входит с тройничным через *foramen prooticum* (*Heterodontus*). Гиомандибулярная ветвь VII с отдельным отверстием у *Heterodontus*, но у *Chiloscyllium* она идет вместе с V и VII через *foramen prooticum*. У *Orectolobus ophthalmicus superficialis* VII нерва с собственным отверстием в дорзальной части орбит, гиомандибулярная ветвь VII вместе с V и VII нервами в *foramen prooticum*, нет предфациальной комиссуры. У *Pristiophorus* V и VII нервы проходят через общее отверстие, гиомандибулярная ветвь VII с собственным отверстием, есть предфациальная комиссура. У *Rhinobatidae*, *Discobatidae* и *Rajidae* V и VII нервы проходят через общее отверстие. Гиомандибулярная ветвь VII с отдельным отверстием позади и с сильной предфациальной комиссурой. У *Pristidae*, *Torpedidae*, *Dasybatidae* и *Myllobatidae* также, комиссура есть.

Признак роднит скатов, *Pristiophorus*, *Heptanchus*, *Chlamydoselachus*, *Squatinae*, *Dalatiidae* и *Squatinae* и отделяет их от галеонидных акул.

25. Отдельные отверстия наблюдаются у всех акул и скатов для ложнобраниальной артерии и питающей вены. У *Torpedo* присутствует иногда общее отверстие.

26. Передняя церебральная вена имеет собственное отверстие у всех акул, кроме *Chlamydoselachus*, у которого она имеет общее отверстие с *ophthalmicus profundus*, но может иметь и отдельное отверстие. У *Pristiophorus* нет специального отверстия, а *ophthalmicus profundus* - в предглазничном канале. У скатов передняя церебральная вена имеет собственное отверстие, по этому признаку скаты неотделимы от акул.

27. Косой нижний мускул помещается в орбите у всех акул. У *Pristiophorus* он частично размещается по краям базальной пластинки, у *Rhinobatus* - в вентральной части орбит, у *Pristis* - на базальной пластинке, у *Torpedo* - предпочтительно внизу орбит, у *Dasybatidae* и *Myliobatidae* - внутри орбит.

Таким образом, по этому признаку скаты и акулы неразделимы. Однако *Pristiophorus*, *Raja* и *Pristis* по этому признаку родственны.

28. Рудиментарный глазной стебелек присутствует у *Heptanchus*; он весьма сильный у *Notothenchus*, хорошо развит и узок у *Chlamydoselachus*, есть у сквалидных акул (отсутствует у *Oxynotus*), тонкий - у *Squatina*, присутствует или отсутствует (*Scyllium*) у галеонидных акул, есть у *Heterodontus*, *Chiloscyllium*, сильный - у *Orectolobus*, есть у *Pristiophorus* и скатов, у *Dasybatidae* и *Myliobatidae* обычно отсутствует.

Таким образом, глазной стебелек отсутствует в редких случаях и не является признаком родства и удаленности форм друг от друга.

29. Внутриносая септа высокая у *Heptanchus*. Она низкая и тонкая у *Notothenchus*. Очень широкая пластинковидная септа у *Chlamydoselachus*. Относительно высокая у сквалидных акул. У *Squatina* широкая и тонкая пластинка. У галеонидных акул септа высокая (у *Scyllium*, *Pristiurus*), широкая и частично уплощенная у *Carcharhinus* (в соответствии с положением носовых капсул), у *Heterodontus* и *Chiloscyllium* узкая и высокая, у *Orectolobus* (если действительно есть) очень широкая и тонкая. У скатов пластинка широкая; у *Rhinobatidae*, *Discobatidae* и *Rajidae* она, кроме того, тонкая. Признак роднит скатов *Squatina*, *Orectolobus* и *Pristiophorus*.

30. Субназальное окно (базальная коммуникация) есть и открывается в эктотомидную камеру у *Heptanchus*. Его нет у *Notothenchus* и *Chlamydoselachus*. Оно есть у сквалидных акул (исключая *Oxynotus*). Нет у *Squatina*, галеонидных акул, *Heterodontus*, *Chiloscyllium*, *Orectolobus* и скатов. Очень маленькое субназальное окно ("basal communication" по Гегенбауэру) есть у *Pristiophorus*. Этот

признак роднит *Squatina*, *Heterodontus*, оректолобид, скатов и *Pristiophorus*.

31. У *Hexanchidae* носовая капсула не имеет мембраны в задней средней части. У *Chlamydoselachus* мембрана в задней средней части (с носовой фонтанелью). У сквалидных акул носовая капсула с маленькой или большой необызвествленной частью, особенно каудально и посредине. У *Squatina* носовая капсула в задней средней части с мембраной; она соединяется через эту блестящую мембрану с эктетмоидной камерой. У галеоидных акул носовая капсула в средней задней части, по крайней мере через блестящую (или хрящевую) мембрану, соединяется с эктетмоидной камерой. У *Heterodontus* и *Chiloscyllium* носовая капсула имеет мембрану в задней средней части (носовая фонтанель). У *Orectolobus* носовые капсулы в виде стebelков, не ограниченные, с орбитоназальной пластинкой, которая дорзально состоит из двух длинных тонких параллельных хрящевых полос. Эти полосы по длине соединены с мембраной. Латеральная полоса расширяется фронтально и окаймляет латеральную поверхность носовой капсулы. Медиальная полоса фронтально продолжается в длинный отросток, который встречает усики медиально от носовой створки. На брюшной стороне носовая фонтанель тянется почти через всю этмоидную область. Таким образом, вдоль средней части, как дорзальной, так и вентральной, обонятельные нервы покрыты тонкой мембраной. У *Pristiophorus* носовые капсулы с мембраной. То же у скатов. Признак, общий для акул и скатов.

32. Нет сочленовного отростка (*processus articularis*) на поверхности носовой капсулы у всех акул. Эти отростки есть у всех скатов. Признак следует оценивать так же, как признак 40. В том случае, если гипотеза, высказанная по данному поводу мною [Гликман, 1964а], верна, этот признак следует объединить с признаком 40.

33. У *Hexanchidae* эктетмоидный отросток с инторбитальным отростком или хрящом. У *Chlamydoselachus* эктетмоидный отросток не дифференцируется от надглазничного отростка. У сквалидных акул эктетмоидный отросток есть и несет мембрановидный анторбитальный "хрящ". У *Squatina* эктетмоидного отростка нет. У галеоидных акул эктетмоидного отростка нет или он рудиментарный, но у *Carcharhinus* он хорошо развит. Эктетмоидного отростка нет у *Heterodontus*, *Chiloscyllium* и *Orectolobus*. У *Pristiophorus* маленький отросток есть, у скатов его нет. Признак этот свидетельствует о родстве *Orectolobidae*, *Heterodontidae*, *Squatina* и скатов.

34. Хорошо различимая эктетмоидная камера есть у *Hexanchidae*. По Хольмгрену [Holmgren, 1941], согласно Аллису, она есть у *Chlamydoselachus*. Эктетмоидная камера, покрытая блестящей мембраной (носовая фонтанель), есть у сквалидных акул. Она хорошо различима, например, у *Scymnorhynchus*, плохо, например, у *Squalus*, отсутствует у *Oxypotus*. У *Squatina* она не отделяется от носовой камеры, покрыта сильной мембраной (носовая фонтанель). То же у галеоидных акул, *Heterodontus*, *Chiloscyllium* и *Orectolobus*. У *Pris-*

tiophorus промежутки ("space"), возможно, представляют собой эстетмоидные камеры. У скатов их нет. Таким образом, по данному признаку скаты примыкают к *Oxypotus* и *Pristiophorus*, а также к акулам, у которых промежутки слиты с носовыми капсулами (*Squatina*, *Orectolobidae*).

35. Ростр присутствует у *Hexanchidae*, *Chlamydoselachus*, сквалидных и галеоидных акул, у *Stegostoma*, *Chiloscyllium*, *Orectolobus*, *Pristiophorus*, *Discobatidae*, *Rhinobatidae*, *Rajidae*, *Pristidae*, *Narce*; рудименты — у *Urolophus*. Ростра нет у *Squatina* и *Heterodontus* среди акул и у *Torpedo*, *Dasybatidae* (см. *Urolophus*) и *Myliobatidae* среди скатов.

Отсутствие ростра у *Squatina*, *Heterodontus* и у части скатов свидетельствует о родстве этих групп.

Предмозговая яма продолжается на ростр у *Hexanchus*, *Notorhynchus*, *Chlamydoselachus*, сквалидных акул, а также у скатов, имеющих ростр. У других акул (галеоидных и оректолобид) предмозговая яма не продолжается на ростр.

Признак отделяет галеоидных акул от других и показывает, как и многие другие признаки, некоторую обособленность оректолобид среди прочих акул (включая скатов) в отряде *Squatinida*.

36. Нет парных роstralных стержней у всех акул и скатов, за исключением галеоидных акул. Признак свидетельствовал бы об изолированном положении галеоидных акул. Однако у некоторых скатов присутствуют парные роstralные аппендиксы, и, таким образом, этот признак следует считать весьма вариабельным.

37. Есть канал *buccalis* VII у *Hexanchidae* и *Pristis*. У других акул и скатов он отсутствует. Наличие этого канала у *Pristis* свидетельствует о родстве скатов с архаичными гексанхоподобными предками.

38. *Ophthalmicus* VII и *buccalis* VII не заключены в ростр у *Hexanchidae* и сквалидных акул. У прочих акул они проходят с внешней стороны ростра (однако, как указывает Н.Хольмгрен, у *Squatina* это ненастоящий ростр). То же у *Rhinobatidae*, *Discobatidae* и *Rajidae*, но у них они разделены в передней части ростра и идут к роstralным аппендиксам. У *Pristidae* они проходят общим широким каналом через ростр. У *Torpedidae* они проходят раздельно. То же у *Myliobatidae* и *Dasybatidae*. Признак объединяет скатов с другими акулами, а также *Hexanchidae* и сквалидных акул.

39. У *Hexanchidae* *proc. antorbitalis* хрящевой, но не отделенный от *proc. ectetmoidalis*. У *Chlamydoselachus* *proc. antorbitalis* частично слит с эстетмоидной областью в предглазничную раму. У сквалидных акул предглазничный "хрящ" нехрящевой, образует мембрану внизу глаза. У *Squatina* его нет; то же у галеоидных акул, *Heterodontus*, *Chiloscyllium* и *Orectolobus*. У *Pristiophorus* он предствлен плотным соединением отростка с задней частью носовой капсулы и распространяется за капсулу, соединяясь с краем ростра. У скатов он есть. По этому признаку скаты не могут быть противопоставлены сквалидным акулам и *Pristiophorus*.

40. Нет рострального аппендикса у акул, у скатов *Pristidae*, *Dasybatidae* и *Myliobatidae* его тоже нет. У остальных скатов он есть.

Этот признак свидетельствует о родстве части скатов друг с другом, а *Pristidae*, например, с *Pristiophorus*. С другой стороны, наличие ростральных аппендиксов у скатов, возможно, свидетельствует о том, что их можно рассматривать в качестве рудиментов утраченной челюстной дуги. Гипотеза об утрате челюстной дуги у скатов выдвинута Л.С.Гликманом [1964а].

41. Предглазничный отросток не соединяется с ростральным аппендиксом у всех акул (это повторяет признак 40, где уже указано что у акул нет самого аппендикса). У всех скатов подобное соединение есть, исключая *Myliobatidae* и *Dasybatidae*. У *Pristis* он соединяется только с ростром (аппендиксов нет).

42. Есть этмоидный канал у *Heptanchus*, сквалидных акул и *Squatina*. У остальных акул и скатов он отсутствует. Но он есть у *Pristis*. Этмоидный нерв заходит внутрь носовой капсулы у *Raja* и *Discobatus* и находится внутри стенки капсулы у *Rhinobatus*. У *Pristiophorus* он также заключен в носовую капсулу. Признак роднит *Pristis* со сквалидными акулами и *Squatina*, с одной стороны, а *Raja*, *Discobatus* и *Rhinobatus* с *Pristiophorus* - с другой.

43. Переднее отверстие орбитоназального канала расположено в эктетмоидной камере у *Hexanchida* и *Chlamydoselachus*. У последнего ветвь передней *v. facialis* прослеживается внутри камеры на заднем крае носового окна и соединяется с орбитоназальной веной. У сквалидных акул наблюдается переднее отверстие в эктетмоидной камере или в частях, отходящих от нее. Орбитоназальный канал у *v. facialis* находится внутри эктетмоидной камеры со стороны носового отверстия. У галеонидных акул он расположен в эктетмоидной камере на заднем крае окна с передней веной. У *Chiloscyllium*, *Heterodontus* и *Orectolobus* отверстие орбитоназального канала присутствует на заднем крае носовой фонтанели, а у *Pristiophorus* - в задней части носовой капсулы в эктетмоидном промежутке. У *Rhinobatidae*, *Discobatidae*, *Rajidae* и *Pristidae* переднее отверстие орбитоназального канала находится на заднем крае носовой капсулы; у *Torpedidae* - на заднем среднем крае носовых капсул; у *Dasybatidae* и *Myliobatidae* - на заднем крае носовых капсул. Признак роднит скатов с *Pristiophorus*.

44. Гиомандибулярный хрящ тонкий и длинный у *Chlamydoselachus* *Hexanchidae*, *Potamotrygon*.

Однако, по моим наблюдениям, у *Hexanchidae* гиомандибулярный хрящ сильный и толстый.

У *Potamotrygon* - единственного ската с узким и тонким гиомандибулярным хрящом - явная специализация. По этому признаку *Chlamydoselachus* резко противостоит другим акулам и скатам.

45. Нет псевдогиоида у всех акул. Псевдогиоид присутствует у всех скатов.

Признак свидетельствует о родстве всех скатов.

46. Гиоидная копула очень короткая и узкая у *Heptanchus*, но очень широкая и почти круглая у *Notorhynchus* [Daniel, 1934]. У *Chlamydoselachus* она очень длинная, но узкая. У сквалидных акул гиоидная копула короткая и узкая или широкая и необручевидная. У галеоидных акул она узкая (по моим данным — широкая). Короткая она у *Chiloscyllium* и *Heterodontus*. Она широкая и обручевидная у *Orectolobus*. Она тонкая и обручевидная у *Pristiophorus*. У всех скатов она обручевидная. У *Torpedidae* она отсутствует.

Таким образом, по этому признаку скаты близки к *Orectolobus*, *Pristiophorus* и сквалидным акулам.

47. Небно-квадратный хрящ с сильным средним орбитальным отростком и ушным отростком прочно сочленяется с заглазничным отростком у *Heptanchus*, то же у *Notorhynchus*, но сочленение не такое прочное. У *Chlamydoselachus* то же, но нет ушного отростка. Сильный орбитальный отросток у *Squalidae*, не очень сильный у *Squatina*. Не очень сильный он у галеоидных акул (по моим данным, — очень сильный). У *Heterodontus*, *Chiloscyllium* и *Orectolobus* он есть, есть у *Pristiophorus*, у скатов его нет.

48. У *Hexanchidae* небно-квадратный хрящ и мандибула длинные, позади вытянуты за затылочную область, но впереди доходят только до задней части этmoidной области. У *Chlamydoselachus* челюсти длинные, протягиваются впереди далеко за этmoidную область (рот конечный) и позади за ушную область. У сквалидных акул челюсти короткие, не выступают за этmoidную область и не протягиваются позади ушной области. У *Squatina* челюсти очень длинные и сильные, переходят в этmoidную область. Небно-квадратный хрящ в каудальной части очень изменчив. У галеоидных акул челюсти достигают носовых капсул. У *Heterodontus* челюсти заходят за этmoidную область (по моим данным — почти до переднего конца носовых капсул). Челюсти в задней части этmoidной области у *Chiloscyllium*, *Stegostoma*; у *Orectolobus* каудально сильно варьируют, впереди протягиваются до носовых капсул. У *Pristiophorus* челюсти умеренно развиты (поперечные). У *Rhinobatidae*, *Discobatidae* и *Rajidae* не заходят далеко назад. То же у *Pristidae* и *Torpedidae*. У *Torpedo* и *Hypnagae* они длинные и тонкие. У *Narce* и *Narcine* короткие и очень сильные. У *Dasybatidae* и *Myliobatidae* челюсти не заходят далеко назад.

Признак сближает скатов и обособляет их от других акул.

49. Преспиракулярные хрящи отсутствуют у *Hexanchidae*. У *Chlamydoselachus* обычно отсутствуют, но иногда присутствуют рудименты (Allis). У сквалидных акул обычно присутствуют, но слиты в пластинку. У *Squatina* они пластинкообразные. У галеоидных маленькие или отсутствуют. У *Chiloscyllium* и *Heterodontus* они пластинковидные. У *Orectolobus* они продолговатые пластинковидные. У *Pristiophorus* они широкие и с тонкой пластинкой. У *Discobatidae*, *Rhinobatidae* и *Rajidae* они пластинковидные. Они есть у *Pristidae*, есть у *Torpedidae*, пластинковидные у *Torpedo*, хотя связаны маленькими хрящевыми соединениями с *hyomandibulare*; у *Narce* их нет.

У Dasybatidae и Myliobatidae они пластинковидные. Признак связывает всех представителей отряда Squatinida.

50. Постспиракулярный хрящ отсутствует у Hexanchidae, Chlamydoselachus, сквалидных акул, Squatinidae, галеоидных акул, Chiloscyllium, Heterodontus, Orectolobus, Pristiophorus, Rhinobatidae, Discobatidae, Rajidae, Pristidae, возможно, у Narce, Potamotrygon, Discens. Он есть у Torpedo и Urolophus "superspiracular". Таким образом, наличие хряща сближает между собой небольшую часть скатов.

51. Губные хрящи есть у всех акул, за исключением Pristiophorus. Их нет у Pristis, Torpedo, Raja, Dasybatis, Potamotrygon, Urolophus и Myliobatis. Однако они есть у Rhinobatus, Discobatus и Narce.

Таким образом, по этому признаку Pristiophorus примыкает к семейству Pristidae, поскольку это единственная акула, у которой губных хрящей нет. Скаты же не отделяются от акул, поскольку у многих из них губные хрящи есть.

Наиболее капитальная сводка по исследованию почти всех крупных групп современных акул и скатов была опубликована Хольмгреном [Holmgren, 1940, 1941]. В результате очень скрупулезного и детального исследования Хольмгрен делает ряд интересных выводов и приходит к идее дифилетического развития акул и скатов. Он полагает, что эти группы разделились в девонское или додевонское время.

Между тем, не говоря уже о других особенностях строения скелетов, 51 признак в устройстве черепа и челюстей акул и скатов, приведенные Хольмгреном в подтверждение своей идеи для каждой их группы, не подтверждают, а противоречат этим выводам Хольмгрена.

Хольмгрен под галеоидными акулами понимает семейства Scyliorhinidae, Triakidae, Carcharhinidae, Carchariidae (Odontaspidae) и Isuridae. В сравнениях он перечисляет эти семейства (кроме Triakidae, которое он, по-видимому, включает в состав семейства Carcharhinidae, так как ссылается на род Mustelus). Таким образом, он приписывает семействам Odontaspidae и Isuridae признаки, перечисленные им для галеоидных акул. Однако в предисловии среди объектов, которые указаны при изучении галеоидных акул, представители этих семейств отсутствуют. Признаки, приписанные Н. Хольмгреном ламноидным акулам, как мы видели, в большинстве своем прямо противоположны тем, которыми они обладают.

Разбор представлений Хольмгрена

Свой вывод об обособленности скатов Хольмгрен строит не на оценке особенностей в строении их черепов, которых в действительности не наблюдается, а на том факте, что из 51 признака признаков, общих для всех скатов, - 26, а для акул - только 12. Из этого делается вывод, что скаты - группа более монолитная и что она отделилась от акул на уровне "Praeselachians" [Holmgren, 1941, с. 78 и табл. на с. 79]. Однако это утверждение ошибочно, ибо оно исходит из посылки, что акулы и скаты - группы равного ранга.

Мы знаем, и это легко проверить при анализе разобранных признаков, что, чем меньшее таксономическое подразделение, объединяющее в себе естественные группировки близкородственных организмов, принимается во внимание, тем больше общих признаков мы будем наблюдать между этими группировками. Цифры, приведенные Хольмгреном, свидетельствуют лишь о том, что акулы - группа значительно более крупная, чем скаты, и поэтому признаков, которые свойственны всем ее представителям, у этой группы значительно меньше.

При оценке 51 признака, изученных Хольмгреном, лишь 5 свойственны только скатам и не наблюдаются у ближайших представителей отряда Squatinida.

Признак 5 - отсутствие палатобазального сочленения признак 32 - присутствие processus articularis, признак 45 - присутствие псевдогиоида, признак 47 - отсутствие орбитального отростка небно-квадратного хряща, признак 48 - челюсти не располагаются далеко позади осевого черепа.

Все указанные признаки не имеют отношения к осевому черепу, а связаны с действительно особым устройством челюстного аппарата, при описании которого список специфических черт может быть увеличен. Однако при тесной связи скатов с родами Squatina и Pristiophorus и с другими акулами отряда Squatinida по строению осевого черепа, и не только черепа, не может быть и речи о резком противопоставлении скатов акулам и о их дифилетическом происхождении от "Praeselachians".

В строении осевого черепа и челюстей ламноидные акулы обнаруживают гораздо более существенную обособленность от всех других акул и скатов, чем это наблюдается для скатов при сравнении их с другими акулами. В отличие от скатов обособленность ламноидных акул основывается не только на особенностях строения их челюстей, но и на существенных отличительных особенностях в строении их осевого черепа. Признаки, которые отделяют ламноидных акул от всех прочих эласмобранхий, следующие: признак 2 - особое устройство базальной поверхности нейрокраниума; признак 8 - наличие и положение срединного киля на базальной поверхности черепа; признак 13 - положение фронтальной ямки и рудиментарность париетальной ямки; признак 18 - отсутствие сочленовного углубления для гиомандибулярного хряща в слуховой области черепа и прикрепление этого хряща к затылочной области; признак 29 - внутриносовая септа состоит из двух ветвей и имеет форму латинской буквы "V", между ветвями одна из эктетмоидных камер.

Следует также обратить внимание, что из признаков, свойственных, по Хольмгрену, только скатам (4, 34, 45, 47 и 48), признаки 4 (отсутствие палатобазального сочленения) и 47 (отсутствие орбитального отростка небно-квадратного хряща) являются общими для скатов и ламноидных акул. Таким образом, у скатов имеются только три признака из 51, которые свойственны только им.

Сравнение особенностей строения черепа ламноидных акул со строением черепа современных ортодонтов

Признаки, свойственные только ламноидным акулам. Помимо разобранных выше 15 кардинальных особенностей в строении черепа ламноидных акул, специфических для этой группы, только этим акулам присущи следующие признаки.

1. Базальная поверхность нейрокраниума узкая и вогнутая на ее середине. От средней части орбит до начала позвоночного столба протягивается срединный гребень.

2. Внутриносовая септа состоит из двух ветвей.

3. На возвышенном срединном полусферическом валике присутствует фронтальная ямка, а париетальная ямка у них рудиментарна.

4. Нет сочленовного углубления для гиомандибулярного хряща. Этот хрящ прикрепляется не к ушной, а к затылочной области черепа.

Признаки, отличающие ламноидных акул от всех прочих, но общие им и скатам. 1. Отсутствие палатобазального сочленения.

2. Отсутствие палатобазального отростка. 3. Нет орбитального отростка небно-квадратного хряща.

Признаки, общие для ламноидных акул и для отдельных групп низших акул (гексанхиды, хламидоселахиды, гетеродонтиды и скватиниды). 1. Предглазничная стенка, так же как у низших акул и скатов, у ламноидных акул хорошо развита.

2. Субназальное окно (базальная коммуникация), как и у *Heterotanchus* и сквалидных акул и в отличие от прочих ортодонтов, присутствует, открываясь в эктетмоидную камеру.

3. В отличие от акул и скатов (кроме *Chlamydeselachus* и *Potamotrigon*) гиомандибулярный хрящ ламноидных акул длинный и слабый.

4. В отличие от других акул, так же как у *Chlamydeselachus* и *Heterodontus*, у ламноидных акул симфиз челюстей соединяется с основанием роста впереди обонятельных капсул.

5. В отличие от всех акул, исключая *Pristiophorus*, губных хрящей нет.

Из 35 разобранных для ламноидных акул признаков четыре свойственны только ламноидным акулам. Три признака отличают ламноидных акул от всех других, но являются общими для них и скатов. Однако ни у кого не возникает сомнения, что данные признаки эти две группы приобрели конвергентно. Пять признаков, общие для ламноидных акул и низших ортодонтов, свидетельствуют о том, что, несмотря на крайнюю продвинутость по всем ведущим системам органов (органы чувств, нервная, пищеварительная и кровеносная системы), ламноидные акулы сохраняют в отличие от кархаринидных акул примитивные признаки своих палеозойских предков.

Во всех классификациях эласмобранхий, до публикации Л.С. Гликмана [1964а], ламноидные акулы либо находились в одном отря-

де с кархаринидными акулами (отряд *Carcharhinida*), либо соседствовали с ним, а семейство *Orectolobidae* (*Ginglymostomatidae*) включалось в отряд *Lamniformes* (в тех случаях, когда этот отряд выделяется). Мы видели, что из 35 разобранных признаков 12 признаков резко отличают ламноидных акул от кархаринидных акул и оректолобид. Однако на этом различия между этими двумя группами не кончаются. Конвергентное сходство благодаря близкому образу жизни (активное хищничество в пелагиали) явилось основанием для сближения этих генетически крайне далеких групп.

Сравнение особенностей строения черепа ортодонтосов со строением его у ламноидных акул. Целый ряд признаков, свойственных ламноидным акулам, сближает их с наиболее примитивным современным ортодонтосом — плашеносной акулой. Однако, как следует из сказанного выше, большинство признаков тем не менее роднят *Chlamydoselachus* с другими ортодонтосами, а не с ламноидными акулами. Кроме того, привожу признаки краниальной анатомии, резко различающие *Chlamydoselachus* и ламноидных акул и в то же время общие для *Chlamydoselachus* и остальных ортодонтосов.

1. Мозговая коробка типичная для ортодонтосов; она расширена впереди, не поднимает крышу черепа и не опускает его дно.
2. В отличие от ламноидных акул, так же как и у других ортодонтосов, *Chlamydoselachus* имеет очень крупную переднюю фонтанель.
3. Ростр начинается в обонятельной области черепа, в то время как у ламноидных акул ростральные хрящи прикрепляются к надглазничным дугам.
4. Как и у других ортодонтосов, обонятельные капсулы к *Chlamydoselachus* широко расставлены.
5. *Chlamydoselachus*, как и другие ортодонтосы, имеет крупную парietальную яму.
6. Подобно другим ортодонтосам, у *Chlamydoselachus* действующие части челюстей, на которых располагаются зубы, выходят за пределы осевого черепа (признак крайне важный, свидетельствующий о том, что, несмотря на амфи-десмостилическую конструкцию черепа, принцип действия челюстного аппарата у хламидоселахуса аналогичен таковому у всех прочих ортодонтосов и не имеет ничего общего с принципом действия его у ламноидных акул).
7. Как и у других ортодонтосов, присутствуют губные хрящи.
8. Как и у других ортодонтосов, присутствует *processus palatoquadratum orbitalis*.
9. Подобно другим ортодонтосам, у *Chlamydoselachus* хорошо выражено прочное прикрепление гиомандибулярного хряща к слуховой области черепа.

Особенности строения черепа *Chlamydoselachus* проанализированы на экспонате, хранящемся в коллекции МГУ (оригинал к работе Дейнеги [Дейнега, 1908]).

Признаки, отличающие ламноидных акул от кархаринидных (галеоидных) акул и оректолобид. В подавляющем большинстве систем эласмобранхий ламноидных акул либо включают в состав отряда

Carcharhiniformes (= Galeorhiniformes), либо располагают в качестве самостоятельного отряда Lamniformes в ближайшем соседстве с отрядом Carcharhiniformes. Предполагается при этом, что оректолобидные акулы находятся в ближайшем родстве с ламноидными, и в случае выделения отряда Lamniformes их включают в этот отряд.

Выше было показано, что 12 признаков из 35, свойственных только ламноидным акулам, или ламноидным акулам и скатам, или ламноидным акулам и низшим ортодонтам, отличают эти группы от кархаринидных акул и оректолобид. Помимо этих признаков есть еще шесть, которые различают между собой ламноидных акул, с одной стороны, и акул кархаринидных и оректолобидных — с другой.

1. У ламноидных акул есть базальный угол между предорбитальной и посторбитальной частями базальной поверхности черепа в отличие от кархаринидных и оректолобидных акул.

2. В отличие от кархаринидных акул ушные капсулы ламноидных акул крайне малы.

3. Эктетмоидный отросток, характерный для кархаринидных акул, у ламноидных акул отсутствует.

4. В отличие от кархаринидных акул эктетмоидные камеры у ламноидных акул хорошо выражены и очень глубоки. Передние (средние) эктетмоидные камеры развиты только у ламноидных акул.

5. У ламноидных акул есть предглазничный хрящ, отсутствующий у кархаринидных и оректолобидных акул.

6. Гиоидная копула у кархаринидных акул и *Chlamydoselachus* широкая, а у ламноидных акул — узкая.

Итак, от кархаринидных и оректолобидных акул ламноидных акул отличают 18 признаков из рассмотренных 35, а также те 15, которые отличают ламноидных акул от всех ортодентов (табл. I-V).

Анализ признаков ксенакантов

Выше было показано, что современные ортоденты, череп которых имеет общий план строения, составляют единую группу. Ламноидные акулы при этом составляют группу резко обособленную и не могут быть сближены ни с одной из исследованных групп ортодентов.

Большинство современных семейств ортодентов появилось в юрское и меловое время. Таким образом, по крайней мере с юрского времени ортоденты и остеоденты образуют две разные ветви в развитии селахий. Для того чтобы выяснить характер соотношения этих ветвей в доюрское время, следует привлечь данные по палеозойским селахиям.

В позднем палеозое и триасе широким распространением пользовались акулы надотряда *Xenacanthi*, представители которого имели ортодентиновые зубы. Из отложений пермского периода известны черепа этой интересной группы.

Ниже дан анализ краниологических признаков ксенакантов по рисункам прекрасно сохранившегося черепа *Diacranodus*, приведенным в работе Гусакова [Hussakof, 1911]. Число признаков зависит от характера сохранности материала.

1. Базальная поверхность черепа, как и у других ортодонтов, широкая и плоская.
2. Есть палатобазальное сочленение, как и у других акул, исключая ламноидных.
3. Передняя фонтанель крупная, как и у других ортодонтов.
4. Фронтальная фонтанель отсутствует, так же как и у других акул.
5. Париентальная яма рудиментарная у ламноидных акул; у ксенакантов, так же как и у всех прочих акул, глубокая.
6. Затылочные бугорки отсутствуют, как и у других акул.
7. Ушная область длинная, как и у всех примитивных ортодонтов и скатов, в то время как у ламноидных акул ушная область очень короткая.
8. Есть хорошо развитая сочленовная ямка для гиомандибулярного хряща в задней части ушной области, как и у других ортодонтов.
9. Подобно большинству ортодонтов, так же как и у ламноидных акул, у ксенакантов хорошо развиты надглазничный гребень, предглазничный и заглазничный отростки.
10. В отличие от ламноидных акул, так же как и у других ортодонтов, у ксенакантов на заглазничном отростке есть хорошо заметная ямка для сочленения с небно-квадратным хрящом.
11. Ростр присутствует.
12. Нет парных роstralных стержней, как и у других ортодонтов и ламноидных акул.
13. Гиомандибулярный хрящ сильный и толстый, как и у большинства ортодонтов, в отличие от ламноидных акул.
14. Ксенаканты имеют сильный орбитальный отросток небно-квадратного хряща, как и большинство акул, исключая ламноидных.
15. Небно-квадратный хрящ и мандибула короткие, как и у скваллидных акул, и не заходят в этmoidную область, впереди достигают лишь обонятельной области черепа, как и у большинства ортодонтов. Все эти признаки отличают их от ламноидных акул.

Таким образом, признаки 4, 6, 9, 11, 12 общие для ксенакантов, остальных ортодонтов и ламноидных акул. Однако признаки 1, 2, 3, 5, 7, 8, 10, 13, 14 и 15 роднят ксенакантов с поздними ортодонтами и резко отличают их от тех и других от ламноидных акул. Общих признаков для ксенакантов и ламноидных акул и отсутствующих у поздних ортодонтов нет.

Из признаков, предложенных мною для разделения ортодонтов и ламноидных акул, остановимся на следующих.

1. Мозговая коробка у ксенакантов аналогична таковой у ортодонтов.
2. Обонятельная, орбитальная и слуховая части черепа хотя и специфичны для ксенакантов, однако значительно ближе по своей морфологии с поздними ортодонтами, чем с ламноидными акулами.
3. Глаза у ксенакантов, как и у кархаринидных акул, располагаются дорзолатерально.

4. Гиомандибулярный хрящ мощный и располагается, так же как и у поздних ортодонтов, с амфистилическим черепом.

5. У ксенакантов в отличие от *Chlamydoselachus*, *Heterodontus* и ламноидных акул, так же как у подавляющего большинства ортодонтов, наблюдается постростральное прикрепление челюстей к черепу в этmoidной области.

6. *Processus nasalis palatoquadrati*, так же как у всех ортодонтов, у ксенакантов отсутствует.

7. *Bulbus mandibularis*, как и у прочих ортодонтов, отсутствует.

8. Челюсти укорочены, как это свойственно большинству поздних ортодонтов.

9. Соотношение гиомандибулярного хряща, гиоидной дуги и челюстей такое же, как и у всех поздних ортодонтов.

10. Черепа ксенакантов амфи-гиостилические, как и у примитивных современных ортодонтов.

Итак, черепа ксенакантов свидетельствуют о явной близости этих акул к поздним ортодонтам. В то же время они демонстрируют крайнюю степень несходства с ламноидными акулами.

Таким образом, ламноидные акулы не только по особенностям микроструктуры своих зубов, но и по строению черепа не имеют ничего общего с ортодонтами. Они обособились от основного ствола селахий в допермское время, по всей вероятности уже в девоне.

О новом семействе отряда *Xenocanthida*, переходном от ксенакантов к современным ортодонтам

СЕМЕЙСТВО *XENOSYNECHODONTIDAE* FAM. NOVA

Как *Xenocanthidae*, но зубы дробящие, переходные к родам *Polyacrodus*, *Synechodus* и *Squatina*. Головные шипы, по-видимому, отсутствовали.

Род *Xenosynechodus* gen. nov.

Происхождение названия. От родов акул *Xenocanthus* и *Synechodus*.

Типовой вид. *Xenosynechodus egloni* Glückman.

Диагноз. Верхняя челюсть на своем дистальном конце несет ряд вертикальных валиков и желобов для прочного сочленения с системой аналогичных валиков и желобов обонятельной и ростральной частей черепа. Зубы дробящие, покрытые ребрышками и мелкими боковыми вершинами.

Xenosynechodus egloni gen. et sp. nov.

Название в честь автора находки Эглона.

Голотип. ПИН № 157/501, Поволжье, Ишеево; верхняя пермь. Зуб (рис. 2, д).

Материал. Отдельные зубы, фрагменты зубных серий, ихтиодо-

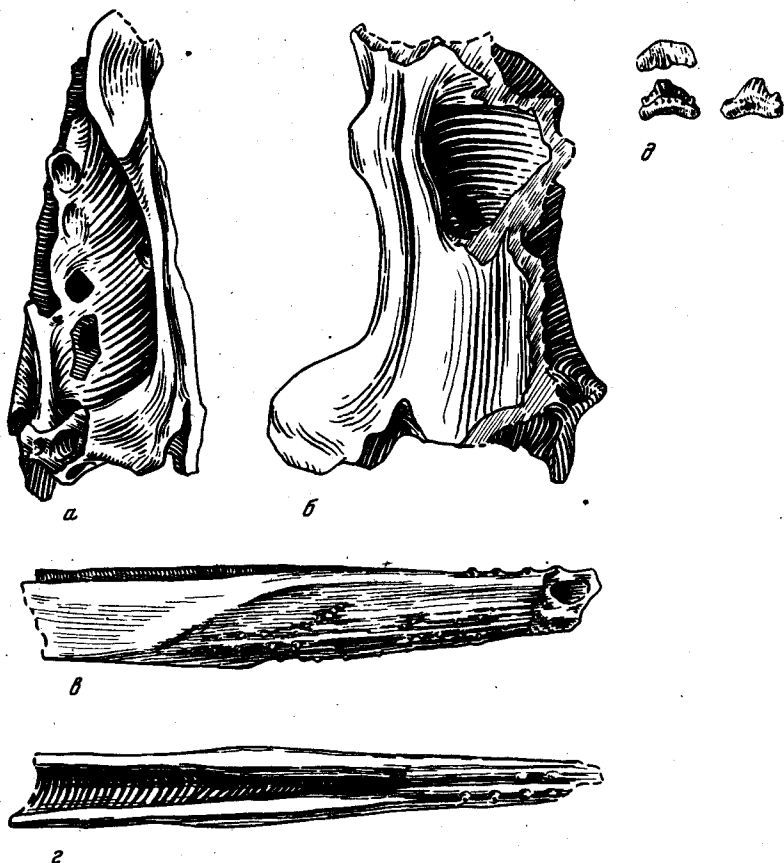


Рис. 2. Хондрокраниум *Xenosynechodus egloni* Gl.

а - вид сбоку; *б* - вид сверху, $\times 2/3$; иктиодурулит этого вида; *в* - вид сбоку; *г* - вид сверху, $\times 2/3$; *д* - зуб *Xenosynechodus egloni* Gl. в разных положениях (голотип), $\times 2/3$. ПИН АН СССР, № 157/501. Верхняя пермь, Ишеево

рулиты, фрагмент черепа и отдельные хрящи висцерального скелета и их фрагменты.

Описание. *Зубы*. Имеются 12 отдельных зубов и два обломка песчаника с двумя сериями последовательно расположенных, охватывающих друг друга зубов, частично смещенных при захоронении. Зубы принадлежат явно одному виду. Коронки зубов имеют одну крупную центральную вершину, по бокам которой присутствуют по одной или чаще по две бугорковидные вершины, иногда больше двух пар (тогда они очень мелкие). Центральную и боковую вершины пересекает срединный продольный гребень. От этого гребня как с внутренней, так и с наружной стороны к основанию коронки отходят редкие, но очень грубые вертикальные ребра, которые у осно-

вания коронки разветвляются. Вершины коронок у многих зубов сточены, как это имеет место у многих палеозойских акул. Они тупые, как у *Polyacrodus*. Корень зуба сильнопористый, как у *Lonchidion* и некоторых палеозойских акул. Он глубокого вогнут снизу, подобно зубам *Synechodus* и *Squatina*. Зубы могут считаться промежуточными по типу между зубами *Polyacrodus*, с одной стороны, и *Synechodus* - с другой. Коронка обнаруживает все черты полиакродусного зуба (тупые многовершинные коронки с редкими ребрами). Корень, наоборот, сближает эти зубы с зубами *Synechodus*, у которого, однако, отверстия на корне мельче и не так отчетливы. У нового рода они располагаются цепочками в два этажа. Борозды на нижней и наружной сторонах корня, характерные для *Synechodus*, к *Xenosynechodus* едва намечены. Тем не менее они есть и указывают на тесное родство между рассматриваемыми формами. Особенности строения зубов рода *Xenosynechodus* также свидетельствуют о тесной связи его с родом *Squatina*. Зубы рода *Squatina* морфологически близки к зубам ксенакантов [Гликман, 1964а]; с родами *Synechodus* и *Xenosynechodus* их сближает общность строения корня, а с родом *Polyacrodus* - наличие "язычка" с наружной стороны зуба [Гликман, 1964а]. С другой стороны, род *Lonchidion* характеризуется переходными чертами по отношению ко всем перечисленным родам. Зубы его имеют пористый, как у *Xenosynechodus*, корень, имеют "язычок"; ребристость у них подобна ребристости зубов *Polyacrodus*. Однако передние зубы по всем своим признакам напоминают зубы *Squatina*. В то же время боковые зубы *Lonchidion* имеют сильно развитые боковые вершины, сближающие этот род с *Xenacanthidae*. Надо думать, что *Lonchidion* - потомок наиболее древней ветви, отделившейся от ксенакантов (см. рис. 2).

Плавниковые шипы. Найденные ихтиодорулиты у основания имеют сечение полуовала. В задней части шипы имеют глубокую ложбину (до середины шипа). Спереди шипы заостренные, здесь проходит срединный вертикальный гребень, покрытый расплывающимися, близко и неравномерно расположенными мелкими буграми; по два аналогичных гребня расположены с обеих сторон ихтиодорулита, другие гребни выражены очень слабо. С внутренней стороны по бокам от ядоносного узкого и неглубокого канала располагаются загнутые назад шипики. Верхушка шипа резко загнута назад. Все найденные шипы имеют однотипное строение и подобны плавниковым шипам ксенакантов (см. рис. 2, в, г).

Нейрокраниум. Сохранившаяся часть черепа характеризуется малой орбитальной областью, что типично для кладоселахий и ксенакантов и отличает их от других акул. Передняя фонтанель широка, и ее задний край располагается на уровне конца передней трети глазницы. Такое далекое заднее положение передней фонтанели свойственно кладоселахиям, ксенакантам и ламноидным акулам. У других акул передняя фонтанель полностью располагается впереди орбит или ее задний край едва заходит за уровень начала орбит.

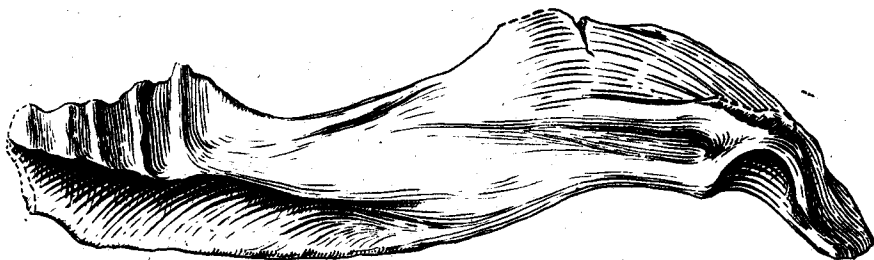


Рис. 3. Верхняя челюсть *Xenosynechodus egloni* Gl., $\times 2/5$

Надглазничный гребень резко отделен неглубоким желобом от мозговой трубки — признак, особенно хорошо выраженный у гексахид и сквалид. Непосредственно впереди от глазницы сбоку сохранилась выемка для крепления верхней челюсти (см. рис. 2, а, б).

Верхняя челюсть. На правой ветви обломан небольшой кусок вершины челюсти и задний отросток для крепления с *hyomandibulare*. Кроме того, имеется облом еще одного отростка на заднем сгибе челюсти, для дополнительного крепления с черепом в его затылочной части. Челюсть правая. Она сильно вытянута, удлинена и узка подобно тому, что наблюдается у *Chlamydoselachus*. Она, так же как и у *Chlamydoselachus*, лишь слабо изогнута. Характерно строение передней части. С внутренней стороны верхняя половина дистальной части челюсти сжата в "гармошку". Здесь имеются два глубоких и широких вертикальных паза и два мелких, между которыми располагаются выпуклые вертикальные валики. Задний валик и паз соответствуют пазу и валику передней части сохранившегося нейрокраниума. Таким образом, челюсти в переднем отделе были крайне жестко соединены с этmoidной и ростральной частями черепа. С нижней стороны задней части челюсти наблюдается глубокая яма для сочленения с "вертлугом" нижней челюсти (рис. 3).

Нижняя челюсть. Имеется целая левая ветвь нижней челюсти и фрагмент правой ветви (задняя треть). Челюсть узкая, длинная и слабоизогнутая, как у *Chlamydoselachus*. В задней части сверху вовнутрь выдвигается мощный отросток "вертлуг", заходящий в соответствующую сочленовную яму верхней челюсти. Позади этого отростка расположена вытянутая и относительно глубокая сочленовная яма для захождения задней вершины верхней челюсти. Между отростком и сочленовной ямой глубокая впадина для принятия вершины *hyomandibulare* (рис. 4).

Hyomandibulare. Узкий и длинный хрящ (как у *Chlamydoselachus*). Сохранилась верхняя большая часть хряща. Верхний конец частично обломан, но по направлению облома можно судить о том, что он соединялся с соответствующим отростком верхней челюсти.

Замечания. Вслед за Иекелем [Jaekel, 1895] я пытался обосновать тесную связь ксенакантов с современными акулами, как их потомками [Гликман, 1974а]. *Xenosynechodus*, остатки которого

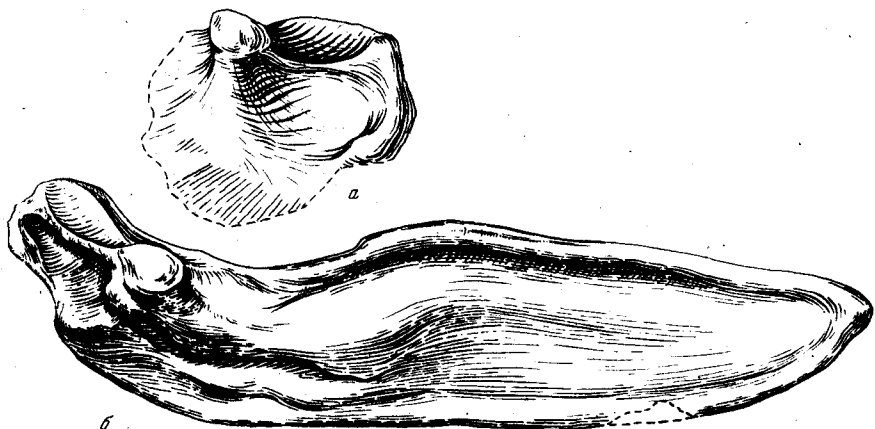


Рис. 4. Нижняя челюсть *Xenosynechodus egloni* Gl., $\times 2/5$
 а - фрагмент нижней челюсти; б - целая челюсть

представлены значительной частью хондрокраниума, челюстями, гиомандибулярным хрящом, зубами и ихтиодорулитами, принадлежащими несомненно одному виду (множественные остатки одинаковы, а единичные подходят друг к другу и по размерам и конструктивно - совпадение сочленений и т.п.), есть то промежуточное звено, которое тесно связывает палеозойские и поздние отряда кархаринидных акул.

От *Xenosynechodus* к *Chlamydoselachus* и *Notidanus* постепенно резко ослабляется амфистилия, увеличивается орбитальная часть черепа, укорачиваются челюсти и гиомандибулярный хрящ.

Геологическое и географическое распространение. Пресноводные отложения верхней перми Поволжья (Ишеево).

Акулы семейства *Xenosynechodontidae* обнаруживают полную идентичность в строении черепа с другими ксенакантами и отличаются от последних лишь особенностями строения их зубов и вероятным отсутствием головного шипа.

Очевидным выводом из сказанного можно считать, что остеодонты как самостоятельная группа отделились от кладоселахий или других ортодонтов в среднепалеозойское время. Среди акул, которые в это время имели остеодентиновые зубы, были ксенаканты.

ПРОЧИЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ

Осевой скелет

По данным Гассе [Hasse, 1879-1885], который капитально исследовал позвонки у эласмобранхий, последние подразделяются на ряд группировок. Не останавливаясь на группе с полиспондильными позвонками, куда входят и *Onchus*, и *Asteracanthus*, и *Chimaera*, обратимся к селахиям с диплоспондильными позвонками. По Гассе,

в основании ствола селажий располагаются Palaeonotidani, и ближайшими их потомками следует считать Hexanchus и Heptanchus. Более отдаленными потомками этой группы следует считать, по Гассе, Plagiostomi tectospondyli, в основании которых Гассе помещает Pleurocanthi и Orthacanthi. От последних происходят две ветви скатов и ветвь, в которую входят Squatina, Pristiophorus, а также Rhinobatus и Pristis.

Таким образом, по Гассе, скаты имеют дифилетическое происхождение и составляют одно целое со столь похожими на них по другим анатомическим особенностям Squatina и Pristiophorus. Наконец, скаты Squatina и Pristiophorus близки к ксенакантам. На близость к хламидоселажиям Squatina указывал также Хольмгрен [Holmgren, 1941]. Их родство вытекает, по Хольмгрену, из признаков крапниальной анатомии. Объединение акул по особенностям строения тектоспондиального позвонка представляется естественным. Из этого, однако, не следует, что тектоспондиальные позвонки принципиально отличны от цикло- и астероспондиальных. Так, например, Heptanchus имеет тектоспондиальные (хвостовой отдел) или необызвествленные позвонки, а у сквалидных акул позвонки циклоспондиальные. Но тектоспондиальный позвонок должен образоваться на базе циклоспондиального, ибо тектоспондиальный позвонок есть не что иное, как усовершенствованный циклоспондиальный позвонок. Поскольку необызвествленные позвонки могут сразу обызвествляться в циклоспондиальные позвонки (сквалидные акулы, сцилиорхиниды) либо в тектоспондиальные (Heptanchus, сцилиорхиниды), мы не видим принципиальной разницы между двумя этими группами по характеру обызвествления их позвонков.

К группе "Plagiostomi ciclospndyli" Гассе относит всех сквалидных акул, однако их родоначальниками делает Pristicladodus и Climatius. То, что сквалидные акулы - единая группа, следует из всей их анатомии, и, стало быть, такой признак, как циклоспондилия позвонков, может сблизать близкие роды. Однако этот признак непригоден при сравнении далеких групп, что совершенно ясно из того, что в группу "Plagiostomi ciclospndyli" попадают Pristicladodus и особенно Climatius. Согласно Л.С. Бергу [1955], Climatius относится к акантодам, а Pristicladodus - к кладоселажиям (у Берга особый подкласс акулобразных); в обоих случаях взгляды Берга отвечают современному состоянию изученности ихтиофауны.

Третья группа, которую Гассе объединяет в "Plagiostomi asterospondyli", наиболее искусственна и гетерогенна. Он включает в нее Hybodus и Strophodus, от которых, по его мнению, происходят Cestracion (=Heterodontus) - первая ветвь, оректолобиды и ламноидные акулы - вторая ветвь и кархаринидные акулы (Scyliorhinidae, Triakidae, Carcharhinidae и Sphyrhidae) - третья ветвь.

Астероспондилия и тектоспондилия - понятия близкие. Обращает на себя внимание тот факт, что, хотя группа и носит название

"Plagiostomi asterospondyli" у Гассе или просто отряд *Astero-spondyli* [Fowler, 1941; Jordan, 1923], в эту группу включают акул с позвонками всех трех известных типов обызвествления, а именно: с астероспондильными (ламноидные акулы, оректолобиды, кархариниды и часть сцилиорхинид), с тектоспондильными (часть сцилиорхинид) и циклоспондильными (часть сцилиорхинид). Любопытно также, что среди акул с астероспондильными позвонками имеется группа, у которой форма обызвествления имеет весьма характерный вид — она напоминает мальтийский крест [White, 1937]. Такие позвонки мы находим у семейств *Carcharhinidae*, *Sphyrnidae* и *Triakidae*. С одной стороны, это объединяет семейства, а с другой — отделяет их от прочих. Среди оставшихся семейств *Scyliorhinidae* характеризуется наличием цикло- и тектоспондильных позвонков, а так как, и это ни у кого не вызовет возражений, сцилиорхиниды являются предками прочих кархаринидных акул, то перед нами яркий пример того, что характер обызвествления позвонка не превышает таксономический ранг семейства. Специфическая астероспондиллия наблюдается у *Cetorhinus* и *Rhincodon*, у которых имеется всего по четыре широких обызвествленных сектора (а не луча).

Наконец, группа ламноидных акул характеризуется многочисленными лучами обызвествления позвонков, которые образуют по бокам позвонка ребристую поверхность, в то время как у прочих акул и скатов эта поверхность гладкая. Одного этого признака достаточно, чтобы убедиться в ошибке Паркера [Parker, 1887], когда он под названием *Carcharodon rondeletti* на табл. 5, фиг. 6 приводит изображение *Carcharodon carcharias*, а на табл. 3, фиг. 23 под тем же названием (*Carcharodon rondeletii*) — *Carcharhinus*. Аналогичным образом подтверждают ошибку Паркера особенности строения черепа и мозга особи, изображенной на табл. 8. Даниел [Daniel, 1934] на с. 73 фиг. 49 приводит изображение позвонков *Heterodontus francisci* [по Dunning] и *Rhinobatis productus* [Stock]. Позвонки обоих родов он именует астероспондильными. В соответствии с приведенными изображениями, если подходить очень строго, позвонки *Heterodontus* следует считать тектоспондильными, в то время как позвонки *Rhinobatus* — астероспондильными. Следует напомнить, что Гассе отнес *Heterodontus* к группе "Plagiostomi asterospondyli", а — Уайт к самостоятельной группе, но характеризующейся тектоспондильными позвонками. Мы видим, что если быть последовательными, то *Rhinobatus* надо отринуть от скатов и перенести в отряд *Astero-spondyli*, а часть *Scyliorhinidae*, наоборот, перенести поближе к скатам. Таким образом, если характеризовать крупные группы организмов по признаку "характер обызвествления позвонков", то можно прийти к ошибочной трактовке их родственных отношений. Между тем особенности в строении позвонков до сих пор есть решающий признак при классификации некоторых крупных групп селалхий.

Непарные плавники

Спинных плавников у всех акул два, но у Hexanchidae и Chlamydoselachus всего один. По данному признаку эти семейства акул выделялись бы среди других, если бы некоторые представители рода Pentanchus из сцилиоринид также не характеризовались этим признаком. Однако поскольку одних видов рода Pentanchus спинных плавников два, а у других один, то придавать этому признаку большое таксономическое значение не следует. Важно учесть, что среди акул семейства Dalatiidae у ряда представителей второй спинной плавник заметно крупнее первого, что может свидетельствовать о вероятном пути редукции именно первого спинного плавника у Hexanchidae и Chlamydoselachide.

Отсутствие анального плавника — характерный признак семейств Squalidae и Dalatiidae. Однако не следует забывать, что редукция анального плавника присуща в той или иной степени всем представителям отряда Squatinida. Анального плавника нет ни у скатов, ни у представителей семейств Squatinidae и Pristiophoridae. У акул семейства Ginglymostomatidae он в большинстве случаев фактически слит с хвостовым, отделяясь от последнего узкой щелью.

Плавниковые шипы

Ни у одного из представителей ламноидных акул нет ни плавниковых шипов, ни опорных базалий для них.

Между тем у многих представителей селахий имеются либо шипы либо опорные базалии для них. Плавниковые шипы свойственны семействам Squalidae, Heterodontidae и части семейств скатов. Однако у семейств Dalatiidae и Priastiphoridae имеются крупные опорные базалии для шипов, и, хотя большинство систематиков указывают на отсутствие шипов у представителей этих семейств, согласно Хольмгрена [Holmgren, 1941], у отдельных индивидов, как из Pristiophoridae, так и у некоторых представителей Dalatiidae, шипы были обнаружены. У близких к указанным группам семейств, а именно у Hexanchidae, Squatinidae и Ginglymostomatidae, а также у тех семейств скатов, у которых шипы отсутствуют, тем не менее имеются прекрасно развитые опорные базалии для шипов, что и сближает все указанные группы. У ламноидных и кархаринидных акул отсутствуют как шипы, так и базалии. Однако конвергентное исчезновение базалии не может свидетельствовать о родстве этих групп, поскольку по многочисленным иным признакам морфологии кархаринидные акулы обнаруживают теснейшую связь с остальными кархаринами и вместе с ними резко отделяются от ламноидных акул.

Парные плавники

Грудные плавники ламноидных акул имеют многосегментные радиалии, подобно акулам семейства Carcharhinidae и скатам. Эта многосегментность связана с характером движения представителей

этих групп. У гинглимостоматид и у других акул радиалии в грудных плавниках имеют мало сегментов. В отличие от других акул, включая кархаринидных, ламноидные акулы имеют длинный много-сегментный метаптеригий [Гликман, 1964а].

Кровеносная система

В 1844 г. было опубликовано чрезвычайно важное открытие, сделанное Мюллером. [Müller, 1839]. Речь идет об особых клубках сетевидных сосудов, расположенных в различных участках туловища *Lamna*. Однако до работы Бурне [Burne, 1924] значение этих клубков (retia) не находило ясного объяснения.

До появления этой работы, да и после нее, поскольку наличие особого устройства органов кровообращения рассматривалось, по-видимому, в качестве частного случая, свойственного *Lamna*, считалось, что органы кровообращения у рыб вообще крайне примитивны.

Считалось, что у рыб низкое кровяное давление, малая вместимость сосудов и что сердце не может полностью обеспечить циркуляцию крови по телу рыбы, которая осуществляется по преимуществу за счет давления на сосуды мускулов и внутренних органов.

По данным Бурне, за счет клубков, состоящих из сложной сети сосудов у *Lamna*, расположенных в различных участках ее тела, вместимость сосудов резко возрастает (не менее чем в 10 раз). Он также показал, что у *Lamna* высокое кровяное давление, а мускульные волокна внутри сосудов, которые образуют клубки, обеспечивают активное перемещение крови в теле рыбы.

Хотя у *Alopias* нет столь развитых клубков, как у *Lamna*, но артерии у этой акулы очень сильно извиваются – несравненно более, чем у неламноидных акул, и в этом отношении *Alopias* приближается к *Lamna* гораздо более, чем, например, к голубой акуле. Признак, который мы рассмотрели, безусловно свидетельствует о самобытном строении кровеносной системы у ламноидных акул.

Усики в области рта

Этот признак, особенно характерный для семейства *Ginglymostomatidae*, отмечается также для акул семейств *Squatinidae* и *Pristiophoridae*. Поскольку он присутствует у одного из представителей сквалидных акул – у рода *Girrigaleus*, следует считать этот признак общим для всего отряда *Squatinida*.

Зубной аппарат

1. У всех представителей ортодонтов, исключая хламидоселахий и отчасти семейство *Hexanchidae*, соседние серии зубов заходят друг за друга, образуя мозаику. У гексанхид мозаика наблюдается в расположении самых задних серий зубов. Следует предполагать вторичную утрату мозаичного расположения зубов в передних и бо-

ковых сериях у Hexanchidae благодаря слиянию некогда мозаично располагавшихся зубов типа Somniosus (у Somniosus зубы явственно расположены мозаично и имеют тенденцию к слиянию). У всех представителей ламн соседние серии зубов лишь соприкасаются друг с другом или разделены промежутками.

2. Самые крупные зубы у акул семейства Carcharhinidae – это средние зубы челюсти, в то время как у ламн – передние. Эта особенность присуща не только собственно семейству Carcharhinidae, она наблюдается у семейств жизненно очень далеких – гетеродонтов, гексанхид, некоторых скатов.

3. Своеобразная форма двураздельного корня зуба, свойственная представителям ламн, не повторяется ни в одной другой группе, и, например, гинглимостоматиды, которых обычно объединяют в один отряд с ламнами, не только имеют плоский неразветвленный корень, но и по форме коронки зубов некоторых представителей этого семейства (например, *Orectolobus*) неотличимы от *Squatina*.

4. Зубы акул многих семейств скатов, а также семейств Ginglymostomatidae, Squalidae и Squatinidae обладают единым планом кровоснабжения. Два крупных питательных отверстия у зубов представителей этих групп располагаются в середине корня с его внутренней стороны и одно – в центральной части нижней стороны корня¹. Ничего подобного у ламн не наблюдается.

5. По своей морфологии зубы ксенакантов и хламидоселахий чрезвычайно близки между собой. Есть значительное сходство в морфологии верхнечелюстных зубов Hexanchantidae и зубов ксенакантов и хламидоселахий. По некоторым данным [Miklucho-Maclay, Macleay, 1879], зубы молодых *Heterodontus* крайне напоминают зубы акул семейства Hexanchantidae. По моим наблюдениям, задние зубы акул семейства Hexanchantidae обнаруживают большую близость с дробящими зубами представителей семейства Heterodontidae. О том, что зубы акул рода *Squatina* – упрощенный вариант зубов ксенакантов, уже указывалось [Гликман, 1964а]. Зубы *Squalus*, представляют собой как бы наклоненные к углам пасти и расширенные зубы *Squatina*, а нижнечелюстные зубы акул семейства Dalatiidae – это зубы, характерные для акул рода *Squalus*, но с высотными корнями. Зубы же гексанхид являются как бы сросшимися между собой зубами типа *Somniosus* [Гликман, 1964а], в чем легко убедиться по наличию на многих как ископаемых, так и современных зубах акул этого семейства вертикальных борозд, по которым происходило слияние, и по наличию характерных для *Somniosus* выемок на нижней поверхности корня. На некоторых зубах явственно различимы "язычки", которые спускаются от центра каждого конуса коронки вниз по наружной стороне корней зубов.

Зубы акул семейства Pristidae также представляют собой укороченный вариант зубов *Squatina*. Все эти признаки в строении зу-

¹ Тот же характер кровоснабжения наблюдается у примитивных скатов.

бов показывают тесное родство рассмотренных групп друг с другом и резко отделяют их от ламноидных акул.

Среди всех ныне живущих акул, по существовавшим до опубликованных мною работ [Гликман, 1956а, 1964а] классификациям, только в отряде Lamniformis присутствовали виды как с остеодентиновыми, так и с ортодентиновыми зубами. Однако мною было показано, что *Ginglymostomatidae* и *Cetorhinidae* не только по внутреннему строению и морфологии зубов, но и по другим признакам должны быть изъяты из отряда *Odontaspidida* (надотряд *Lamnae* [Гликман, 1964а] и переведены в отряд *Squatina*. Об этом свидетельствует то, что *Ginglymostomatidae* и *Cetorhinidae* в отличие от надотряда *Lamnae* имеют: 1) амфи-гиостилию; 2) губные хрящи; 3) усики в районе рта; 4) опорные базалии для плавниковых шипов в спинных плавниках и многочисленные признаки в строении черепа, разобранные выше, свойственные ортодонтам.

Акулы семейства *Ginglymostomatidae* характеризуются, кроме того, наличием носо-ротового желобка, тенденцией к редукции анального плавника и т.д.

Все это отличает их от ламноидных акул и крайне роднит со сквалидными акулами.

Теперь нам следует разобрать еще один признак, который хорошо отделяет ламн от кархарин, — это микростроение зуба. Я хочу обратить внимание на то, что для осуществления всех основных функций зуба (колющие, режущие, ударнохватательные и дробящие зубы) одинаково пригоден как остеодентин, так и ортодентин — все перечисленные типы зубов могут состоять как из ортодентина, так и из остеодентина. Таким образом, основное функциональное назначение зуба и его общая форма прямо не оказывают влияния на особенности гистологии зубов, которые, очевидно, зависят от кардинальных различий в эмбриогенезе и связаны с разным характером закладки тканей. В этом случае мы, разумеется, имеем дело с крупными таксонами. Свободный переход ортодентина в остеодентин и обратно мог бы быть объяснен только функциональными изменениями. Как указывалось ранее [Гликман, 1964а], существует принципиальная разница в строении ортодентина и остеодентина селахий.

1. Ортодентин характеризуется прежде всего упорядоченным расположением волокон дентина и дентинных канальцев, почти параллельных друг другу. Дентинные волокна и канальца остеодентина расположены хаотично.

2. Корень ортодонтов сложен особым дентином — "ризодентином". Корень остеодонтов имеет гистологическое строение, аналогичное коронке.

3. Кровоснабжение зубов ортодондов осуществляется главным образом через крупные питательные отверстия, которые имеют характерное расположение у большинства современных ортодонтов. Кровоснабжение зубов остеодонтов осуществляется за счет многочисленных мелких пор.

4. Зубы ортодонтот имеют единую полость пульпы. У зубот остео-
донтот есть только узкие многочисленныи пульпарныи каналы.

5. Снаружи коронка ортодонтот покрыта дуродентином, а остео-
донтот - эмалью.

Особенности микроструктуры зубот ортодонтот в сочетании с их мозаичным расположением в челюстях приводят к тому, что отдельные зубот не являются самостоятельными органами; они малоразличимы по местоположению в пределах одной челюсти, сходны у разных видов, иногда родов и даже семейства. Следовательно, по отдельным зубам во многих случаях таксономическая принадлежность тех или иных видов неустановима. Особенности строения и расположения зубот ортодонтот во многих случаях позволяют им сливаться друг с другом [Гликман, 1964а].

Зубот остео-донтот с хаотически расположенными волокнами дентина и не образующие мозаики на челюстях выступают как отдельные органы. Они строго и стабильно дифференцированы в челюсти (вплоть до возможности установления зубной формулы) и никогда не сливаются друг с другом. Поскольку каждый отдельный зуб у остео-донтот развивается во времени как самостоятельный орган, серия отдельных зубот одного вида позволяет четко диагностировать его и отделять от непосредственных видов предка и потомка.

Обстоятельная критика той части моей работы [Гликман, 1964а], в которой утверждается, что характер гистологического строения зубот селахий может быть положен в основу разделения их на крупные таксоны, была сделана Патерсоном [Patterson, 1966].

Однако выводы Патерсона основаны на изучении нескольких видов трех узкоспециализированных родов склерофагов из нижнего мела Великобритании, с привлечением крайне ограниченных литературных данных.

Возможность якобы перехода остео-дентина в орто-дентин обсуждается в работах многих ученых. Однако отмеченное при этом морфологическое подобие тканей объясняется аналогичным, но далеко не гомологичным сходством. Так, например, Орвиг [Orvig, 1951] указывает на наличие остео-дентина в зубах *Rhinoptera studeri*. Однако мною уже указывалось [Гликман, 1964а], что зубот милиобатид - сложные зубот. Эти зубот образуются путем слияния отдельных мелких орто-дентиновых зубот типа *Dasyatis*.

На поперечных шлифах верхних частей коронок зубот милиобатид в поляризованном свете прекрасно видно, что каждый зуб разделен на множество неправильных ромбов, окружностей или многоугольников, которые располагаются на шевронах зубот милиобатид косыми рядами подобно тому, как располагаются зубот на челюстях дазибатид (табл. VI, фиг. 1).

На продольных шлифах мы видим, что коронка от вершины до основания разделена многочисленными вертикальными параллельными линиями на ряд вытянутых прямоугольников (табл. VI, фиг. 4).

На поперечном шлифе каждый отдельный многоугольник, круг или ромб имеет характерное орто-дентиновое строение. В центре - круп-

ный пульпарный канал, вокруг которого располагаются почти параллельные друг другу волокна дентина, пронизанные многочисленными тончайшими канальцами.

Всем перечисленным выше фактам следует, по-видимому, придавать лишь одно значение: зубы милиобатид есть результат слияния между собой как в рядах, так и в сериях большого числа мелких зубов типа *Dasyatis*.

Важным критерием родства ортодентиновых зубов милиобатид и зубов гексанхид и кархаринид следует считать наличие у них особой упорядоченной системы кровоснабжения. Дентин, в котором она расположена, мы считаем ризодентином [Гликман, 1964а, с. 13, табл. I, фиг. 2, 4 и табл. II, фиг. 3]. Строение корня остеодонтов, у которых каналы располагаются хаотично, не имеет ничего общего с вышеописанным.

Если слить вместе не только зубы, подобные *Dasyatis*, а, например зубы *Scyliorhinus*, то мы получим гистологическую структуру, аналогичную той, которая наблюдается у милиобатид.

Таким образом, надо считать, что у рода *Rhinoptera* не происходит преобразования ортодентина в остеодентин, а образуются структуры, лишь визуально похожие на остеодентин.

Как указывает Л.В. Обручев [1928] по данным Гюнтера, у молодых *Myliobatis* все зубы одинаковой величины и формы, но Стефано отмечал, что и у молодых *Myliobatis* зубы среднего ряда крупнее боковых. Однако при тенденции к слиянию зубов друг с другом этот признак может чрезвычайно варьировать. Верхняя челюсть, изображенная на табл. VII, фиг. 1, показывает явные следы слияния боковых и средних рядов друг с другом, и принадлежит ли изображенная форма к "*Myliobatis*" или "*Aetobatis*", если диагностировать эти роды по наличию или отсутствию боковых шевронов, остается неясным. Сходную картину мы наблюдаем на экземплярах у Дартвела и Казье [Dartevelle, Casier, 1943, табл. XVI, фиг. 2а; Dartevelle, Casier, 1959, табл. XVI, фиг. 2с]. Здесь гребни корней всех зубов слиты между собой и по сути вся челюсть превращена в один-единственный сплошной зуб. Сам факт столь частого нахождения полного озубления верхней или нижней челюсти тех или иных милиобатид свидетельствует о тенденции к слиянию отдельных зубов друг с другом.

Истинные шевроны зубов у современных милиобатид образуются только в верхней челюсти рода *Aetobatis*, в то время как у *Myliobatis* зубы прямые и не изогнуты углом наружу. Однако если мысленно слить боковые зубы со срединными того же ряда у любого вида современного или вымершего *Myliobatis*, то у нас получится изогнутый шеврон *Aetobatis*.

Следы слияния многих мелких зубов хорошо видны на внутренней стороне коронки одного из зубов *Rhinoptera studeri* Ag. из миоцена Кызылкума [Гликман, 1964а, табл. VI, фиг. 2а]. Подобные же следы — результат слияния более мелких шевронов — видны на двух сросшихся своими корнями зубах *Myliobatis* при взгляде на

них сверху. Эти зубы происходят из среднего олигоцена Устюрта (там же, табл. VI, фиг. 7).

Система кровоснабжения зубов милиобатид подтверждает предположение о том, что эти зубы есть результат слияния некогда многочисленных мелких зубов. В ложбинах между каждой парой гребней корня находится много центральных питательных отверстий. Подобно им многочисленны также *foramen medio internum*, *foramen lateralia internum*. Эти отверстия располагаются аналогично тому, как у других акул отряда Squatinida.

ВЫВОДЫ

1. По строению осевого черепа и челюстей ортодонты, включая скатов и ксенакантов, представляют собой единую, монолитную группу.

2. Ламноидные акулы по строению тех же структур резко отличаются от них и должны быть возведены в ранг таксона, равного всем ортодонтам, как современным, так и палеозойским.

3. Строение осевого скелета современных ортодонтов отлично от строения осевого скелета ламноидных акул.

Из всех селахий только у семейств *Carcharhinidae*, *Sphyrnidae*, *Triakidae*, *Cetorhinidae*, *Rhinodontidae* из ортодонтов и у ламноидных акул позвонки астероспондильные. Однако астероспондилия ортодонтов и ламноидных акул генетически разнородна и негомологична.

4. Зубной аппарат ортодонтов имеет единое макроскопическое и микроскопическое строение, принципиально отличное от такового у остеодонтов.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗУБОВ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ

МАКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЗУБОВ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ

Описание зубов акул мы разбиваем на три части в соответствии с тремя частями акульского зуба: боковой зубец, основная часть коронки и корень.

Боковые вершины

Боковые, или латеральные, зубцы (вершины, конусы) в числе нескольких по бокам от главного конуса располагались на зубах палеозойских акул (кладоселахии, ксенаканты). По мере эволюции и появления новых групп акул боковые вершины претерпели редукцию вплоть до их полного исчезновения. У современных и кайнозойских, а также у некоторых позднемезозойских акул наличие боковых вершин на зубах следует рассматривать в качестве исчезающего признака. Опираясь при классификации надвидовых категорий, а иногда и видов на признак "есть боковые вершины - нет боковых вершин", так же как на любой атавистический признак, можно лишь при условии ясного представления о масштабах вариаций этого признака в пределах изучаемых родов и видов. Уже подробно разбиралась крайняя относительность этого признака для систематических целей [Гликман, 1957б, 1958б, 1964а], но этот признак до сих пор еще широко используется за рубежом, например, как ведущий признак для разделения таких родов, как *Lamna* и *Isurus*. Поскольку под этими родовыми названиями описываются наиболее распространенные и наиболее массовые виды, в частности из верхнего мела, следует напомнить, что у современного рода *Lamna* присутствует одна пара боковых зубцов. В литературе отмечается, что у отдельных представителей этого рода боковые вершины на зубах отсутствуют. У современного *Lamna nasus* Bon. могут присутствовать даже две пары боковых зубцов (экземпляр из собраний ЗИН АН СССР, № 11752), то же у *L. ditropis*.

Относительность этого признака будет неоднократно подчеркиваться в настоящей работе на конкретном материале.

Исторически раннепалеозойский (девон - карбон) зуб акулы был многовершинен, таким образом, на один корень падала нагрузка, которая воздействовала одновременно на несколько конусов. Зуб подобной конструкции был недостаточно прочен и не мог выдержать значительные нагрузки. Отсюда возникает тенденция к первоначально-

му уменьшению размеров, а тем самым и роли боковых вершин, с последующей редукцией самих латеральных вершин и, наконец, к появлению одновершинного зуба. Процесс образования одновершинного зуба – процесс очень длительный, и у очень многих видов маленькие боковые зубчики сохранялись в течение многих миллионов лет их эволюции, наследуясь от вида к виду. Та стойкость, с которой именно маленькие, почти рудиментарные боковые зубцы стабильно сохранялись на зубах многих акул в ходе их эволюции, свидетельствует о смене функций у боковых зубчиков поздних акул. При этой смене функций на долю боковых зубцов выпадает новая роль.

Новая функция боковых зубцов у колющих зубов, очевидно, выражается в лучшем закреплении зуба в теле добычи, при котором боковой зубец выполняет роль своеобразного якоря. У режущих зубов боковые зубцы, очевидно, играют роль отражателя (передатчика) добычи по линии разреза от одного лезвия к другому. Известно, что пила, у которой крупные зубья чередуются с мелкими, пилит эффективнее обычной пилы. Возможно, что мы можем провести известную аналогию между подобной пилой и описанными зубами.

Редукция боковых вершин. При пропорциональном увеличении зубов в процессе эволюции нагрузка на отдельный зуб возрастает непропорционально, в том случае, если акула продолжает питаться все той же, но так же пропорционально увеличенной добычей. При этом самым уязвимым для поломки участком зуба следует считать границу коронки и корня. На этом участке коронка должна занимать наибольшую площадь на корне, чему препятствует наличие боковых вершин. При развитии зубов режущего типа боковые зубцы также должны служить помехой на определенной стадии развития лезвиевидности, так как за счет боковых зубцов коронка может стать заметно шире, нежели при их наличии. В этом случае слияние боковых зубцов с главной вершиной происходит тогда, когда коронка имеет вид равнобедренного треугольника, к которому примыкают вплотную боковые зубцы.

Боковые вершины как признак. Наличие или отсутствие боковых вершин есть признак во многих случаях несущественный. Например, у *Pseudoisurus macrohizus* (Cope) при относительно крупных боковых вершинах зачастую происходит их внезапная ликвидация с обеих или только с одной стороны главного конуса [Гликман, 1964а, табл. IX, фиг. 10]. У сеноманских *Eostriatolamia subulata* (Ag.) изредка возникают мутации, благодаря которым появляются зубы без боковых вершин ("*Oxyrhina*" *angustidens* Reuss). Однако только в туроне эти мутации приобретают массовость, и только в это время возникает новый вид без боковых вершин – *Eostriatolamia angustidens* (Reuss.). У раннепалеоценовых представителей *Striatolamia* боковые вершины редуцируются в связи с удлинением коронок. Однако позднее боковые вершины образуются вновь благодаря тому, что темп увеличения корня оказывается большим, чем темп увеличения коронки.

В ряде случаев форма боковых вершин особо существенна, например у *Eostriatolamia subulata* (Ag.) не бывает широких режущих бо-

говых вершин — они всегда шиповидны и имеют округлое поперечное сечение. В то же время полное отсутствие боковых вершин не является препятствием для отнесения отдельных зубов к этому виду. Тем не менее наличие боковых вершин есть твердый признак, которым характеризуются, например, роды *Odontaspis*, *Synodontaspis*, *Paraodontaspis*, *Pseudoiurus*, такие виды, как *Otodus obliquus* Ag., *Cretolana appendiculata* (Ag.), *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) и т.д. Таким образом, признак "есть боковые вершины или их нет" может быть несущественным или существенным для целей систематики родов и видов.

1. Признак наличия или отсутствия боковых вершин имеет относительное значение, и вид может характеризоваться зубами как с боковыми вершинами, так и без них.

2. Наличие или отсутствие боковых вершин обязательно для данного вида без исключений или с очень редкими исключениями.

Боковые вершины как индикатор видовых признаков. Боковые вершины часто являются "пробным камнем" новых мутаций, поскольку такие признаки, как ребрышки или зазубренность краев коронки, сначала возникают именно на боковых вершинах, а потом уже проявляются на главной. С другой стороны, признаки исчезающие (та же ребристость) также дольше всего сохраняются именно на боковых зубцах. В этом отношении боковые вершины способствуют определению видов и выявлению родства между ними.

Морфологические особенности боковых зубцов. Число боковых зубцов. Здесь возможны следующие случаи.

1. Боковых зубчиков нет (часть видов *Cretoxurhina*, *Isurus*) табл. XXIV, фиг. 19–21).

2. Один боковой зубчик с противосимфизной стороны главного конуса *Apsorax kaupi* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 4–10), часто у *Macrorhizodus acuminatus* (Ag.) и мутантов *Pseudoisurus macrorhiza* (Cope) [Гликман, 1964а, табл. IX, фиг. 10].

3. Один боковой зубчик с симфизной стороны главного конуса *Cretoxurhina basalis* (Gieb.).

4. Боковые зубчики наблюдаются, как правило, в числе одной пары, по одному с каждой из сторон главного конуса *Pseudoisurus macrorhiza* (Cope) (табл. XVII, фиг. 5).

5. У большинства зубов по два боковых зубчика с противосимфизной стороны главного конуса и один с симфизной стороны.

6. У большинства зубов по два боковых зубчика с каждой стороны главного конуса [часть зубов *Jaekelotodus trigonalis* (Jaek.) (табл. XXXIII, фиг. 7), *Odontaspis ferox* Risso].

7. Боковых зубчиков более двух пар с каждой стороны главного конуса (*Palaeohypotodus leridchei* Gl., *Paraorthacodus turgaicus* Gl.) [Гликман, 1964а, табл. XXI, фиг. 1–4].

Обособленность боковых зубцов от главной вершины и форма бокового зубца. Обособленные вершины — это боковые вершины, которые расположены на корне отдельно от главной вершины (*Paraorthacodus*) (табл. XXXIII, фиг. 8). Боковые вершины, слившиеся ос-

нованиями с главным конусом, следует называть придаточными вершинами. Они могут быть слитыми с главной вершиной посредством узкой эмалевой перемычки или могут быть редуцированными, т.е. вплотную прилегать к главной вершине и в значительной мере сливаться с ней своими основаниями. В первом случае их следует именовать придаточно-обособленными (табл. XXII, фиг. 4), во втором — придаточно-редуцированными (табл. XXII, фиг. 9).

По общей форме боковые зубцы могут быть подразделены следующим образом.

Игловидные. Высота зубца не менее чем в 3 раза превышает его ширину и толщину у основания зубца. Поперечное сечение округлое. Ширина зубца постепенно уменьшается к его вершине [*Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.)] (табл. IX, фиг. 1-13, 17-20).

Шиповидные. Они подобны игловидным, но короче (высота зубцов превышает его ширину и толщину у его основания не более чем в 2 раза), поперечное сечение округлое или округло-эллипсоидное. Ширина и толщина зубца резко уменьшаются к его вершине [передние зубы *Eostriatolamia gracilis* (Ag.)] (табл. XX, фиг. 5).

Конусовидные. Зубцы имеют форму конуса [передние зубы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope)] (табл. XX, фиг. 22, 23).

Треугольно-ножевидные. Зубец имеет форму равнобедренного треугольника. Поперечное сечение эллипсоидное. Здесь следует различить два типа: а) правильно-эллипсоидные [*Cretolamna arpendiculata* (Ag.)] (табл. XXI, фиг. 6-21); б) округло-эллипсоидные с резко заостренными краями [боковые зубы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope)] (табл. XVII, фиг. 5).

Округлоножевидные. Зубцы имеют форму полукруга или полуэллипса. Поперечное сечение эллипсоидное *Striatolamia macrota* (Ag.).

Шиповидно-ножевидные. Они подобны шиповидным, но имеют заостренные края [боковые зубы *Eostriatolamia subulata* (Ag.), *E. gracilis* (Ag.)] (табл. XX, фиг. 5).

Бугорчатые. Зубчики редуцированы до размеров небольшого бугорка [часть зубов *Cretaspis gigas* (Woodw.)] (табл. XVIII, фиг. 10, 11).

Ориентация продольной плоскости боковой вершины по отношению к продольной плоскости коронки. Боковые и главная вершины располагаются в пределах одной продольной плоскости, именно так располагаются боковые и главная вершины у *Palaeocarcharodon orientalis* (Sinz.) [Гликман, 1964б, табл. III, фиг. 19].

Продольная плоскость боковой вершины сдвинута наружу (лабиально) по отношению к продольной плоскости коронки. Примером могут служить зубы *Pseudoisurus macrorhiza* (Cope) [Гликман, 1964а, табл. III, фиг. 2а].

Продольная плоскость боковой вершины сдвинута вовнутрь (лингвально) по отношению к продольной плоскости коронки. Примером такой конструкции могут служить передние зубы *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.), *Cretaspis gigas* (Woodw.). Расположение боковых и

главной вершин в пределах одной плоскости характеризует прежде всего режущие зубы, например зубы акул рода *Cretolamna*. Смешение продольной плоскости боковых вершин по отношению к продольной плоскости главной вершины как вовнутрь, так и наружу характеризует зубы хватательного типа, т.е. колющие и конусовидные, например передние зубы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) (табл. XX, фиг. 22, 23). Этот же признак характерен и для зубов рвущего типа, например *Pseudoisurus*. Не следует забывать, что поскольку функции зубов в зависимости от местоположения в челюсти различны, то и указанные признаки могут варьировать у зубов разного положения; так, например, часть боковых зубов *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) (табл. XX, фиг. 22, 23) по этому признаку сближается с зубами *Cretolamna*.

Пространственная ориентация боковых вершин по отношению к главной в пределах продольной плоскости коронки. Боковые зубцы изогнутые. Верхние половины боковых зубцов загнуты в сторону главной вершины - *Eostriatolamia venusta* (Ler.) (табл. XX, фиг. 1-4, 6-21), Верхние половины боковых зубцов загнуты наружу от главной вершины - *Cretolamna borealis* (Priem) (табл. XXI, фиг. 2-5).

Боковые зубцы не изогнутые. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, параллельна вертикальной оси коронки, восстановленной от ее середины, - *Cretolamna appendiculata* (Ag.) (табл. XXI, фиг. 6-21). Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, образует острый или прямой угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины, - *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) (табл. XVII, фиг. 5).

Орнамент боковых зубцов. Боковые зубцы с наружной (лабиальной) стороны покрыты вертикальными ребрышками. Ребрышки начинаются в основании зубца и не достигают его вершины: а) ребрышек несколько - *Eostriatolamia venusta* (Ler.) (табл. XXI, фиг. 1-3); б) ребрышек не более двух-трех - *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) (табл. XX, фиг. 5). Ребрышки опускаются с вершины бокового зубца: а) ребрышки доходят до основания зубца - часть видов *Polyacrodus* (табл. XV, фиг. 14-16); б) ребрышки не доходят до основания зубца - часть видов *Polyacrodus*¹ (табл. XVII, фиг. 2).

Боковые зубцы с внутренней (лингвальной) стороны покрыты тонкими вертикальными ребрышками - *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XIV, фиг. 16).

Боковые зубцы с наружной (лабиальной) стороны покрыты грубыми ребрышками (часть видов *Pseudoisurus*) (табл. XX, фиг. 21).

Боковые зубцы с внутренней (лингвальной) стороны покрыты грубыми ребрышками (часть видов *Pseudoisurus*) (табл. XX, фиг. 22).

¹ *Polyacrodus* - ортодонт, но подобные зубы могут быть и у остеодонтов.

Основания боковых вершин орнаментированы бугорками: а) бугорки располагаются снаружи от бокового зубца (рудимент более латерального зубца) – *Eostriatolamia venusta* (Ler.) (табл. XX, фиг. 1–4); б) бугорки располагаются с наружной (лабиальной стороны бокового зубца) – *Cretaspis*, часть видов *Polyacrodus* (табл. XXVII, фиг. 1); в) бугорки располагаются с внутренней (лингвальной) стороны бокового зубца – часть видов *Polyacrodus* (табл. XVII, фиг. 2).

Основания боковых вершин с наружных (лабиальных) сторон покрыты продольными складочками – *Cretaspis* (табл. XI, фиг. 1).

Боковые вершины гладкие – *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 1–21).

Зазубренность краев боковых зубцов. Боковые вершины зазубрены: а) зазубренность правильная (*Procarcharodon*, *Anacorax*) (табл. XXX, фиг. 1–10); б) зазубренность неправильная (*Palaeo-sarcharodon*) (табл. XVII, фиг. 13). Боковые вершины не зазубрены.

Мультипликация боковых вершин. При слиянии боковых вершин с главной в ряде случаев возникает мультипликация боковых вершин. Она может осуществляться: а) появлением между главной и боковой вершинами дополнительного зубчика меньших размеров, чем истинный боковой зубец, – отдельные зубы *Eostriatolamia subulata* (Ag.); б) образованием зубчатого края между боковой и главной вершинами ("псевдозазубренность") – *Cretaspis gigas* (Wood.) (табл. XXVII, фиг. 1); в) образованием складок между боковой и главной вершинами. Эта зона вместе с боковым зубцом собирается в складки и имеет вид гармошки – часть зубов *Cretoxyrhina denticulata* Glück. (табл. X, фиг. 7).

Коронка

Функциональная форма остроконечных коронок. О значении этого признака, накладывающего отпечаток на все другие признаки зуба, уже указывалось [Гликман, 1959, 1964а]. Коронки бывают различных форм: конусовидная (функция удара и захвата), ножевидная (режущая), кинжаловидная (функция разрывания) – по форме промежуточная между конусом и лезвием, шиловидная и игловидная (колющие).

Общие очертания коронки. Коронка имеет вид равнобедренного или почти равнобедренного треугольника – большинство зубов *Cretolamna* (табл. XIV, фиг. 12). Коронка при совмещении с ней равнобедренного треугольника равного с ней по высоте и ширине у основания, по бокам образует сегменты, выдающиеся за пределы этого треугольника, – *Anacorax pristodontus* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 15). Треугольник перекрывает недостающие коронке сегменты – *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) (табл. XX, фиг. 5).

Наклон коронок в сторону углов пасти у многих видов возрастает по мере удаления местоположения зуба от симфиза челюстей. Кроме того, у многих акул наклон более явствен у зубов верхней челюсти (у акул отряда *Odontaspidae* и семейства *Car-*

charhinidae¹). Во многих случаях нижнечелюстные зубы не имеют наклона.

Коронки, имеющие наклон к углам пасти, наблюдаются только у зубов одной челюсти (многие виды рода *Carcharchinus*) (табл. XXXI, фиг. 8,9); у боковых и задних зубов одной челюсти — *Cretolamna appendiculata* (Ag.) (табл. XXI, фиг. 2,3); у боковых и задних зубов обеих челюстей — *Striatolamia macrota* (Ag.). Наклон наблюдается у всех зубов обеих челюстей, за исключением самых передних, — *Palaeoanacoraх intermedius* Gl. (табл. XII, фиг. 29–32). Коронки не наклонены к углам пасти — *Paraortacodus recurvus* (Traut.) (табл. XVII, фиг. 8).

Симфизный режущий край достигает основания коронки — *Cretolamna* (табл. XVI, фиг. 1–21), не достигает основания коронки — передние и переднебоковые зубы сенонских *Cretaspis* (табл. XXVI, фиг. 1–9); дугообразно выпуклый — *Anacoraх* (табл. XXX, фиг. 1–10); выемчатый — второй или третий, иногда второй и третий зубы обеих челюстей многих видов родов *Odontaspis* и *Isurus* (табл. XIII, фиг. 1); выемчатый у вершины коронки — часть видов *Anacoraх* (табл. XII, фиг. 13); выемчатый у основания коронки — *Paraanacoraх bassanii* (Gem.); прямой или почти прямой — *Scapanorhynchus tharhiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1).

Противосимфизный режущий край достигает основания коронки — *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 1), не достигает основания коронки — сенонские *Cretaspis* (табл. XXVI, фиг. 1–9); вогнутый — *Jaeklotodus* (табл. XXVII, фиг. 5–7); прямой или почти прямой — *Palaeoanacoraх* (табл. XIII, фиг. 18); вертикальный — *Scapanorhynchus tharhiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1); выпуклый — *Anacoraх pristodontus* (Ag.) (табл. XIII, фиг. 15).

Степень и характер заостренности краев коронки. Коронка постепенно сужается в сторону от ее центральной оси к периферии, режущий край выражен отчетливо — *Cretoxyrhina denticulata* Gl. (табл. X, фиг. 7); режущий край выражен слабо — *Scapanorhynchus tharhiodon* (Ag.) (табл. XIII, фиг. 16). Коронка у самых краев резко сужается от своей центральной оси к периферии — *Lamiosstoma gracilis* (Le Non) (табл. XXIX, фиг. 12). В этом случае режущий край представляет собой тонкую и узкую оторочку, окружающую сравнительно толстую коронку. В отдельных случаях сужение коронки в сторону от периферии намечается на сравнительно значительном расстоянии от периферии режущего края некоторые зубы *Palaeoanacoraх obliquus* (Reuss.). Подобные коронки свидетельствуют об их происхождении от менее расширенных коронок предковых форм.

Асимметрия. Симфизный край перемещен на внутреннюю, а противосимфизный — на наружную сторону коронки. При этом может наблюдаться слабое смещение краев. — *Isurus*, *Lamiosstoma* (табл. XIII,

¹ Ортодонты.

фиг. 1); смещение сильное, иногда поворот краев по отношению к продольной плоскости коронки достигает 90° - *Xurhodolamia* (табл. XIII, фиг. 10).

Загнутость вершин коронок вовнутрь и наружу и ориентацию продольной плоской коронки по отношению к продольной плоскости корня можно подразделять на следующие типы.

Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, совпадает с аналогичной продольной плоскостью корня *Paeanasora obruchevi* Glück. (табл. XXX, фиг. 16).

Плоскости корня и коронки находятся под тупым углом друг к другу. Причем плоскость корня направлена в глубь пасти, а плоскость коронки вертикальна - многие зубы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) (табл. XVII, фиг. 5).

Вершины коронок загнуты наружу - передние и боковые зубы *Procarcharodon turgidus* (Ag.) (табл. XXIV, фиг. 9).

Вершины коронок загнуты внутрь пасти - передние зубы *Paigaisurus* (табл. X, фиг. 9).

Коронки имеют S-образный изгиб - передние и боковые зубы *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. IX, фиг. 20).

Продольные плоскости вершин и коронок и продольная плоскость, проходящая через основание коронки, совпадают - *Anasora* (табл. XXX, фиг. 2).

Ориентация вершины коронки зуба по отношению к центральной вертикальной оси зуба (восстанавливается через середину основания коронки) бывает различная. Вершины коронки зуба находятся на центральной вертикальной оси зуба - передние зубы *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 10). Вершина смещена в противосимфизном направлении от центральной оси зуба: а) перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, располагается противосимфизнее вершины коронки - *Anasora kauri* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 4); б) вершина коронки зуба заходит за перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, - многие зубы *Palaeoanasora intermedius* Gl. (табл. XII, фиг. 6).

Положение вершин коронок по отношению к углам пасти и симфизу челюстей. Вершины не загнуты в сторону углов пасти или симфиза - *Cretolamna appendiculata* (Ag.) (табл. XXI, фиг. 12). Вершины загнуты в сторону углов пасти - *Jaekelotodus trigonalis* (Jaek.) (табл. XXVII, фиг. 5). Вершины загнуты в сторону симфиза челюстей, "саблевидные" зубы - второй или третий зуб обеих челюстей у родов *Odontaspis* и *Isurus* (табл. XIII, фиг. 1).

Неравномерность изменения толщины коронок по направлению от ее основания к вершине можно подразделить на следующие типы.

Коронки постепенно утончаются от основания к вершине - *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1, 2). Коронки резко и быстро утончаются по направлению от основания к вершине -

Pseudoisurus macrozonus (Cope) (табл. XX, фиг. 22). У основания коронки имеется слабый пережим, т.е. коронка, относительно толстая у основания, слегка утончается, после чего вновь утолщается и вновь равномерно утончается по направлению к вершине, — передние зубы *Striatolamia rossica* (Jaek.) prima Glück. [Гликман, 1964а, табл. XXIV, фиг. 1, 9]. Коронка на большей части своего протяжения имеет неправильные, но малорельефные утолщения и утончения — *Agalaselachus agenspensis* Glück. (табл. XIV, фиг. 12, 13, 15).

Неравномерность изменения ширины коронки по направлению от ее основания к вершине наблюдается и по отношению к ее ширине. Коронки постепенно сужаются от основания по направлению к вершинам — *Megaselachus* (табл. XI, фиг. 1–3). Коронка резко и быстро сужается по направлению к вершине — боковые зубы *Macrohizodus americanus* (Ler.) (табл. XXIX, фиг. 7). Коронки широки у основания, но резко сужаются, немного отступя от основания, и далее постепенно сужаются по направлению к вершине — боковые зубы *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) (табл. XX, фиг. 5). У основания коронки имеется слабый пережим, т.е. коронка относительно широкая у основания слегка сужается, после чего вновь расширяется и вновь равномерно сужается по направлению к вершине, — передние зубы *Striatolamia rossica* (Jaek.) (табл. XVII, фиг. 7). Коронка очень медленно сужается по направлению к вершине и только у самой вершины резко сужается — *Odontaspis crassidens* Ag. [Гликман, 1964а, табл. XXIX, фиг. 3]. Коронка равномерно сужается по направлению к вершине, но расширяется подле самой вершины — передние зубы *Odontaspis ex gr. whitei* Aramb. [Гликман, 1964а, табл. XXXI, фиг. 14]. Коронка на большей части своего протяжения имеет неправильные, но мало выдающиеся сужения и расширения — *Agalaselachus agenspensis* Glück. (табл. XVII, фиг. 6).

Стороны коронки могут быть различным образом орнаментированы.

Наружная (лабиальная) сторона может быть: плоской — боковые зубы *Striatolamia rossica* (Jaek.); плоской, но более или менее вогнутой у основания коронки, депрессия при этом имеет треугольные очертания, расширяясь у основания коронки, — *Jaekelotodus trigonalis* (Jaek.) (табл. XVII, фиг. 16б); плоской, но с выпуклым валиком, расположенным вертикально вдоль центральной оси зуба, — передние зубы *Striatolamia rossica* (Jaek.); более или менее выпуклой — передние и переднебоковые зубы *Paraisurus macrohizus* (Cope) (табл. X, фиг. 8, 9).

Внутренняя (лингвальная) сторона может быть: равномерно и сильно выпуклой — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XIX, фиг. 9, 10); равномерно, но слабо выпуклой — *Alopias latidens* (Ler.) (табл. XVIII, фиг. 23–30); плоской в центральной части — сенонские *Cretaspis* (табл. XXVI, фиг. 7).

Скульптура (орнаментация) коронки. В основании коронки у отдельных зубов некоторых видов развиваются бугорки или зубчики. Часто они появляются в связи с редукцией боковых зубцов,

но в отдельных случаях эти новообразования возникают вне связи с этой редукцией. Здесь можно наметить несколько типов: а) в основании коронки имеется один или несколько бугорков *Cretaspis* (табл. XXVI, фиг. 3); б) в основании коронки присутствуют мелкие зубчики, связующие коронку с боковым зубцом, — *Cretaspis gigas* (Wood.) (табл. XVII, фиг. 11).

Под струйчатостью мы будем понимать наличие тонких длинных ребрышек эмали коронки, рельефно выделяющихся на поверхности эмали: наружной и внутренней сторон коронки. Ребрышки — вертикальные, сравнительно толстые или короткие; натеки эмали коронки на ее поверхности (иногда негативно отраженные и на поверхности дентина) с ее наружной и внутренней сторон. Складки — вертикальные, обычно мощные натеки эмали коронки на ее поверхности, всегда негативно отраженные на поверхности дентина, с наружной и с внутренней сторон коронки [в поперечном сечении складчатая коронка имеет полукруглый, собранный в гармошку эмалевый чехол, в то время как у струйчатых коронок полукруглый чехол лишь мелко (слабо) зубчат или волнист]. Ребра и ребрышки на ребристых и струйчатых коронках располагаются более или менее правильно и правильно чередуются. Складки, наоборот, располагаются неправильно и неравномерно (различной мощности, длины и расположены на различных расстояниях друг от друга).

По характеру скульптуры наружная (лабиальная) сторона может быть: а) гладкой — большая часть зубов акул рода *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 1–21); б) с несколькими мощными складками в нижней половине коронки — *Cretoxyrhina denticulata* Glück. (табл. X, фиг. 7); в) с одной–двумя небольшими складочками в основании коронки — часть передних зубов *Eostriatolamia subulata* (Ag.); г) с короткими частями тонкими малорельефными вертикальными ребрышками, расположенными в основании коронки на всем ее протяжении, — *Eostriatolomia venusta* (Ler.) (табл. XI, фиг. 4,8); д) с аналогичными ребрышками, присутствующими лишь у отдельных зубов и расположенными лишь в периферийных частях коронок (у режущих краев) и на боковых зубцах, — отдельные зубы *Eostriatolamia subulata* (Ag.), *Scaporthynchus eorhaphiodon* Glück.; е) с ребрышками, аналогичными описанным в пункте "г", но заметно более рельефными (высокими и толстыми), — *Palaeohypotodus lerichei* Gl. (табл. XVII, фиг. 136); ж) со сравнительно редкими и грубыми ребрами, восходящими от основания коронки до одной трети и даже одной второй ее высоты, — *Pseudoisurus rochebruni* (Sow.), *P. semiplicatus* (Ag.); з) с аналогичными ребрами, но расположенными лишь у основания коронок — большая часть зубов *Pseudoisurus semiplicatus* (Ag.); и) с тонкими и многочисленными ребрышками, восходящими от основания коронки до одной трети, одной второй и более высоты коронки, — многие виды *Hypodus* (табл. XVIII, фиг. 3); к) в виде исключения у отдельных зубов некоторых видов с наружной стороны коронки наблюдается струйчатость эмали, подобная, но менее выраженная, чем та, которая характеризует внутреннюю сторону, — некоторые в виды *Eostriatolamia*.

Разнообразие скульптуры внутренней (лингвальной) стороны коронки весьма велико. Здесь мы различаем ребра и струйки (ребрышки) и гладкие коронки. Внутренняя сторона коронки гладкая — *Scratolamia* (табл. XXI, фиг. 1–21).

Так же как на наружной стороне, здесь могут быть сравнительно редкие и грубые ребра, восходящие от основания до одной трети и даже одной второй высоты коронки, — *Pseudoisurus rochebruni* (Sow.), часть зубов *P. semiplicatus* (Ag.). Аналогичные ребра, но расположенные лишь у основания коронки встречаются у большей части зубов *Pseudoisurus semiplicatus* (Ag.).

Струйчатость бывает беспорядочная, прерывистая — *Eostriatolamia gracilis* (Ag.); более или менее закономерно расположенная — *Eostriatolamia subulata* (Ag.); четкая, строго закономерная — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) табл. XVIII, фиг. 1–10); рудиментарная — *Eostriatolamia venusta* (Ler.). Струйчатость на внутренней стороне коронки веерообразно расходится к периферии коронки — *Striatolamia macrota* (Ag.); струйки почти параллельны друг другу и веерообразно расходятся лишь у самой вершины коронки — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1–10).

Струйчатость четкая на всем протяжении от основания коронки почти до самой ее вершины характерна для *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 11–13); хорошо заметна только в нижней половине коронки — *Striatolamia rossica* (Jaek.), *Eostriatolamia subulata* (Ag.) (табл. XX, фиг. 2, 3).

Струйчатость не достигает самого основания коронки — *Scapanorhynchus eoraphiodon* Glück; достигает самого основания коронки — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 17–20).

Струйки на всем своем протяжении одинаково рельефны, постепенно сходят на нет у вершины коронки — *Scapanorhynchus eoraphiodon* Glück. То же, но у самого своего основания струйки заметно утолщены — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XIX, фиг. 9–10). Они то почти полностью сходят на нет, то вновь становятся рельефными по мере своего протяжения от основания к вершине коронки — *Striatolamia rossica* (Jaek.) (табл. XVIII, фиг. 7).

Дихотомия не наблюдается — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XIX, фиг. 9, 10). Струйки разветвляются в средней и верхней частях коронок — *Raphiodus texanus* (Roem.). Струйки в средней части коронки сливаются и переплетаются друг с другом — *Eostriatolamia subulata* (Ag.), *Striatolamia rossica* (Jaek.) (табл. XVII, фиг. 7).

Струйки в поперечном сечении прямоугольны — *Scapanorhynchus atmenicus* Glück. (табл. XIX, фиг. 6–8), валиковидны — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XIX, фиг. 15, 16), едва выделяются, имея размазанные очертания, — боковые зубы *Striatolamia rossica* (Jaek.), треугольны — *Striatolamia striata* (Winkl.).

Струйки покрывают коронку равномерно — *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XIX, фиг. 9, 10). Основная масса струек рас-

полагается в центральной части коронки - *Striatolamia striata* (Winkl.).

Между струйками широкие межреберные промежутки - боковые зубы *Striatolamia macrota* (Ag.), узкие межреберные промежутки - *Eostriatolamia gracilis* (Ag.).

Межреберные промежутки плоские характерны для *Scapanorhynchus eorhaphiodon* Glück., углубленные - для *Scapanorhynchus rhabiodon* (Ag.) (табл. XIX, фиг. 15, 16).

На струйчатых коронках в ряде случаев наблюдаются относительно короткие вставочные ребрышки, расположенные между основными струйками. Эти вставочные ребрышки могут быть относительно длинными и располагаются в верхней половине коронки - *Rhaphiodus texanus* (Roem.), короткие располагаются у основания коронки. Они хорошо выражены по бокам коронки, но отсутствуют между струйками центральной части коронки - *Scapanorhynchus rhabiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1-10). Вставочные ребрышки умеренной длины располагаются у основания коронки и хорошо выражены как по бокам коронки, так и в ее середине - *Scapanorhynchus rhabiodon* (Ag.) (табл. IX, фиг. 1-10).

Зазубренность краев коронки бывает различная. Коронки цельнокрайние - *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 1-21), зазубренность развита преимущественно на симфизном крае - *Palaeoanacora obliquus* (Reuss.), на противосимфизном крае - *Ptychocora aulaticus* Glück. et Istch. (табл. XXX, фиг. 21), в середине коронки - *Palaeoanacora* (табл. XII, фиг. 18), в основании коронки - *Procarcharodon subseratus* (Ag.) (табл. X, фиг. 1). Края коронки зазубрены равномерно от основания до вершины - *Anacora kaupi* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 5), зазубренность краев коронки едва различима - *Microanacora praeyangaensis* Glück. (табл. XXX, фиг. 11, 12).

Зубчики неправильной, часто остроугольной формы - *Microanacora praeyangaensis* Glück. (табл. XXX, фиг. 11, 12), правильной округлой формы - *Anacora kaupi* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 4). Мелкие зубчики - *Palaeoanacora obliquus* (Reuss.); крупные зубчики - *Palaeocarcharodon orientalis* (Sinz.) (табл. XVII, фиг. 13). Чередование мелких и крупных зубчиков наблюдается у *Procarcharodon auriculatus* (Bl.) (табл. XXII, фиг. 1). Края коронки имеют простую зубчатость - *Procarcharodon angustidens* (Ag.) [Гликман, 1964а, табл. XX, фиг. 13], зазубренность краев коронки осложнена зазубренностью отдельных зубчиков - *Microanacora yangaensis* (Dartev. et Casier), *Caleocerdo cuvier* (Ler.) (из ортодонтов) (табл. XXX, фиг. 15).

Асимметричное расположение продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня. Очень слабая асимметрия проявляется в смещении верхней трети коронки по отношению к продольной плоскости коронки, проходящей через ее основание. Подобная асимметрия есть результат приспособления зуба к максимальному измельчению добычи - передние зубы *Cretaspis* (табл. XXIV, фиг. 6).

Умеренная асимметрия проявляется в смещении коронки по отношению к корню по всей продольной плоскости коронки. Это связано, с одной стороны, с развитием функции измельчения добычи, а с другой – с целесообразностью подобного смещения коронки относительно корня с точки зрения упрочнения зуба в месте соединения коронки и корня – *Isirus oxyrhynchus* Raf., *Scapanorhynchus armenicus* Glück. (табл. XIX, фиг. 1–8).

Сильная асимметрия – на базе слабой асимметрии, как результат упрочнения зуба *Xurhodolamia* (табл. XIII, фиг. 10).

Редукция режущего края на асимметрично расположенных коронках. Редукция режущего края наблюдается с одной из сторон (с симфизной стороны) в нижней четверти коронки; здесь край становится округлым – часть передних зубов *Lamiostoma* (табл. XXX; XIII, фиг. 7).

Симфизный режущий край полностью ликвидируется. Он округлый на всем своем протяжении. Функции латеральных сторон коронки зуба в этом случае выполняют наружная и внутренняя стороны. Режущие функции выполняет только противосимфизный край коронки зуба, смещенный на 90° , – передние зубы *Xurhodolamia* (табл. XXX; XIII, фиг. 3).

Корень.

По своей общей форме корень зуба может быть аркообразным – *Odontaspis* (табл. XVII, фиг. 3), плоским – *Euchlaodus* (табл. XVII, фиг. 9), "псевдовысотным" – под этим названием мы понимаем корни, вторично утратившие арку в связи с развитием функции резания, – боковые зубы *Xurhodolamia* (табл. XIII, фиг. 6).

Появление вторично плоских корней связано с укреплением зубов в сериях – передние зубы *Xurhodolamia* (табл. XIII, фиг. 3, 10).

Параллельно с уменьшением числа боковых вершин и их высоты в эволюции ламноидных акул шло образование аркообразного корня. Это способствовало, во-первых, укреплению зуба и укреплению зубов в сериях. Однако при развитии лезвиевидных режущих зубов, когда деформирующая сила, воздействующая на коронку перпендикулярно ее продольной плоскости, очень мала, плоскость корня, естественно, совпадает с плоскостью коронки, корень становится тонким и высоким, а центральный сосок исчезает. У таких зубов происходит утрата взаимозакрепления в сериях. Между тем необходимость укрепления зуба на челюсти вызывает потерю арки, поскольку корень должен иметь максимальную поверхность соприкосновения с сухожилиями, закрепляющими его на челюстях. Подобные корни – плоские, тонкие и высокие – они характерны, например, для боковых зубов *Xurhodolamia* и *Anasogaх*. Однако в случае с *Xurhodolamia* [Гликман, 1964а, табл. 9, фиг. 16–8–5–4] можно проследить переход от арочных передних зубов к боковым, потерявшим арку. В случае с *Anasogaх* (табл. XII, фиг. 18) можно проследить в филогении, как арочный корень ранних представителей *Palaeoanasogaх*

(табл. XII, фиг. 18) постепенно превратился в потерявший арку корень зуба *Апасогах* (табл. XXX, фиг. 2). Высокий и тонкий корень зуба *Апасогах* (табл. XXX, фиг. 2) послужил мотивом к ошибочному отнесению этого рода к семейству *Notidanidae* (табл. XVI, фиг. 1-3) [Darteville, Casier, 1943, 1959].

Плоский корень может быть прямолинейным с наружной стороны и дугообразно выпуклым с внутренней, т.е., если смотреть на корень снизу или сверху, он имеет форму полукруга, — *Sphenodus stchurowskii* (Kirg.) [Гликман, 1964а, табл. 2, фиг. 11].

Корень может быть вогнутым с наружной стороны и дугообразно-выпуклым с внутренней стороны, т.е. имеет бобовидные очертания, если смотреть на корень снизу, — *Stenacanthus occidentalis* (Leidy.) [Гликман, 1964а, табл. 1, фиг. 5б].

Наружная сторона корня параллельна внутренней, по бокам корень заострен, но в целом, если смотреть на него снизу, имеет прямоугольные очертания — передние зубы *Euchlaodus lundgreni* (Davis.) (табл. XVII, фиг. 9).

Мы не будем останавливаться на других признаках плоских корней, поскольку в позднем мелу и кайнозое громадное большинство ламноидных акул обладают арочными корнями зубов.

Арочный корень имеет две ветви, которые, сливаясь друг с другом, во многих случаях образуют с внутренней стороны корня заметную выпуклость — центральный сосок [Гликман, 1964а]. Форма и величина центрального соска весьма изменчивы. Ветви корня слиты на значительном протяжении, центральный сосок гипертрофированно развит, что придает зубу, по меткому наблюдению Пикте и Кампиша [Pictet, Campiche, 1860], сходство с дамской туфелькой, — *Paraisurus macrorhizus* [Pictet, Campiche, 1860] (табл. X, фиг. 8, 9), передние зубы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) (табл. XVII, фиг. 5).

Центральный сосок имеет вид вытянутого эллипсоидного бугра — *Pseudoisurus arcuatus* (Woodw.), узок и валиковиден — *Cretaspis* (табл. XXVI, фиг. 6), четко выделяется на корне в виде незначительного бугорка — *Cretolamna appendiculata* (табл. XXI, фиг. 18), не выделяется на внутренней стороне корня и постепенно переходит в ветви корня — боковые зубы *Macrorhizodus* (табл. XXIX, фиг. 7-11).

Ветви корней зубов могут быть уплощенные как с наружной, так и с внутренней стороны — боковые зубы *Macrorhizodus* (табл. XXIX, фиг. 7-11), уплощенные с наружной стороны и выпуклые с внутренней — *Jaekelotodus* (табл. XVII, фиг. 16а, б), уплощенные с наружной и имеющие характерные вмятины с внутренней стороны — *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 1-21).

Боковая сторона корня может быть прямой — *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 11); вырезанной "птичкой" — часть зубов *Апасогах*, *Lamiotoma* (табл. XVII, фиг. 13); округлой — часть зубов *Cretoxyrhina* (табл. XXIX, фиг. 19, 20), основание боковой стороны их может нести бугор или быть крюкообразно-загнутым — передние зубы некоторых *Odontaspis*, *Jaekelotodus* (табл. XVII, фиг. 16б); выемчатой — отдельные боковые зубы *Macrorhizodus* (табл. XXIX,

фиг. 7), боковая сторона может нести плоские вытянутые площадки (результат соприкосновения с зубами соседней серии) – передние зубы *Lamiostoma gracilis* (Le Non) (табл. XXIX, фиг. 15).

Равноценность ветвей корня. В ряде случаев симфизная и противосимфизная ветви корней равны друг другу и имеют одинаковую форму. Однако в большинстве случаев это не так.

Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковы по длине, уплощенные и имеют одну и ту же форму – *Eostriatolamia subulata* (Ag.), *E. venusta* (Ler.) (табл. XIX, фиг. 12).

Симфизная ветвь корня уже, чем противосимфизная; с внутренней стороны она выпуклая (противосимфизная ветвь уплощенная) и короче противосимфизной – часть передних зубов *Striatolamia* (табл. XVII, фиг. 7), "саблевидные" зубы (2-й, 3-й серии) *Striatolamia* [Гликман, 1964а, табл. 12, фиг. 5], выпуклые (валиковидные) как с наружной, так и с внутренней стороны передние зубы *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1, 2).

Форма ветвей корня. Ветви корня могут постепенно сужаться к своим окончаниям; концы ветвей при этом почти острые – передние зубы *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1, 2). Ветви корней примерно одинаковой ширины на всем своем протяжении и округлы на концах – часть боковых зубов *Striatolamia macrota* (Ag.), *S. rossica* (Jaek.) [Гликман, 1964а, табл. 12, фиг. 18] и угловаты на концах – часть зубов *Striatolamia macrota* (Ag.), *S. rossica* (Jaek.) [Гликман, 1964а, табл. 12, фиг. 17].

Угол, образованный между боковой стороной ветви корня и основанием зуба, может быть прямым или почти прямым – *Cretolamna* (табл. XXI, фиг. 11), острым – *Striatolamia* (табл. XVII, фиг. 7), тупым – часть зубов *Апасогах* (табл. XXX, фиг. 4).

Массивность корня. Корень задних зубов всегда значительно массивнее корня передних зубов у данного вида, можно достаточно легко разделить виды вообще с массивными или слабыми (тонкими и узкими) корнями зубов. Слабыми корнями прежде всего характеризуются игловидные и шиловидные зубы, а также часть лезвиевидных зубов. Зубы конусовидные и кинжаловидные всегда характеризуются массивными мощными корнями. При сравнении зубов по степени массивности их корней рационально оперировать прежде всего передними зубами. По степени массивности корней зубов мы будем различать: зубы со "слабыми" корнями – высота корня несколько раз укладывается в высоте коронки зуба, длина ветви корня заметно меньше высоты коронки зуба (в 2–2,5 раза) – передние зубы *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 5); зубы с умеренно развитыми корнями – высота корня укладывается в высоте коронки зуба не более трех раз, длина ветви корня заметно меньше высоты коронки зуба (в 1,5–2 раза) – передние зубы *Striatolamia* (табл. XVII, фиг. 7); зубы с массивными корнями – высота корня превышает высоту коронки, равна или почти равна ей (не менее 0,75 ее высоты), длина ветви корня также превышает, равна или почти равна высоте коронки (не менее 0,75 ее высоты) – *Paraisurus macrorhizus* (Pictet et Campiche) (табл. X, фиг. 8).

У многих ламнидных акул с внутренней стороны корня присутствует вертикальная борозда, пересекающая центральный сосок по середине. Внутри борозды располагаются одно, два или несколько мелких питательных отверстий. Питательная борозда может быть строго вертикальная, пересекающая внутреннюю сторону корня сверху вниз, частично заходящая даже на его нижнюю сторону, — *Eostriatolamia subulata* (Ag.), *Striatolamia rossica* (Jaek.) (табл. XVII, фиг. 7).

Питательная борозда строго вертикальна, но по большей части пересекает только нижнюю половину внутренней стороны корня — *Odontaspis crassidens* Ag. [Гликман, 1964а, табл. XXIX, фиг. 4, 5] или несколько наклонена к основанию зуба — *Cretaspis* (табл. XXVI, фиг. 9).

Во многих случаях вместо питательной борозды в центральной части внутренней стороны зуба на центральном соске развивается, обычно небольшое, питательное отверстие. Оно может быть: маленьким и округлым — *Palaeoanacoraх*, *Pseudisurus macrorhizus* (Cope) (табл. XVII, фиг. 5); умеренно развитым удлинненно-щелевидным — *Lamiostoma gracilis* (Le Hon) (табл. XXVIII, фиг. 17); едва различимым или неразличимым — многие зубы *Procarcharodon* (табл. XXII, фиг. 2).

В ряде случаев, особенно у более древних видов, непосредственно под шейкой с внутренней и с наружной сторон корня развиваются многочисленные сравнительно крупные питательные отверстия — их мы будем называть верхушечными отверстиями.

Верхушечные питательные отверстия отсутствуют — *Procarcharodon* (табл. IX, фиг. 2). У отдельных зубов наблюдаются верхушечные отверстия либо с наружной, либо с внутренней, либо с обеих сторон — *Palaeoanacoraх*, *Pseudisurus macrorhizus* (Cope) [Гликман, 1964а, табл. 3, фиг. 2а]. Верхушечные отверстия относительно мелкие — *Cretoxyrhina*.

Наружная (лабиальная) поверхность корня может быть плоской — *Anacoraх pristodontus* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 1), вогнутой в верхней части — *Palaeohypotodus* (табл. XVII, фиг. 15). Верхняя и нижняя части корня образуют уступ, усиливаемый валиком, который проходит в нижнем основании коронки, — *Praeptychocoraх curvatus* (Williston).

Степень шероховатости корней. Корень может быть гладким — *Cretolamna appendiculata* (Ag.) (табл. XII, фиг. 6–21). Поверхность корня с мелкими впадинами и выпуклостями (шероховатый корень) — *Jaekelotodus karagiensis* Glück.

Взаимоотношение ширины коронки и корня. Коронка шире корня и нависает над ним — *Anacoraх pristodontus* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 15). Коронка заметно уже корня, но ее основание и боковые зубцы занимают всю верхнюю поверхность корня и даже могут нависать над ним — боковые зубы *Lamiostoma gracilis* (Le Hon) (табл. XXIX, фиг. 12). Коронка заметно уже корня, ее основание и боковые зубцы занимают лишь часть верхней поверхности корня — *Macrorhizodus americanus* (Ler.) (табл. XXIX, фиг. 10).

Шейка зуба

Шейка зуба, как правило, тонкий участок между собственно коронкой и собственно корнем, обычно сложенный плотными эмалеподобными, подстилающими эмаль слоями, опоясывает коронку с наружной и с внутренней сторон. С внутренней стороны этот слой дуродентина во многих случаях располагается в неглубоком желобе, который отделяет коронку от корня.

Шейка может быть очень узкой – большинство видов ламноидных акул, расширенной – *Cretoxyrhina* (табл. XXIX, фиг. 19), крайне развитой – передние и боковые зубы *Procarcharodon*, *Megaselachus*, *Pagaanacoraх bassanii* (Gem.) (табл. XIX, фиг. 1). Шейка хорошо выражена только с внутренней стороны – *Procarcharodon*, *Megaselachus* (табл. XXV, фиг. 1), шейка хорошо выражена как с внутренней, так и с наружной стороны – *Pagaanacoraх bassanii* (Gem.).

Скульптура на внутренней стороне шейки гладкая – *Procarcharodon*, *Cretolamna* (табл. XXIII, фиг. 5) или покрыта мелкими вертикальными морщинками и складочками – *Palaeohypotodus rutoti* (Winkl.).

Шейка обеспечивает постепенный переход коронки к корню. Желоб, который во многих случаях образуется с внутренней стороны зуба в месте прохождения шейки, благоприятствует закреплению сухожилий, удерживающих зуб на челюсти.

В редких случаях размеры шейки значительно увеличены – *Pagaanacoraх bassanii* (Gem.), *Megaselachus megalodon* (Ag.), *M. productus* (Ag.) (табл. XXV, фиг. 1), что связано с необходимостью укрепления зуба на челюстях. В процессе увеличения относительных размеров шейки в эволюции наблюдается редукция эмали коронки в ее основании. Благодаря этому поверхность корня увеличивается за счет разросшейся шейки, а относительные размеры коронки не изменяются и даже могут уменьшаться, несмотря на увеличение самих зубов. Зуб, таким образом, прочнее закрепляется на челюсти. Только крайнее развитие шейки обеспечило возможность появления таких гипертрофированно больших зубов, какие мы наблюдаем у рода *Megaselachus* (табл. XI, фиг. 1–3; 5).

СОПОДЧИНЕНИЕ ПРИЗНАКОВ И ХАРАКТЕР ИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ЭВОЛЮЦИИ

Коррелятивная взаимозависимость признаков

Большинство признаков зависит от местоположения зуба в челюсти и от общей формы его коронки. Однако при этом количественная характеристика признаков, а иногда и качественная характеристика сохраняют независимость от только что упомянутых диктатов морфологии зуба. Разберем зависимые и независимые признаки.

1. Число боковых вершин определяется шириной основания коронки. У лезвиевидных зубов сокращение числа боковых вершин не более как тенденция, осуществляемая на аналогичных друг другу зубах разных видов по-разному. Исчезновение бокового зубца с од-

ной из сторон главного конуса с сохранением его с другой стороны (*Anasogacidae*) связано с наклоном расширенной коронки в сторону угла пасти. Оно имеет место также на зубах акул рода *Pseudocogax*, на отдельных зубах *Pseudoisurus* и *Macrorhizodus*. У *Cretolamna biauriculata* (Wanner) с симфизной стороны присутствует только один боковой зубец, в то время как с противосимфизной таких зубцов два.

2. Обособленность боковых зубцов от главной вершины зависит от формы коронки. Обособленные вершины характерны для шиповидных и конусовидных коронок. Ножевидные коронки при их тенденции к максимальному расширению в ходе геологической истории сопровождаются придаточными вершинами.

3. Форма бокового зубца почти исключительно зависит от формы главного конуса, однако в ряде случаев форма бокового зубца несколько отличается от формы главного конуса, но соответствует той форме, тенденция к развитию которой имеется у вида. Например, более расширенные боковые зубцы у передних зубов *Eostriatolamia* подобны по форме коронкам их боковых зубов. Зубы с ножевидными и кинжаловидными коронками имеют подобные же боковые вершины — треугольно-ножевидные, округло-ножевидные, шиповидно-ножевидные. Высокие и узкие передние зубы таких родов, как *Odotaspis*, *Striatolamia*, *Cretaspis*, *Scapanorhynchus*, имеют боковые зубы цы игловидные, шиповидные и бугорчатые. Конусовидные зубы имеют конические боковые вершины.

4. Ориентация продольной плоскости боковой вершины по отношению к продольной плоскости коронки полностью зависит от формы коронки.

5. Пространственная ориентация боковых вершин по отношению к главной в пределах продольной плоскости коронки наблюдается в тех случаях, когда боковой зубец не изогнут, но ось, проходящая через его вершину, образует острый или прямой угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины. Здесь мы имеем дело с расширенной коронкой, занявшей всю верхнюю поверхность корня. Боковой зубец при этом, поскольку он не слился с коронкой, спустился на боковую сторону корня. Изогнутость боковых зубцов в сторону коронки или их изгиб в противоположную сторону не поддается ясному объяснению и наблюдается у зубов разных типов.

6. Боковые зубцы с внутренней стороны покрыты вертикальными ребрышками. Признак, характерный для зубов с узкими или умеренно широкими, но тонкими коронками.

7. Боковые зубцы с наружной стороны покрыты тонкими вертикальными ребрышками. Признак, характерный для зубов, у которых место соединения корня и коронки нуждается в дополнительном укреплении.

8. В основании боковых зубцов наблюдаются мелкие бугорки и продольные складочки. Признак, имеющий то же значение, что и признак 7.

9. Зазубренность краев боковых вершин — признак, связанный с зазубренностью главной вершины или предвещающий его в эволюции.

10. Мультипликация боковых вершин – характерный признак лезвиевидных зубов, связанный со слиянием боковых и главной вершин.

11. Функциональная форма остроконечных коронок. Общая форма коронки – ведущий признак, который зависит от функционального назначения зуба.

12. Общие очертания коронки. Ее форма с наружной стороны. Здесь не рассматриваются высокие узкие коронки. Лезвиевидные зубы. Степень лезвиевидности зуба зависит от степени приспособления зуба к исполнению функции резания. Таким образом, чем тоньше зуб, тем он шире. Ширина зуба зависит также от его принадлежности к верхней или нижней челюсти.

13. Наклон коронки в сторону угла пасти. Наклон коронки связан с удаленностью зуба от симфиза челюсти, а также от его принадлежности к верхней или нижней челюсти. Наклон коронок в сторону углов пасти наблюдается почти исключительно у лезвиевидных и кинжаловидных зубов. Однако степень наклона не всегда зависит от степени лезвиевидности и связана с прочностью зуба и характером его крепления в челюсти.

14. Режущий край. Форма края зависит от формы коронки. Выемки края у вершины или у основания коронок связаны со степенью лезвиевидности зуба. У коронок передних зубов, а также у зубов с коронками, асимметрично расположенными на корне, режущий край может не достигать основания коронки.

15. Степень и характер заостренности коронки. Признак, связанный со степенью лезвиевидности коронки.

16. Асимметрия краев коронки. Признак связан с асимметричным положением коронки на корне (см. ниже).

17. Загнутость вершин коронок вовнутрь и наружу. Обычно у режущих зубов вершины коронок находятся в одной плоскости с остальной частью коронки. У шиловидных и вообще у узких и тонких передних зубов коронки S-образно изогнуты. У рвущих зубов вершины могут быть загнуты как вовнутрь, так и наружу.

18. Ориентация вершины коронки зуба по отношению к центральной вертикальной оси зуба (восстанавливается через середину основания коронки). Вершины коронок передних и нижнечелюстных зубов, как правило, находятся на центральной оси зуба. Смещение вершины зуба в противосимфизном направлении наблюдается у боковых верхнечелюстных зубов, реже – у боковых нижнечелюстных зубов, и прежде всего у зубов режущего типа.

Загнутость вершины коронок в сторону симфиза челюстей – характерный признак зубов строго определенного положения (переднебоковые зубы). Поскольку передние зубы загнуты в противоположном направлении, между ними и переднебоковыми зубами образуется своеобразная маленькая диастема. Передние зубы внедряются в тело добычи, а саблевидные переднебоковые наносят добыче первый рассекающий удар, после чего собственно режущие боковые зубы завершают разрезание тела добычи. Маловероятно, чтобы подобное оригинальное устройство зубного аппарата параллельно развивалось

у разных и далеких между собой групп. Кажется разумным пользоваться этим признаком при установлении генетического родства отдельных семейств ламноидных акул и тем самым, придать ему крупное таксономическое значение.

19. Неравномерность изменения толщины коронок по направлению от ее основания к вершине. Признак зависит от местоположения зуба в челюсти, от принадлежности к той или иной челюсти и от степени развития режущих функций его коронки. В тех случаях, когда коронка на большей части своего протяжения имеет неправильные, но малорельефные уточнения, этот признак, по-видимому, связан с неравномерным развитием отдельных участков коронки в эмбриогенезе и свойствен лишь отдельным видам и родам, по причине чего может оцениваться в качестве решающего таксономического признака.

20. Неравномерность изменения ширины коронки по направлению от ее основания к вершине прежде всего связана со степенью развития режущих функций коронки зуба. В тех случаях, когда тенденция к расширению коронки, выражающаяся в ее усиленном расширении, оказывается большей, чем пропорциональное увеличение корня, а коронка занимает всю верхнюю поверхность корня и подобна равнобедренному треугольнику, она может расширяться в своей верхней части.

21. Степень выпуклости наружной и внутренней стороны коронки зависит от функционального типа зуба.

22. Скульптура коронок. Частично признак разобран выше. Различные типы ребристости, струйчатости и складчатости обеих сторон коронки служат для ее укрепления или для укрепления коронки на корне у основания. Естественно, что при расширении коронок этот признак постепенно исчезает. Мощные вертикальные ребрышки не только укрепляют зуб, но и служат для нанесения жертве особенно чувствительных ран, и по этой причине этот признак наблюдается у широких и мощных зубов типа *Pseudoisurus*.

23. Зазубренность краев коронок характерна только для режущих и в отдельных случаях рвущих зубов. По аналогии с современными кархаринидами этот признак характерен для наиболее широких зубов и может отмечаться только у зубов верхней челюсти или быть выражен у боковых и задних зубов челюсти, что подтверждается палеонтологическими данными.

24. Асимметричное расположение продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня характерно только для передних зубов в тех случаях, когда они испытывают особо большие нагрузки (*Isurus*, *Lamiostoma*, *Xiphodolamia*) или слишком непрочны (*Scapanohynchus*). Смещение продольной плоскости коронки зуба по отношению к продольной плоскости корня заметно укрепляет зуб; с другой стороны, подобная асимметрия имеет важный функциональный смысл, ибо передние зубы при этом наносят раны добыче в иных плоскостях, чем это делают боковые зубы. Жертва, таким образом, получает более серьезные повреждения.

25. Степень редукций симфизного режущего края у асимметричных зубов зависит от степени самой асимметрии.

26. Общая форма корня. Происхождение аркообразного корня из плоского – признак явно ароморфный и характеризует большую таксономическую группу. Этот признак не связан ни с функциональным назначением зуба, ни с формой его коронки, ни с местоположением зуба в челюсти. При образовании зубов с аркообразными корнями создаются предпосылки для появления зубов с "псевдовысотными" корнями, которые имеют сугубо режущие коронки. Число действующих в челюстях зубов в том случае, когда имеются аркообразные корни, естественно, превышает число действующих зубов с плоскими корнями. Помимо этого аркообразный корень намного прочнее плоского корня.

27. Центральный сосок. Центральный сосок, образованный путем слияния двух ветвей аркообразного корня, особенно хорошо выражен на передних зубах древних видов, которые близки к предковым видам, обладавшим плоскими корнями. По мере развития режущих функций коронок зубов центральный сосок сглаживается на корне вплоть до полного его исчезновения. Таким образом, он может быть в различной степени развит у передних и боковых зубов и у зубов разных челюстей.

28. Уплощенность ветвей корня. У высоких режущих зубов, вторично утративших арку корня, наблюдается уплощенность ветвей корня как с наружной, так и с внутренней стороны. У других зубов ветви корня обычно уплощены с наружной стороны и выпуклы с внутренней. Характерные вмятины на внутренней стороне корня, наблюдаемые у акул рода *Cretolamna* и у древних представителей рода *Otodus*, связаны со специфическим укреплением зубов на челюстях с помощью связок.

29. Боковая сторона корня. Боковая сторона корня имеет ту или иную форму в зависимости от удаленности зубов друг от друга в соседних сериях. Она округлая у зубов, не соприкасающихся друг с другом в соседних сериях. Прямая, если они располагаются близко один от другого. Она вырезана "птичкой", имеет бугры или крюкообразно загнута и может иметь выемки, если зубы в соседних сериях тесно прижаты друг к другу. Сближение зубов в сериях, как правило, наблюдается только у передних и задних зубов, и признаки сближения характерны именно для зубов этих положений. Вырезанность "птичкой" или выемчатость – характерные признаки режущих или задних зубов. Иные признаки сближения зубов друг с другом характерны для передних зубов.

30. Равноценность ветвей корня. Равновеликие ветви корня характеризуют передние и большинство боковых зубов. Во многих случаях этот признак одинаково характерен для всех зубов челюстей или иного вида. В ряде случаев переднебоковые, редко передние и боковые зубы имеют ветви корня неравной длины и разной формы. Как правило, в этих случаях симфизная ветвь уже и короче противосимфизной, однако у части переднебоковых зубов симфизная ветвь шире и длиннее противосимфизной.

31. Форма ветвей корня зависит от местоположения зубов и их функциональной роли.

32. Угол, образованный между боковой стороной ветви корня и основанием зуба. Признак зависит от функциональной роли зуба и его местоположения в челюстях. Однако он может быть специфичным - Cretolamna.

33. Массивность корня. Признак разобран выше.

34. Питательная борозда и питательные отверстия. Питательная борозда наблюдается у зубов, тесно расположенных в сериях; не будь борозды, кровеносные сосуды при сближенных друг с другом корнях соседних зубов одной серии не могли бы проникнуть в питательные отверстия, расположенные на внутренней стороне корня зуба. Питательное отверстие в центре внутренней стороны зуба может быть в различной степени выражено, но имеет тенденцию к редукции в разных группах.

35. Верхушечные питательные отверстия. Признак атавистический, претерпевающий олигомеризацию в разных группах.

36. Степень шероховатости корней. Шероховатость корня зуба обеспечивает лучшее крепление зуба на челюстях, однако в ряде случаев этот признак видоспецифичен и не зависит от местоположения зуба в челюсти и его функциональной роли.

37. Взаимоотношение ширины коронки и корня. Признак, тесно связанный со степенью лезвиевидности зуба.

38. Шейка зуба. Признак разобран выше.

Корреляционное изменение признаков во времени

В процессе эволюции различные признаки зубов акул меняются далеко не хаотично. Изменение признаков подчинено основным направлениям, по которым идет изменение зубных аппаратов акул в целом. Особенно резко меняются характерные особенности зубов при развитии зубных аппаратов режущего типа. Во всех случаях от сложения исходного конструктивного плана строения зуба или зубов и направления его изменения в процессе эволюции зависит характер последующих изменений. Основное значение при этом имеет соответствие массивности корня и массивности коронки и ее функции (т.е., степени испытываемых ею нагрузок).

Разберем зависимость изменения отдельных признаков от общего изменения зуба (прежде всего его коронки).

1. Число боковых вершин. Выше уже указывалось, что во времени происходит олигомеризация боковых вершин вплоть до их полного исчезновения. Это связано: а) с появлением аркообразного корня, б) с увеличением коронок зубов, в) с расширением коронок зубов.

2. Обособленность боковых зубцов от главной вершины теряется по мере увеличения во времени коронок зубов и по мере их расширения.

3. Форма бокового зубца. Изменение этого признака зависит от функционального изменения коронки и копирует это изменение.

4. Ориентация продольной плоскости боковой вершины по отношению к продольной плоскости коронки зависит от развития функциональной формы коронки.

5. Пространственная ориентация боковых вершин по отношению к главной в пределах продольной плоскости коронки. Признак относительно стабильный, но причины, побуждающие боковые зубцы менять свою ориентацию, неясны, и закономерности этого процесса не выявлены.

6-8. Боковые зубцы с внутренней или с наружной стороны покрыты вертикальными ребрышками, бугорками и складочками. Ребрышки на боковых зубцах изменяются, подобно ребрышкам на коронке.

9. Зазубренность краев боковых вершин. Признак обычно предшествует зазубренности коронки.

10. Мультипликация боковых вершин. При слиянии боковых вершин с главной в отдельных случаях происходит вторичное увеличение числа боковых вершин. Число их становится все большим и большим, после чего они нацело пропадают.

11. Функциональная форма остроконечных коронок. Этот признак, которому я придал особое значение [Гликман, 1959, 1964а], определяет основные направления эволюции родов и видов акул.

12. Общие очертания коронки. В ходе эволюции у большинства ламноидных акул наблюдается постепенное расширение коронок, по крайней мере у боковых зубов. При этом расширение обычно начинается у основания коронки, благодаря чему она быстро и резко сужается к вершине. Позднее коронка приобретает вид равнобедренного треугольника и вновь начинает разрастаться у основания и т.д. Этот процесс осложняется отставанием расширения корня от быстрого расширения коронки. В таких случаях коронка может расширяться за пределами корня, образуя выпуклые края, однако это лишь наиболее распространенный путь образования лезвиевидных коронок зубов.

13. Наклон коронки в сторону угла пасти. Признак этот может прогрессировать в течение эволюции в связи с развитием рвущих и режущих зубов. При этом сильно наклонены задние зубы, особенно при их измельчении, что в свою очередь часто сопровождается развитием лезвиевидности коронок.

14. Режущий край. Режущий край может получить по ходу эволюции выемки, объясняемые неравномерным расширением коронки в ее разных частях. Впоследствии при дальнейшем расширении зубов эти выемки ликвидируются. С развитием асимметрии, а также с обычным увеличением передних зубов режущий край, ранее достигавший основания коронки, отодвигается от него и начинается несколько, иногда сильно, отступая от основания коронки.

15. Степень и характер заостренности коронки. Признак эволюционирует в соответствии с развитием лезвиевидности коронки.

16. Асимметрия краев коронки. Признак эволюционирует в соответствии с развитием асимметричного положения коронки на корне.

17. Загнутость вершин коронок вовнутрь и наружу. Признак прогрессирует с развитием шиловидности зубов или при простом увеличении размеров шиловидных зубов. Этот же признак развивается при укрупнении и при расширении рвущих зубов.

18. Ориентация вершины коронки зуба по отношению к центральной вертикальной оси зуба. Смещение вершины зуба в противосим-

физном направлении наблюдается в эволюции акул с рвущими зубами по мере увеличения и удлинения их коронок. Смещение вершины зуба в симфизном направлении свойственно в мелу только группе *Eostriatolamia*, причем только особым "саблевидным" переднебоковым зубам. В конце мела и в кайнозое по мере ответвления от основного ствола *Eostriatolamia* многочисленных родов зубы с указанным признаком становятся куда более многочисленными, чем в позднем мелу.

19. Неравномерность изменения толщины коронок по направлению от ее основания к вершине. Характер изменения признака в эволюции не изучен.

20. Неравномерность изменения ширины коронки по направлению от ее основания к вершине (см. пункт 12).

21. Степень выпуклости наружной и внутренней сторон коронки меняется в эволюции зубов акул в зависимости от изменения функционального типа коронки. При расширении зубов наружная поверхность коронки становится плоской, а радиус кривизны внутренней поверхности становится все меньше. Здесь, равно как и во многих других случаях, следует помнить о том, что выпуклость внутренней стороны коронки у зубов разных челюстей и разного положения в челюсти весьма различна.

22. Скульптура коронок. Признак этот ниже будет более детально разобран на конкретных примерах. Скульптура коронок, призванная прежде всего укреплять их, развивается почти исключительно на зубах с маломощными коронками (особенно шиловидными). Как исключение она присутствует на массивных рвущих коронках, но там ее функции другие (функции, усугубляющие поражение жертвы). Неправильные складки также могут образоваться на крупных массивных зубах. Однако здесь причину их образования следует искать в несоответствии интенсивности роста коронки и корня в эмбриогенезе. Таким образом, удлинение или просто пропорциональное увеличение зубов с маломощными коронками может вызвать появление той или иной скульптуры, которая может сглаживаться при расширении зубов и вновь проявляться при их дальнейшем удлинении или пропорциональном увеличении.

23. Зазубренность краев коронки возникает на боковых зубах и наиболее активно действующих участках коронки. Зазубренность, сначала неравномерная, неправильная и грубая, со временем становится равномерной и правильной.

24. Асимметричное расположение продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости другой коронки. Асимметричное положение коронок на корне передних зубов в эволюции акул, ставших на этот путь развития, должно возрастать, но процесс этот не изучен.

25. Степень редукции симфизного режущего края у асимметричных зубов. Признак меняется во времени в соответствии с изменением асимметричного положения коронки на корне.

26. Общая форма корня. Зубы с аркообразными корнями у различных ламноидных акул, вероятно, образовались от разных видов плоскобазисных *Sphenodus* на разных этапах эволюции этого рода. Выше уже говорилось о характере изменения в эволюции аркообразного корня.

27. Центральный сосок (см. с. 71).

28. Уплощенность ветвей корня. Развитие уплощенных ветвей корня связано с развитием лезвиевидности коронок.

29. Боковая сторона корня. По мере расширения зубов в процессе эволюции зубные серии все теснее придвигаются друг к другу, в результате чего их корни и основания коронки испытывают, еще во время закладки зубов в эмбриогенезе, взаимное давление. Симфизные, интермедиальные и задние зубы при этом часто приобретают изуродованную причудливую форму, по причине чего (особенно в прошлом веке) получали различные латинские видовые наименования. На корнях передних и боковых зубов в процессе эволюции образуются вмятины, выемки и т.п. Таким образом, степень деформации боковых сторон корней зубов следует считать диагностическим признаком, разумеется в пределах одной филогенетической ветви.

30. Равноценность ветвей корня. Удлинение одной из ветвей корня в процессе эволюции, по-видимому, служит лучшему закреплению зуба на челюсти.

31. Форма ветвей корня. Изменение формы ветвей корня зубов связано с развитием режущих функций зубов.

32. Угол, образованный между боковой стороной ветви корня и основанием зуба. Обычно этот угол острый; у *Cretolamna* прямой, подобно *Anasorex kaupi* (Ag.). Крайнее развитие лезвиевидности у *Anasorex pristodontus* (Ag.) приводит к образованию тупого угла

33. Массивность корня. В связи с расширением и удлинением коронок корень, часто отстающий в своем развитии от коронки, становится все менее и менее массивным в процессе эволюции. В тех случаях, когда зубы увеличиваются пропорционально, корень, несмотря на это, становится менее массивным, поскольку нагрузка на него возрастает, если исходить из положения, что добыча увеличивается пропорционально увеличению зубов хищника.

34–35. Питательная борозда и питательные отверстия. В процессе эволюции питательная борозда может как появляться, так и исчезать в зависимости от сближенности отдельных зубов в сериях. Питательные отверстия в ходе эволюции уменьшаются в числе и размере вплоть до их полного исчезновения.

36. Степень шероховатости корней. Эволюция этого признака не изучена.

37. Взаимоотношение ширины коронки и корня. Признак стоит в прямой связи со степенью лезвиевидности коронки на данном этапе развития этой лезвиевидности.

38. Шейка зуба (см. с. 67).

Параллельное изменение признаков в разных филогенетических линиях

Параллельное изменение признаков у разных групп ламноидных акул – явление, с которым сталкивается палеоихтиолог почти на каждом шагу. Это уже следует из предыдущего анализа морфологических особенностей зубов. Поскольку у большинства ламноидных

акул по крайней мере боковые зубы в ходе эволюции приобретают в той или иной степени рвущие или режущие коронки, то все признаки, связанные с расширением зубов во времени, неоднократно повторяются. К таким признакам следует отнести исчезновение боковых зубцов, т.е. неоднократное появление в процессе эволюции "рода" "Oxyrhina" или "Isurus" от самых различных родов. Подобным же признаком следует считать образование "ложновысотного" корня у наиболее лезвиевидных зубов и многие другие признаки. Развитие высоких узких и тонких зубов ведет, например, к независимому появлению в эволюции S-образного изгиба коронки и к изгибу боковых зубцов внутри пасти и т.п.

Фены

В процессе эволюции на отдельных зубах того или иного вида внезапно появляются признаки полиморфизма [Берг, 1957]. Они характеризуются дискретным, достаточно константным и целостным (неделимым) проявлением при изучении их в больших сериях и по крайней мере в момент их первого появления в палеонтологической летописи имеют небольшие частоты (не более единиц процентов). Приведенная характеристика проявления таких полиморфных признаков в популяции хорошо соответствует тому, что Н.В. Тимофеев-Ресовский и А.В. Яблоков [1973] обозначили термином "фен". Относительно простая генетическая обусловленность фенов одним или немногими тесно сцепленными генами, обладающими высокой пенетрантностью и экспрессивностью, выглядит особенно правдоподобно в тех случаях, когда частота фена для горизонта, в котором он появляется впервые, очень низка, порядка 10^{-4} [Раутиан, Раутиан, 1978]. Примером могут служить зубы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) из сеноманских отложений, у которых отсутствуют боковые вершины с одной или обеих сторон от главного конуса. В позднем кампане от общего числа находимых здесь зубов из группы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) настолько высок процент беззубцовых зубов или зубов с ликвидированной боковой вершиной с одной из сторон от главного конуса либо с боковыми вершинами, у которых имеется явная тенденция к слиянию с главным конусом, что эти фены дают полное право рассматривать данную форму в качестве самостоятельного вида особого рода - *Macrorhizodus acuminatus* (Ag.). Этот пример свидетельствует о том, что с момента, когда данный фен впервые появляется в палеонтологической летописи, до момента, когда он становится доминирующей по частоте и затем единственной формой, заслуживающей выделения в новый таксон, прошел огромный временной интервал, исчисляемый более чем десятком миллионов лет. С другой стороны, фены могут не только проявляться внезапно, но и сравнительно быстро становиться характерными для вида. Так, например, в верхах лондонской глины в панезилийских слоях Бельгии и в низах аналога тасаранской свиты в бассейне р. Эмбы впервые появляются зубы рода *Otodus* с

зазубренными краями. Признак этот становится крайне характерным в слоях, залегающих непосредственно выше, т.е. в слоях брюссельского турса, и в более высоких горизонтах тасаранской свиты. Здесь речь уже идет о самом начале и о первой половине среднего эоцена. Между тем хорошо зазубренные зубы первой половины среднего эоцена есть все основания относить к особому роду *Procarcharodon* (Casier).

Таксономическое значение признаков

Таксономически значимыми признаками могут быть признаки, имеющие четкое функциональное назначение, и связанные с ними приспособления, которые препятствуют поломке зуба и выворачиванию его из челюсти ("антидеформационные приспособления"), — цельнокрайность коронок зубов *Otodus obliquus* Ag. и зазубренность краев коронок зубов *Otodus subserratus* (Ag.).

Таксономически значимы также те признаки, которые характеризуют различную степень выражения одной и той же функции при условии, если степень этого выражения связана с морфологическими различиями у ближайших родственных форм (развитие колющей функции передних зубов — *Scapanorhynchus eorhaphiodon* Glück; S-образный изгиб коронки отсутствует; *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) — передние зубы имеют S-образный изгиб коронки).

Следует также обратить внимание на еще одну сторону таксономически значимых признаков. Струйчатость эмали коронок есть хороший диагностический признак при условии, что она хорошо и четко развита, т.е. выполняет антидеформационные функции. В тех случаях, когда эта струйчатость лишь слабо намечена, как возникающий мутационный признак или как атавистический признак, т.е. в тех случаях, когда ее функциональная роль ничтожна, ни о каком таксономическом значении этого "характернейшего" признака не может быть и речи, поскольку соседствующие зубы одной челюсти могут иметь как гладкие, так и струйчатые коронки. Например, зубы, отнесенные Далинкевичем [Dalinkevicius, 1935] к особому виду *Odontaspis striatula* Dalink., есть фотографические копии описанных им же из тех же отложений зубов *Odontaspis subulata* Ag.

Подобных примеров ошибочного описания новых видов по отдельным зубам, происходящим из челюстей хорошо известных видов, можно было бы привести немало.

Иногда признак, имеющий функциональное значение для зубов одного положения на челюсти, не имеет его для зубов другого положения, но из этого вовсе не вытекает необходимость описывать зубы разных положений под различными видовыми названиями. Так, например, Казье [Casier, 1950] из одних и тех же горизонтов описывает цельнокрайние зубы *Otodus* под названием *Lamna obliqua* (Ag.), а слегка зазубренные — под именем *Lamna subserrata* Ag. Лериш [Leriche, 1910a, b] передние зубы *Lamistoma* без боковых зубцов описал под названием *Oxyrhina desori* (Ag.) Sism., а боковые зубы той же формы с боковыми зубцами — под именем *Lamna*

rupeliensis Ler. [Гликман, 1964а]. К сожалению, и в этом случае дело не ограничивается разобранными примерами.

Ниже будет неоднократно доказываться, насколько укрупнены в соответствии с литературными данными роды и виды акул, описанные по палеонтологическим остаткам. Во многих случаях под видом понимается род. Так, например, Дартвел и Казье [Dartavelle, Casier, 1943, 1959] описывают вид *Scapanorhynchus rhapsiodon* Ag., включая в него целое древо разных видов рода *Scapanorhynchus* и близкого рода *Rhapsiodus* gen. nov. Одно это (допущенной авторами грубой ошибкой, при которой *Cretaspis rapax* (Wann.) - вид другого семейства - включен в синонимию вида *Scapanorhynchus rhapsiodon* (Ag.), можно пренебречь) резко снижает биологическую и стратиграфическую ценность того или иного вида акул, действительно превращая его в "палеонтологический" вид. Подобное ошибочное укрупнение видов связано с крайне широким пониманием рода, которому, как правило, не дается или дается крайне скупой диагноз. Последнее позволяет включать в тот или иной род самые далекие виды, например гипертрофированный род (*Isurus*), что приводит многих авторов к сравнению видов, заведомо не имеющих ничего общего между собой, к увеличению латинских названий и к укрупнению видов.

Мы иллюстрируем это примером из Реусса [Reuss, 1845], который при описании двух видов рода *Oxyrhina* - *Oxyrhina Mantelli* Ag. и *Oxyrhina angustidens* Reuss. - сравнивает их друг с другом [Реусс, 1845, с. 5 и 6, табл. 3, фиг. 1-13]. Между тем эти формы не имеют между собой ровно ничего общего, за исключением признака отсутствия боковых зубцов и гладкости обеих сторон коронок зубов. Оба они не имеют ничего общего также с современным родом *Isurus* (= *Oxyrhina*), кроме тех же признаков. Не следует забывать при этом, что гладкими беззубцовыми коронкамиобладают, например, скаты, часть видов *Sphenodus* и т.д., т.е. очень далекие группы акул. Предложение включить их в род *Isurus* (*Oxyrhina*) звучало бы не более как парадоксом, если бы это было беспрецедентным. Между тем Дэвис (Davis, 1890) включил ближайший к роду *Sphenodus* род *Euchlaodus* [Гликман, 1957б] в род *Oxyrhina*.

Правильный выбор признаков и правильная оценка значения этих признаков с функциональной и эволюционной точек зрения при описании различных таксонов акул - основа для построения диагнозов видов и основа для построения филогенетических линий. Однако до сих пор не существует последовательной и подробной схемы описания отдельных признаков зубов вымерших акул, не выяснена функциональная эволюционная и таксономическая значимость тех или иных особенностей их морфологии. Ввиду этого в диагностике вымерших акул по отдельным зубам имеются досадные неточности, ошибки и казусы.

Так, например, крупные удлиненные гладкие зубы из палеогена и неогена фактически всеми специалистами причислялись к "виду" *Odontaspis cuspidata* Ag., мелкие удлиненные зубы - к "виду" *Odontaspis acutissima* Ag. Между тем мелкими или крупными удлиненными зубами, естественно, обладали многочисленные виды разных

родов акул, поскольку удлиненная форма зуба – одна из наиболее распространенных форм зубов ламноидных акул. Уже неоднократно указывалось [Гликман, 1957а, 1958а, 1964а], что меловые и третичные акулы, имеющие режущие зубы с боковыми зубчиками, относились всеми авторами к роду *Lamna*, с более крупными зубчиками – к роду *Otodus*, а без зубчиков – к роду *Isurus* (= *Oxyrhina*). Величина зубчиков оценивалась субъективно, и виды рода *Lamna* многократно переключивались в синонимике в род *Otodus* и обратно.

Фактически на протяжении всего третичного периода среди резко господствующей в это время группы ламноидных акул отряда *Odontaspida* существовали, согласно литературе, следующие роды, принимаемые всеми авторами: *Odontaspis*, *Lamna*, *Isurus*, *Carcharodon*, *Alopias*; для монса указывался еще и *Scapanorhynchus*.

Часть авторов признавали также род *Otodus*, немногие – род *Hypotodus*. Из указанных родов *Odontaspis*, *Lamna*, *Isurus*, *Otodus* и *Scapanorhynchus* указывались также и для всего верхнего мела, для которого признавался еще род *Coelacanth*. Из маастрихта Арамбуром (Arambourg, 1952) описан также род *Anamatodon*.

В период заката ламноидных акул, т.е. в настоящее время, в океанах присутствуют следующие их роды: *Odontaspis*, *Carcharodon*, *Lamna*, *Isurus*, *Isuropsis* (признается немногими), *Alopias* и *Mitsukurina*. В период их расцвета в палеогене и неогене число родов, по общепринятым взглядам, было то же, что и в настоящее время, когда группа находится в упадке. При этом в каждый род включается весьма большое число видов. Особенно это относится к роду *Odontaspis*. Принадлежность зуба к тому или иному роду устанавливалась по строгому трафарету: колющие, режущие или рвущие зубы без боковых зубцов – *Isurus*, с зубчиками – *Lamna*, с большими зубцами – *Otodus*; толстые, коренастые рвущие зубы – *Hypotodus*, удлиненные колющие или рвущие зубы – *Odontaspis*, очень тонкие и узкие – *Scapanorhynchus*, зазубренные зубы в мелу – *Amacanth*, в третичный период – *Carcharodon*, зубы с сильно загнутыми в сторону углов пасти вершинами – *Alopias*.

Естественно, что, руководствуясь такой схемой, мы определяем не род, а жизненную форму. Ибо благодаря параллелизму в развитии и благодаря вообще факту изменения любого органа в ходе филогении внутри одного рода в процессе геологической истории возникают последовательно формы с зубами то одного, то другого "рода", а внутри разных родов возникают формы с зубами не только одного "рода", но даже одного "вида". Все сказанное по отношению к роду относится и к виду, под которым также понимался определенный морфологический тип, часто свойственный разным видам, но объединенный общностью местоположения в челюсти.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЗУБОВ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ

Если взять эволюцию зубного аппарата акул в целом, то легко заметить, что, в какие бы стороны ни шло филогенетическое развитие акул, в каждой более или менее крупной группе наблюдается

строгая закономерность в выработке определенных конструкций зубов, принадлежащих к четырем основным типам, а именно: а) ударный конус - "клык", б) шило, в) плоский дробящий зуб, г) режущая пластинка - нож.

Наиболее простой и примитивной формой зуба, от которой можно произвести все другие типы зубов, является ударно-хватательный конус - первичное образование у ктенакантов, стегоцефалов, рептилий, а также у многих других групп позвоночных животных, включая некоторых млекопитающих. Ударно-хватательный конус, будучи исходным типом общей конфигурации зуба, обладает в то же время наибольшими возможностями и наибольшей лабиальностью.

Уже при беглом знакомстве с зубами различных ктенакантов нетрудно заметить, что общая форма коронок зубов разнится у них весьма значительно. Здесь можно встретить зубы, имеющие тонкие шиловидные коронки, и режущие пластинки типа зубов *Diacronodus*. Преобладает у этой группы так называемый кладодонтный тип зубов, т.е. тип с зубами конусовидной формы.

Из палеозоя нам известны зубы другой крупной группы акул - ксенакантов. Одни ее представители (*Xenacanthus*) имеют также конусовидные коронки зубов, другие - шиловидные, и, наконец, у них же мы встречаем зубы с ножевидными коронками (*Orthacanthus*).

В верхнем палеозое и в мезозое широким распространением пользовалась группа гиבודонтов, среди которых встречаются роды с конусовидными коронками (большинство видов *Hybodus*), с плоскими дробящими зубами (*Acrodus*), с шиловидными (некоторые виды *Hybodus*) и ножевидными (отдельные виды *Hybodus*) коронками.

Меловые и современные ламны имеют зубы с конусовидными (*Odontaspis*), шиловидными (*Scapanorhynchus*) и режущими (*Anacorax*) коронками. Равным образом меловые и современные ортодонты имеют зубы с коронками конусовидными (*Squatina*), дробящими (*Myliobatis*) и т.д.

Четыре основных типа зубов (табл. 1) отвечают четырем основным типам питания. Клыкообразный конус хватает, пробивает и рвет. При одностороннем развитии функции захвата он превращается в колющий зуб. В случае, когда односторонне развивается функция удара или разрывания, зуб становится дробящим или соответственно режущим. Развитие каждой из перечисленных функций ведет к резкой реконструкции организма, приводя к появлению новых, часто крупных, групп организмов.

Функции хватательных, конусовидных или шиловидных и режущих зубов резко различны. Назначение конусовидного или шиловидного зуба - схватывание и удержание добычи. Кинжаловидные и ножевидные зубы рвут и разрезают ее. Они наносят жертве глубокие секущие раны и позволяют отрывать или отрезать куски мяса.

В качестве этапов основных функциональных типов зубов можно принять следующие: зубы колющей функции - передние зубы *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.) (табл. XVIII, фиг. 1-13); зубы режущей функции - *Anacorax kaupi* (Ag.) и *A. pristodontus* (Ag.), у

Таблица 1

Функциональные типы зубов

Вид	Местонахождение и возраст	Число экз.	Функциональный тип зубов	Величина угла в вершине зуба, град.	Среднее отношение толщины коронки к ее высоте, %	Среднее отношение высоты корня к высоте коронки, %
<i>Scapanorhynchus raphiodon</i>	Алымтау, близ Ташкента, верхний кампан	Более 1000	Колющие	Менее 12	21,3	19,5
<i>Cretolamna appendiculata</i>	Окрестности Саратова, сеноман	Более 100	Колюще-режущие	38-47	29,4	38,7
<i>Cretoxyrhina denticulata</i>	То же	Более 100	Рвуще-режущие	40-60	37,4	55,5
<i>Paraorthacodus recurvus</i>	"	Около 100	Ударно-хватательные	20-30	54,8	51,9

которых угол в вершине зубов равен 70-85° и более (табл. XXX, фиг. 1); зубы колюще-режущие - *Cretolamna appendiculata* (Ag.) (табл. XXI, фиг. 6); зубы рвуще-режущие - *Cretoxyrhina denticulata* Glück. (табл. X, фиг. 7); зубы ударно-хватательные - *Paraorthacodus recurvus* (Traut.) (табл. XVII, фиг. 8), аналогичный тип встречается у многих ксенакантов; зубы дробящие - *Myliobatidae* *Hypodontidae* (табл. VII, фиг. 1). Характеристики функциональных типов зубов приведены в табл. 1.

Из табл. 1 следует, что зубы колющие отличаются незначительным углом в вершине зуба (слабо развитыми режущими способностями). Они имеют коронку, высота которой в несколько раз превосходит ширину и толщину. Зубы колюще-режущие имеют относительно увеличенный угол в вершине зуба (они достаточно широки и относительно тонки). Зубы собственно режущие имеют крайне большой угол в вершине зуба, весьма широки и тонки. Рвуще-режущие зубы характеризуются увеличенным углом в вершине зуба, они широки, но отличаются от режущих большей толщиной. Ударно-хватательные зубы имеют сравнительно малый угол в вершине зуба, относительно толстую коронку, по ширине приблизительно равную толщине.

Между разными функциональными типами зубов имеются переходы как в эволюции, так и в пределах пасти. Среди переходных

типов встречаются, например, рвуше-режущие, колюще-режущие, дробяще-хватательные и т.п. Если ударно-хватательные зубы через ряд переходных эволюционных стадий могут превращаться в режущие, колющие и дробящие, то особенности изменения типов зубов в пасти одного экземпляра, в зависимости от местоположения зуба, подчиняются своей закономерности.

У ламн передние зубы либо ударно-хватательные, либо колющие, либо переходные от ударно-хватательных к рвущим; боковые зубы лишь у видов, зубной аппарат которых не подвергся дифференциации, ударно-хватательные или колющие, в подавляющем же большинстве случаев эти зубы либо рвущие, либо режущие, либо по крайней мере переходные от ударно-хватательных к режущим или от колющих к колюще-режущим. При этом во всех без исключения случаях, даже если все зубы челюсти ударно-хватательные, по мере удаления зубов от симфиза челюстей в сторону углов пасти их коронки становятся все ниже и шире. Знание этого правила предохранит нас от отнесения к разным видам боковых и передних зубов одной акулы. Подобная ошибка очень характерна для посвященных акулам палеонтологических монографий. Такие виды, как *Lamna pupeliensis* + *Isurus gracilis* (= *Lamiostoma gracilis*) и многие другие, описывались либо только по боковым, либо только по передним зубам. Причина этой ошибки заключается в том, что ламноидные акулы сближались с акулами семейства *Carcharhinidae*; у последних закономерности размещения зубов в челюстях совершенно иные; если же считать эти две группы близкими, то мы теряем всякую закономерность изменения морфологии зубов в зависимости от положения в челюстях.

Изменчивость морфологических типов зубов в зависимости от положения в челюстях и в зависимости от эволюционных стадий развития видов

Особенности устройства зубных аппарат ламноидных акул, связанные с остеодентиновым строением их зубов и с мозаичным расположением в челюстях, стабильны для разных семейств и родов этой группы.

Морфологические особенности строения зубов ламноидных акул гораздо более обусловлены местоположением в челюстях, чем это обычно предполагается. В силу данного обстоятельства видовые признаки оказываются "признаками положения" в челюстях гораздо чаще, чем это принимал даже Лериш [Leriche, 1929].

В ходе эволюционного развития зубы верхней и нижней челюстей ламноидных акул изменяются хотя и сходно, но в различном темпе. Зубы неодинакового положения могут изменяться независимо друг от друга. В эволюции ламноидных акул наблюдается тенденция к дифференциации их зубного аппарата.

Изменение морфологии зубов в масштабах геологического времени в пределах каждой эволюционной линии в первую очередь связано с изменением их функций. Так, например, совершенствование колю-

шей функции ведет к удлинению зубов, а усиление режущей функции приводит к их расширению. Ввиду того что передние зубы могут развиваться в сторону удлинения, а боковые – в сторону расширения, зубы разного положения в челюстях у какого-нибудь одного вида на разных этапах эволюции могут соответственно походить то на боковые, то на переднебоковые, то на передние зубы других видов.

Таким образом, то обстоятельство, что зубы того или иного положения в челюстях обладают у акул различными морфологическими признаками, делает изучение зубных аппаратов этих рыб особенно сложным. Это нередко приводит, в частности, к отнесению к разным видам зубов, в действительности занимающих неоднозначное положение в челюстях одного и того же животного. К сколь крупномасштабным ошибкам может привести эта особенность селажий, мы можем убедиться на примере нового рода *Ptychocorax* Glück. et Istch.

Серия зубов, собранная В.В. Ищенко в коньякских отложениях юго-западных отрогов Гиссарского хребта, показывает последовательный ряд переходов от видов, известных в литературе под названиями *Anasoga kaupii* (Ag.) и *Acrodus* (*Palaeobates*) *dolloi* Leriche¹. Если передние зубы этого вида имеют особенности строения зубов *Anasoga*, а крупные переднебоковые зубы практически неотделимы от таких же у *Anasoga kaupii* (Ag.) (табл. XXX, фиг. 4–6), то заднебоковые зубы представляют собой дробящую "акродусную" подушку, в средней части которой проходит приподнятый зазубренный (!) гребень (табл. XXX, фиг. 21). Боковой зубец почти слит с коронкой, но тем не менее явственно распознается (табл. XIII, фиг. 19). Боковые и заднебоковые зубы отличаются от зубов *Anasoga* присутствием морщинок (!) на обеих сторонах коронок (табл. XXX, фиг. 26). Задние зубы уже вполне "акродусные" типа с морщинами, расположенными перпендикулярно длине зуба. Туронским *Palaeobates*, с их толстыми массивными заднебоковыми и задними зубами, достаточно было "проделать" в эволюции один шаг по пути развития режущей функции переднебоковых зубов и дробящей функции заднебоковых и задних зубов, чтобы появилась режуще-дробящезубая форма.

Таким образом, параллелизм, а вернее, конвергенция в развитии дробящего и режущего зубов разных групп может привести к тому, что зубы различного положения в челюсти одной особи могут быть приписаны акулам, принадлежащим даже к разным инфраклассам.

Не менее серьезное осложнение возникает при изменении однотипных зубов (одного положения) во времени. Оно заключается в появлении порой комплекса новых признаков, так или иначе коррелятивно связанных с изменением какого-то одного ведущего признака. Поэтому формальный учет даже всей суммы этих новых признаков без понимания значения их появления не решает вопроса о

¹ Роды *Acrodus* и *Palaeobates* относятся к разным группам. Здесь приведена интерпретация Лериша [Leriche, 1929].

таксономическом положении рассматриваемой формы (рода, вида).

Однако картина не так безнадежна, если исследование ведется в соответствии и с применением законов эволюционной теории Дарвина и Ковалевского. Зная определенное направление эволюции зубов того или иного морфологического типа и анализируя конкретные особенности озубления представителей отдельных видов, можно получить правильное представление о строении зубной системы его (данного вида) предшественников и потомков.

Сравнение одной филогенетической ветви с аналогично восстановленной ветвью других, конвергентно сходных видов позволяет установить не только отличительные признаки этих видов, но и различия в характере эволюционных изменений совокупности признаков сравниваемых эволюционных ветвей. Этот метод позволяет среди массы отличительных признаков обнаружить истинно филогенетические, т.е. признаки, играющие ведущую роль в ходе развития того или иного эволюционного ряда. В рассматриваемых нами случаях это касается, в частности, эволюции зубной системы. Изменение в эволюции особенностей озубления того или иного типа ведет к изменению других, связанных с ними отличительных признаков. Основные признаки более или менее постоянны для всех зубов в ряду изменчивости зубной системы той или иной видовой формы, в то время как подчиненные морфологические признаки часто характерны только для некоторых зубов челюсти.

Характер изменения в эволюции морфологических признаков разных различных ламноидных акул в общем подчиняется почти одинаковым закономерностям. Таким образом, эволюция признаков у ламноидных акул с точки зрения современных методов ее познания во многих случаях совершенно однотипна у разных групп. Последнее обстоятельство и приводит к тому, что к одному виду относят лишь внешне сходные зубы в действительности разных видов, существовавших в разное время.

Чем дальше от симфиза челюстей расположен зуб ламноидной акулы, тем заметнее он отличается от зубов переднего положения и тем легче принять его индивидуальные черты за признаки особого вида. В последнем легко убедиться при рассмотрении зависимости изменения различных морфологических признаков от местоположения зуба в челюсти. Примером может служить изменение величины добавочного зубца по отношению к общей высоте коронки [Гликман, 1957а, 1958а].

Кроме того, нужно отметить, что при эволюционном изменении зубов однозначного положения в челюсти у одного и того же вида или одной филогенетической ветви близких видов зубы эти в силу изменения их во времени могут все более отличаться от зубов близких предковых видов и все более походить на зубы далеких видов. Таким образом, отличительные особенности зубов одного положения у данного вида могут оказаться весьма сходными с отличительными особенностями зубов иного положения в челюсти другого вида.

Одна из основных причин того, что акулы до сих пор не поль-

зуются "славой" ведущей группы в стратиграфии мела, палеогена и неогена, заключается в том, что видимое сходство в морфологии коронок зубов разных видов ведет к принятию широкого вертикального распространения этих видов. При этом за зубы, принадлежащие якобы только одним определенным видам, ошибочно принимаются зубы того или иного общего морфологического типа.

МЕТОД МОРФОМЕТРИЧЕСКОГО ОПИСАНИЯ ВИДОВ

Для характеристики одонтологических признаков вида желательно приведение тех или иных измерений зубов. Особое значение при этом имеет измерение ширины коронок и расставленности ветвей корня. Однако для характеристики ножевидности зуба измерения ширины коронки у ее основания явно недостаточно. Поэтому мною была разработана система измерений ширины зуба на разных уровнях его высоты. При разработке системы измерений я получил консультацию у С.В. Першина, за что приношу ему свою благодарность.

Методика измерений следующая: контур зуба через фотоувеличитель наносится на миллиметровку, причем независимо от размера зуба его высота приводится к ста делениям миллиметровки. В результате на миллиметровке получается контур зуба, где все его части уже соотношены к 100% (высота зуба). На рис. 5-9 приведены отдельные виды, на рис. 10-15 показано изменение ширины зуба на высоте (через каждые 10% его высоты) для вида *Odontaspis aralensis* Gl. Схемы разбиты на 15 классов по максимальной шири-

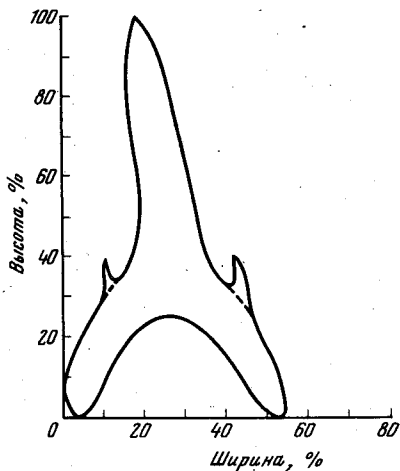


Рис. 5. Контур переднего зуба *Odontaspis dubia*. Гора Унгаза (Мангышлак), куюлусская свита. Высота зуба 23 мм, приведено к 100%

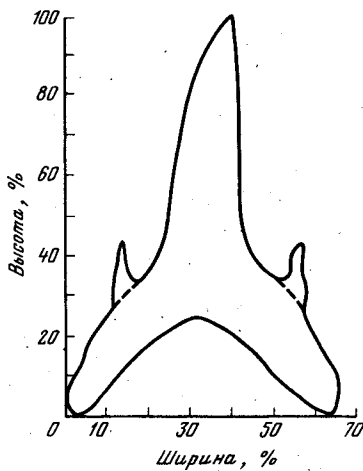


Рис. 6. Контур переднебокового зуба *Odontaspis dubia*. Гора Унгаза (Мангышлак), куюлусская свита. Высота зуба 17,5 мм, приведено к 100%

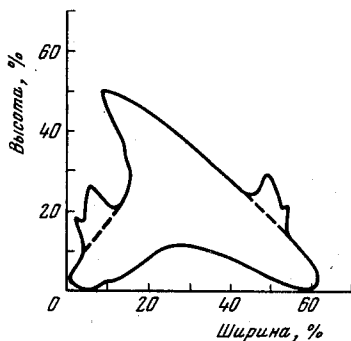
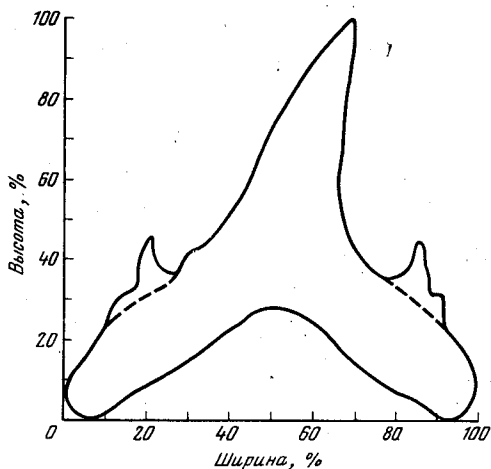


Рис. 7. Контур бокового зуба *Odontaspis dubia*. Гора Унгаза (Мангышлак), кюлусская свита. Высота зуба 15,5 мм, приведено к 100%

Рис. 8. Контур заднего зуба верхней челюсти *Odontaspis dubia*. Гора Унгаза (Мангышлак), кюлусская свита. Высота зуба 8 мм, приведено к 50%

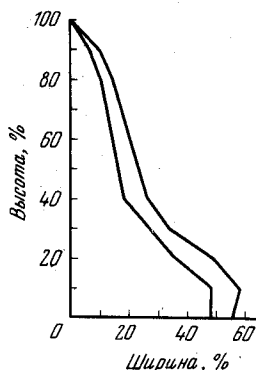
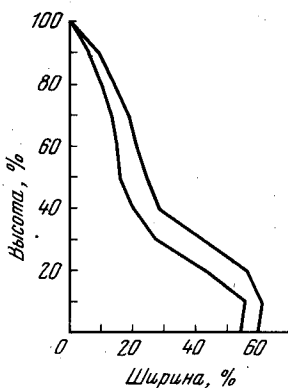
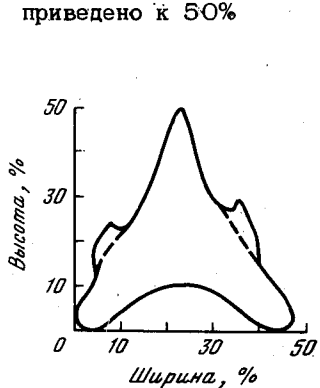


Рис. 9. Контур заднего зуба *Odontaspis dubia*. Гора Унгаза (Мангышлак), кюлусская свита. Высота зуба 7,5 мм, приведено к 50%

Рис. 10. Предел изменчивости отношения ширины зуба при высоте, принимаемой за 100%, у *Odontaspis aralensis* Gl. Приаралье, чиликтинская свита, 24 экз., класс 60–65. Под разными классами понимаются разные, выраженные в процентах, отношения ширины зуба к высоте, в зависимости от положения зуба в челюсти

Рис. 11. Предел изменчивости отношения ширины зуба при высоте, принимаемой за 100%, у *Odontaspis aralensis* Gl. Приаралье, чиликтинская свита, 41 экз., класс 48–58

Таблица 2

Характеристика видов отряда Odontaspidida

Вид	Геологический возраст	Число экз.	Уровень, %				
			40	30	20	10	0
<i>Eostriatolamia venusta</i>	сmp ₁ ²	14	25-32	37-46	52-61	58-68	47-58
<i>Eostriatolamia venusta</i>	сmp ₁ ¹	14	25-37	32-50	51-61	58-68	48-56
<i>Eostriatolamia venusta</i>	snt ₂	9	27-38	45-56	53-61	59-69	52-58
<i>Odontaspis aralensis</i>	Pg ₃ ²	51	19-28	27-43	43-58	54-68	54-68
<i>Odontaspis whitei</i>	Pg ₁ ³	35	18-30	26-48	46-64	52-70	52-66
<i>Odontaspis dubia</i>	Pg ₃ ²	31	20-28	30-47	46-67	59-69	57-67
<i>Pseudoisurus macrorhiza</i>	сmp ₁ ¹	7	33-55	48-60	57-63	58-67	45-58

не зуба. Мы видим, что в пределах каждого класса изменчивость отношения ширины зуба к его высоте на разных уровнях весьма незначительна. На схеме дана суммарная характеристика вида *Od. aralensis* по всем классам. Для сравнения на рис. 12-15 даны суммарные характеристики видов *Odontaspis whitei* Aramb., *Lamiostoma gracilis* (Le Hon.) и *Odontaspis dubia* Ag. В табл. 2 дана характеристика нескольких видов отряда *Odontaspidida*, которых раньше относили к роду *Odontaspis*. Табл. 2 составлена лишь для одного класса (максимальная ширина зубов составляет 60-70% их высоты), для уровней 40, 30, 20, 10 и 0% высоты зуба. Из табл. 2 следует, что зубы вида *Eostriatolamia venusta* (Ler.) от позднего сантона до конца раннего кампана почти не изменяют своей ширины на разных уровнях. Мы видим, что три вида *Odontaspis*, а именно *Odontaspis aralensis*, *Od. whitei* и *Od. dubia* составляют единую группу, отличную от *Eostriatolamia*, - все они с заметно более узкими коронками, и, кроме того, от уровня 10% высоты зуба до уровня 0% ее высоты ширина корней зубов этих видов остается неизменной, в то время как у *Eostriatolamia* она изменяется примерно на 10%. Зубы *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope) составляют третью группу. Зубы этого вида намного шире зубов рода *Eostriatolamia* и зубов *Odontaspis*.

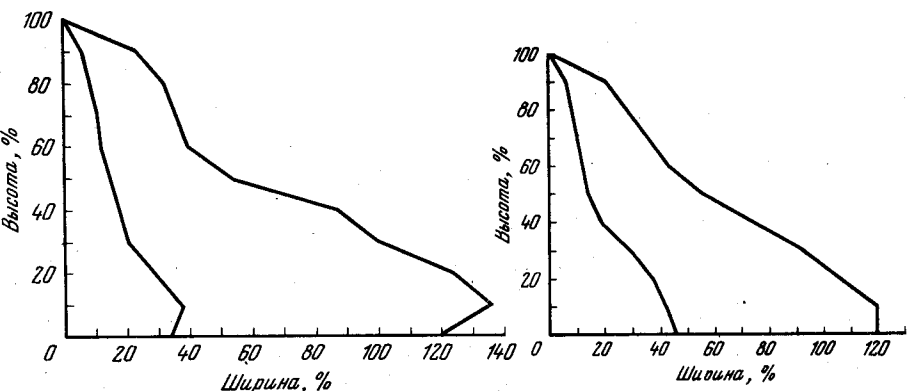


Рис. 12. Предел изменчивости отношения ширины зуба при высоте, принимаемой за 100%, у *Odontaspis aralensis* Gl. Приаралье, чиликтинская свита, 186 экз. (все классы: 34-136)

Рис. 13. Предел изменчивости отношения ширины зуба при высоте, принимаемой за 100%, у *Odontaspis dubia*. Гора Унгаза (Мангышлак), куюлусская свита, 72 экз. (все классы: 46-120)

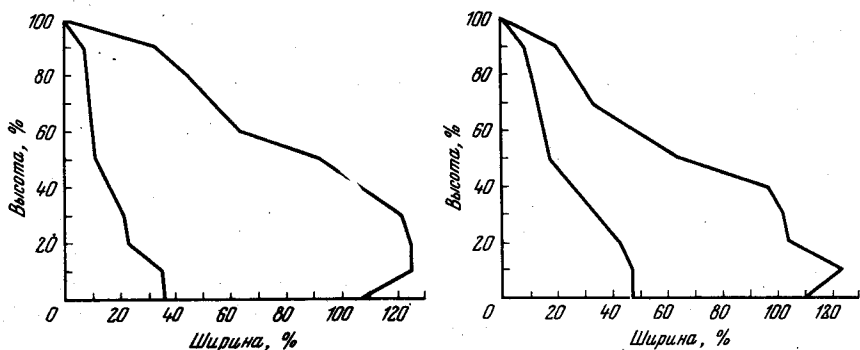


Рис. 14. Предел изменчивости отношения ширины зуба к высоте, принимаемой за 100%, у *Odontaspis whitei*. Примугоджарье, тыкбутинская свита, 263 экз. (все классы: 36-125)

Рис. 15. Предел изменчивости отношения ширины зуба при высоте, принимаемой за 100%, у *Lamiostoma gracilis*. Гора Унгаза (Мангышлак), куюлусская свита, 200 экз. (все классы: 47-124)

В табл. 3 приведена сравнительная характеристика видов *Odontaspis whitei* и *Od. aralensis* по классам. Из этой таблицы следует, что в то время как у *Od. aralensis* преобладают узкие передние зубы (класс 50-64), у *Od. whitei*, наоборот, преобладают широкие боковые (класс 79-88) и заднебоковые (класс 95-100) зубы. Поскольку передних и переднебоковых зубов у представителей отряда *Odontaspidida* почти неизменное число - 2/2 или 3/2, то из

Таблица 3

Распределение зубов по классам у видов *Odontaspis whitei* и *Odontaspis aralensis*

Odontaspis whitei (263 экз.)		Odontaspis aralensis (186 экз.)	Odontaspis whitei (263 экз.)		Odontaspis aralensis (186 экз.)
Класс	Число экз.	Число экз.	Класс	Число экз.	Число экз.
38	1	0	75-78	19	9
43-44	4	4	79-84	42	4
45-49	13	15	85-88	22	10
50-54	19	19	89-90	16	6
55-59	13	41	91-94	13	9
60-64	14	24	95-100	36	6
65-68	11	15	101-105	11	0
69-70	10	12	110-136	8	2
71-74	11	10			

соотношения боковых и задних зубов с передними у *Od. aralensis* и *Od. whitei* следует, что в челюстях *Od. aralensis* была устоявшаяся зубная формула, в то время как у *Od. whitei* зубов в челюстях было значительно больше. Передних и переднебоковых зубов (класс 40-64) у *Od. aralensis* 103 экз., т.е. 55,3%, у *Od. whitei* (класс 38-69) - 64 экз., т.е. 24,3%. Отсюда следует, что у *Od. whitei* было по сравнению с *Od. aralensis* вдвое больше боковых и задних зубов. Большой процент передних зубов у *Od. aralensis* объясняется большим числом действующих зубных рядов в передних сериях у акул отряда *Odontaspidida*.

Предлагаемый метод в будущем должен резко сократить возможность разночтений при определении и описании видов. Метод может быть использован для определения видов и геологического возраста машинным способом.

СХЕМА ОПИСАНИЯ ВИДОВ

При наличии значительных серий отдельных зубов хорошо определяемого вида из одного горизонта конкретного пункта эти зубы описываются по схеме, предложенной в разделе "Макроскопическое строение зубов ламноидных акул". При этом описания передних, переднебоковых, передних боковых, боковых, заднебоковых, задних, симфизных и промежуточных зубов обеих челюстей должны проводиться раздельно.

Пример описания вида *Cretoxyrhina basalis* (Gieb.). Наличие или отсутствие боковых вершин имеет относительное значение, и

вид характеризуется зубами как с боковыми вершинами, так и без них. Если боковые зубчики присутствуют (боковые, заднебоковые зубы, реже передние боковые, переднебоковые и симфизные зубы), то их по одному с каждой стороны коронки или всего один в основании симфизного края коронки. У передних, большей части переднебоковых и симфизных зубов, а также у промежуточных и некоторых передних боковых зубов боковые зубчики отсутствуют.

В тех случаях, когда боковые вершины присутствуют, они придаточно-обособленные или придаточно-редуцированные. Форма боковых зубцов треугольноножевидная, реже округло-ножевидная. Боковые и главная вершины располагаются у всех зубов в пределах одной продольной плоскости. Боковые зубцы не изогнуты. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, образует острый или прямой угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины. Боковые вершины гладкие и не зазубрены. При слиянии боковых вершин с главной в редких случаях возникает слабо выраженная мультипликация боковых вершин между боковой и главной вершинами, при этом образуются складки.

Коронки зубов *S. basalis* кинжаловидные у передних и переднебоковых зубов, а также у боковых, заднебоковых и задних зубов нижней челюсти и у заднебоковых и задних зубов верхней челюсти. У боковых зубов верхней челюсти коронки ножевидные, по своей форме коронки всех зубов имеют вид равнобедренного или почти равнобедренного треугольника.

Наклон коронок в сторону углов пасти наблюдается у промежуточных переднебоковых, боковых и задних зубов верхней челюсти. В меньшей степени он характерен для боковых и задних зубов нижней челюсти.

Оба режущих края коронки достигают ее основания. Симфизный край прямой или слабо выемчатый у основания коронки. У задних и заднебоковых зубов он выпуклый. Противосимфизный край вертикальный или слабо наклоненный к центральной продольной оси зуба, у боковых зубов он заметно выемчатый у самого основания коронки (передние, переднебоковые и боковые зубы), у заднебоковых и задних зубов он сильно выемчатый. Коронка постепенно сужается в сторону от ее центральной оси, к периферии режущий край выражен отчетливо. Асимметрии коронок не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, составляет тупой угол с аналогичной плоскостью корня. У передних и симфизных зубов наблюдается слабый S-образный изгиб коронок; у остальных зубов челюсти, продольные плоскости вершин коронок и продольная плоскость, проходящая через основание коронки, совпадают. Вершины коронок зубов у передних, части переднебоковых, у симфизных и отдельных нижнечелюстных зубов находятся на центральной вертикальной оси зуба, у остальных зубов вершина коронки смещена в противосимфизном направлении от центральной оси зуба. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, располагается противосимфизнее вершины коронки. Вер-

шины коронок не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Однако у заднебоковых и задних зубов вершины коронок загнуты в сторону углов пасти.

Коронка постепенно утончается от основания к вершине. У передних зубов коронки постепенно сужаются от основания по направлению к вершинам; у боковых зубов они резко и быстро сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок у передних и симфизных зубов плоская, у остальных — слабовыпуклая. Внутренняя сторона умеренно и равномерно выпуклая. Наружная сторона у боковых зубов во многих случаях имеет несколько мощных вертикальных складок, расположенных в нижней половине коронок, у остальных зубов наружная сторона гладкая. Внутренняя сторона гладкая. Коронки не зазубрены.

Корни зубов аркообразны. Центральный сосок имеет вид вытянутого эллипсоидного бугра; на заднебоковых и боковых зубах совсем или почти незаметен. Особенно хорошо он выражен у симфизных зубов. Ветви корней уплощены как с наружной, так и с внутренней стороны. Боковая сторона у большинства зубов округлая. Однако на некоторых симфизных заднебоковых и задних зубах присутствуют бугры и выемки — результат соприкосновения с соседними зубами.

У переднебоковых и промежуточных зубов симфизная ветвь корня обычно уже и длиннее, у других зубов ветви корней обычно равновелики. Большинство зубов имеют ветви корней примерно одинаковой ширины на всем своем протяжении и округлы на концах.

Боковая сторона ветви корня образует различные углы с основанием зуба. У передних зубов корни умеренно развиты, у боковых и задних они массивные. Питательная борозда отсутствует. На центральном соске с внутренней стороны открывается маленькое отверстие. Верхушечные питательные отверстия отсутствуют. Наружная поверхность корня обычно вогнута в верхней части. Корень гладкий. Коронка заметно уже корня, но ее основание и боковые зубцы занимают всю верхнюю поверхность корня. Шейка зуба гладкая и расширена с внутренней стороны зуба.

Пример описания вида Lamiostoma gracilis (He Non). У передних и переднебоковых зубов дополнительные вершины отсутствуют. У боковых и задних зубов одна пара треугольно-ножевидных обособленных боковых зубчиков, по одному с каждой стороны главного конуса. Боковые и главные вершины располагаются в пределах одной плоскости. Боковые зубцы не изогнуты; ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца у нижнечелюстных зубов (более узких и не наклоненных в сторону углов пасти) параллельна вертикальной оси коронки, восстановленной от ее середины, а у верхнечелюстных зубов с одной стороны образует острый, а с другой — прямой или тупой угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины (коронка этих зубов наклонена в сторону углов пасти). Боковые зубцы не орнаментированы и не зазубрены, но иногда на них расположены рудименты второй пары боковых

зубцов. У передних боковых зубов основания дополнительных вершин плотно примыкают к основанию коронки и даже как бы вдавлены в него.

У передних и переднебоковых зубов коронки кинжаловидные, у боковых и задних — лезвиевидно-ножевидные. По общим очертаниям коронки всех зубов близки к равнобедренным треугольникам. Коронки самых передних зубов и части нижнечелюстных боковых зубов имеют наклон к углам пасти. Особенно сильный наклон наблюдается у многих боковых зубов (не самых задних и не задних). Симфизные и противосимфизные режущие края достигают или почти достигают (передние зубы) основания коронки. У передних боковых и задних зубов симфизный край прямой, у переднебоковых — либо прямой, либо слабо выемчатый у вершины коронки. Противосимфизный край прямой у передних зубов, прямой или слабо дугообразно выпуклый у переднебоковых зубов и прямой (нижнечелюстные зубы) или выемчатый (верхнечелюстные зубы) у основания боковых и задних зубов.

Коронка у самых краев резко сужается от своей центральной оси к периферии, симфизный край у передних и части переднебоковых зубов слабо перемещен на внутреннюю, а противосимфизный — на наружную сторону коронки.

Концевые вершины у коронок у передних и переднебоковых зубов и совсем слабо у части боковых слегка загнуты наружу. У большей части боковых и задних зубов продольная плоскость вершин коронок совпадает с продольной плоскостью коронки. У передних и переднебоковых зубов выражен, хотя и не резко, S-образный изгиб коронки. Продольные плоскости коронки и корня у передних, переднебоковых и части боковых зубов находятся под острым углом друг к другу. Продольные плоскости заднебоковых и задних зубов совпадают. Вершины коронок большинства зубов слабо смещены в противосимфизном направлении от центральной оси зуба. У передних и нижнечелюстных боковых зубов они находятся на центральной вертикальной оси зуба. Толщина коронок всех зубов медленно и постепенно уменьшается от их оснований к вершинам.

У передних и переднебоковых зубов коронки постепенно сужаются от основания к вершине коронки. У боковых и задних зубов коронки у основания достаточно широки, но уже в 1–2 мм от основания резко сужаются к вершине.

Наружная (лабиальная) сторона передних и переднебоковых зубов плоская или едва заметно выпуклая в средней части коронки. У боковых зубов наружная сторона слабовыпуклая, иногда с небольшой и незначительной вогнутостью в виде равнобедренного треугольника в основании коронки в ее центральной части. Внутренняя (лингвальная) сторона равномерно слабовыпуклая у всех зубов. Верхняя треть или половина коронки передних и части переднебоковых зубов слабо смещена по отношению к продольной плоскости коронки, проходящей через ее основание. Симфизный режущий край редуцируется у части передних и переднебоковых зубов в нижней четверти коронки.

Корень передних и переднебоковых зубов у *L. gracilis* аркообразный. У боковых и задних – переходный от аркообразного к "ложно-высотному". Центральный сосок почти не выделяется на внутренней стороне корня у всех зубов. Ветви корней уплощенные с обеих сторон у всех зубов. Боковая сторона корня у передних и переднебоковых зубов несет плоские вытянутые площадки, а у боковых и задних зубов обычно вырезана "птичкой".

У самых передних и большей части боковых зубов ветви корня равноценны, у остальных передних, переднебоковых и отдельных боковых симфизная ветвь корня заметно длиннее и уже противосимфизной. Ветви корней у передних и переднебоковых зубов постепенно сужаются к своим окончаниям, концы ветвей при этом почти острые. У большинства боковых зубов ветви корней примерно одинаковой ширины на всем своем протяжении, а угол между боковой стороной ветви корня и основанием зуба прямой или почти прямой. Корни всех зубов *L. gracilis* массивные. Питательная борозда отсутствует. Центральное питательное отверстие с внутренней стороны зуба умеренно развитое, удлинненно-шелевидное. Верхушечные питательные отверстия отсутствуют. Наружная поверхность корня умеренно выпуклая и уплощенная у передних и переднебоковых зубов. У боковых и задних зубов наружная поверхность плоская, в центральных частях ветвей корня слабоогнутая. Корни передних и переднебоковых зубов с мелкими впадинами и выпуклостями, особенно с их внутренней стороны. То же наблюдается у части боковых зубов. Коронка заметно уже корня, но ее основание и боковые зубцы занимают всю верхнюю поверхность корня и даже могут нависать над ним у боковых и задних зубов. Шейка хорошо выражена только с внутренней стороны. Она гладкая и очень узкая.

ВЫВОДЫ

Зубы ламноидных акул по своей морфологии и характеру эволюционных изменений отличаются от зубов прочих акул.

1. У ламноидных акул каждый зуб выступает в качестве отдельного органа и развивается лишь в косвенной и общей зависимости от развития других зубов. Это приводит к дифференциации зубного аппарата и гетеродонтности, которая может быть выражена зубной формулой.

2. Структура зубов ламноидных акул обеспечивает изменение зубов в строго ограниченных направлениях, а функциональное совершенство зуба в процессе эволюции вступает в противоречие с их прочностью. Типы остеодентиновых зубов маловариабельны. Примеры слияния остеодентиновых зубов неизвестны.

3. В каждой группе ламноидных акул наблюдается закономерное увеличение зубов в процессе их эволюции с одновременным расширением их, удлинением или уплощением. Этот процесс может нарушаться отрицательными анаболиями, при которых зубы развиваются в "обратном" направлении.

4. У кархаринидных акул (в широком смысле – у кархарин) благодаря мозаике в строении зубного аппарата зуб не является самостоятельным органом. Таким образом следует считать полное озубление челюстей. Зубы этих акул лишь очень слабо дифференцированы, и поэтому признаки зубов одного положения не дополняются признаками зубов другого положения. Это пока не позволяет диагностировать кархаринидных акул по морфологии зубов на уровне естественной и филогенетической классификации.

5. Структура зубов кархаринидных акул обеспечивает развитие зубов в самых разных направлениях. Типы ортодентиновых зубов крайне вариабельны. Ортодентиновые зубы могут сливаться друг с другом (*Hexanchidae*, *Myllobatidae*).

6. Подобно зубам ламноидных акул, зубы кархаринидных акул в процессе эволюции увеличиваются в размерах. Они могут при этом и расширяться, и удлиняться, и уплощаться. Однако все эти процессы крайне завуалированы неожиданными поворотами в их эволюционном и онтогенетическом развитии. Отрицательные анаболии у этих акул происходят значительно чаще. В настоящее время существует множество видов и родов этих акул с мельчайшими зубами, подобными плакоидной чешуе (многие скаты *Rhinodon typus*), или просто с мелкими и, очевидно, уменьшенными в процессе эволюции зубами.

Неправильная трактовка крупных таксонов акул, при которой ламноидные акулы сближены с некоторыми кархаринидными акулами, лишает возможности сделать выводы о закономерностях характера расположения, изменения морфологии и особенностей эволюционного преобразования зубов ламноидных акул.

7. Разработана принципиально новая методика описания зубов, которая позволяет улавливать мелкие различия в их морфологии. Описания делаются по единому плану, исключающему выбор признаков по усмотрению того или иного автора.

ОПИСАНИЕ ВИДОВ

СЕМЕЙСТВО ANACORACIDAE

Место семейства Anacoracidae в системе эласмобранхий

Различные трактовки положения семейства в системе. Представителей семейства Anacoracidae в соответствии с микроструктурой их зубов (остеодентин) относили к ламноидным акулам [Agassiz, 1833–1844; Woodward, 1889a; и др.]. Однако Уайт [White, 1937 табл. 5 и 6] провела филогенетическую линию, соединяющую меловой род *Coгах* с современным (впервые известным из олигоцена) семейством *Cetorhidae*. Какого-либо обоснования такой точки зрения не приводится, что и понятно, поскольку между зубами акул семейств Anacoracidae и *Cetorhinidae* нет ничего общего ни по форме, ни по характеру размещения в челюстях, ни по микростроению. Точку зрения Уайт бездоказательно принял позднее В. Грегори [Gregory, 1951]. Того же взгляда придерживался Л.С. Берг [1955].

Согласно Дартвелу и Казье [Darteville, Casier, 1943, 1959], акулы семейства Anacoracidae должны принадлежать к группе гексанхидных акул. Эта точка зрения основана на наличии у зубов рода *Anacogaх* высоких вторично-неарочных корней, которые по своей форме напоминают корни зубов *Hexanchidae*. Высокий "высотный" корень [Гликман, 1964a] характеризует большинство широких режущих зубов, ибо основные нагрузки совпадают с воображаемой продольной плоскостью, проведенной через середину зуба. По этой причине высокие корни мы видим у зубов родов *Macrothizodus*, *Xyphodolamia*, *Carcharhinus*, *Dalatis*, *Isistius*, *Hexanchus*, *Anacogaх* и других, т.е. такие корни имеют режущие зубы акул, принадлежащих к самым разнообразным группам акул.

Мы видим, что существуют три точки зрения на положение в системе акул семейства Anacoracidae. В соответствии с системой автора [Гликман, 1964a] это соответственно отряды *Odontaspida*, *Squatinida*, *Hexanchida*. Для того чтобы определить истинное положение семейства в системе, необходимо разобрать морфологические особенности указанных групп. Это тем более важно, что принятая мною система современных акул до сих пор не нашла достаточного отражения в научной и учебной литературе и, очевидно, требует дополнительных обоснований. В отношении системы, приведенной в "Основах палеонтологии" [Гликман, 1964б], сложилось даже впечатление, что она построена исключительно на основе строения акульих зубов. Однако это не так.

Зубной аппарат ламноидных акул подчиняется в своем строении строгим закономерностям. В зависимости не только от того, в какой челюсти располагается зуб, но и от его положения в пределах одной челюсти он характеризуется определенными размерами и формой [Гликман, 1964а]. Таким образом, только определив место в системе эласмобранхий акул семейства *Anacoracidae*, а именно в группе ламноидных акул, что будет показано ниже, мы можем применить к зубам акул этого семейства методы, пригодные лишь для ламноидных акул.

Для ламноидных акул характерны следующие особенности в строении их зубного аппарата: а) остеодентиновое строение зуба; б) отсутствие мозаичного расположения зубов на челюстях; в) отсутствие централизованной системы питания зуба. На корне зуба либо не выделяются укрупненные отверстия, либо имеются лишь слабо укрупненные верхушечные отверстия. Кроме того, во многих случаях присутствует слабо укрупненное отверстие в центре внутренней стороны корня.

Как мы увидим, все эти признаки характерны и для акул семейства *Anacoracidae*, и по этим признакам они, безусловно, должны быть причислены к ламноидным акулам. Однако доказать это можно лишь после анализа корреляции признаков в строении зубного аппарата с другими важными признаками в строении других систем органов. Лишь в том случае, если ламноидные акулы и в других системах органов противостоят всем прочим современным акулам и скатам, указанные признаки в строении их зубного аппарата можно считать признаками высокого таксона.

Описание родов и видов семейства *Anacoracidae*

Зубы характеризуются крайним развитием режущей функции боковых зубов у поздних представителей. Для большинства видов характерна выраженная в той или иной мере зазубренность края коронки. Боковой зубец в подавляющем большинстве случаев — лишь с одной стороны главного конуса. Корни массивные. Арочная конструкция корня древнейших видов семейства сменяется на "ложновысотную".

Все или отдельные представители семейства относились различными авторами к ламноидным акулам, к гексанхидам и даже к гибодонтам.

Род *Eoanacorax* Glückman et Schwajdaite, 1971

Название от *eo* — зоря и *anacorax* — род акул.

Типовой вид. *Eoanacorax dalinkeviciusi* Glückman et Schwajdaite.

Диагноз. Мелкие незазубренные зубы с вогнутым противосимфизным краем. Ветви корней у большинства зубов четко разделены и образуют арку.

Геологическое и географическое распространение. Альб ЛитССР.

Eoanacorax dalinkeviciusi Glückman et Schwajdaite.

Название в честь И.А. Далинкевичюса.

Голотип. Колл. Р. Шважайте (Вильнюс), № 14/1134 из нижнего сеномана (есяская свита) у д. Варейкяй, долина р. Швянтойи, ЛитССР.

Диагноз. Зубы мелкие, цельнокрайние. Боковой зубец низкий, слабодугообразный, длинный.

Описание. Зубы мелкие, высота зубов в среднем около 5–6 мм, коронки режущие, реже колющие. Края у зубов не зазубрены. Симфизный край прямой или слабодугообразный; слабо развитые выемки у основания и у вершины коронки наблюдаются только у самых передних зубов. Противосимфизный край дугообразно вогнутый за счет круто загнутой в сторону угла пасти вершины коронки. Значительно реже противосимфизный край прямой. Наружная сторона коронки плоская, слабовыпуклая, изредка (передние зубы) заметно выпуклая. Боковой зубец низкий, слабодугообразный, длинный. Между зубцом и противосимфизным краем коронки прямой или почти прямой угол. Вертикальная плоскость корня совпадает с вертикальной плоскостью коронки. Валик в основании коронки с ее наружной стороны отсутствует. Центральная часть корня уплощенная у боковых зубов, но вздута бугром, как у *Odontaspis*, у передних зубов.

Геологическое и географическое распространение. Альбские алевриты. Долина р. Швянтойи, д. Варейкяй (ЛитССР).

Материал. 18 отдельных зубов.

Род *Palaeoanacora* Glückman, 1971

Cora Agassiz (частично)

Palaeocora Glückman (частично)

Название от *paleo* – древний и *anacora* – род акул.

Типовой вид. *Palaeoanacora volgensis* Glückman.

Диагноз. Мелкие и средних размеров зубы. У одних видов все зубы зазубрены, у других зазубрены преимущественно боковые верхнечелюстные зубы. Имеют прямой или дугообразно выпуклый противосимфизный край. Ветви корней у большинства зубов четко разделены и образуют арку.

Геологическое и географическое распространение. Сеноман–турон Евразии, Северной Америки.

Palaeoanacora volgensis Glückman, 1971

Табл. XIII, фиг. 18

Название от р. Волги.

Голотип. Колл. Л.С. Гликмана, ИГД № 2936/18, у с. Нижняя Банновка. Нижний сеноман, слои с *Praeastinosama* primus.

Диагноз. Зубы мелкие. Часть зубов с гладкими краями, часть зазубрена. У зазубренных зубов зазубрины не оформлены в отдельные зубчики. Как правило, боковой зубец высокий, короткий и округлый.

Описание. Зубы мелкие, высота зубов в среднем около 5–6 мм.

Верхние половины коронок всех зубов, в том числе зубов с самыми узкими коронками, режущие. Края нижнечелюстных зубов не зазубрены, у верхнечелюстных зубов наблюдается зазубренность чаще симфизного края, иногда только средней его части, реже зазубрены оба края. Зазубренность неравномерная, зубчики разной величины и представляют собой насечку режущего края, не оформлены в собственно зубчики. Симфизный край верхнечелюстных зубов слабо дугообразный, у нижнечелюстных — прямой. У части зубов намечаются слабые выемки у основания и вершины коронки. Однако они заметно слабее выражены, чем в *Palaeoanacorax obliquus*. Противосимфизный край прямой или очень слабо дугообразно выпуклый, заметно слабее, чем у *P. obliquus*. Наружная сторона плоская или слабовыпуклая, соотношение зубов с плоской или выпуклой поверхностью наружной стороны примерно одинаково. Как правило, боковой зубец сравнительно высокий, округлый, короткий. Между боковым зубцом и противосимфизным краем коронки острый угол. Вертикальная плоскость корня совпадает с вертикальной плоскостью коронки или слегка сдвинута вовнутрь, по отношению к вертикальной плоскости коронки (заметно меньше, чем у *P. obliquus*). Валик в основании наружной стороны коронки отсутствует. Центральная часть корня с внутренней стороны уплощенная и слабовыпуклая у передних, переднебоковых и симфизных зубов.

Геологическое и географическое распространение. Нижний сеноман; с. Нижняя Банновка (Саратовская обл.), в окрестностях Брянска, Яхрома (Московская обл.).

Материал. Около 40 отдельных зубов.

Palaeoanacorax obliquus [Reuss, 1845]

1845. *Corax obliquus* — A. Reuss, S. 4, Taf. 4, fig. 1–3.

1845. *Corax heterodon* — A. Reuss, S. 5, Taf. 3, fig. 52–71 (non fig. 49–51).

1902. *Corax falcatus* — M. Leriche, p. 121, pl. III, fig. 76.

1911. *Corax falcatus* — A. S. Woodward, p. 199, pl. XLII, fig. 23–26.

1935. *Corax falcatus* — I. A. Dalinkevicius, p. 22, tab. III, fig. 63–67.

1964. *Palaeoanacorax falcatus* — Гликман, с. 76, табл. III, фиг. 7, 8.

Лектотип. A. Reuss, 1845, табл. 4, фиг. 1. Нижний плерер у Костиц (ГДР).

Диагноз. Зубы мелкие. Часть зубов с гладкими краями, часть зазубрена. На зазубренных зубах нередко наблюдаются хорошо оформленные мелкие зубчики. Как правило, боковой зубец высокий, короткий и округлый.

Описание. Зубы мелкие, высота зубов в среднем около 5–6 мм. Верхние половины коронок всех зубов, в том числе зубов с самыми узкими коронками, режущие. Часть зубов с гладкими краями (многие нижнечелюстные и симфизные зубы). У других зубов намечается насечка подобная той, какая наблюдается у *Palaeoanacorax volgensis* на одном или на обоих краях. Нередко на зазубренных зубах наблюдаются хорошо оформленные мелкие зубчики. Сим-

физный край у подавляющего большинства зубов, исключая самые передние и симфизные, выемчатый у вершины коронки. У верхне-челюстных зубов он дугообразный или прямой. Выемки в основании симфизного края не наблюдается у большинства зубов (слабая выемка присутствует у передних и переднебоковых зубов). Противосимфизный край прямой или дугообразно выпуклый, особенно у верхне-челюстных зубов. Наружная сторона плоская или слабовыпуклая, соотношение зубов с плоской или выпуклой поверхностью наружной стороны примерно одинаково. Как правило, боковой зубец короткий, округлый, высокий. Между боковым зубцом и противосимфизным краем коронки острый угол. Вертикальная плоскость корня сдвинута внутрь по отношению к вертикальной плоскости коронки у всех зубов. В основании наружной стороны коронки присутствует хорошо развитый продольный валик. Центральная часть корня с внутренней стороны уплощенная и слабовыпуклая у передних, переднебоковых и симфизных зубов.

Сравнение. От *P. volgensis* отличается хорошо оформленными зубчиками на отдельных зазубренных зубах, присутствием валика в основании наружной стороны коронки, а также тем, что у всех зубов вертикальная плоскость корня сдвинута внутрь по отношению к вертикальной плоскости коронки. От *P. pamiricus* и *P. intermedius* отличается присутствием цельнокрайних, а также слабо и неравномерно зазубренных зубов.

Геологическое и географическое распространение. Верхний сеноман (зоны *Acantoceras rhotomagense*, слои с *Euomphaloceras euomphalum*). Бассейн р. Эмбы, Саратовское Поволжье, Туаркыр, Копет-Даг, долина р. Мяркис (ЛитССР). Верхний сеноман ГДР, Франции, Англии.

Материал. Более 1000 отдельных зубов.

Palaeoanacorax obliquus obliquus (Reuss)

Диагноз. Многие зубы имеют, особенно боковые верхней челюсти, отчетливую зазубренность с ясно дифференцированными зубчиками. Часть зубов имеет неравномерную зазубренность, значительно реже она полностью отсутствует. Симфизный край зуба округлый или прямой (реже). Выемки у его основания и у вершины обычно отсутствуют, а если есть, то незначительны. Продольный валик в основании коронки обычно толстый. Продольная плоскость коронки у некоторых зубов образует тупой угол с продольной плоскостью корня или совпадает с ней.

Palaeoanacorax obliquus subeserratus subsp. nov.

1964. *Palaeoacorax falcatus* - Гликман, с. 76, табл. III, фиг. 7.

Диагноз. Зазубренность многих зубов четкая, но зубы с ясно дифференцированными зубчиками редки. Часть зубов имеет неравномерную зазубренность. У многих зубов она отсутствует. Симфизный край зуба прямой или округлый. Выемки в его основании и у

вершины наблюдаются часто и иногда значительны. Продольная плоскость корня совпадает с продольной плоскостью коронки.

Palaeoanacorax pamiricus Glückman, 1971

Табл. XII, фиг. 16-18.

1902. *Corax falcatus* - M. Leriche, p. 121, pl. III, fig. 77, 78.

Название от Памира.

Голотип. Колл. Л.С. Гликмана, ИГГД, № 2936/270, район г. Куляб (Тадж. ССР). Нижний турон, зона *Mammites nodosoides*.

Диагноз. Зубы мелкие. Оба края всех зубов имеют ясные, хорошо оформленные зубчики. Наружная сторона плоская или слабо-выпуклая. Как правило, боковой зубец высокий, округлый.

Описание. Зубы маленькие, высота в среднем около 5-6 мм. Верхние половины коронок всех зубов, в том числе зубов с самыми узкими коронками, режущие. Оба края всех зубов, исключая передние и симфизные, дугообразно изогнуты. Выемки у вершины не наблюдается, изредка намечается слабая выемка у основания, в том числе и у боковых зубов. Противосимфизный край прямой или дугообразно выпуклый, особенно у верхнечелюстных зубов. Наружная сторона плоская или слабовыпуклая, соотношение зубов с плоской или выпуклой поверхностью наружной стороны примерно одинаково. Как правило, боковой зубец короткий, округлый, высокий. Между боковым зубцом и противосимфизным краем коронки острый угол. Вертикальная плоскость корня сдвинута внутрь по отношению к вертикальной плоскости коронки у всех зубов. Хорошо развит продольный валик в основании наружной стороны коронки. Центральная часть корня с внутренней стороны уплощенная и слабовыпуклая у передних, переднебоковых и симфизных зубов.

Сравнение. От *P. volgensis* и *P. obliquus* отличается отсутствием цельнокрайних зубов, а также зубов со слабой и неравномерной зазубренностью. От *P. intermedius* отличается меньшей величиной и коротким, округлым, высоким боковым зубцом.

Геологическое и географическое распространение. Нижний турон (зона *Mammites nodosoides*). Район г. Куляба, Хушекат, Южное Приаралье (Тахиаташ), долина р. Зеравшан. Нижний турон Франции.

Материал. Около 30 отдельных зубов.

Palaeoanacorax intermedius Glückman, 1971

Табл. XII, фиг. 16-18, 1-7.

1943. *Corax falcatus* - E. Darteville et E. Casier, p. 92, pl. I, fig. 1-6.

1959. *Anacorax falcatus* - E. Darteville et E. Casier, p. 171, pl. XXIV, fig. 1-9.

Название от *intermedius* - промежуточный. Вид, переходный к роду *Anacorax*.

Голотип. Колл. В.В. Ищенко, ИГГД, № 2936/561, Мангышлак,

район горы Аксыртау. Подошва верхнего турона, зона *Anomalina moniliformis*, табл. XII, фиг. 1.

Диагноз. Зубы сравнительно крупные, оба края всех зубов имеют ясные, хорошо оформленные зубчики. Наружная сторона плоская. Боковой зубец низкий, длинный, прямоугольный.

Описание. Зубы сравнительно крупные, высота в среднем около 7–8 мм. Верхние половины коронок всех зубов, в том числе зубов с самыми узкими коронками, режущие. Оба края всех зубов имеют ясные, хорошо оформленные зубчики. Симфизный край всех зубов, исключая передние и симфизные, дугообразно изогнут. Выемки у вершины не наблюдается, изредка намечается слабая выемка у основания, в том числе и у боковых зубов. Противосимфизный край прямой или дугообразно выпуклый, особенно у верхнечелюстных зубов. Наружная сторона плоская, иногда в центральной части у основания коронки слабоогнутая. Боковой зубец низкий, длинный, прямоугольный (верхняя сторона прямая или почти прямая), между боковыми зубцами и противосимфизным краем коронки острый угол. Вертикальная плоскость корня сдвинута внутрь по отношению к вертикальной плоскости коронки у всех зубов. Хорошо развит продольный валик в основании наружной стороны коронки. Центральная часть корня с внутренней стороны уплощенная и слабовыпуклая у передних, переднебоковых и симфизных зубов.

Сравнение. От *P. volgensis* и *P. obliquus* отличается хорошо развитой зазубренностью краев у всех зубов. От *P. ramificus* отличается большей величиной и длинными низкими прямоугольными боковыми зубцами.

Геологическое и географическое распространение. Верхний турон. Район горы Аксыртау (Мангышлак). Бассейн р. Конго. Материал. 10 отдельных зубов.

Род *Praanacorax* gen. nov.

Название от *para* – близкий. Близкий к роду *Anacorax*.

Типовой вид. *Corax bassanii* Gemmellaro, 1920.

Диагноз. Симфизный край поднимается от основания коронки перпендикулярно и, резко перегибаясь под тупым углом, следует к вершине зуба. Эмаль основания коронки в процессе эволюции – (*P. obruczevi* – *P. bassanii*) редуцируется, благодаря чему корень зуба, завоевывающая участки, ранее занятые коронкой, становится все более и более высоким. Зубы всех видов рода имеют средние размеры и отчетливо зазубренные края коронок. В сериях зубы обособлены.

Геологическое и географическое распространение. Кампан – верхний маастрихт. Северная Африка, Средняя Азия.

Praanacorax bassanii (Gemmellaro, 1920)

1902. *Corax pristodontus* Wanner J. S. 149, tab. 19, fig. 31–33 (non 30).

1916. *Corax pristodontus* Greco B., p. 113, tab. 15, fig. 1a, 1b.

1920. *Corax bassanii* Gemmellaro M., p. 182, tab. 2, fig. 4–19.

Диагноз. Симфизный край коронки у ее основания образует глубокую, но не протяженную вырезку. Над вырезкой симфизный край отвесно поднимается почти перпендикулярно основанию коронки, а в середине коронки резко перегибается и далее следует до вершины коронки. В месте перегиба образуется тупой угол, близкий к прямому, благодаря чему зуб приобретает почти прямоугольные очертания, так как противосимфизный край коронки почти перпендикулярен ее основанию. Зубчики в средней части симфизного края заметно крупнее других. Корень зуба отвоєвываєт у коронки значительные участки, подобно тому как это имеет место у акул филогенетической линии *Otodus-Megaelachus* не только с внутренней, но и с наружной стороны, где основание эмали коронки, так же как и с внешней стороны, образует сильноогнутый к вершине коронки полукруг; корень, таким образом, оказывается в 1,5-2 раза выше коронки. Зубчики режущих краев коронки крупные, правильные и разделены глубокими выемками, благодаря чему они имеют прямоугольные очертания. Края ветвей прямые.

Геологическое и географическое распространение. Верхний маастрихт Египта.

Parapanosax obruchevi sp. nova

Табл. XXX, фиг. 13-19

1964. *Апаносах каури* - Л.С. Гликман, табл. III, фиг. 1-3.

Название в честь Д.В. Обручева.

Голотип. Колл. А.В. Сочавы, ИГД, № 2936/2691, гора Альмтау близ Ташкента. Юг КазССР (ранее мною местонахождение ошибочно определялось как УзССР). Табл. XXX, фиг. 11.

Диагноз. Симфизный край у передних и переднебоковых зубов сильно и резко изогнут и подобен симфизному краю других видов - *Parapanosax*. У вершины симфизный край обычно слегка выемчатый. Зубы средних размеров с равномерно зазубренными краями коронок. Наружные края корня обычно выемчатые.

Описание. У боковых и задних зубов с противосимфизной стороны главного конуса присутствует один низкий боковой зубец. У передних и переднебоковых зубов его нет. У боковых зубов зубец низкий и обычно плавно сливается с главной вершиной, и его следует считать придаточно-редуцированным. Зубец - округло-ножевидный и располагается в одной плоскости с главной вершиной. Боковой зубец не изогнут. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, образует острый угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины. Боковой зубец гладкий, но отчетливо зазубренный.

Коронка ножевидная у всех зубов, в том числе и у передних. Коронка при совмещении с ней равнобедренного треугольника, равного с ней по высоте и ширине у основания, совмещается с этим треугольником у передних зубов и образует сегменты, выдающиеся

за пределы этого треугольника у всех остальных. Коронки всех зубов, за исключением самых передних, имеют наклон к углам пасти. Симфизный и противосимфизный края коронок – режущие от вершины до основания. Симфизный край дугообразно выпуклый и почти у всех зубов заметно выемчатый у вершины коронки. Противосимфизный край прямой у большинства зубов и слабовыпуклый у наиболее крупных боковых зубов. Коронка постепенно сужается в сторону от ее центральной оси к периферии; режущий край выражен отчетливо. Асимметрии во взаимном расположении коронки и корня не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, совпадает с аналогичной продольной плоскостью корня. Вершина коронки зуба находится на центральной вертикальной оси зуба – самые передние зубы (1-я серия). У всех других вершина коронки смещена в противосимфизном направлении от центральной оси зуба. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, располагается противосимфизнее вершины коронки у передних, переднебоковых и части боковых зубов. У многих боковых и задних зубов вершина коронки зуба заходит за перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба. Вершины коронок не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Коронки очень постепенно утончаются и сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок плоская или слабовыпуклая. Во всех случаях наблюдается выпуклый валик, расположенный вертикально вдоль центральной оси зуба. Внутренняя сторона некоторых коронок равномерно, но слабовыпуклая. Внутренняя и наружная стороны коронок гладкие. Края коронок зазубрены от основания до вершины; зубчики мелкие, правильной округлой формы. Асимметричного расположения продольной плоскости корня не наблюдается.

Корень обычно слабоаркообразный. Зуб почти ложновысотный. Центральный сосок не выделяется на внутренней стороне корня и постепенно переходит в ветви корня. Корни зубов уплощенные с наружной стороны и едва заметно выпуклы с внутренней. Боковая сторона прямая у переднебоковых и передних зубов и вырезана "пигичкой" у всех остальных зубов. Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковы по длине и имеют одну и ту же форму. Ветви корней примерно одинаковой ширины на всем своем протяжении и угловаты на концах. Угол, образованный между боковой стороной ветви корня и основанием зуба, прямой или почти прямой. Корни зубов массивные. Питательная борозда отсутствует; и центральное питательное отверстие с внутренней стороны корня открывается прямо на поверхность корня – оно очень мало и округло. На отдельных зубах наблюдаются верхушечные питательные отверстия с наружной стороны зуба. Корни зубов с наружной стороны плоские. Продольного валика в основании коронки обычно не наблюдается. Однако иногда он представлен рудиментарным продольным тяжом. Корень гладкий. Коронка слегка шире корня и нависает над ним. Шейка узкая, но отчетливо различимая, и только с наружной стороны шейка гладкая.

Сравнение. От вида *Paracerasorex bassanii* отличаются отсутствием редукции эмали с наружной и внутренней сторон основания коронки, менее высоким корнем и выемчатыми наружными краями его ветвей.

Геологическое и географическое распространение. Кампан Средней Азии, Западного Казахстана.

Материал. Более 1000 отдельных зубов.

Род *Phychocorax* Glückman et Istchenko gen. nov.

Название от *ptyche* – складка, *Corax* – род акул.

Типовой вид. *Acrodus* (*Palaeobates*) *dolloi* Leriche, 1929.

Диагноз. Род характеризуется очень толстыми коронками и корнями задних боковых и заднебоковых зубов и дробящими задними зубами. Коронки боковых, заднебоковых и задних зубов покрыты бугорками и складками, которые могут дихотомировать. Симфизный край коронки у заднебоковых и задних зубов превращается в продольный киль, иногда зазубренный. На противосимфизном крае и боковом зубчике зазубренность у зубов этого положения сохраняется чаще. У дробящих зубов зазубренность пропадает. В сериях зубы прочно закреплены.

Геологическое и географическое распространение. Сантон-кампан Европы, Казахстана и Средней Азии.

Ptychocorax aulaticus Glückman et Istchenko sp. nova.

Табл. XIII, фиг. 19, 20, 23

Название по кишлаку Аулят (Средняя Азия).

Голотип. Колл. В.В. Ищенко, ИГГД, № 2936/381¹, у кишлака Аулят (УзССР). Коньяк. Слои с *Stantonoceras guadelupae asiaticum* Шип.

Диагноз. Вид характеризуется зубами, показывающими ряд постепеннейших переходов от режущих передних к дробящим задним, чем хорошо отличается от других видов рода.

Геологическое и географическое распространение. Коньяк УзССР, Кызылкума, Султан-Уиздага и Западного Казахстана.

Материал. Около 100 отдельных зубов.

Ptychocorax hybodontoides sp. nova

Табл. XIII, фиг. 24, 27.

Название по роду *Hybodus*, поскольку задние зубы имеют сходство с дробящими зубами гибодонтов.

Голотип. Колл. Г.Н. Джабарова, № 2936/234¹, у оз. Султан-Санджар (УзССР).

Диагноз. Между передними режущими зубами и дробящими задними почти полностью отсутствуют переходы. Зубы заметно крупнее зубов *P. aulaticus* и *P. dolloi*.

Геологическое и географическое распространение.
Кампан, оз. Султан-Санджар.

Материал. Около 20 отдельных зубов.

Род *Praeptychocorax* Glückman gen.nov. (*Corax* Agassiz)
(частично)

Название от *prae* - перед, *Ptychocorax* - род акул.

Типовой вид. *Praeptychocorax curvatus* Williston, 1900.

Диагноз. Мелкие и средних размеров зубы. Коронки всех зубов зазубрены. Коронка низкая и очень толстая. Корень толстый. Сильно развит валик в основании коронки с ее наружной стороны. Ни бугорков, ни складок на коронках нет.

Геологическое и географическое распространение.
Коньяк ? США; коньяк Северного Приаралья.

Praeptychocorax curvatus (Williston, 1900)

1900. *Corax curvatus* Williston, p. 41, tab. 12, fig. 7, 8.

Лектотип. S.W. Williston, 1900, табл. 12, фиг. 7. Нижний или самый нижний горизонт бентон округа Элеворт.

Этот вид занимает особое положение среди других представителей рода ввиду того, что является боковой ветвью основного ствола *Palaeoanacorax* - *Anacorax* и дает начало линии *Ptychocorax*.

Диагноз. Зубы мелкие, но часто широкие с очень толстыми корнями и коронками. Зазубренность выражена четко по обоим краям коронки. С наружной стороны зуба в основании коронки располагается мощный продольный валик. Вершина коронки боковых и задних зубов заметно вынесена за пределы перпендикуляра, восстановленного от основания самой крайней противосимфизной точки на корне.

Сравнение. От видов рода *Palaeoanacorax* отличается заметно более толстыми зубами и положением вершины коронки. Валик в основании эмали наружной стороны коронки выражен у *P. curvatus* значительно ярче.

От зубов рода *Ptychocorax* отличается отсутствием уплощенных дробящих зубов и каких-либо складок на коронке.

Геологическое и географическое распространение.
Турон - коньяк Северной Америки и Приаралья.

Материал. Около 30 отдельных зубов.

Род *Squalicorax* Whitley

Название от *squalus* - акула, *corax* - род акул.

Типовой вид. *Corax falcatus* Agassiz, 1843.

Диагноз. Средних размеров зубы с хорошо зазубренными коронками. Противосимфизный край дугообразно выпуклый и выемчатый у основания и вершины коронки.

Геологическое и географическое распространение.
Коньяк - сантон Евразии и Северной Америки.

Название от р. Сагиз (Прикаспий).

Голотип. Колл. Л.С. Гликмана, ИГД, № 2936/503¹, бассейн р. Сагиз, овраг Нугайты. Коньяк. Табл. XXX, фиг. 25.

Описание. У всех зубов с противосимфизной стороны присутствует один низкий придаточно-редуцированный зубец. Изредка он отсутствует у передних зубов. Зубец округло-ножевидный и располагается в одной плоскости с главной вершиной. Боковой зубец не изогнутый. Ось, проходящая через вершины и основание бокового зуба, параллельна или образует острый угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины. Боковой зубец гладкий, но отчетливо зазубренный.

Коронка лезвиевидно-ножевидная у всех зубов, в том числе и у передних. Коронка при совмещении с ней равнобедренного треугольника, равного с ней по высоте и ширине у основания, всегда образует сегмент, выдающийся за пределы этого треугольника с симфизной стороны зуба. Коронки всех зубов имеют наклон к углам пасти. Симфизный и противосимфизный края коронок режущие от вершин до их оснований. Симфизный край всегда равномерно дугообразно выпуклый и не бывает выемчатым у вершин коронок. У передних зубов намечается слабая выемка в его основании. Противосимфизный край слабовыпуклый, реже прямой. Коронка постепенно сужается в сторону от ее центральной оси к периферии; режущий край выражен отчетливо. Асимметрии во взаимном расположении коронки и корня не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, совпадает с аналогичной продольной плоскостью корня. Вершина коронки находится на центральной вертикальной оси зуба только у самых передних зубов. У всех других вершина коронки смещена в противосимфизном направлении от центральной вертикальной оси зуба. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, располагается противосимфизнее вершины коронки. Однако у некоторых боковых и задних зубов противосимфизнее оказывается вершина коронки. Вершины коронок не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Коронки очень постепенно утончаются и сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок плоская, у основания не выемчатая. Изредка наблюдается выпуклый валик, расположенный вертикально вдоль центральной оси зуба.

Внутренняя сторона коронок заметно выпуклая и постепенно сходит на нет к периферии коронок. Внутренняя и наружная стороны коронок гладкие. Края коронок зазубрены от основания до вершины; зубчики мелкие, правильной округлой формы. Асимметричного расположения продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня не наблюдается.

Корень обычно слабоаркообразный. Центральный сосок не выделяется на внутренней стороне корня. Корни зубов уплощенные как

наружной, так и с внутренней стороны. Боковая сторона корня прямая и не вырезана "птичкой". Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковой ширины на всем своем протяжении и угловаты на концах. Угол, образованный боковой стороной ветви корня и основанием зуба, прямой или почти прямой. Корни зубов массивные. Питательная борозда и центральное питательное отверстие отсутствуют. Верхушечные питательные отверстия не наблюдаются. С наружной стороны зуба в основании коронки изредка наблюдается продольный валик. Выражен он слабо, но тем не менее корень под валиком незначительно смещен вовнутрь пасти, образуя слабый уступ с коронкой (у отдельных зубов). Корень гладкий. Коронки такой же ширины, как и корень. Шейка узкая, но отчетливо различимая, лишь только с наружной стороны шейка гладкая.

Сравнение. *Squalicorax sagisicus* отличается от *S. falcatus* и *S. santonicus* тем, что коронки зубов этого вида при совмещении с ними равнобедренных треугольников, равных с ними по высоте и ширине у основания, всегда образуют сегмент, выдающийся за пределы этого треугольника с симфизной стороны зуба. Для *S. falcatus* и *S. santonicus* этот признак не характерен, и значительно чаще коронки совмещаются с треугольником. В отличие от *S. santonicus*, у которого симфизный край прямой или почти прямой и лишь редко слабодугообразный, у *S. sagisicus* симфизный край всегда равномерно дугобразный. Наконец, ветви корней у *S. santonicus* округлые, а у *S. sagisicus* угловатые.

S. sagisicus отличается от *S. falcatus* тем, что симфизный край у *S. sagisicus* всегда дугобразно-выпуклый, а у *S. falcatus* он часто бывает прямым. Кроме того, у *S. falcatus* он чаще выемчатый у основания и может быть выемчатым у вершины, что не наблюдается у *S. sagisicus*. В отличие от *S. falcatus*, у которого противосимфизный край всегда прямой, у *S. sagisicus* противосимфизный край обычно слабывыпуклый. В отличие от *S. falcatus* у зубов *S. sagisicus* у некоторых боковых и задних зубов вершина коронки может располагаться противосимфизнее перпендикуляра, восстановленного от самой правосимфизной точки корня зуба. В отличие от *S. falcatus* у *S. sagisicus* не наблюдаются верхушечные питательные отверстия.

Геологическое и географическое распространение. Коньяк бассейна р. Сагиз (Прикаспий).

Материал. Около 10 отдельных зубов.

Squalicorax falcatus (Agassiz, 1843)

1843. *Corax falcatus* – Agassiz, p. 226, pl. 26a, fig. 1–7; pl. 26, fig. 14 (non pl. 26a, fig. 8–15).

1845. *Corax heterodon* – A. Reuss, S. 3, Taf. 8–15, fig. 49–51 (non fig. 52–71).

Лектотип. L. agassiz. 1843. Табл. 26а, фиг. 1. Белые известняки Брайгона (Англия).

Диагноз. Зубы мелкие или средних размеров. Симфизный край прямой или слабодугообразный. Оба края коронки отчетливо зазубрены. Вершина коронки заостренная. Симфизный край у вершины нередко образует выемку. Коронки боковых зубов заметно приподняты.

Описание. У всех зубов с противосимфизной стороны присутствует один низкий придаточно-редуцированный зубец. Изредка он отсутствует у передних зубов. Зубец округло-ножевидный и располагается в одной плоскости с главной вершиной. Боковой зубец не изогнутый. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, параллельна или образует острый угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины. Боковой зубец гладкий, но отчетливо зазубренный.

Коронка лезвиевидно-ножевидная у всех зубов, в том числе и у передних. Коронка при совмещении с ней равнобедренного треугольника, равного с ней по высоте и ширине у основания, совпадает с ним или образует сегмент, выдающийся за пределы этого треугольника с симфизной стороны зуба. Коронки всех зубов имеют наклон к углам пасти. Симфизный и противосимфизный края коронок режущие от вершины до их оснований. Симфизный край изменчив. Он может быть прямым, равно как и слабо дугообразно выпуклым. Он часто выемчатый у основания и реже у вершины коронки. Противосимфизный край всегда прямой. Коронка постепенно сужается в сторону от ее центральной оси к периферии; режущий край выражен отчетливо. Асимметрии во взаимном расположении коронки и корня не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, совпадает с аналогичной продольной плоскостью корня. Вершина коронки находится на центральной вертикальной оси зуба только у самых передних зубов. У всех других зубов вершины коронок смещены в противосимфизном направлении от центральной оси зуба. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, располагается всегда противосимфизнее вершины коронки. Вершины коронок не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Коронки очень постепенно утончаются и сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок плоская, у основания не выемчатая. Изредка наблюдается выпуклый валик, расположенный вертикально вдоль центральной оси зуба.

Внутренняя сторона коронок заметно выпуклая и постепенно сходит на нет к периферии коронок. Внутренняя и наружная стороны коронок гладкие. Края коронок зазубрены от основания до вершины; зубчики мелкие, правильной округлой формы. Асимметричного расположения продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня не наблюдается.

Корень обычно слабоаркообразный. Центральный сосок не выделяется на внутренней стороне корня. Корни зубов уплощенные как с наружной, так и с внутренней стороны. Боковая сторона корня прямая и не вырезана "птичкой". Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковой ширины на всем своем протяжении и углова-

ты на концах. Угол, образованный боковой стороной ветви корня и основанием зуба, прямой или почти прямой. Корни зубов массивные. Питательная борозда и центральное питательное отверстие отсутствуют. Верхушечные питательные отверстия с наружной стороны зуба обычно хорошо выражены. С наружной стороны зуба в основании коронки на многих зубах наблюдается продольный валик. Корень под валиком незначительно смещен вовнутрь пасти, образуя уступ с коронкой. Корень гладкий. Коронки такой же ширины, как и корень. Шейка узкая, но отчетливо различимая, и только с наружной стороны шейка гладкая.

Род *Anacorax* White et Moy Thomas, 1940

Palaeosorax - Л.С. Гликман, 1956 (частично).

Типовой вид. *Sorax pristodontus* Agassiz, 1843.

Диагноз. Обычно зубы средних размеров, высота коронок в среднем 6-8 мм и более. В сериях зубы обособлены. Угол в вершине зуба относительно велик. Края коронок отчетливо зазубрены. Симфизный край дугообразен, реже прямой. Боковой зубец один или отсутствует. Корни уплощенные и приподнятые. Длина корня, даже у задних зубов, как правило, не превышает высоты зуба. У вершины противосимфизного края выемка отсутствует.

Геологическое и географическое распространение. Коньяк - верхний маастрихт Евразии, Северной и Южной Америки и Африки.

Anacorax santonicus Glückman et Zelezko sp. nova

Табл. XXX, фиг. 23, 24.

1936a. *Sorax pristodontus* praemut; Kaup - M. Leriche, p. 382, pl. 26, fig. 7-12.

Название от сантона - яруса верхнего мела.

Голотип. Колл. В.И. Железко, ИГД, № 2936/109¹, верховье р. Сугур-Сай, восточнее с. Таврического, из основания фосфоритового горизонта верхнего сантона. Табл. XXX, фиг. 24.

Диагноз. Зубы средних размеров. Оба края коронки отчетливо зазубрены. Вершины коронок боковых зубов (не у всех) вынесены за пределы перпендикуляра, восстановленного от основания самой крайней противосимфизной точки на корне. Симфизный край прямой или слабодугообразный. Коронки боковых зубов сравнительно низкие.

Описание. У всех зубов с противосимфизной стороны присутствует один низкий придаточно-редуцированный зубец. Изредка он отсутствует у передних зубов. Зубец округло-ножевидный и располагается в одной плоскости с главной вершиной. Боковой зубец не изогнутый. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, параллельна или образует острый угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины. Боковой зубец гладкий, но отчетливо зазубренный.

Коронка лезвиевидно-ножевидная у всех зубов, в том числе и у передних. Коронка при совмещении с ней равнобедренного треугольника, равного с ней по высоте и ширине у основания, совмещается с ним у большинства зубов, реже образует сегмент, выдающийся за пределы этого треугольника с симфизной стороны зуба. Коронки всех зубов, за исключением самых передних, имеют наклон к углам пасти. Симфизный и противосимфизный края коронок режущие от вершины до их основания. Симфизный край прямой или почти прямой, реже дугообразно выпуклый и не бывает выемчатым у вершин коронок. Противосимфизный край прямой. Коронки постепенно сужаются в сторону от ее центральной оси к периферии; режущий край выражен отчетливо. Асимметрии во взаимном расположении коронки и корня не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, у большинства зубов совпадает с аналогичной продольной плоскостью корня. Реже продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, располагается под тупым углом к продольной плоскости корня. При этом плоскость корня направлена в глубь пасти, а плоскость коронки вертикальна. Однако и здесь тупой угол приближается к 180° . Вершина коронки находится на центральной вертикальной оси зуба только у самых передних зубов. У всех других вершины коронок смещены в противосимфизном направлении от центральной оси зуба. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, располагается противосимфизнее вершины коронки. Однако у некоторых боковых зубов противосимфизнее оказывается вершина коронки. Вершины коронок не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Коронки очень постепенно утончаются и сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок плоская, у основания не выемчатая и очень редко слабовыпуклая. Изредка наблюдается выпуклый валик, расположенный вертикально вдоль центральной оси зуба.

Внутренняя сторона коронок заметно выпуклая. И постепенно сходит на нет к периферии коронок. Внутренняя и наружная стороны коронок гладкие. Края коронок зазубрены от основания до вершины; зубчики мелкие, правильной округлой формы. Асимметричного расположения продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня не наблюдается.

Корень обычно слабоаркообразный, почти ложновысотный. Центральный сосок не выделяется на внутренней стороне корня и постепенно переходит в ветви корня. Корни зубов уплощенные как с наружной, так и с внутренней стороны. Боковая сторона корня прямая у подавляющего большинства зубов и крайне редко вырезана "птичкой". Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковой ширины на всем своем протяжении и округлы на концах. Угол, образованный боковой стороной ветви корня и основанием зуба, прямой или почти прямой. Корни зубов массивные. Питательная борозда отсутствует, и центральное питательное отверстие тоже отсутствует. Почти у всех зубов хорошо выражены верхушечные питатель-

ные отверстия с наружной стороны зуба. С наружной стороны зуба в основании коронки изредка наблюдается продольный валик. Выражен он слабо, но тем не менее корень под валиком незначительно смещен вовнутрь пасти, образуя слабый уступ с коронкой (у отдельных зубов). Корень гладкий. Коронка в большинстве случаев такой же ширины, как и корень, но в ряде случаев слегка шире и нависает над ним. Шейка узкая, но отчетливо различимая, и только с наружной стороны шейка гладкая.

Сравнение. От *Anasogaх kaupi* отличается меньшими размерами, меньшим углом в вершине зуба, положением вершины коронки у некоторых боковых зубов и прямым или слабодугообразным симфизным краем у боковых зубов.

Геологическое и географическое распространение. Верхний сантон Франции, Западного Казахстана.

Материал. Более 1000 отдельных зубов.

Anasogaх kaupi (Agassiz, 1843)

1843. *Sogaх kaupi* — L. Agassiz, p. 225, pl. 26, fig. 4, 5, 7, 8 (non fig. 6), pl. 26a, fig. 29—33 (non fig. 25—28, 34).

1902a. *Sogaх pristodontus* — M. Leriche, p. 119, pl. 111, fig. 66—74 (non fig. 75).

Лектотип. L. Agassiz, p. 225, pl. 26a, fig. 1. Зеленые песчаники близ Аахена.

Диагноз. Зубы средних размеров. Оба края коронки отчетливо зазубрены. Только у симфизных и самых передних зубов вершина коронки находится в средней части зуба. Противосимфизный край коронки направляется отвесно от ее вершины к основанию. Симфизный край дугообразен и бывает прямым только у задних и заднебоковых зубов. Коронки боковых зубов заметно приподняты.

Описание. У части боковых и задних зубов с противосимфизной стороны присутствует один низкий боковой зубец. У передних, переднебоковых, передних боковых и части собственно боковых зубо его нет. У боковых зубов зубец низкий и обычно плавно сливается с главной вершиной, и его следует считать придаточно-редуцированным. Зубец округло-ножевидный и располагается в одной плоскости с главной вершиной. Боковой зубец не изогнутый. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, обычно почти параллельна вертикальной оси коронки, восстановленной от ее середины. Боковой зубец гладкий, но отчетливо зазубренный.

Коронка ножевидная у всех зубов, в том числе и у передних. Коронка при совмещении с ней равнобедренного треугольника, равного с ней по высоте и ширине у основания, совмещается с ним у передних зубов и образует сегменты, выдающиеся за пределы этого треугольника у всех остальных зубов. Коронки всех зубов, за исключением самых передних, имеют наклон к углам пасти. Симфизный и противосимфизный края коронок режущие от вершин до их оснований. Симфизный край дугообразно-выпуклый и не бывает выемчатым у

вершины коронки. Противосимфизный край прямой или слегка вогнутый благодаря слиянию боковой вершины с главной и редко слабо-выпуклый. Коронка постепенно сужается в сторону от ее центральной оси к периферии; режущий край выражен отчетливо. Асимметрии во взаимном расположении коронки и корня не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, у некоторых зубов совпадает с аналогичной продольной плоскостью корня. У других зубов продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, располагается под тупым углом к продольной плоскости корня. Причем плоскость корня направлена в глубь пасти, а плоскость коронки вертикальна. Однако и здесь тупой угол приближается к 180° . Вершина коронки находится на центральной вертикальной оси зуба только у самых передних зубов. У всех других вершины коронок смещены в противосимфизном направлении от центральной оси зуба. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, всегда располагается противосимфизнее вершины коронки. Вершины коронки не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Коронки очень постепенно утончаются и сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок плоская, иногда выемчатая у основания; очень редко слабовыпуклая. Изредка наблюдается выпуклый валик, расположенный вертикально вдоль центральной оси зуба. Внутренняя сторона коронок заметно выпуклая в центральных частях коронок, но выпуклость довольно резко сходит на нет к периферии коронок, особенно у передних и переднебоковых зубов. Внутренняя и наружная стороны коронок гладкие. Края коронок зазубрены от основания до вершины; зубчики мелкие, правильной округлой формы. Асимметричного расположения продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня не наблюдается.

Корень обычно слабоаркообразный, почти ложновысотный. Центральный сосок не выделяется на внутренней стороне корня и постепенно переходит в ветви корня. Корни зубов уплощенные или слегка вогнутые с наружной стороны и слегка или заметно выпуклые с внутренней. Боковая сторона корня прямая у большинства зубов, реже она вырезана "птичкой" у части боковых и задних зубов. Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковой ширины на всем своем протяжении и угловаты или округлы на концах. Угол, образованный между боковой стороной ветви корня и основанием зуба, прямой или почти прямой. Корни зубов массивные. Питательная борозда отсутствует, и центральное питательное отверстие открывается прямо на поверхности корня с его внутренней стороны, при этом оно расположено в центре корня. Питательное отверстие очень мало, часто редуцировано и имеет округлую форму. Почти у всех зубов хорошо выражены верхушечные питательные отверстия с наружной стороны зуба. С наружной стороны зуба в основании коронки во многих случаях наблюдается продольный валик. Выражен он слабо, но тем не менее корень под валиком незначительно смещен вовнутрь пасти, образуя слабый уступ у отдельных зубов. Корень гладкий.

Коронка в большинстве случаев такой же ширины, как и корень, но в ряде случаев слегка шире и нависает над ним. Шейка узкая, но отчетливо различимая, и только с наружной стороны шейка гладкая.

Сравнение. От *Anasorax pristodontus* отличаются меньшими размерами, отвесно опускающимся от вершины коронки вниз противосимфизным краем и наличием бокового зубца у основания противосимфизного края коронки, он отсутствует только у симфизных и самых передних зубов. От *A. plicatus* отличается меньшими размерами, отсутствием складок с наружной стороны коронки и меньшей кривизной дуги симфизного края.

Геологическое и географическое распространение. Нижний кампан Западной Европы, Северной Америки, Поволжья и Западного Казахстана.

Материал. Несколько сот отдельных зубов.

Anasorax lindstromi (Davis, 1890)

1890. *Corax lindstromi* Davis J.W., p. 412, pl. XLII, fig. 3-11.

Описание. У части боковых и задних зубов с противосимфизной стороны присутствует один низкий боковой зубец. У передних, переднебоковых, передних боковых и части собственно боковых зубов его нет. У боковых зубов зубец низкий и обычно плавно сливается с главной вершиной, и его следует считать придаточно-резушированным. Зубец - округло-ножевидный и располагается в одной плоскости с главной вершиной. Боковой зубец не изогнутый. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, обычно почти параллельна вертикальной оси коронки, восстановленной от ее середины. Боковой зубец гладкий, но отчетливо зазубренный.

Коронки ножевидные у всех зубов, в том числе и у передних. Коронки при совмещении с ними равнобедренного треугольника, равного с ними по высоте и ширине у основания, образуют сегменты, выдающиеся за пределы треугольника у всех зубов, в том числе и у передних. Коронки всех зубов, в том числе и самых передних, имеют наклон к углам пасти. Симфизный и противосимфизный края коронки режущие от вершины до основания. Симфизный край дугообразно выпуклый, но не на всем своем протяжении, как это имеет место у *A. plicatus*, а только в своей нижней половине. Верхняя половина симфизного края прямая. Противосимфизный край, как правило, выемчатый, реже прямой и очень редко слабовыпуклый. Коронки постепенно сужаются в сторону от их центральной оси к периферии. Режущий край выражен отчетливо. Асимметрии во взаимном расположении коронки и корня не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, у некоторых зубов совпадает с аналогичной продольной плоскостью корня. У других она образует тупой угол с плоскостью корня. Причем плоскость корня направлена в глубь пасти, а плоскость коронки вертикальна. Однако и здесь тупой угол приближается к 180° . Вершина коронки смещена в противосимфизном направлении от центральной

оси зуба, в том числе и у передних зубов. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, всегда располагается противосимфизнее вершины коронки. Вершины коронки не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Коронки очень постепенно уточняются и сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок плоская, иногда выемчатая у основания, но довольно часто слабовыпуклая или заметно выпуклая. У многих зубов наблюдается выпуклый валик, расположенный вертикально вдоль центральной оси зуба. Внутренняя сторона коронок заметно выпуклая и постепенно утончается к периферии коронок у всех зубов. Внутренняя и наружная стороны коронок гладкие. Края коронок зазубрены от основания до вершины; зубчики мелкие, правильной округлой формы. Асимметричного расположения продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня не наблюдается.

Корень обычно слабоаркообразный, почти псевдовысотный. Центральный сосок вторично появляется у части передних, переднебоковых и боковых зубов, он мал и невысок. У других зубов центральный сосок не выделяется на внутренней стороне корня и постепенно переходит в ветви корня. Корни зубов уплощенные или слегка вогнутые с наружной стороны и слегка или заметно выпуклые с внутренней стороны. Верхняя половина корня непосредственно под шейкой у многих зубов представляет собой слабоуглубленную полосу, покрытую неровными и неправильными вертикальными струйками для обеспечения лучшего крепления на челюстях. Боковая сторона корня прямая или округлая, но изредка вырезана "птичкой". Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковы по длине и имеют одну и ту же форму. Ветви корней примерно одинаковой ширины на всем своем протяжении, угловаты или округлы на концах. Угол, образованный между боковой стороной ветви корня и основанием зуба, прямой или почти прямой. Корни зубов массивные. Питательная борозда отсутствует, и центральное питательное отверстие с внутренней стороны корня открывается прямо на поверхность корня, и располагается оно несколько ниже центра корня - ниже центрального соска. Оно очень мало, часто редуцировано и имеет округлую форму. Почти у всех зубов хорошо выражены верхушечные питательные отверстия с наружной стороны зуба. С наружной стороны зуба в основании коронки во многих случаях наблюдается продольный валик, выражен он слабо, но тем не менее корень под валиком незначительно смещен вовнутрь пасти, образуя слабый уступ у отдельных зубов. Корень гладкий, но его верхняя половина с внутренней стороны слегка шероховата. Коронка обычно шире корня и нависает над ним или она такой же ширины, что и корень. Шейка узкая, но отчетливо различимая, и только с наружной стороны шейка гладкая.

Геологическое и географическое распространение. Верхи нижнего кампана Скандинавии, Прикаспия.

Материал. Более 20 отдельных зубов.

Anacorax plicatus (Priem, 1898)

1898. *Corax pristodontus* var. *plicatus* Priem F., p. 236, pl. 11, fig. 5.

Диагноз. Бокового зубца обычно нет. Симфизный край дугообразно выпуклый на всем своем протяжении. Противосимфизный край прямой или слабо выпуклый. Вершина коронки смещена в противосимфизном направлении. На коронке, с наружной стороны у ее основания, наблюдаются небольшие неправильные вертикальные складки. Центральный сосок отсутствует. Ветви корней на концах угловаты. Продольный валик в основании коронки не наблюдается.

Сравнение. Отсутствие боковых зубцов, наличие складок в основании наружной стороны коронки хорошо отличают этот вид, подобно другим признакам, приведенным в диагнозе, от *A. lindstromi*. От *A. pristodontus* отличаются нецентральной: положением вершины коронки и меньшей величиной.

Геологическое и географическое распространение. Верхний кампан Скандинавии, Франции, Примугоджарья.

Материал. Более 10 отдельных зубов.

Anacorax pristodontus (Agassiz, 1843)

Табл. XXX, фиг. 1.

1843. *Corax pristodontus* L. Agassiz, p. 224, pl. 26, fig. 9–13.

1943. *Corax pristodontus* E. Darteville et E. Casier, p. 98, pl. 1, fig. 32, pl. 11.

1958. *Anacorax pristodontus* E. Casier, p. 55, pl. 3, fig. 2.

1966. *Anacorax pristodontus*, Цанков [В. Цанков и Д. Дачев], с. 15, табл. VII, фиг. 6–16.

Лектотип. Agassiz, 1843, табл. 26, фиг. 10. Маастрихтские известняки у Маастрихта.

Диагноз. Крупные зубы. Оба края коронки отчетливо зазубрены. У передних и переднебоковых зубов вершина коронки находится в средней части зуба. Симфизный и противосимфизный края коронки дугообразно изогнуты. У большинства зубов боковые зубцы отсутствуют. На коронке, у ее основания с наружной стороны, наблюдаются неправильные крупные складки.

Геологическое и географическое распространение. Маастрихт мира (из Австралии неизвестен). В СССР – маастрихт Крыма, Поволжья, Туаркыра и Актюбинской обл.

Материал. Более 10 отдельных зубов.

Род *Microanacorax* Glückman gen. nov.

Название от *micro* – малый, *Anacorax* – род акул.

Типовой вид. *Corax jangaensis* Darteville et Casier, 1949.

Диагноз. Зубы с широкими коронками, с большим углом в вершине зуба, как у *Squalicorax* и *Anacorax*, но мелких размеров и неправильно и редко зазубренные (*M. praeyangaensis*) или с двойной зазубренностью (*M. yangaensis*).

Геологическое и географическое распространение. Верхний сантон-кампан Примугоджарья и Прикаспия. Маастрихт Центральной Африки.

Microanapsox praeyangaensis Glückman sp. nova

Табл. XXX, фиг. 11, 12

1843. *Corax kaupi* – L. Agassiz, p. 225, pl. 26a, fig. 25, 26, 28 (non fig. 27, 29–34).

1902. *Corax pristodontus* – M. Leriche, p. 119, pl. 111, fig. 75 (non fig. 66–74).

Голотип. Колл. В.И. Железко, ИГГД, № 2936/150¹. Табл. XXX, фиг. 11.

Название от *praе* – перед, *yangaensis* – видовое название акулы.

Диагноз. Зубы мелкие, неправильно и неравномерно зазубренные или незазубренные по краям коронок, подобно древним видам *Palaeoanapsox*. Коронки тонкие и широкие, что хорошо отличает их от видов рода *Palaeoanapsox*. По всем своим признакам, за исключением характера зазубренности, подобны зубам *A. santonicus* и *A. kaupi*, что дает основание предполагать, что *A. praeyangaensis* происходит от *A. santonicus* путем неотении.

Описание. У всех зубов с противосимфизной стороны присутствует один более или менее высокий придаточно-обособленный, реже придаточно-редуцированный зубец. Зубец округло-ножевидный и располагается в одной плоскости с главной вершиной. Боковой зубец не изогнутый. Ось, проходящая через вершину и основание бокового зубца, параллельна или образует острый угол с вертикальной осью коронки, восстановленной от ее середины. Боковой зубец гладкий и незазубренный.

Коронка лезвиевидно-ножевидная у всех зубов, в том числе и у передних. Коронка при совмещении с ней равнобедренного треугольника, равного с ней по высоте и ширине у основания, совмещается с ним у части зубов, однако в большинстве случаев она образует сегменты, выдающиеся за пределы этого треугольника. Коронки всех зубов, в том числе и самых передних, имеют наклон к углам пасти. Симфизный и противосимфизный края режущие от вершины до их основания. Симфизный край дугобразно-выпуклый у передних, переднебоковых и передних боковых зубов. Он почти прямой или прямой у заднебоковых и задних зубов. У большинства зубов он выемчатый у вершины или у основания коронки, иногда и там и там. Иногда выемка располагается посредине симфизного края. Противосимфизный край обычно выпуклый, реже прямой. Коронка постепенно сужается в сторону от ее центральной оси к периферии; режущий край выражен отчетливо. Асимметрии во взаимном расположении коронки и корня не наблюдается. Продольная плоскость, проходящая через вершину и основание коронки, совпадает с продольной плоскостью корня. Вершина коронки смещена в противосимфизном направлении от центральной оси зуба у всех зубов. Перпендикуляр, восстановленный от самой противосимфизной точки корня зуба, рас-

полагается противосимфизнее вершины коронки. Вершины коронки не загнуты в сторону углов пасти или симфиза челюстей. Коронки довольно резко утончаются и сужаются от основания к вершинам. Наружная сторона коронок плоская, у основания невыемчатая. Выпуклый валик, расположенный вертикально вдоль центральной оси зуба, как правило, не наблюдается. Внутренняя сторона коронок заметно выпукла и постепенно сходит на нет к периферии коронок. Внутренняя и наружная стороны коронок гладкие. Края коронок, как правило, гладкие; реже наблюдается неправильная и неравномерная, чаще всего едва заметная зазубренность отдельных участков коронок. Причем собственно зубчиков по краям коронок нет (край неравномерно зубчат и не имеет хорошо оформленных зубчиков). Асимметричного расположения продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости корня не наблюдается.

Корень подчеркнуто аркообразный. На передних и переднебоковых зубах присутствует слабо выдающийся центральный сосок. У других зубов он не выделяется и постепенно переходит в ветви корня. Корни зубов уплощенные с наружной стороны и выпуклые с внутренней стороны у передних и переднебоковых зубов. Внутренняя сторона корня боковых и задних зубов также уплощенная. Боковая сторона корня у большинства зубов округло-выпуклая, реже прямая. Симфизная и противосимфизная ветви корня одинаковой ширины на всем своем протяжении и округлы на концах. Угол, образованный боковой стороной ветви корня и основанием зуба, острый или прямой. Корни зубов массивны. Питательная борозда отсутствует, изредка имеется центральное питательное отверстие – округлое и маленькое, чаще оно отсутствует. Почти у всех зубов хорошо выражены верхушечные питательные отверстия с наружной стороны зуба. Изредка в основании наружной стороны коронки зуба наблюдается слабо развитый продольный валик. Корень под валиком заметно смещен внутрь пасти, образуя уступ с коронкой. Корень гладкий. Коронки такой же ширины, как и корень. Шейка узкая, но отчетливо различимая, и только с наружной стороны шейка гладкая.

Сравнение. От *M. yangaensis* Dart. et Casier отличаются характером зазубренности краев коронок зубов.

Геологическое и географическое распространение. Верхний сантон – нижний кампан Примутоджарья.

Материал. Более 100 отдельных зубов.

**Краткие описания новых видов и родов
ламноидных акул,
не относящихся к семейству Anacogacidae**

СЕМЕЙСТВО SCAPANORHYNCHIDAE

Диагноз. Коронки передних и боковых зубов тонкие и узкие, почти не расширяющиеся у основания. Ребрышки на внутренней стороне коронок передних зубов почти достигают их вершин; они четкие и почти параллельны друг другу.

Род *Protoscaranorhynchus* gen. nov.

Табл. XII, фиг. 38

Тип рода. *Protoscaranorhynchus eorhaphiodon* gen. et sp. nov. .
Сеноман Прикаспия.

Диагноз. Ребрышки на внутренней стороне коронок не достигают ее основания, но четко выражены и параллельны друг другу.

Геологическое и географическое распространение. Верхний сеноман Прикаспия и Мангышлака.

Protoscaranorhynchus eorhaphiodon sp. nov.

Голотип. ИГГД, № 2936/45¹, табл. XII, фиг. 38. Сеноман Прикаспия.

Диагноз. На наружной стороне коронок в их основании присутствуют короткие вертикальные ребрышки. S-образный изгиб коронок у передних зубов едва намечен. Вставочные ребрышки с внутренней стороны коронок у их основания отсутствуют.

Сравнение. От предкового вида *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) отличается характерной для акул семейства *Scaranorhynchidae* системой четких, упорядоченных, почти параллельных ребрышек на внутренней стороне коронок, доходящих почти до вершины коронки, и узкими тонкими коронками передних, переднебоковых и боковых зубов, почти не расширенными у основания. От зубов видов *Scaranorhynchus darvasicus* sp. nov. и *Scaranorhynchus raphiodona* (Ag.) зубы *P. eorhaphiodon* sp. nova отличаются тем, что ребрышки с внутренней стороны коронок не достигают их основания, а S-образный изгиб коронок даже у передних зубов у *P. eorhaphiodon* sp. nova отсутствует или лишь едва намечен.

Геологическое и географическое распространение. Верхний сеноман Прикаспия и Мангышлака.

Род *Scaranorhynchus* Woodward

Scaranorhynchus darvasicus sp. nova

Табл. XIX, фиг. 9, 10

Голотип. ИГГД, № 2936/82¹, табл. XIX, фиг. 10. Нижний турон Дарваза.

Диагноз. Коронки передних и переднебоковых зубов имеют S-образный изгиб, ребрышки на внутренней стороне коронки доходят до ее основания. Присутствуют редкие вставочные ребрышки в периферийных частях основания коронки с ее внутренней стороны. Межреберные промежутки неглубокие, а ребра низкие.

Сравнение. От *S. raphiodon* Ag. отличаются немногочисленными вставочными ребрышками на внутренней стороне коронки, расположенными лишь в ее периферийных частях. Межреберные промежутки на внутренней стороне коронки у *S. darvasicus* мельче, а ребра ниже, чем это наблюдается у *S. raphiodon* (Ag.).

Геологическое и географическое распространение.
Турон Средней Азии и Мангышлака.

Scapanorhynchus armenicus sp. nova.

Табл. XIX, фиг. 6-8

Голотип. ИГГД, № 2936/407¹, табл. XIX, фиг. 7. Маастрихт Армении.

Диагноз. Межреберные промежутки с внутренней стороны коронки очень глубокие. Ребра имеют треугольное поперечное сечение. Продольная плоскость коронки смещена относительно продольной плоскости корня.

Сравнение. От других видов рода отличается асимметричным положением коронки на корне и ребрами треугольными, а не прямоугольными в поперечном сечении.

Геологическое и географическое распространение.
Маастрихт Армении; верхний кампан Средней Азии.

Inc. sedis Rhapsiodus gen. nov.

Табл. XII, фиг. 39

Типовой вид. *Lamna texana* F. Roemer, 1852. Верхний мел Техаса.

Диагноз. Коронки передних зубов сравнительно массивные, так же как и их корни, но у ранних (туронских) представителей рода этот признак выражен слабо. Ребристость внутренней стороны коронки четкая, ребра параллельны друг другу и простираются почти до вершины коронки. Боковые зубы сильно расширены у основания и часто вообще лишены ребристости или она едва намечена.

Сравнение. От родов *Protoscapnorhynchus* и *Scapanorhynchus* зубы акул рода *Rhapsiodus* отличаются более массивными и коренастыми коронками передних зубов и расширенными у основания коронками боковых зубов. В отличие от зубов других *Scapanorhynchidae*, у которых всегда присутствует хорошо развитая ребристость внутренней стороны коронок, у большинства боковых зубов рода *Rhapsiodus* она нацело отсутствует.

Замечание. Несмотря на внешнее сходство передних зубов рода *Rhapsiodus* с зубами *Scapanorhynchus rhapsiodon* (Ag.), в синонимию которого различные авторы часто вводили вид *Lamna texana* Roem, отличительные особенности зубов этого вида, и прежде всего его боковых зубов, ставят под сомнение отнесение его не только к роду *Scapanorhynchus*, но и к семейству *Scapanorhynchidae*. Происхождение рода пока остается неясным.

Геологическое и географическое распространение.
Турон - маастрихт Северной Америки и Евразии.

СЕМЕЙСТВО ODONTASPIDIDAE

Род *Eostriatolamia* gen. nov.

Табл. XX, фиг. 1-21

Типовой вид. *Lamna venusta* Ler. Сантон Голландии.

Диагноз. Коронки зубов обычно несут на внутренней стороне слабо выраженные ребрышки, идущие от основания коронки до ее середины. Часто в основании наружной стороны коронки располагаются вертикальные, очень короткие ребрышки. Боковые, передние и переднебоковые зубы имеют сравнительно высокие заостренные и узкие боковые вершины, у вида *E. angustidens* (Reuss.) боковые вершины отсутствуют. Зубы некрупные и не превышают 2 см в высоту.

Сравнение. От зубов рода *Striatolamia* зубы *Eostriatolamia* отличаются много меньшей величиной, заостренными боковыми вершинами, менее выраженными ребрышками на внутренней стороне коронок, присутствием у части видов вертикальных ребрышек в основании коронок с их внутренней стороны и более узкими коронками боковых зубов.

Геологическое и географическое распространение. Нижний мел - маастрихт Евразии.

СЕМЕЙСТВО LAMIOSTOMATIDAE

Род *Eoxyphodolamia* gen. nov.

Табл. XII, фиг. 33-37

Типовой вид. *Eoxyphodolamia mangislakensis* sp. nov. Датский ярус Мангышлака.

Диагноз. Зубы очень мелкие (менее 1 см). Асимметричны только самые передние зубы.

Сравнение. От зубов *Xerphodolamia* отличается в несколько раз меньшими размерами и отсутствием асимметрии у переднебоковых зубов.

Геологическое и географическое распространение. Датский ярус Мангышлака.

Eoxyphodolamia mangislakensis sp. nova.

Табл. XII, фиг. 33-37

Голотип. ИГГД, № 2936/464¹, табл. XII, фиг. 33. Датский ярус Мангышлака.

Диагноз. Передние и переднебоковые зубы узкие. Их коронки почти не расширены у основания. Боковые зубы на сравнительно низком корне, корень в 2 раза ниже коронки. Симфизный и противосимфизный края коронки резко выражены.

Сравнение. От видов рода *Xurphodolamia* отличаются меньшими размерами, менее выраженной асимметрией в положении коронки на корне, выемчатыми краями боковых зубов и их низкими по сравнению с боковыми зубами *Xurphodolamia* корнями.

Геологическое и географическое распространение. Датский ярус Мангышлака.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ

Изучение эволюции мезозойских и кайнозойских акул практически только начинается. Казье [Casier, 1961], в частности, восстановил филогенетический ряд *Cretolamna appendiculata* – *Megaselachus megalodon*. Однако построение этого ряда еще нуждается в доработке, хотя все перечисленные Казье виды данного ряда, безусловно, находятся в непосредственном родстве.

В настоящее время мы располагаем значительным материалом по истории ламноидных акул, и прежде всего по семействам *Anacoracidae* и *Scapanorhynchidae*, родам *Eostriatlamia* и *Striatolamia*, которые в массовом количестве захоронялись в позднемиоценовых отложениях всего мира (род *Striatolamia* также в палеогене).

Выяснение направления эволюции этих семейств стало возможным на базе таксономического отделения ламноидных акул от других акул прежде всего на основании различий в микроструктуре зубов, а также в характере устройства их челюстного аппарата и черепа [Гликман, 1956а, б, 1964а].

ЭВОЛЮЦИЯ СЕМЕЙСТВА ANACORACIDAE

В эволюции сеноманских и туронских *Anacoracidae* наблюдается постепенное расширение коронок зубов, увеличение размеров зубов и установление постоянной зазубренности краев коронок. Этапы становления этих признаков позволяют выделить ряд новых видов и восстановить как самостоятельный вид *Palaeoanacorax obliquus* (Reuss), который вскоре после выделения его Реуссом [Reuss, 1845] прочно вошел в синонимию *Anacorax falcatus* Ag. Однако крупные широкие зубы *Anacorax falcatus* Ag. дают все основания приписать его к роду *Squalicorax*. Разделение "*A. falcatus* Ag." в сеномане и туроне на два новых рода и пять новых видов позволяет перейти к зональной стратиграфии отложений этого отрезка времени.

Мы не можем утверждать, что границы выделяемых зон строго совпадают с зонами аммонитов и других групп начала позднего мела, но по крайней мере центральные части предлагаемых новых зон должны соответствовать зонам, которые выделялись по другим группам.

Зоны, выделенные в этой работе, соответствуют нашим представлениям и в настоящее время, однако новые данные дают нам основание считать зону *Eoanacorax dalinkeviciusi* зоной верхнего альба.

Выше была рассмотрена эволюция акул семейства *Anacoracidae*, выявлены основные направления эволюции этой группы, отмечено значение отдельных морфологических признаков, обоснована принад-

лежность видов семейства к тем или иным таксонам, показан высокий темп видо- и родообразования в процессе эволюции внутри семейства, рассмотрены особенности биологии представителей семейства и место и значение в морских бассейнах позднего мела, приуроченность к определенным биотопам и, наконец, разобрано их стратиграфическое значение. Обобщая полученные данные, необходимо сделать следующие выводы.

1. Эволюция семейства идет по линии приспособления к активному хищничеству. Оно осуществляется путем приспособления различных органов к новым условиям, что достигается изменением и совершенствованием функционального назначения органов.

2. Приспособительное морфологическое улучшение органа (зуба), связанное с улучшением его функционального назначения, изменяет в ходе эволюции соотношение формы и конструкции органа с установившейся ранее характеристикой его механической прочности.

3. В дальнейшей эволюции прочность усиливается путем различных морфологических преобразований органа.

4. Морфологические признаки в строении зубов акул семейства *Apsarogacidae* не могут иметь систематического значения, в том числе и в комплексе, при рассмотрении их в отрыве от их же эволюционных преобразований. Необходимо иметь в виду, что на определенных эволюционных стадиях развития зубов разных видов морфология их меняется часто сходным образом.

5. Зубы акул семейства *Apsarogacidae* из века в век постепенно увеличиваются в размерах. По сравнению с зубами прародителя семейства — *Eoapsarogax dalinkeviciusi* зубы последних в эволюции видов рода *Apsarogax* крупнее в несколько раз (в 4–6 раз).

6. У зубов акул семейства *Apsarogacidae* в процессе эволюции наблюдается смена функций с последующей интенсификацией функций, возникает явление своеобразной "обратимости эволюции" признаков, при которой уже утраченные ранее признаки восстанавливаются, а другие характерные признаки исчезают, чтобы вновь появиться у потомков. Кроме того, параллельное развитие представителей боковых ветвей, а также отрицательные анаболии до такой степени "жонглируют" отдельными признаками, что такие "виды", как *Pala-eoapsarogax falcatus*, существуют якобы от сеномана до кампана включительно, хотя на самом деле этот "вид" следует относить к двум разным подсемействам.

7. Темп эволюции семейства *Apsarogacidae* вопреки существующим представлениям крайне высок.

8. Семейство *Apsarogacidae* не принято подразделять на подсемейства, оно включает в себя 1–2 рода, в которые входят 4–5 видов. Однако, по нашим данным, это семейство следует подразделять на 4 подсемейства, 9 родов, включая один подрод и 23 вида (рис. 16).

9. Представители семейства *Apsarogacidae* в начале позднего мела — небольшие акулы. Они обитали в прибрежных и мелководных бассейнах. По отношению к другим акулам роль их в океане была незначительна. В конце позднего мела это пелагические хищники, господствующие в океане.

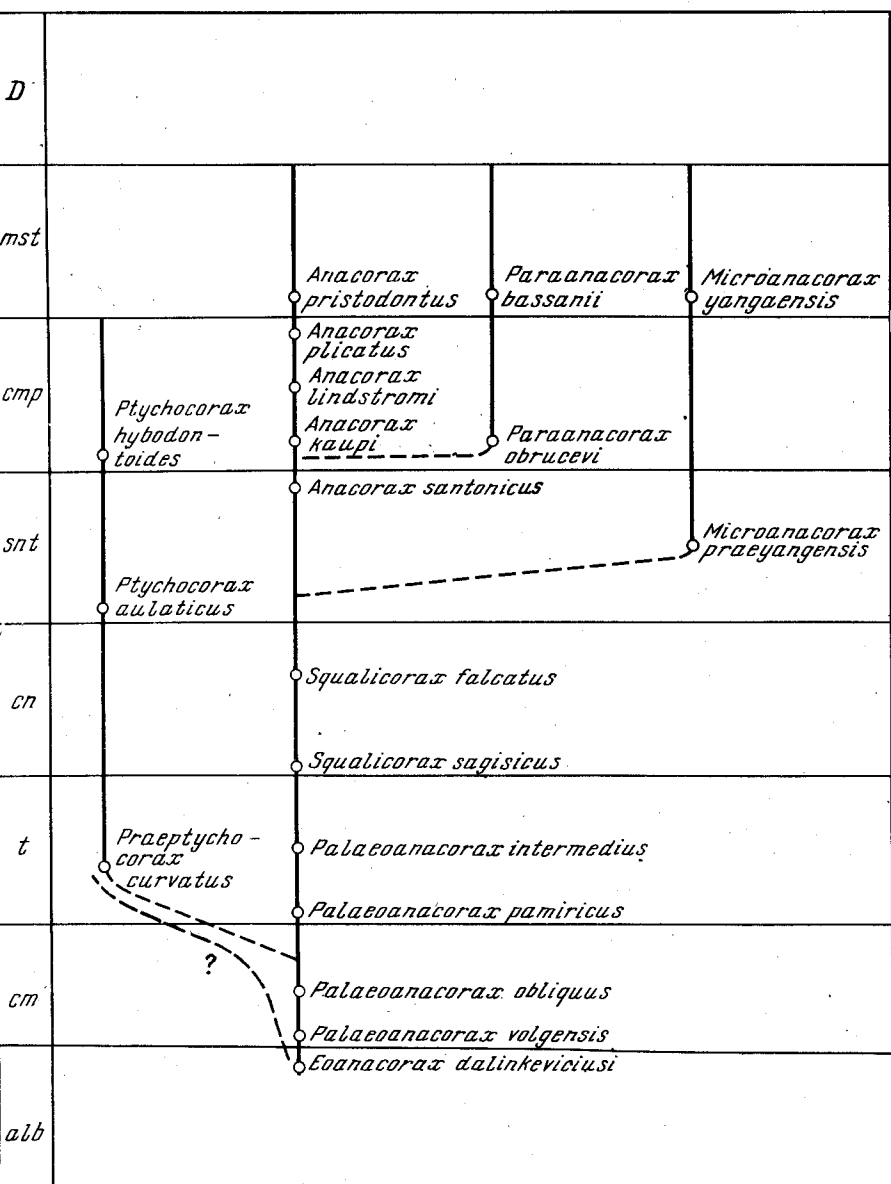


Рис. 16. Филогенетические отношения видов семейства Анасорациды

10. Виды акул семейства Анасорациды, по крайней мере с середины сеномана, широко распространены. Уже в среднем сеномане они встречаются в Индо-Тихоокеанской и Атлантической областях, в том числе в Средиземноморской провинции.

11. Начиная с середины позднего мела акулы семейства *Apacasidae* заселяли различные биотопы, и их остатки встречаются как в фациях открытого моря, так и в прибрежных и мелководных зонах.

12. Представители этого семейства имеют большое стратиграфическое значение. Число зон, выделенных по видам семейства *Apacasidae*, совпадает или почти совпадает с таковым по аммонитам. Все эти зоны имеют межконтинентальное значение.

Задача настоящей работы была бы не выполнена, если бы мы ограничились приведенными выше обобщениями.

Почти все приведенные выводы распространены на другие семейства отряда *Odontaspidida* (как позднего мела, так и кайнозоя). Мало того, подобные выводы, по-видимому, применимы также к представителям других отрядов остеодонтов. Для подтверждения этого нам придется разобрать известное число примеров, которые смогли бы убедительно доказать данное положение. При этом я буду избегать излишней детализации и не ставлю перед собой задачу описания полных эволюционных деревьев и рядов тех акул, которые будут рассмотрены ниже.

Эволюция зубов акул отряда *Odontaspidida* происходила по двум направлениям.

1. Развитие приспособления зуба к выполнению той или иной функции.

2. Выравнивание противоречий, которые неизбежно возникают при развитии приспособлений зуба к осуществлению определенной новой работы. Эти противоречия обязаны своим возникновением изменениям в форме зуба, что ведет к временному ухудшению сопротивления зуба деформирующим силам.

Приспособительные функциональные изменения могут осуществляться:

1) первичным возникновением определенных новообразований;
2) вторичным появлением таких же признаков после предшествующего их исчезновения: вторичное появление вертикальных ребрышек в основании наружной стороны коронок, у *Eostriatolamia venusta* — признак, утраченный в процессе эволюции предковым видом; вторичное появление двух пар боковых зубцов у акул рода *Lamna*;

3) морфологическим поэтапным усилением той или иной функции зуба: чрезмерное выпячивание наружу середины симфизного края коронок зубов как первый этап расширения коронки у *Palaeoapacox obliquus subserratus* и *Ptychocorax dolloi* с последующим нивелированием выступа у видов-потомков за счет равномерного расширения других участков коронки с ее симфизной стороны;

4) постепенным на протяжении длительного времени изменением комплекса скоррелированных признаков: постепенное усиление зазубренности краев коронок у родов *Palaeoapacox* и *Procarchorodon*;

5) акселерацией и других эмбриональных изменений: возникновение двойной зазубренности на коронках зубов *Microapacox yan-gaensis*.

Выравнивание нарушений в прочности зуба осуществляется:

1) многократными преобразованиями тех или иных признаков,

изменяющихся согласованно в определенном приспособительном направлении: постепенное развитие струйчатости эмали коронок у зубов *Protoscaranorhynchus eorhaphiodon* – *Scaranorhynchus rharphiodon*, постепенное развитие S-образного изгиба коронок у тех же видов;

2) отрицательными анаболиями и другими эмбриональными изменениями у *Microanacora graeuyangaensis*.

Степень изученности филогении группы и полнота материала позволяют по-разному оценивать ранг тех или иных таксонов внутри семейства, и в той или иной степени разрешают установить критерии этих таксонов и целесообразность выделения подсемейств, подродов и подвидов.

Разберем в этом отношении семейство *Anacoracidae*, для которого шаг за шагом мною прослежен характер изменчивости видов в различных филогенетических ветвях. (Остатки представителей семейства на территории СССР встречены во всех ярусах).

История семейства начинается с вида *Eoanacora dalinkeviciusi* прямым потомком которого следует считать вид другого рода, а именно *Palaeoanacora volgensis*. Целесообразно ли выделение особого рода, который представлен одним видом? Прежде чем ответить на этот вопрос, мы должны ясно представить себе основное направление эволюции семейства.

У истоков семейства *Anacoracidae* мы видим мелких прибрежных и живущих на мелководье акул с плохо развитыми органами движения (в смысле скоростного). Рыбы эти имеют удлиненное тело; лишь слабо поднятый хвостовой плавник с маленькой нижней лопастью, маленькие спинные плавники, приближенные к хвосту и не имеющие вырезок; короткие и широкие грудные плавники и сравнительно крупный анальный плавник. Питались они, судя по маленьким, очень узким зубам, подобным зубам *Eotriatolamia gracilis*, небольшими рачками, мальками и рыбами, подобными тюльке, а также мелкими моллюсками с хрупкими раковинами и т.п. В конце мела – сильные пелагические хищники с зубами намного более крупными (приблизительно в 2 раза), чем зубы самых крупных современных представителей семейства *Carcharhinidae*. Это – активные пловцы с хвостовым плавником, по форме приближающимся к серповидному, с высоким первым спинным плавником, далеко отстоящим от него вторым спинным и длинным узким грудным. Тело этих акул торпедообразное, как у современных *Isurus*. Питались эти акулы крупными, часто скоростными нектонными организмами. Такая, казалось бы, смелая реконструкция внешнего вида представителей нацело вымершего семейства основана на учете закономерного соподчинения указанных признаков в строении зубов и органов движения у самых далеких групп современных акул [Гликман, 1964а, с. 19].

Ныне живущие акулы, обладающие теми или иными зубами, принадлежат к разным биологическим типам, приспособлены к различным способам питания. Коронки широких режущих зубов располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Ветви их корней широко расставлены, что обусловлено шириной коронок. Шиловидные

и конусовидные, тесно сближенные между собой зубы образуют острый колющий частокол, увеличивающий поверхность захвата. Шиловидность зуба связана с рядом других признаков подчиненного значения, среди которых отметим неразвитый тонкий корень. Наиболее пригодной пищей этих акул могли и могут быть мелкие рыбки, мальки, а также беспозвоночные. Такой же характер питания и у акул с мелкими конусовидными хватающими зубами, например у *Scyliorhinidae*. Крупная добыча, которая не всегда может быть проглочена и которую предварительно нужно разорвать и убить, доступна лишь акулам с мощными режущими зубами. Движения таких акул должны быть очень быстрыми, а тело упругим, чтобы обеспечить большую скорость при преследовании добычи, двигаясь в основном прямолинейно. Это сильные скоростные пловцы.

Иначе характеризуются акулы, которые питаются мелкой рыбой и мальками. Их движения очень разнообразны, ловки; они без труда совершают крутые повороты, быстро меняют глубину. Тело этих акул должно быть достаточно гибким.

В соответствии с особенностями движения акул этих двух типов находятся и характерные черты строения их тела и отдельных его частей, прежде всего плавников [Гликман, 1964а].

Общий обзор всех современных селахий показывает, что акулы с рвущими и режущими зубами, как правило, принадлежат к скоростному типу и характеризуются торпедообразной формой тела, в то время как акулы с мелкоконусными и шиловидными зубами обычно имеют угревидное тело, а виды с дробящими зубами — уплощенное.

Следовательно, эти три группы акул есть биологические типы (жизненные формы), образование которых возможно на разных этапах развития эласмобранхий. Так как акулы с конусовидными зубами и угревидным телом наименее специализированы и конструктивно наиболее приспособлены к широкому изменению во всех направлениях, то на разных ступенях своего развития они и дают начало другим жизненным формам.

По сравнению с функцией захвата и удержания (функцией колющего зуба) функция резания является более прогрессивной. Режущие зубы позволяют отрезать куски мяса от жертвы, в то время как шиловидные зубы обеспечивают лишь задержание добычи, которая затем проглатывается целиком. Акулы с режущими зубами могут нападать на самых крупных обитателей моря, что ставит этих акул в исключительно благоприятные условия. Ножезубые акулы в пределах одного и того же семейства являются более прогрессивным типом по сравнению с шилозубыми, а также дробяще-зубыми, которые, как известно, прежде всего уступают им в активности движения, что отрицательно отражается, например, на развитии нервной системы, органов кровообращения и дыхания.

Однако ножезубость сама по себе не является еще признаком прогресса. Ножевидная коронка может образоваться не только от конусовидного зуба, но и от шиловидного. Массивный толстый конус не может образовываться на слабо развитом фундаменте, т.е. кль-

кообразный зуб развивается только на толстом массивном корне. Что касается шила, то оно, наоборот, закреплено на слабо развитом корне.

Вполне понятно, что ножевидный зуб, закрепленный на мощном фундаменте, будет значительно прочнее зуба со слабо развитым корнем. Мало того, развитие ножевидности ограничено шириной корня, а у шиловидных зубов корень крайне узок. Развитие ножевидных коронок на базе конусовидного зуба, имеющего, как правило, достаточно широкий корень, приводит, таким образом, к появлению более прогрессивных форм. Однако сочетание ножевидности коронки с массивностью корня — только показатель приспособленности зубов данной формы к выполнению функции резания. В противоположность этому ножевидная коронка со слабо развитым тонким основанием указывает на "инадаптивный" характер строения зуба.

Подводя итог, мы можем сделать выводы, что активное хищничество накладывает на разных акул отпечаток весьма большого конвергентного сходства, отвечающего проявлениям параллелизма или конвергенции. Для выяснения истинных генетических связей семейств требуется поэтому максимально полный анализ их анатомических особенностей. В этом смысле семейства *Carcharhinidae* и *Isuridae* находятся в генетических отношениях, подобных тем, которые мы наблюдаем, например, у сумчатых и плацентарных млекопитающих.

Преобразование мелких колющих зубов акул семейства *Apsogacidae* в процессе их эволюции в крупные бритвообразные пластины и связанное с этим изменение образа жизни, повадок, формы тела и органов движения не могли не наложить серьезный отпечаток на изменение других систем органов. Учащение ритма сердечных сокращений, связанное со скоростным образом передвижения поздних представителей семейства *Apsogacidae* и вызванное необходимостью усиленного газообмена, по-видимому, привело также к сокращению числа рядов сердечных клапанов [Гликман, 1964а, с. 16].

Мозг поздних представителей семейства *Apsogacidae* совершенствуется; усиленно развиваются мозжечок и органы чувств. Пелагические хищники нуждаются в более тонкой работе органов чувств, призванных давать информацию на значительных расстояниях от исследуемых ими объектов, что не является необходимым для прибрежных и придонных форм.

Мускулатура поздних представителей семейства была крайне развитой в результате усиления ведущих мускулов (челюстных и мускулов, обеспечивающих волнообразные изгибы тела и движения хвостового плавника). Роль второстепенных мускулов, обеспечивающих большую маневренность и верткость ранних представителей семейства, заметно падает.

Подобно другим ламноидным акулам, представители семейства, вероятно, откладывали яйца. Однако не исключено, что именно у поздних представителей акул этого семейства в связи с их образом жизни могло происходить живорождение.

Развитие из мелких хватающих зубов акул типа *Eoapsogax* гроз-

ных орудий, таких, как зубы Апасогах, и связанное с этим изменение среды обитания и экологии приводят к усиленному развитию органов чувств и мозга. По аналогии с другими пелагическими ламноидными акулами, в силу того что они обладают узким черепом, развивающийся мозг акул рода Апасогах изменил очертания мозговой капсулы, "выпятив" крышу черепа вверх и "вогнув" базальную часть черепа вниз. Эта топографическая координация между мозгом и осевым черепом, наблюдаемая у современных ламноидных акул, позволяет распространить представление о таком соотношении и на вымершее семейство той же группы, которое оставило после себя в ископаемом состоянии только зубы. Примером еще одной, но уже динамической координации может служить значительность наружной сонной артерии, величина ее отверстия в подглазничном уступе орбиты и, опять-таки, форма и величина зубов представителей семейства *Apasogacidae*.

Эта артерия незначительна и имеет очень маленькое отверстие в подглазничном уступе прибрежных мелких акул с хватательными зубами. Однако у пелагических акул с большими режущими зубами, будь то *Carcharhinus* или *Isurus*, эта артерия развита несравненно больше, а отверстие в уступе орбиты у этих акул настолько крупное, что в него легко проходит палец¹. Это и понятно: данная артерия снабжает кровью мозг и глаза. Именно у пелагических хищников мозг заметно опережает в своем развитии мозг мелких прибрежных акул. Таким образом, если приписать акулам рода Апасогах последний вариант развития сонной артерии, то он будет основан лишь на строгой координации различных органов у организмов почти одного и того же плана строения. Однако в данном случае нас гораздо больше интересует не основное направление эволюции акул семейства, а основное направление эволюции их зубного аппарата. И тем не менее, прежде чем перейти к разбору эволюции зубного аппарата акул семейства *Apasogacidae*, мы приведем дополнительные доводы в пользу справедливости произведенных реконструкций и остановимся на их практическом смысле.

Единство плана строения особой группы царства животных — подтипа позвоночных, приводит к тому, что сходный образ жизни вызывает конвергентное сходство в строении генетически разных групп (классический пример — акула, ихтиозавр, дельфин). Мы можем говорить о конвергентном сходстве летучих мышей и птеродактилей. Однако ни о каком, в том числе и конвергентном, сходстве их с бабочками не может быть и речи. Чем ближе друг к другу в генетическом отношении разные группы, тем большим морфологическим сходством (параллелизмы в развитии) они обладают, когда даже специалисты приписывают порой общность происхождения формам, которые его не имеют (т.е. имеют гораздо более дальние родственные связи, чем это предполагается). Естественно, что внут-

¹ у акул 2-3 м длиной.

ри группы акул даже очень далекие друг от друга формы, занимающие одну биологическую нишу, приобретают общие морфологические и конструктивные особенности.

Обратимся к крупным скоростным пелагическим обитателям океана. Будь то тунец, акула или дельфин – все они характеризуются торпедообразной формой тела, высоким 1-м спинным плавником, вырезанным сзади и серповидным или почти серповидным хвостовым плавником.

Сходство в строении скоростных пелагических организмов усиливается, когда мы сравниваем пелагических акул с пелагическими костными рыбами.

Так, например, форма не только 1-го, но 2-го спинного плавника, а также форма анального и хвостового плавников и их взаиморасположение у представителей подотряда макрелевидных весьма близки к таковым у акул семейств *Isuridae*, *Carcharodontidae*, *Carcharhinidae*, *Cetorhinidae* и др. Кроме того, "подотряд макрелевидных охватывает несколько семейств, к которым принадлежат важные промысловые рыбы; это все превосходные быстрые пловцы, ведущие пелагический образ жизни, со стройным торпедообразным мускулистым телом" [Суворов, 1948, с. 542]; "В связи с интенсивностью циркуляции крови температура тела тунцов заметно превышает температуру окружающей среды. На этом основании Кишинуйе [1923] предложил выделить тунцов в отдельный самостоятельный отряд *Plecosteu* (*Thunniformes*), с чем согласился и проф. Берг [Там же, 1948, с. 544].

Таким образом, скоростной образ жизни этих рыб связан с усилением мускулатуры; недаром особенно вкусное, т.е. плотное, мясо характеризует рыб этого подотряда – макрелеобразных, включая тунцов, подобно тому как особенно ценится мясо наиболее скоростных акул – сельдевая акула во Франции продается на рынках под именем "белый тунец".

Помимо этого, скоростной образ жизни у тунцов приводит к интенсификации кровообращения и повышению температуры тела. Попутно вспомним, что ихтиозаврам приписывается теплокровность.

Мною было показано [Гликман, 1964а], что акулы, обладающие крупными режущими или рвущими зубами, независимо от систематического положения – скоростные пелагические хищники.

Перейдем к практическому смыслу реконструкции, приведенной выше. Ее смысл – в оценке таксономической принадлежности тех или иных форм.

Итак, виды рода *Palaeoanapsox* и виды рода *Anapsox* обычно оцениваются в качестве видов одного рода *Anapsox*. При этом видно, что у видов собственно рода *Anapsox* произошла, в частности, интенсификация процессов кровообращения. Допустимо, что повышение интенсификации кровообращения ведет к повышению температуры тела. Как мы видели на примере тунцов, этого нового качества, приобретенного тунцами, оказалось достаточно для выделения особого отряда костистых рыб. Даже не вдаваясь в оценку таксономи-

ческой значимости этого признака, мы тем не менее напоминаем, что большинство исследователей считают виды родов *Palaeoanacora* и *Anacora* видами одного рода. Генетическая близость этих родов, однонаправленность их эволюционных изменений, ограниченное число входящих в их состав видов — все это не позволяет относить акул этих родов, несмотря на то что они занимают резко различные биологические ниши и имеют резкие различия во всех системах органов, к разным семействам. Однако роды *Eoanacora* и *Palaeoanacora* должны считаться одним подсемейством (*Palaeoanacora*oideae), а роды *Squalicora* и *Abacora* — другим (*Anacoracinae*).

Что касается тунцов, то сам по себе признак интенсификации кровообращения, таким образом, также не может быть расценен как признак отряда, несмотря на всю свою биологическую важность. Признаком крупных таксонов (выше семейства) следует считать такие признаки, которые обеспечивают возможность широкого выбора разных основных направлений в эволюции групп. Что касается интенсификации кровообращения, то это всего лишь результат одного основного направления в развитии группы, т.е. приспособления к пелагическому образу жизни.

Теперь, когда мы подробно разобрали особенности строения пелагических позвоночных животных и показали, что все акулы с крупными режущими и рвущими зубами ведут пелагический образ жизни (разумеется, это правило нельзя распространять в обратном направлении; а именно: пелагический образ жизни по тем или иным причинам могут вести акулы и с зубами иного строения), мы хотим показать, насколько губительно сказывается на систематике вымерших акул игнорирование биологически осмысленного понимания формы, величины и морфологии зуба. Уже говорилось (при разборе отдельных признаков), что виды *Eostriatolamia angustidens* (Reuss) и *Cretoxyrhina mantelli* (Ag.) считаются видами ныне живущего рода *Isurus*. Это точка зрения всех без исключения авторов, описывающих эти виды. В позднем мелу обычно, кроме редко встречающегося вида *Macrohizodus acuminatus*, также относимого всеми к роду *Isurus*, другие виды рода *Isurus* не выделяются. Поэтому виды *Eostriatolamia angustidens* (Reuss) и *Cretoxyrhina mantelli* (Ag.) считаются близкими видами. Оба вида не имеют боковых вершин, имеют коронки зубов, гладкие с обеих сторон (характерный признак большинства селажий). Корни зубов обоих видов аркообразные (признак надотряда). Перечисленными признаками исчерпываются признаки сходства этих двух видов. Признаки различий между ними куда более существенны и дают возможность без труда отделить их друг от друга. Последнее как раз истораживает. Когда зоолог, имея целый организм, сталкивается с близкими видами, он зачастую становится в тупик (например, трудности, возникающие у орнитологов при разделении видов славков, и т.п.). Признаки различия между рассматриваемыми видами следующие. Для вида *E. angustidens* наблюдается тонкий низкий корень, на внутренней стороне которого имеется питательная борозда (признак, характерный для

рода *Eostriatolamia*. Корни *S. mantelli* мощные и высокие. На внутренней стороне их питательная борозда отсутствует, и очень маленькое питательное отверстие открывается прямо на поверхности корня в центральной части его внутренней стороны. Коронки вида *S. mantelli* мощные, режуще-рвущие. Высота коронок задних зубов укладывается до трех раз в длину корня. Коронки вида *E. angustidens* тонкие, узкие, слегка расширенные, колюще-режущие. Высота коронок задних зубов укладывается не более чем один раз в длину корня. Зубы акул *S. mantelli* могли бы позволить им без труда перекусить пополам человека. У акул же *E. angustidens* их зубы позволили бы только питаться мелкой рыбешкой. Зубы акул *S. mantelli* в несколько раз (до 5) крупнее зубов акул *E. angustidens*.

При сравнении *E. angustidens* с *E. subulata* признаки различий между видами следующие.

1. У *E. subulata* есть рудиментарные струйки (не у всех зубов) на внутренней стороне коронок зубов. У *E. angustidens* их нет.
2. У *E. subulata* есть рудиментарные короткие вертикальные ребрышки в основании коронки с ее наружной стороны (у очень немногих зубов). У *E. angustidens* зубов с такими признаками нет.
3. У *E. angustidens* зубы в среднем немного крупнее и немного шире зубов *E. subulata*.
4. Зубы *E. subulata* имеют по одной маленькой боковой вершине с обеих сторон от главного конуса. Встречается мутация без боковых вершин. Зубы *E. angustidens* не имеют боковых вершин.

На этом признаки различий между двумя этими видами заканчиваются. Все остальные признаки зубов этих двух видов одинаковы.

При сравнении *Cretoxyrhina denticulata* Cl. и *Cretoxyrhina mantelli* (Ag.) признаки различий между видами следующие.

1. Зубы *S. denticulata* немного менее крупные и немного более узкие, чем зубы соответствующих положений *S. mantelli*.
2. Боковые и задние зубы *S. denticulata* имеют боковые зубцы; передние и переднебоковые зубы их не имеют. На всех зубах *S. mantelli* боковые зубцы отсутствуют. Однако Истмен [Eastman, 1895] описывает один верхнечелюстной заднебоковой зуб этого вида с хорошо развитыми боковыми зубцами [Eastman, 1895, табл. 17, фиг. 49].

На этом признаки различий между двумя этими видами заканчиваются. Остальные признаки у них общие. При этом напомним, что *Macrophizodus acuminatus* из зоны *Anacorax lindstromi* очень часто образует мутацию, у которой с одной из сторон главного конуса имеется хорошо развитый боковой зубец, а с другой стороны этого зубца нет. Часть зубов при этом имеет хорошо развитые зубцы с обеих сторон от главного конуса, у части зубов они нацело отсутствуют. Поскольку отсутствие боковых зубцов — единственный критерий выделения рода *Oxyrhina* (= *Isurus*), перед нами возникает неразрешимая задача при диагностике вида ламноидных акул позднего мела. Нельзя рассматривать этот признак в отрыве от последовательного исследования эволюции признаков зубов ламноидных акул.

Все сказанное показывает, насколько необходимо проявлять осторожность при оценке близости двух зоологических объектов.

Многие современные системы (например, Bigelow, Schroeder, 1948) в основу таких крупных таксонов, как семейства, кладут прежде всего признаки малейших отклонений во взаимном расположении парных и непарных плавников. Здесь мелким признакам гидродинамического характера придается неоправданно большое значение. Однако, когда такие виды, как *Eostriatolamia angustidens*, *Cretoxyrhina mantelli*, попадают в один род, здесь мы уже имеем дело с полным игнорированием крупных различий в гидродинамике (разумеется, реконструированной) этих видов. Вернемся к эволюции зубного аппарата акул семейства *Anacoracidae*.

Мелкие колющие зубы типа *Eostriatolamia gracilis* в эволюции семейства очень постепенно и в непрерывных рядах малозаметно превращаются в грозное бритвообразное орудие у *Anacorax pristodontus*. Этот переход двух резко противоположных друг другу функциональных типов зубов осуществляется путем расширения в первую очередь коронок зубов с последующим преобразованием корня, и этот процесс начинается у представителей семейства с первого же этапа его становления — с вида *Еоанacorax dalinkeviciusi*. Связь этого вида с семейством *Odontaspidae* несомненна, но особый характер расширения зубов, сопровождаемый утратой боковой вершины с симфизной стороны коронки и специфически резким сквалусообразным наклоном ее в сторону угла пасти, дает все основания причислять этот вид именно к семейству *Anacoracidae*, а не к семейству *Odontaspidae*.

Однако уже следующий в эволюции *Еоанacorax dalinkeviciusi* вид *Palaeoanacorax volgensis* имеет часть зубов, коронки которых зазубрены, в то время как у *Е. dalinkeviciusi* все зубы обладают коронками с гладкими корнями, а вершины их зубов не слабо режущие, как у *Palaeoanacorax volgensis*, а колющие, как у *Eostriatolamia gracilis*.

На примере эволюции акул филогенетической линии *Cretolamna* — *Megaselachus*, на примере истории *Carcharhinidae* и *Squalidae*, а также *Pristicladodus* и *Helicoprion* и представителей других классов позвоночных животных (*Inostrancevia*) мы убеждаемся в том, что расширение зубов во времени, как правило, сопровождается на определенном этапе эволюции в этом направлении появлением зазубрин по краям коронок. Пилообразная зазубренность краев коронок — лучшее приспособление режущих, а иногда и рвущих зубов к осуществлению своих функций. Из сказанного следует, что появление зазубренности есть поворотный момент в развитии семейства в целом. Эта зазубренность связана с тем, что уже у прародителя семейства вида *Еоанacorax dalinkeviciusi* четко проявилась тенденция к расширению зуба. В начале развития группы темп эволюционных изменений выше, чем темп эволюционных изменений на том этапе, когда уже устанавливается в полной мере основное направление этих изменений.

На многих зубах *P. volgensis* зазубренность по краям коронок

отсутствует, отсутствует она также у части зубов *P. obliquus obliquus* и даже у зубов *P. obliquus subseratus*. При этом *P. volgensis*, имея лишь слабо выраженную зазубренность краев коронок или не имея ее, ближе к *E. dalinkeviciusi*.

Где же провести границу между родами, поскольку настоящие зазубрины впервые появляются лишь у *P. obliquus*?. В данном случае надо придерживаться той точки зрения, что данную границу следует проводить не между представителями тех акул, корни зубов которых впервые образуют истинные зазубрины, а между теми акулами, у которых появляется первая насечка по краям коронок зубов и где подобные, еще полностью не сформированные зазубрины еще не способны выполнять работу своего прямого назначения. Появление зазубренности на коронках зубов акул разных групп, как остеодонтов, так и ортодонтов, связано с определенной степенью лезвиевидности коронок. Расширение коронки этапа *P. volgensis* и есть первопричина создания зазубренности краев коронок.

Совершенно справедливо, таким образом, что современные роды семейства *Carcharhinidae* характеризуются одним из важнейших, а иногда и единственным распознавательным признаком [Bigelow, Schroeder, 1948] – наличием или отсутствием зазубренности на всех или только на некоторых зубах. Совершенно справедливо, тем самым то, что Казье [Casier, 1960] отделил род *Procarcharodon* от рода *Otodus* по первому появлению зубов с зазубренными коронками у вида *Procarcharodon subseratus*, и неправильно то, что я ранее [Гликман, 1964а] не признавал этот род, основываясь на том, что между видом *Otodus obliquus* и видом *Procarcharodon subseratus* практически отсутствуют какие-либо различия, кроме едва выраженных зазубрин на очень немногих зубах *Procarcharodon subseratus*. Виды *Palaeoanacorax volgensis*, *P. obliquus subseratus* и *P. obliquus obliquus* объединяет то, что некоторые их зубы незазубрены или зазубрены лишь очень слабо, причем у всех этих видов коронки зазубрены неравномерно, у *P. volgensis* четко зазубренные зубы при этом отсутствуют.

Эти три этапа становления хорошо выраженной зазубренности сменяются этапом появления в нижнем туроне акул вида *Palaeoanacorax ramificus*, на зубах которых наблюдается четкая равномерная зазубренность. Если первые три этапа характеризуются становлением зазубренности краев коронок, то четвертый этап – это установление равномерно зазубренных зубов, и в этом плане зубы *P. ramificus* неотличимы от последнего вида этого филогенетического ряда – *A. pristodontus*.

Все это дает основание первые три формы относить к одному подроду рода *Palaeoanacorax*, а четвертую – к другому. Между тем вполне уместно задаться вопросом: почему в случае с *Eoanacorax dalinkeviciusi* мы имеем дело с родом, а три последующие формы составляют всего лишь подрод? Зубы *E. dalinkeviciusi* не расширены и не зазубрены, а зубы остальных сеноманских видов семейства в той или иной степени и расширены и зазубрены, подобно туронским видам. Однако почему столь важные отличительные особеннос-

ти не позволяют отнести *E. dalinkeviciusi* к особому подсемейству семейства *Anacoracidae*, все остальные виды которого имеют зазубренные зубы? Этому препятствует то, что *E. dalinkeviciusi* теснейшим образом связан по строению зубов с ближайшими к нему видами по всем морфологическим признакам, занимает ту же биологическую нишу и вместе с этими видами крайне отличается в том же отношении от поздних представителей семейства.

О том, насколько надо быть осторожным при оценке в таксономическом отношении характера становления аналогичных признаков даже в пределах одного отряда, свидетельствуют акулы родов *Otodus* и *Procarcharodon*. Аналогия с появлением зазубренных краев у *Palaeoanacorax* и *Procarcharodon* почти полная. Однако у рода *Procarcharodon* она осуществляется в несколько более высоком эволюционном темпе, поскольку сеноманский век заметно продолжительнее среднего эоцена. От незазубренных зубов *Eoanacorax dalinkeviciusi* до зазубренных зубов *Palaeoanacorax pamiricus* проходят три этапа. Между тем от незазубренных зубов *Otodus obliquus* Ag. до зазубренных зубов *Procarcharodon angustidens* (Ag.) намечаются только два этапа — *Procarcharodon subseratus* (Ag.) и *Procarcharodon auriculatus* (Bl.).

Поскольку у *Procarcharodon auriculatus* зубы верхней челюсти зазубрены исключительно четко, а у *P. subserratus* имеется неравномерная зазубренность отдельных участков лишь части верхнечелюстных зубов, то здесь мы имеем дело с очень высоким темпом утверждения многократных мутаций. При этом следует считать, что акулы с зубами, края коронок которых зазубрены слабо или сильно, не могут быть объединены в один род с акулами, зубы которых цельнокрайние. Мы, естественно, должны сблизить *P. subserratus* с *P. auriculatus*. В то же время между *P. subserratus* и *P. auriculatus* в характере зазубренности краев коронок их зубов разница столь значительна, подобно разнице между *P. auriculatus* и *P. angustidens*, что мы должны признать, что как признак, зазубренность у рода *Procarcharodon* куда более вариабельна при своем становлении, чем у родов семейства *Anacoracidae*. Из этого следует, что, с одной стороны, мы не имеем здесь дело с надвидовыми таксонами, а с другой — можем подразделять средний эоцен по зубам *Otodontidae* на гораздо более дробные стратиграфические единицы, чем сеноман по зубам семейства *Anacoracidae*. Главным при становлении ранних родов акул семейства *Anacoracidae*, таким образом, является зазубренность, которая отражает расширение зубов, идущее одновременно с их упрочением (продольный валик в основании коронки). У *Procarcharodon subseratus*, *P. auriculatus* и *P. angustidens*, наоборот, зубы по всем своим признакам очень близки друг к другу, но очень резко разнятся по характеру зазубренности. Становление зазубренности у рода *Procarcharodon* осуществляется иным путем, чем у *Palaeoanacorax*. Так, в частности, прежде всего зазубренность возникает на боковых зубах и в основании коронки, в то время как у *Palaeoanacorax* она образуется в первую

очередь в наиболее интенсивно работающих участках коронки, и, особенно, в средней части симфизного края. Это и понятно, так как именно на основании коронки зуба *Protaccharodon* выпадает задача усиления разреза тканей жертвы, т.е. основание коронки зубов *Protaccharodon* — наиболее работающая часть.

На зубах *P. subseratus* зазубренность едва различима. У *P. auriculatus* зазубренность неправильная и очень грубая, а число зазубрин не очень значительно. У последующих видов *Protaccharodon* зазубренность правильная, зазубрины мелкие и многочисленные.

На отдельных зубах *Palaeoanacora obliquus* зазубренность наиболее грубая по сравнению с зубами других *Anacoracidae*, а у *Palaeoanacora ramificus* — правильная и мелкая, как и у других последующих видов семейства *Anacoracidae*. Однако у *P. obliquus* грубая зазубренность одних зубов соседствует как с зубами цельнокрайними, так и с зубами, у которых зазубренность едва намечена. У *Protaccharodon auriculatus* зубы либо грубо зазубренные, либо цельнокрайние, а переходные стадии отсутствуют.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ

Выше разобраны систематика и филогения семейства *Anacoracidae* и показано, что многочисленные формы этого семейства, которые ранее считались видами "широкого" вертикального распространения, на самом деле состоят из многих быстро эволюционирующих видов, представляющих исключительное значение в стратиграфии позднего мела.

Теперь мы познакомимся в общих чертах с характером эволюционных изменений в развитии других групп ламноидных акул.

Семейства *Scapanorhynchidae* и *Ododontaspidae*

Из позднеальбских отложений нам известен вид *Eostriatolamia gracilis* (Ag.), обладавший мелкими зубами с узкими тонкими коронками. Коронки зубов этого вида с внутренней стороны покрыты неправильно расположенными вертикальными струйками, а основание наружной стороны коронки зуба этого вида несет мелкие и очень короткие вертикальные ребрышки. В сеномане этот вид дивергирует и, с одной стороны, дает вид *Eostriatolamia subulata* (Ag.), коронки зубов которого сравнительно расширены и струйчатость эмали коронки в связи с этим выражена заметно слабее, а вертикальные ребрышки в основании коронок встречаются изредка на некоторых зубах и также выражены слабее. Среди зубов этого вида крайне редко встречается мутация без боковых вершин, которая не может рассматриваться в качестве самостоятельного вида. С другой стороны, в сеномане появляется первый представитель семейства *Scapanorhynchidae* — *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* gen. et s. nova. У этого вида зубы длиннее, чем у *Eostriatolamia gracilis* (Ag.), струйчатость в силу этого выражена четче (ребра жесткости), но реб-

рышки не достигают самого основания коронки. По сравнению с *Eostriatolamia gracilis* ребрышки на внутренней стороне коронки четче и расположены параллельно друг другу, как и у других *Scapanorhynchidae*.

Подобно зубам *E. gracilis*, на наружной стороне коронок в их основании у части зубов *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* присутствуют короткие вертикальные ребрышки. По характеру струйчатости эмали коронки и по удлинению коронок зубов сравнительно с *Eostriatolamia gracilis* *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* уже принимает основную направленность эволюционных изменений зубов представителей семейства. Однако это еще очень маленькие прибрежные акулы, зубы которых не получают достаточно законченного "скапаноринхидного" облика (практически отсутствует S-образный изгиб коронок, ребрышки низкие, межреберные промежутки мелкие и неуглубленные, отсутствуют вставочные ребрышки). По своей форме, величине и другим признакам зубы этих акул еще очень близки к зубам *E. gracilis*. Все это дает основание относить этот вид к особому роду семейства *Scapanorhynchidae*.

Собственно род *Scapanorhynchus* появляется в нижнем туроне и представлен здесь видом *S. darvasicus* sp. nova. У зубов этого вида коронки приобретают S-образный изгиб, ребрышки на внутренней стороне коронки доходят до ее основания. Присутствуют редкие вставочные ребрышки в периферийных частях основания коронки с ее внутренней стороны. У сенонского вида *S. raphiodon* вставочные ребрышки многочисленны и располагаются в основании всей внутренней стороны коронки. Межреберные промежутки у этого вида глубже, чем у зубов предыдущих видов, а ребра выше.

Следующий вид рода — *S. armenicus* sp. nova (маастрихт) имеет коронки зубов с еще более углубленными межреберными промежутками, а ребра в поперечном сечении у него не прямоугольные, а треугольные. Главной отличительной особенностью вида является смещение продольной плоскости коронки относительно продольной плоскости корня, подобно тому как это наблюдается у зубов рода *Xurhodolamia*, но менее выраженное и не сопровождающееся явлением смены функций. Благодаря смещению плоскости коронки относительно плоскости корня у зубов акул *S. armenicus* действие деформирующих коронку сил перемещается с короткой оси на длинную.

От вида к виду в эволюционной линии *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* — *Scapanorhynchus raphiodon* мы видим усиление колющей функции зуба (зубы удлиняются), кроме того, они все время увеличиваются в размерах; и то и другое ведет к потере прочности зуба, причем вплоть до летальной границы существования вида. У каждого из рассмотренных видов потеря в прочности зубов восстанавливается. У *P. eorhaphiodon* — упорядоченная ребристость; у *S. darvasicus* — S-образный изгиб коронки и появление первых вставочных ребрышек; у *S. raphiodon* — усиление вставочных ребрышек и углубление межреберных промежутков; у *S. armenicus* — смещение продольной плоскости коронки по отношению к продольной плоскости

корня, дальнейшее углубление межреберных промежутков и изменение поперечного сечения ребер от прямоугольных к треугольным.

Одновременно с *S. armenicus* в маастрихте появляется род *Apatotodon*, который, по-видимому, образован из *S. rhabiodon* путем отрицательной анаболии. При этом зубы акул рода *Apatotodon* резко уменьшаются в размерах и теряют боковые вершины; почти по всем морфологическим особенностям зубы акул рода *Apatotodon* повторяют особенности строения зубов *Eostriatolamia gracilis*.

Несомненные родственные связи с меловыми *Scapanorhynchus* имеют ныне живущие *Mitsukurinidae*, зубы этих акул встречаются также в комплексах плиоценовых зубов на дне Тихого и Индийского океанов [Беляев, Гликман, 1970а]. Другая биологическая ниша, занятая этими акулами (глубокие воды, причем, очевидно, с начала палеогена), и связанное с особенностями жизни на больших глубинах радикальное изменение многих систем органов, безусловно, дают основание относить ныне живущих акул рода *Mitsukurina* к особому семейству, отличному от мелководно-прибрежных акул семейства *Scapanorhynchidae*. Зубы акул семейства *Mitsukurinidae* крайне удлинены и, очевидно, пригодны лишь для подхватывания падали и ловли мелких ракообразных.

Во избежание перенасыщения материала мы не рассматриваем боковые линии, ответвившиеся от основного ствола в развитии семейства *Scapanorhynchidae*. Более дробное подразделение видов рода *Scapanorhynchus* и особенно вида *S. rhabiodon* будет сделано в будущем. Особенности развития зубов акул семейства *Scapanorhynchidae* показывают, что, хотя направление его развития совсем иное, чем у семейства *Anacoracidae*, и акулы этого семейства никогда не были пелагическими хищниками, основные закономерности эволюции, включая высокий темп морфологических изменений и связанный с ним высокий темп видообразования у акул этих семейств, совпадают.

В начале описания этапов эволюции семейства *Scapanorhynchidae* уже говорилось о первых представителях рода *Eostriatolamia* — видах *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) и *E. subulata* (Ag.), причем указывалось, что вид *E. subulata* изредка дает мутации с зубами без боковых вершин. От этого вида происходит вид *E. angustidens* (Reuss), зубы которого имеют только одну вершину и потому ошибочно причислялись различными авторами, начиная с Реусса [Reuss, 1845-1846] к роду *Oxyrhina* (=Isurus). У *E. angustidens* зубы еще шире, чем у *E. subulata*, так же как и у *E. subulata*, расширены преимущественно основания коронок зубов. Поскольку зубы *E. angustidens* уже заметно более режущие, чем зубы *E. gracilis* и *E. subulata*, деформирующие силы не оказывают на зубы этого вида заметного действия, и поэтому коронки его зубов гладкие с обеих сторон¹. От этого вида в результате отрицательной анаболии (в данном случае от *E. angustidens* — вида основного ствола развития *Eostriato-*

¹ В качестве исключения встречаются экземпляры с рудиментарной ребристостью внутренней стороны коронки.

lamia, либо от неизвестного вида, подобного *E. subulata*) происходит вид *E. venusta* (Leriche). Этот вид лишь в редких случаях имеет слабо заметные струйки на внутренней стороне коронок зубов, в большинстве случаев коронки гладкие. В основании наружной стороны зуба присутствуют многочисленные (гораздо чаще, чем у *E. gracilis*) короткие вертикальные, параллельные друг другу ребрышки. Признак этот, явно усиленный по сравнению с предковыми формами, объясним лишь явлением ретардации в процессе онтогенеза этого вида. Он также свидетельствует о значительно возросшем действии на зуб деформирующих сил, связанных с очередным удлинением и укрупнением зубов. Наличие у большинства зубов двух пар боковых вершин с каждой из сторон коронки (у *E. gracilis* и *E. subulata* по одной, у *E. angustidens* их нет) — также свидетельство "возврата" к далекому прошлому и также может быть объяснено явлением ретардации.

В том, что темп эволюции весьма высок и у рода *Eoatriolamia*, легко убедиться на примере сравнения зубов *E. subulata* из двух зон — зоны *Palaeoanacorax obliquus* и зоны *Palaeoanacorax volgensis*. При этом, как будет показано ниже, вид *Eoatriolamia subulata* (Ag.) четко подразделяется на два вида. Аналогичный пример разбирается для двух зон нижнего кампана.

Заканчивая обзор развития рода *Eoatriolamia*, следует остановиться на маастрихтском виде *E. ex gr. venusta*. Этот вид очень похож на *E. venusta*, но в отличие от *E. venusta* у него благодаря расширению зубов почти у всех зубов исчезают вертикальные ребрышки в основании наружной стороны коронок.

Параллельным видом, также происходящим от *E. venusta*, следует считать первого представителя рода *Palaehypotus* — *P. bronni* (Ag.) (маастрихт). Этот вид характеризуется тем, что основание наружной стороны коронок его зубов покрыто многочисленными тонкими и короткими вертикальными ребрышками, совершенно аналогично тому, как это имеет место у *E. venusta* и *Paleohypotodus rototi* (Winkl.). Однако *P. bronni* (Ag.) мог образоваться из *Eoatriolamia venusta* только путем ретардации в онтогенезе, ибо корни этого вида заметно массивнее, чем у *E. venusta*. С аналогичным явлением мы сталкиваемся в ряду *Cretolamna* — *Megaselachus*.

В датское время от *Eoatriolamia ex gr. venusta* происходит, в частности, первый вид рода *Striatolamia* — *S. ex gr. striata*. Удлиненные зубы этого вида имеют, подобно зубам *E. ex gr. venusta*, гладкие коронки, которые на следующем этапе развития (*Striatolamia striata* (Winkl.)), покрываются многочисленными длинными вертикальными ребрышками (струйками) с ее внутренней стороны.

Все разобранные виды родов *Eoatriolamia* и *Striatolamia*, а также следующий за *S. striata* вид *S. teretidens* (White) имеют коронки, которые расширены преимущественно у их основания. У вида *S. macrota* (Ag.) и последующих видов рода коронки заметно шире, чем у предыдущих видов. Особенно это относится к виду *S. chelkarnurensis* Gl. и виду *S. koerti* (Stromer). У последнего

вида струйчатость эмали коронок нацело исчезает, а у *S. cheikar-hurensis* она рудиментарна. Вид *S. koerti* — вид боковой ветви основного ствола развития рода *Striatolamia*. Этот вид близок к *S. gossica prima* и обитал в Средиземной провинции.

Особенности эволюции акул некоторых прямых палеогеновых линий были подробно разобраны мною ранее [Гликман, 1964а]. Здесь следует остановиться на одной, весьма интересной особенности характера захоронения зубов ископаемых акул, которая имеет большое значение для понимания отдельных сторон их эволюции, на которых мы остановимся ниже.

В Среднеазиатских республиках на уровнях среднего и позднего олигоцена и раннего миоцена широким распространением отличаются молодые особи акул рода *Striatolamia*; ни одной взрослой формы при этом не обнаружено. В отложениях шорымской свиты Мангышлака (средняя часть позднего эоцена) встречаются зубы почти исключительно взрослых экземпляров того же рода; стадии, переходные между молодыми и взрослыми, отсутствуют. Из маастрихтских отложений разных континентов описаны зубы акул рода *Anasoga*, но при этом только зубы взрослых экземпляров. Из верхнемиоценовых и плиоценовых отложений земного шара (более, чем из 50 регионов) описаны зубы вида *Megaelachnus megalodon* (Ag.), молодые экземпляры остаются при этом неизвестными. То же касается вида *Cosmopolitodus trigonodon* (Ag.). В верхнем кампане Алымтау на несколько тысяч зубов молодых экземпляров *Scaraporphynchus armenicus* приходится около двух десятков взрослых форм (средние стадии при этом отсутствуют). Там же на несколько тысяч зубов *Eostriatolamia venusta* не приходится ни одного молодого экземпляра. В отношении последних двух видов, а также на материале тысячных сборов совершенно аналогичное положение мы наблюдаем в кампанских отложениях Актюбинского Примугоджарья. Молодь же рода *Anasoga* присутствует наравне со взрослыми формами как в Алымтау, так и в кампане Актюбинской области (средние стадии при этом отсутствуют). В кампанских отложениях Кайнара и Бартамара присутствуют только взрослые особи акул рода *Anasoga*.

Подобных примеров можно приводить много. Однако у первых видов того или иного семейства, например семейства *Anasogacidae* (*Eoanasoga dalinkeviciusi*), или у первых видов рода *Eostriatolamia*, виды этого рода — самые массовые виды позднего мела земного шара, зубы молодых особей в ископаемом состоянии не захороняются. Вариации в размерах и морфологических признаках зубов одного положения у всех вышеперечисленных видов ничтожны. Из этого следует сделать вывод о том, что после полного становления основного направления группы, когда ее развитие осложняется появлением боковых линий и крутыми изменениями в онтогенезе, неожиданное появление мелких форм и широкая вариация в размерах зубов ни в коем случае не свидетельствуют о том, что мы имеем дело с молодыми экземплярами. Из этого также следует, что молодые экземпляры акул в ископаемом состоянии практически не захоро-

няются. На примере родов *Microanacora* и *Paraanacora* мы уже видели, что мнимые молодые экземпляры известных видов оказываются, при ближайшем рассмотрении, особями иных родов. То же относится к мелким особям родов *Striatolamia*, *Cretolamna*, *Otodus*.

Следует также добавить, что в осадках дна Тихого и Индийского океанов также не зарегистрировано ни одной коронки молодой особи.

Причину, по которой молодые экземпляры акул не захороняются, объяснить трудно: возможно, что как дентин, так и эмаль молодых экземпляров настолько непрочны, что их зубы нацело растворяются.

Выше был разобран характер развития основного ствола акул семейства *Scapanorhynchidae*. При этом начиная с турона в ряде пунктов наряду с "молодыми" и, как правило, очень многочисленными экземплярами *Scapanorhynchus* встречаются крупные особи "взрослых" экземпляров — это особый род семейства *Rhaphiodus* gen. nov. Сенонский представитель этого рода описан Ромером [Roemer, 1852] под названием *Lamna texana* Roem. Позднее он, так же как и другие представители семейства у многих авторов, попал в синонимию вида *S. raphiodon* (Ag.). Род *Rhaphiodon*, несмотря на большое сходство с родом *Scapanorhynchus*, обладает более массивными корнями, что привело на поздних стадиях развития рода к появлению у его представителей крупных режущих боковых зубов. Зубы акул рода *Rhaphiodus* заметно крупнее зубов акул рода *Scapanorhynchus* и, по-видимому, образованы путем акселерации в онтогенезе. Биологическая ниша, которую они занимали (пелагиаль), не имеет ничего общего с той, которую занимали другие представители семейства *Scapanorhynchidae*.

По-видимому, от вида *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) происходит вид *Eoanacora dalinkevicius* Gl. et Schw. Родство между видами *E. gracilis* и *E. subulata* (Ag.) несомненно. Весьма близок к виду *E. gracilis* и вид *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* Gl. Таким образом, если от "кроны" эволюционного дерева двигаться к основанию его ствола, мы, как это неоднократно подчеркивалось многими авторами, наблюдаем явление схождения признаков.

В соответствии с точкой зрения отдельных зоологов оценка таксонов должна проводиться на горизонтальных уровнях. При этом такие виды, как *Eoanacora dalinkevicius* и первые *Palaeoanacora volgensis*, *P. obliquus*, *Eostriatolamia subulata* и *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon*, зубы которых характеризуются почти одинаковыми размерами, формой и функцией, должны будут рассматриваться в качестве видов одного рода.

При этом зоологи, стоящие на подобной позиции, исходят из того, что коль скоро в настоящее время трудно предполагать, из каких ныне существующих видов разовьются ветви, достойные выделения в более крупные таксоны, то и в палеонтологии нужно стремиться к соответствующему зоологическому "идеалу", т.е. оценку таксонов надо производить строго на определенных временных уровнях, исходя из того, будто бы последующей эволюции не было. Однако история развития акул не остановилась на сенонском эта-

пе, и геологическая летопись поставляет нам материалы, свидетельствующие о последовательной, постепенной и непрерывной смене видов во времени. Отсутствие фактов для распознавания будущих филогенетических линий в руках неонтолога не есть козырь для выдвижения той или иной концепции. Считать самостоятельными семействами лишь их сформированные ядра – значит противоречить элементарным правилам выделения любых объемных понятий, в том числе и биологических таксонов. Момент появления первой стадии эволюционного развития, соответствующей основному направлению развития семейства, и есть момент возникновения семейств.

У *Anasoracidae* – это потеря бокового зуба с симфизной стороны коронки и наклон ее в противосимфизном направлении (*Eoanasorax dalinkeviciusi*). У *Odontaspididae* – это сохранение плана строения *E. gracilis* с тенденцией к последовательному расширению зуба (*Eostriatolamia subulata*). У *Scapanorhynchidae* – это удлинение зуба, приспособление к колющей функции, сопровождающееся появлением укрепляющих зубы и правильных и четких ребер жесткости (*Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* Gl.). В каждом из этих трех случаев мы видим тенденцию, которая была поддержана и развита последующим ходом эволюции этих групп и привела их к резкой дивергенции и резкому отделению друг от друга в конце позднего мела.

Семейство, как и любой другой таксон, должно иметь диагноз. Точный диагноз семейства, при котором все подчиненные единицы, входящие в состав семейства, укладываются в рамки этого диагноза, возможен лишь при достаточно полной изученности семейства. После воссоздания филогении семейства *Anasoracidae*, дивергенции внутри семейства, реконструкции образа жизни и морфологии представителей семейства и выявления последовательных рядов, входящих в состав семейства видов, история этого семейства представляется следующим образом.

Акулы семейства *Anasoracidae* – мелкие прибрежные хищники с колющими, слабозвиевидными зубами, приспособленными для захвата и удержания добычи, в начале становления семейства: в дальнейшем они развиваются в сторону овладения пелагиалью и (в середине и в конце позднего мела) превращаются в гигантских хищников с большими бритвообразными зубами, приспособленными для пожирания крупной добычи (водные пресмыкающиеся и крупные рыбы).

Предпосылкой для подобной эволюции явились мутации, которые вызвали появление зубов с сильно наклоненными в сторону углов пасти коронками. Этот наклон коронки сопровождался редукцией боковой вершины с симфизной стороны зуба. Дальнейшая эволюция шла по линии укрепления как акул, так и их зубов и сопровождалась постоянным расширением зубов во времени за счет их толщины и приобретением зазубренности по краям коронок. На самых поздних этапах предельно расширенные зубы теряют последнюю боковую вершину. В силу увеличения нагрузок на зуб вершина коронки вторично становится центральной. У боковых линий семейства – в его подсемействах – наблюдается уменьшение размеров акул и их зу-

бов с сохранением признаков семейства. В одном из подсемейств задние зубы превращаются в дробящие орудия, в то время как передние и боковые зубы имеют основные признаки семейства.

Поскольку первый представитель семейства *Eoanacora dalinievicus* по своим признакам входит в состав семейства и в соответствии с диагнозами ближайших семейств (*Odontaspididae* и *Scapanorhynchidae*) не может быть включен в состав указанных семейств, возражения, направленные против включения вида *Eoanacora dalinievicus* в семейство *Anacoracidae*, автоматически снимаются, по крайней мере до тех пор, пока не будет доказана ошибочность приведенного выше диагноза.

Палеогенетические данные

Выше уже рассматривался вопрос о фенах. Мы видели, что признак тех или иных родов может первоначально появляться в виде фенов, которые лишь со временем приобретают характер родовых признаков.

Так, например, фен "род *Macrorhizodus*" закладывался уже в сеномане, где этот "род" входил в состав вида *Pseudoisurus rocherbruni* (Sow.), и только в середине кампана становится родом благодаря доминирующим фенам, создающим морфологический тип рода *Macrorhizodus*. Аналогичным образом среди многих тысяч зубов сеноманских акул *Eostriatolamia subulata* (Ag.) единично встречается фен "*Eostriatolamia angustidens*", однако проявление фена наблюдается лишь на изменении передних зубов, ибо у ламноидных акул передние зубы в первую очередь теряют боковые вершины.

Вид *E. angustidens* возник только в туроне, поскольку лишь в туроне осуществлялся "задуманный" задолго до этого план строения зубов этого вида. Указанные факты свидетельствуют также в пользу того, что фены, приобретающие характер признаков новых таксонов, могут происходить в очень короткие временные интервалы. Например, в случае с превращением вида *Paraisurus rocherbruni* в вид *Macrorhizodus acuminatus* мы не наблюдаем постепенного нарастания частоты фена "*Macrorhizodus acuminatus*" во времени, так же как и в сеномане этот фен весьма редок и в интервале турон - низы кампана.

Лишь в среднем кампана он дает яркую вспышку. Однако внезапное появление фена не является единственным путем видообразования, в чем легко убедиться на примере медленного и постепенного нарастания частоты фена (зазубренность краев коронок у акул рода *Palaeoanacora*).

В подобных случаях мы в состоянии выделять не только виды, но и подвиды.

Вид *Eoanacora dalinievicus* и сеноманские виды *Eostriatolamia subulata* и *Protoscapnorhynchus eorhaphiodon* сосуществуют совместно в одних и тех же адаптивных зонах и при этом генетически крайне близки между собой. Виды эти не имеют никаких переходных

форм на пути друг к другу, что свидетельствует о нескрещиваемости их между собой. Последнее также говорит в пользу значимости происшедшей дивергенции, разумеется, при учете всех других вышеприведенных обоснований этой значимости.

ВЫВОДЫ

1. Эволюция ламноидных акул – эволюция прогрессирующих организмов, которые характеризуются развитием во времени простых и примитивных конструкций. Изначальная примитивность органов обеспечивает простые коррелятивные связи между ними, что облегчает реконструкцию анатомии и экологии вымерших представителей группы.
2. Простота исходной морфологии зубов ламноидных акул ведет к особо частым параллелизмам в развитии разных отрядов, семейств и родов этой группы.
3. Основные филетические линии ламноидных акул мела и кайнозоя оказываются практически непрерывными, и геологическую летопись в пределах этого временного интервала для рассматриваемой группы, с известным приближением, следует считать полной. Отсюда следует, что изучение ламноидных акул возможно только при исследовании особенностей их развития во времени. Материалы должны быть обильны, отобраны через незначительные интервалы времени (век, часть века), должны охватывать заметные промежутки геологического времени (20–30 и более миллионов лет). Акулы каждого существовавшего ранее водоема должны быть сопоставлены в каждом из изучаемых отрезков геологического времени с акулами синхронных, но географически удаленных водоемов.
4. Темп эволюции ламноидных акул чрезвычайно высок (2–4 вида на век в последовательных филетических рядах). Этот параграф ставит под сомнение представление о том, что “низшие” позвоночные уступают по темпу становления новых родов и видов “высшим” позвоночным.
5. Наиболее распространенные пути эволюции высокоорганизованных ламноидных акул: а) прямое развитие – интенсификация хищничества [*Eoanacorax dalinkevicinsi* Gl. et Sw. – *Anacorax pristodontus* (Ag.)]; б) усложнение конструкции с одновременной интенсификацией эволюционного темпа в достижении тех же задач (активное хищничество) [*Squalicorax falcatus* (Ag.) – *Paraanacorax bassani* (Gem.)]; в) смена и расширение функций [*Praeptychocorax curvatus* (Will.) – *Ptychorax dolloi* (Ler.)] – приспособление к питанию головоногими моллюсками при одновременном совершенствовании в направлении активного хищничества; г) неотения, отрицательные анаболии, фетализации. Явления, ведущие на примере акул семейства *Anacoracidae* и некоторых других ламноидных акул к расширению эколого-географического потенциала группы и к занятию этой группой уже освобожденных экологических ниш [*Squalicorax falcatus* (Ag.) – *Microanacorax yangaensis* (Dart. et Cas.)].

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ, ПАЛЕОГЕНОВЫХ И НЕОГЕНОВЫХ АКУЛ

Разбор данных Р. Энгельгардта

Акулы и скаты – это группа, которая вскрывает специфику распространения донных и нектонно-пелагических форм. На исключительно широкое, почти космополитное распространение нектонных акул и на локальность донных форм, особенно скатов, указывал еще А. Гюнтер [Günther, 1886], но зависимость величины ареала той или иной формы от ее строения и условий существования была выявлена Энгельгардтом [Engelhardt, 1913] в его сводке по биогеографии селажий.

В этой работе автор суммировал собранные им материалы в табл. 4, из которой прямо следует, что, насколько узки ареалы донных форм, как правило небольших и пестроокрашенных, настолько же велики ареалы пелагических, нектонных видов, как правило, достигающих значительных размеров и крайне однообразно окрашенных в серый цвет сверху и белесый внизу.

Примером распространения форм первой группы могут служить виды рода *Cestracion*, а из скатов – рода *Pteroplatea* по Энгельгардту [Engelhardt, 1913, рис. 2], как и многие другие. Совершенно иной характер ареалов имеют формы пелагической (II) и нектонной (IV) групп. Примером первой может служить гигантская акула (*Cethorhinus maximus* Gunnerus), достигающая 15 м длины и пользующаяся почти циркумтропическим распространением в пелагиали умеренного пояса и в батипелагиали тропического [Engelhardt, 1913, рис. 3], или китовая акула (*Rhincodon tipus* Smith). Столь же ярко особенности распространения этой группы видны у рода *Manta* Bouc-goff, вид которого *M. birostris* (Webb.) достигает 7 м в размахе плавников, пользуется циркумтропическим распространением и известен из всех трех океанов.

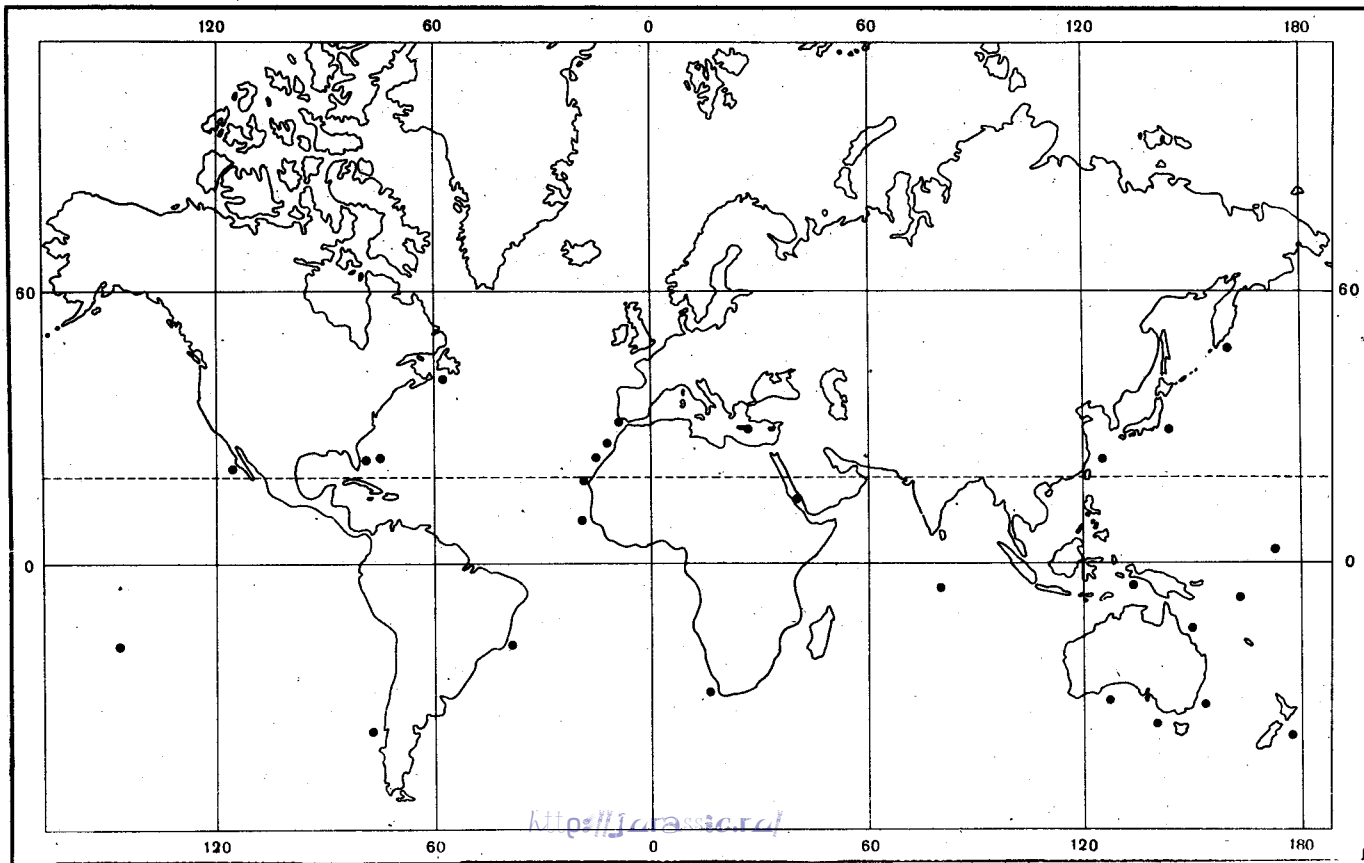
Хорошим примером ареалов форм IV группы может служить ареал белой акулы [*Carcharodon carcharias* (L.)], распространенной в тропических и умеренных водах всех океанов и в Средиземном море (рис. 17). Сходное распространение имеют и ламноидные акулы, например акула мако (*Isurus oxyrinchus* Raf.) и морская лисица (*Alopias vulpes* Gmel.).

Из серых акул (семейство *Carcharhinidae*) отметим тигровую акулу [*Galeocerdo cuvieri* (Peron et Lesueur)], которая часто подходит совсем близко к берегам и получила свое название из-за

Таблица 4

Схема биономии селажий

Характеристика	Область жизни			
	Литораль	Пелагиаль	Абиссаль	Кроме того, в любой из трех
Дно	Есть	Отсутствует	Есть	
Свет	Есть	Есть	Отсутствует	Различные
Колебания температуры	Большие (течения, восходящие токи, близость суши)	Небольшие (течения)	Очень небольшие	
Образ жизни	Бентонный	Голопланктонный	От бентонного до голопланктонного	Нектонный или нектопланктонный
Приспособительный тип (форма тела)	1) Макруроформная 2) Иголообразная 3) Уплющенная	1) Китоподобные 2) Птицеподобные	1) Макруроформная 2) Иголообразная 3) Уплющенная	Веретеновидные литоральные Пелагические Абиссальные
Величина тела	Небольшая, до 1-3 м	Значительная до 12-15 м	Обычно небольшая	Различная
Глаза	Средние	Маленькие	Большие (часто органы свечения)	Средние
Поверхность	Обычно грубошероховатая	Гладкая	Обычно грубошероховатая	Гладкая
Окраска	Разнообразная по рисунку и цвету	Обычно одноцветная сверху, светло-серая, внизу белесая	Обычно одноцветная, от коричневых до серых	Сверху однотонная светло-серая снизу белесая
Ареал видов	Небольшой	Большой	Большой	Большой
Число видов	Большое	Небольшое	Небольшое	Небольшое?
Изменчивость видов	Сильная	Небольшая?	Очень большая	Большая
Географические ограничения	Очень резкие	Менее резкие	Очень не резкие	Не резкие



пестрой окраски ее молодых особей, позднее приобретающих однообразную серовато-коричневатую окраску, более темную на спине и более светлую на боках и на брюхе. Размеры этой акулы обычно колеблются от 4 до 5 м, но некоторые ее экземпляры достигают 9 м. Тигровая акула принадлежит к циркумтропическим формам и встречается во всех океанах между 65° с.ш. и 45° ю.ш.

Сходное распространение имеет и голубая акула [*Prionace glauca* (L.)], встречающаяся в умеренных и тропических водах всех океанов, хотя большинство видов семейства *Carcharhinidae* виды сублиторальные и распространены гораздо более локально.

К типичным нектонным формам принадлежат и некоторые виды рода *Sphyrna*, примером которых может служить гигантская акула-молот (*Sphyrna tudes* Val.), достигающая 4–5 м. Она встречается в тропических и умеренных водах всех океанов: от Гавайских островов до Австралии в Тихом океане, а в Атлантике – от о-ва Лонг-Айленда до Гвианы. И, несмотря на то что она обычна как у берегов, так и в открытом океане и является типично нектонной океанической формой, она не гнушается заплывать в солоноватые и даже пресные воды и поднимается по Амазонке на многие (до 100) километров от устья. Аналогичные случаи захода селхий в реки не единичны. Всего известно около десяти видов акул и целое семейство скатов, систематически встречающихся в реках. А некоторые популяции *Carcharhinus leucas* (Müller et Henle) настолько приспособились к жизни в оз. Никарагуа в 70 км от моря, что дали начало местной морфе, долгое время считавшейся обособленным видом *Carcharhinus nicaraguensis* (Gibb. et Bransford). К этой же группе принадлежит и акула р. Замбези *Carcharhinus leucas*, которая поднимается по рекам и встречается в других реках Южной Африки.

Нередко в реках встречаются скаты, среди которых известны формы, живущие как в море, так и в реках (*Dasyatidae*), а также виды, пока встреченные лишь в пресных водах (*Potamotrygonidae*).

Приведенные данные свидетельствуют об относительной легкости, с какой некоторые акулы приспосабливаются и к колебаниям солености, и к разным температурам (*Squalus acanthias* L., *Somniosus borealis*). Анализ распространения акул на больших глубинах свидетельствует и о приспособляемости их к жизни в абиссальных условиях, но данных об этом пока еще очень мало.

Отмеченные выше положения, как и быстрые темпы эволюции акул, а также прекрасная сохраняемость их зубов в морских осадках, предопределяют возможность использования ископаемых остатков этих рыб для широких стратиграфических корреляций. Выделение по их остаткам мелких стратиграфических подразделений пока лимитируется недостаточной изученностью материала и грубыми ошибками в его датировках.

Рис. 17. Распространение *Carcharodon carchariae* в настоящее время

Распространение современных акул

Среди большого числа (250–300) современных видов акул нам известно не более десяти широко распространенных пелагических видов, которые можно назвать почти космополитами (умеренные, субтропические и тропические воды всех океанов): *Carcharodon carcharias* (L.), *Isurus oxorchynchus* Raf., *Alopias vulpinus* (Bonn.), *Prionace glauca* (L.), *Sphyrna zygaena* (L.), *Sphyrna tiburo* (L.), *Galeocerdo cuvier* (Peron et Lesuer), *Dalatis licha* (Bonn.), *Echinorhinus brucus* (Bonn.). Столь же широко распространены некоторые виды скатов: *Pristis pectinatis* Lath., *Aetobatis narinari* (Euphr.). Об ареалах распространения этих видов мы можем судить на основании конкретного примера: *Carcharodon carcharius* (L.) широко распространен в тропических, субтропических и умеренных зонах всех океанов, включая Средиземное море. Восточная Атлантика: мыс Доброй Надежды, Сенегал, Мавритания, Рио де Оро (Западная Сахара), Канарские острова, Марокко, о-в Мадейра, берега Пиренейского п-ова; Западная Атлантика: Бразилия, о-ва Зеленого Мыса, Багамские острова, Флорида и далее побережье Северной Америки до о-ов Сен-Пьер и Микален, Красное море; Тихий океан: Чили, Калифорния, Камчатка, Новая Зеландия; Южная Австралия: Виктория, Новый Южный Уэльс, Квинсленд; Япония, Китай, Меланезия, Микронезия, Полинезия, в том числе Гавайские острова (см. рис. 17).

Большинство современных пелагических акул обитает в тропических и субтропических водах либо Индийского, либо Атлантического океана. Ряд видов являются видими циркумтропическими, обитая в тропических и субтропических водах всех океанов: *Carcharhinus limbatus* (Val.), *Carcharhinus leucas* (Müller et Henle), *Carcharhinus longimanus* (Poey), *Sphyrna leweni* (Cuvier, Griffith et Smith), *Rhincodon typus* Smith, *Isistius brasiliensis* (Quoy et Gaimard), *Hexanchus griseus* (Bonn.), *Heptanchias perlo* (Bonn.).

Некоторые из этих видов в теплые годы могут проникать и в умеренные широты. Так, например, *Hexanchus griseus* распространен в Восточной Атлантике: Мавритания, Марокко, Пиренейский полуостров, Атлантическое побережье Франции, Средиземное море, Северное море (юг Англии, Западная Шотландия, Фарерские и Шетландские острова), Атлантическое побережье Ирландии, как исключение — Исландия; Западная Атлантика: берега Северной Каролины, Мексиканский залив, район Карибского моря, Северная Аргентина; Тихоокеанское побережье: от Южной Калифорнии до Британской Колумбии; Чили, а также в Японии, Австралии, Южной Африке (ЮАР), о-в Реюньон.

Среди циркумтропических видов существуют такие, как *Carcharhinus leucas*, которые встречаются не только в прибрежных водах океанов, но и поднимаются на значительные, до нескольких сот километров, расстояния по рекам. Этот же вид обитает в Центральной Америке, в оз. Никарагуа.

Существуют виды, характерные для умеренных широт всех океанов. При этом ареалы их распространения перекрываются ареалами

распространения циркумтропических видов. К подобным видам должен быть отнесен *Cetorhinus maximus* (Gunnerus). Его распространение следующее: Западный Мэн и о-в Ньюфаундленд, западное и южное побережья Исландии, Оркнейские и Фарерские острова, Западная Норвегия до Нордкапа; Мурманское побережье; Англия, Северное море до Скагеррака и Каттегата, побережье Франции и Пиренейского полуострова, о-в Мадейра, Марокко и Средиземное море; на западной стороне Атлантики доходит на юге до Северной Каролины; Южная Африка, Аргентина и Фолклендские острова; в центральной части Тихого океана – Перу и Эквадор, Южная Австралия и Новая Зеландия; на севере Тихого океана – от Калифорнии до Британской Колумбии (Канада); в японских и китайских водах. Другим примером вида, обитающего как в холодных водах, так и в водах умеренного климата, может служить *Squalus acanthias* L., который широко распространен в Азовском, Черном и Средиземном морях. В Атлантике этот вид поднимается на севере до Баренцева и Белого морей. Этот же вид распространен в Тихом океане (южная часть Охотского, Японское и Желтое моря); в годы потепления доходит до Авачинского, Пенжинского и Кроноцкого заливов. Встречается также у берегов Вашингтона, Орегона и Калифорнии.

Наконец, в настоящее время существуют виды и с разорванными ареалами распространения, и определенное число видов имеют локальное распространение или распространены только вдоль восточного или западного побережья Атлантического и Тихого океана.

Среди видов, распространенных в умеренных и тропических водах всех океанов, или среди циркумтропических видов, мы встречаемся с двумя основными биологическими типами. 1-й (подавляющее большинство) – крупные или средних размеров хищники с прекрасно развитыми органами движения (торпедообразная форма тела, приподнятая верхняя лопасть хвостового плавника и др.), хорошо развитыми, сравнительно крупными рвущими или режущими зубами. Среди этих акул три вида принадлежат к отряду *Odonaspidida*, господствовавшему в морях верхнего мела – плиоцена. Большая часть видов относится к семействам *Carcharhinidae* и *Sphymidae*, которые в настоящее время играют в океанах роль ламноидных акул верхнего мела и палеогена.

2-й биологический тип – это мелкие акулы (*Isistius brasiliensis*), приспособившиеся к обитанию на значительной глубине. Виды, имеющие в настоящее время ограниченные ареалы распространения, относятся либо к реликтовым родам (*Heterodontus*), либо, наоборот, к родам процветающим и усиленно дивергирующим (*Carcharhinus*).

Распространение палеогеновых и неогеновых акул

В настоящее время среди хищных океанических видов известны только два вида, достигающие особенно крупных размеров, – *Carcharodon carcharias* (до 12 м) и *Galeocerdo cuvier* (до 9 м). Судя по размерам зубов вымерших акул, последние достигали значительно

большой величины, особенно в плиоцене и верхнем миоцене. Число таких видов в океанах было заметно большим. Однако отдельные зубы, находимые как в современных океанических осадках, так и в осадках эпиконтинентальных морей неогена и палеогена, принадлежат весьма ограниченному числу видов. На массовых сериях (10-15 тыс. отдельных зубов) в каждом отдельном случае мы имеем дело не более чем с 10-20, реже с 30 видами, большинство из которых имеет очень широкое распространение. Виды сравнительно редкие и локально распространенные практически не оставляют после себя следов в геологической летописи. Широта распространения наиболее обычных видов акул и ограниченность числа этих видов являются предпосылкой легкой корреляции меловых и кайнозойских отложений Евразии, Африки, Америки и Австралии. Единственным препятствием к четкой глобальной корреляции меловых и кайнозойских отложений по акулам является мнимое широкое вертикальное распространение отдельных видов. Даже специалисты такого большого масштаба, как Лериш, допускали эту ошибку. Несмотря на то что в рюпельское время зубы *Anotodus benedeni* Le Hon всегда в среднем не менее чем в 2 раза меньше, чем у *A. benedeni* из плиоцена [Leriche, 1910a, 1926b], Лериш считал возможным относить эти две формы к одному виду, что не дает возможности отличить на основании находки зубов этих акул средний олигоцен от плиоцена. *Carcharodon megalodon* Ag., согласно Леришу [Leriche, 1936b], распространен от начала миоцена до плиоцена. Между тем за этот отрезок времени зубы этого "вида" не только увеличиваются в среднем примерно в 2 раза в размерах, но и становятся значительно шире за счет утраты боковых зубчиков на всех зубах обеих челюстей. Восстановление ряда забытых видовых названий, таких, как *Carcharodon productus* Ag. и выделение новых видов, основанных на изучении эволюционных стадий в развитии единой филетической линии, дают возможность восстановить стратиграфическую ценность селакхий.

Заметный вред стратиграфическому использованию остатков ламноидных акул наносит небрежная геологическая привязка зубов. Подобные плохо привязанные зубы между тем постоянно приводятся в литературе с точным указанием на возраст слоев, из которых они будто бы происходят. Например, Фаулер [Fowler, 1911] указал на присутствие зубов *Carcharodon megalodon* в меловых отложениях (!) штата Нью-Джерси, что принимается на веру некоторыми современными авторами. Между тем уже давно [Schuchert, 1943] было доказано, что к верхнему мелу в Нью-Джерси относили слои эоцена, на которые трансгрессивно ложатся миоценовые слои. Поскольку точного местонахождения зубов Фаулер не приводит, мы не можем считать эти зубы даже ниже-среднемиоценовыми, так как это противоречит всем нашим сведениям об эволюции акул.

В 1936 г. Лериш [Leriche, 1936] опубликовал работу большого стратиграфического значения об остатках акул, имеющих важное значение при синхронизации третичных формаций, находящихся на

больших расстояниях друг от друга. Среди этих важнейших для стратиграфии видов Лериш называет следующие: *Odontaspis macrota* Ag. - эоцен; *O. macrota* Ag. *premutation striata* Winkler - палеоцен; *O. cuspidata* Ag. - олигоцен-миоцен; *O. cuspidata* Ag. *premut. hopei* Ag. - эоцен; *O. acutissima* Ag. - олигоцен, миоцен, плиоцен; *Lamna cattica* Phill. - олигоцен (рюпель-хат), миоцен, плиоцен; *Oxyrhina hastalis* Ag. - миоцен, плиоцен,? плейстоцен; *O. retroflexa* Ag. - миоцен, плиоцен; *Carcharodon megalodon* Ag. - миоцен, плиоцен,? плейстоцен; *C. Rondeleti* - миоцен, плиоцен, плейстоцен. - ныне; *Galeocerdo aduncus* Ag. - миоцен, плиоцен; *Hemipristis serra* Ag. - миоцен,? плиоцен,? плейстоцен.

Все двенадцать рассмотренных Леришем форм являются видами, *Odontaspis macrota premut. striata* Winkl. в настоящее время понимается как самостоятельный вид: *Striatolamia striata* (Winkl.). Этот вид не встречается в верхнем палеоцене (ланденский ярус) и распространен только в монском и танетском ярусах [Гликман, 1964a]. Выделенный Уайтом [White, 1931] *Odontaspis teretidens* White также относится к роду *Striatolamia* и характеризует верхний палеоцен (ланденский ярус). *S. macrota* (Ag.) подразделен на ряд видов и подвидов, характеризующих различные временные отрезки эоцена [Гликман, 1964a]. В той же работе [Гликман, 1964a] показано, что и многие другие виды из приведенных Леришем должны быть подразделены на ряд самостоятельных форм (видов, подвидов) в соответствии с этапами эволюционного развития единых филетических ветвей. Тем самым достигнутая Леришем возможность четкого разделения отделов кайнозоя мира по отдельным наиболее широко распространенным видам акул является лишь первым шагом в деле привлечения акул к корреляции разрезов кайнозоя разных материков. В настоящий момент список видов решающего стратиграфического значения может быть значительно увеличен, а виды Лериша в большинстве своем должны оцениваться как сборные группы видов в пределах единых филогенетических линий. Разделение этих сборных видов позволяет уже сейчас перейти к ярусному расчленению кайнозойских отложений мира.

В соответствии с данными Лериша [Leriche, 1936 a,b] следующие виды, а именно *Oxyrhina hastalis* [= *Cosmopolitodus hastalis* (Ag.)] + *Cosmopolitodus xiphodon* (Ag.) + *Cosmopolitodus trigonodon* (Ag.) [Гликман, 1964], *Carcharodon megalodon* [= *Megaelachus megalodon* (Ag.)] + *M. productus* (Ag.), *Hemipristis serra* Ag., помимо миоцена и плиоцена, найдены в плейстоцене. Во всех случаях плейстоцен указан Леришем под вопросом. Возможность плейстоценового возраста отложений, где встречаются эти виды, основана на следующих данных: 1) плейстоценовый возраст остатков акул, собранных на дне Тихого и Индийского океанов (опровержение - Беляев, Гликман, 1965); 2) данные Джордена и Ганнибала [Jordan, Hannibal, 1923], согласно которым в плейстоценовых отложениях Калифорнии встречаются все перечисленные выше виды. При этом обращает на себя внимание тот факт, что, например, *Hemipristis serra* Ag., по

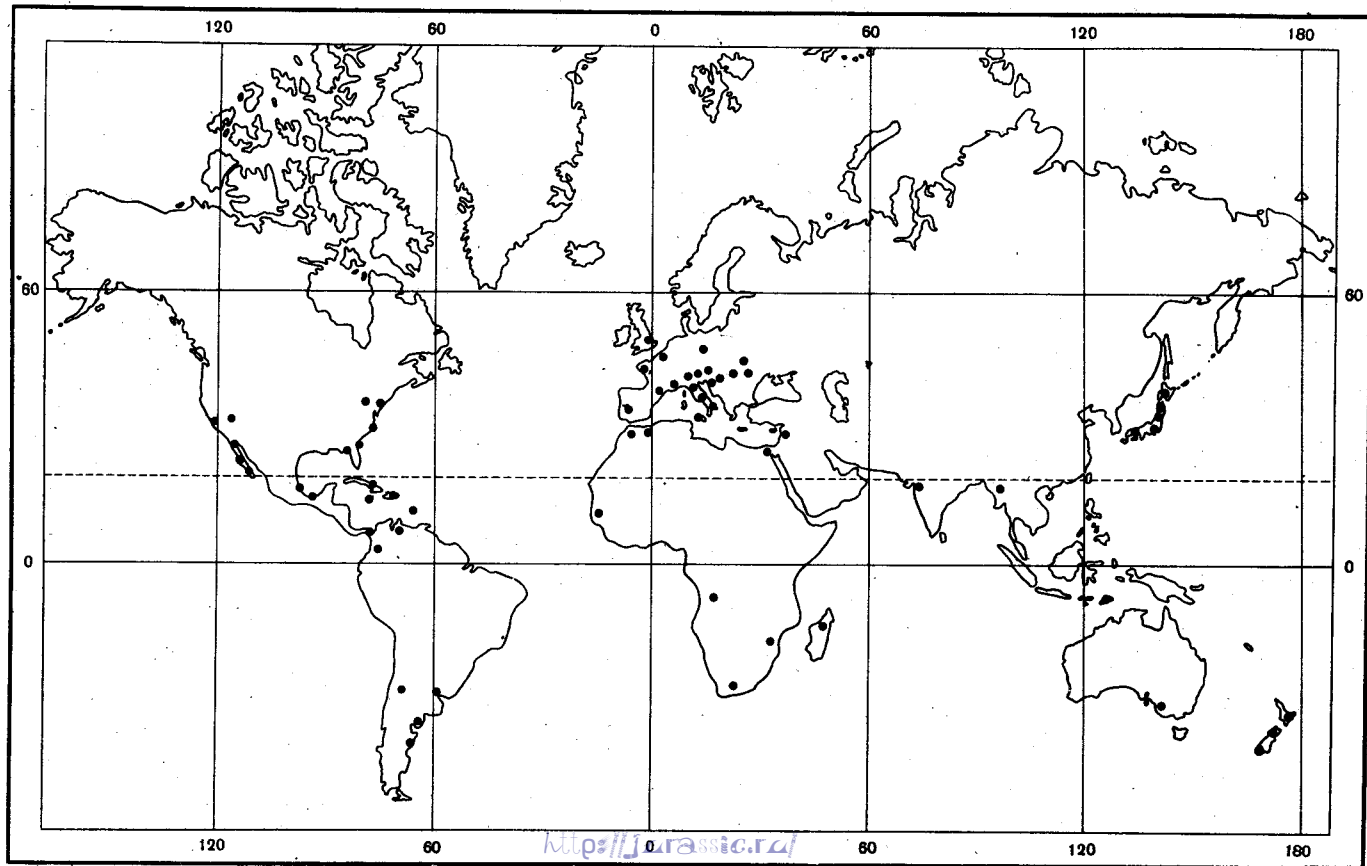


Рис. 18. Распространение видов рода *Megaselachus*

данным Лериша, встречен в миоцене (преимущественно бурдигал - гельвет) в 38 районах различных континентов, в сомнительном плиоцене - в одном пункте (Тоскана) и в плейстоцене - в одном пункте (США, Калифорния) [Jordan, Hannibal, 1923]. *O. hastalis* в работе Лериша [Leriche, 1936a] приведена для 42 районов земного шара в миоценовое время, для 9 районов - в плиоцене *Cosmopolitodus trigonodon* (Ag.) [Гликман, 1964a], а также в разных районах Тихого океана, данные "Челенджера" и "Альбатроса" для плейстоцена, что не верно [Беляев, Гликман, 1965] и плейстоцена одного пункта в Калифорнии, опять-таки данные Джордена и Ганнибала [Jordan, Hannibal, 1923], *Carcharodon megalodon* (*Megaselachus productus* (Ag.) + *M. megalodon* (Ag.)), согласно данным Лериша, встречается в миоцене 55 районов земного шара, в плиоцене - в 9 районах и в плейстоцене? - Калифорния [Jordan, Hannibal, 1923] и дно Тихого океана - данные экспедиции "Челенджера" и "Альбатроса".

Из всего сказанного следует сделать только один вывод: существование в плейстоцене комплекса пелагических видов, характерных для миоцена и уже в плиоцене сменившихся другим комплексом, неправомерно. Следует признать, что материалы Джордена и Ганнибала [Jordan, Hannibal, 1923] либо происходят из миоценовых отложений, либо переотложены в плейстоценовые слои.

Недостаточная изученность акул вне Западной Европы не позволяет дать глобальные схемы распространения акул в пределах многих интервалов геологического времени. Тем не менее даже то немногое, что сделано в этом смысле, позволит установить ряд видов с довольно широкими ареалами распространения, искусственно ограниченными недостаточной изученностью ихтиофауны отдельных континентов. С характером распространения подобных видов можно познакомиться на примере позднекайнозойского времени (здесь приведена только часть стратиграфически важных видов).

1. *Cosmopolitodus hastalis* (Ag.); бурдигал - гельвет. Западная Европа, Северная Америка (США), Южная Америка (Аргентина), Азия (Япония), Новая Зеландия; СССР - Устьюрт, Камчатка.

2. *C. xiphodon* (Ag.): тортон. Западная Европа, Новая Зеландия; СССР - Западная Украина (Львовская обл.) (табл. XXII, фиг. 1).

3. *C. trigonodon* (Ag.): верхний миоцен - плиоцен. Западная Европа, Северная Африка, Южная Америка (Аргентина), Новая Зеландия, Австралия.

4. *Megaselachus productus* (Ag.) = *Carcharodon polygyrus* Ag. = *C. chubutensis* Anegh.: аквитан - гельвет. Западная Европа, Северная и Южная Америка, Новая Зеландия, Африка (бассейн р. Конго); СССР - Западная Украина (Львовская обл.); Азия (Япония).

5. *M. megalodon* (Ag.): тортон - плиоцен. Западная Европа, Северная и Южная Америка, Азия (Япония), Новая Зеландия (рис. 18).

6. *Isurus oxurghinchus* Raf.: плиоцен - ныне. Западная Европа, Северная Африка.

7. *Lamiostoma belyaevi* Glück.: плиоцен - ныне. Западная Европа, Азия (Япония), Северная Америка (США). Ошибочно описывался

как *Isirus oxyrinchus* Raf. и *Oxyrhina* cfr. *gomphodon* Mull. et Henle, например, *Oxyrhina* cfr. *gomphodon* Vinassa de Regny P. 1889, p. 82 tav. II, fig. 10, или *Isurus hastalis* Ag. (Ishivara V., 1921, p. 62, Pl. X частично).

8. *Lamiostoma desori* (Ag.) (Sism.): нижний - средний миоцен. Западная Европа, Северная Америка (США); СССР - п-ов Мангышлак (карагиинская свита) (табл. XXVIII, фиг. 1-9, 11).

9. *Odontaspis crassidens* Ag.: бурдигал - гельвет. Западная Европа; СССР - Устюрт.

10. *Nuropirion acanthodon* Ler.: бурдигал - гельвет. Западная Европа; СССР - Мангышлак (карагиинская свита) (табл. XXXII, фиг. 18-20).

11. *Scoliodon taxandriae* Ler.: бурдигал - гельвет. Западная Европа, Азия (Бирма¹); СССР - Средняя Азия (сумсарские слои).

12. *Galeocerdo aduncus* Ag.: - бурдигал - тортон. Западная Европа, Северная Америка (США), Южная Америка (Аргентина), Африка (бассейн р. Конго); СССР - Средняя Азия (сумсарские слои).

13. *Galeocerdo cuvier* (Peron et Lesuer); верхний миоцен. Западная Европа, Северная Америка (США). (*G. arcticus* Faber. иногда описывается *G. aduncus* Ag.).

14. *Hemipristis serra* Ag.: бурдигал - тортон, верхний миоцен. Западная Европа, Северная Америка (США), Азия (Индия, о-в Ява), Африка (бассейн р. Конго); СССР - миоцен Украины [Рогович, 1860].

15. *Aetobatis arcuatus* Ag.: бурдигал - тортон. Западная Европа, Северная Америка (США), Африка (бассейн р. Конго), СССР - основание тархановского горизонта Устюрта, сумсарские слои Средней Азии.

16. *Anatodus von haastii* (Davis): бурдигал - гельвет. Западная Европа, Новая Зеландия (*Isurus benedeni* (Le Non) praemut. *bolde-riensis* Geyn van de, 1937).

17. *Anatodus benedeni* Le Non: тортон - плейстоцен. Западная Европа, Африка (бассейн р. Конго).

В палеогене характер распространения океанических видов акул такой же, как и в неогене. В этом можно наглядно убедиться на примере некоторых видов палеогена, общих для СССР (Казахстан, Средняя Азия), Западной Европы и США [Gibbes, 1849; Eastman, 1904; Fowler, 1911; Leriche, 1942].

Приведем здесь виды, которые неоднократно указывались для разбираемых районов: 1) *Otodus obliquus* (Ag.); 2) *Procarcharodon auriculatus* (Blain.); 3) *Procarcharodon debrayi* (Ler.); 4) *Procarcharodon sokolowi* (Jaek.); 5) *Procarcharodon turgidus* (Ag.); 6) *Striatolamia teretidens* (White); 7) *Striatolamia striata* (Winkl.); 8) *Striatolamia*

¹ Noetling F., 1901 под названием *Alopias vulpes* (non *A. vulpes* Gmelin), p. 373. Pl. XXV, fig. 7, a-c).

macrota (Ag.); 9) *Macrorhizodus americanus* (Ler.); 10) *Macrorhizodus praecursor* (Ler.); 11) *Galeicерdo latidens* A.; 12) *Myliobatus dixonii* Ag.; 13) *Aetobatis irregularis* Ag.; 14) *Odontaspis Winkleri* Ler.; 15) *Odontaspis vincenti* (Winkl.) Woodw., из США описан под названием *Lamna cuspidata* Ag. (частично); 16) *Jaekelotodus trigonalis* (Jaek.).

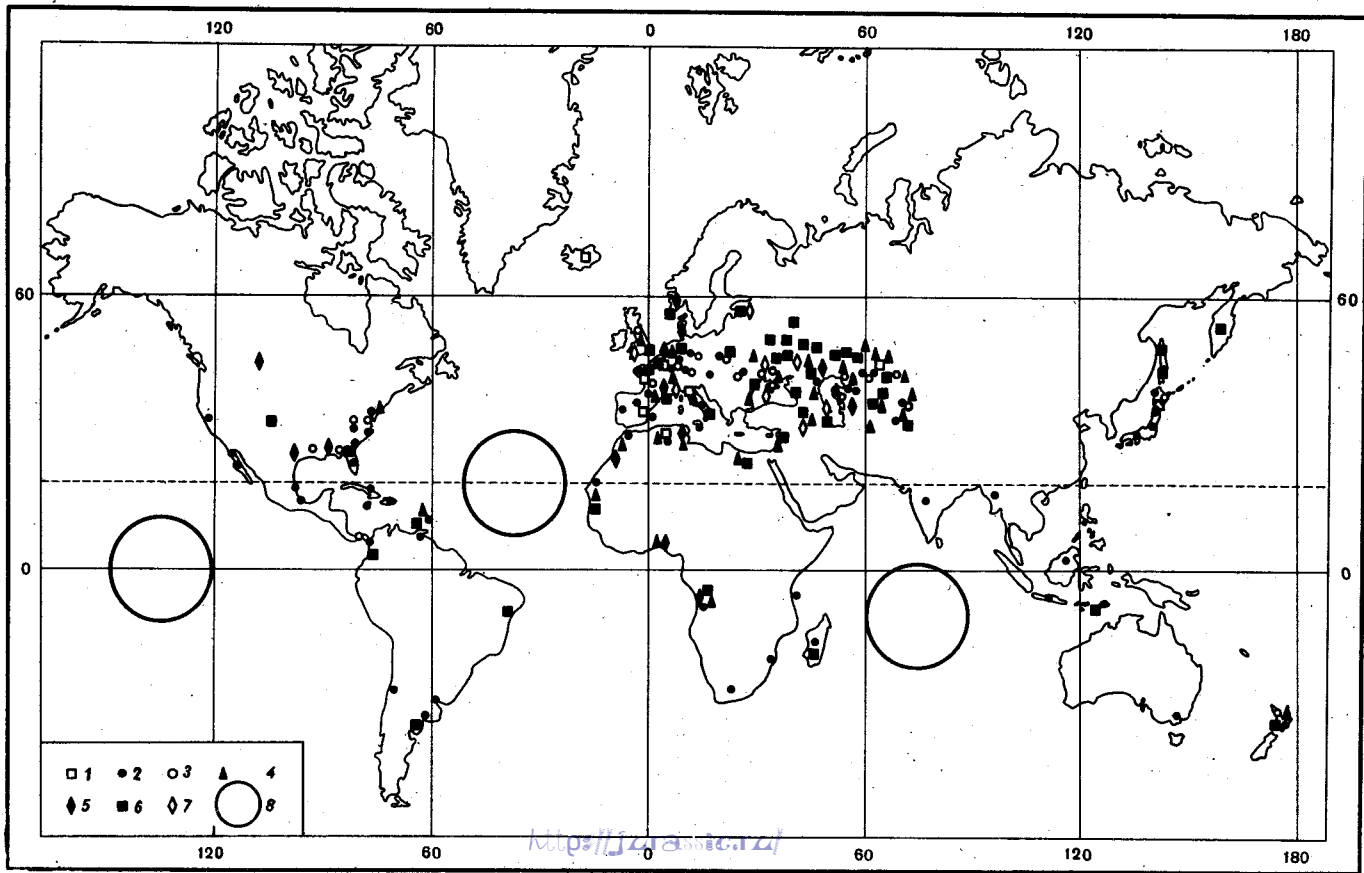
Из этих видов в Западной и Юго-Западной Африке (Нигерия - White, 1926; Ангола, бассейн р. Конго, Сенегал - Tesier, 1952) описаны виды 1, 7, 8, 9 и 11. Из Северной Африки (Алжир, Тунис, Марокко), Египет - Arambourg C., 1935, 1952; Strömer E., 1905a; виды: 1, 2, 4, 7, 11, 12, 14, 15 [*Procarcharodon sokolovi* (Jaek.)] под названием *Carcharodons aff./turgidus* описаны Strömer E., 1905a, p. 174, Taf. XV, 8-12. Вид 5 известен из Новой Зеландии (Davis, 1888 - *Carcharodon angustidens* p. 9, pl. I, fig. 4, 5 (non fig. 6)). Все эти виды приурочены к строго определенным интервалам геологического времени; за исключением видов 12, 13, 15, эти интервалы не превышают одного-двух веков [Гликман, 1964a].

Многие из перечисленных видов присутствуют на соответствующих стратиграфических уровнях в Поволжье, на Украине и на Кавказе.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ АКУЛ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

В русской и советской литературе неоднократно описывались остатки зубов, позвонков и плавниковых шипов акулосых рыб преимущественно с территории Русской платформы, Кавказа, Средней Азии и Прибалтики. Однако до настоящего времени, если не учитывать местонахождения, опубликованные в работах автора данной монографии, число известных точек, где были обнаружены остатки селажий, не превышало примерно двадцати. Это прежде всего местонахождения, описанные В.Киприяновым, А.Роговичем; И.Синцовым, В.Меннером и др. Ниже мы публикуем карту основных местонахождений зубов акул (в числе их многие публикуются впервые), чтобы дать примерное представление о геологическом и географическом распространении акулосых рыб в нашей стране (рис. 19).

Наиболее древние акулы известны из Восточной Сибири (Минусинская котловина), где были обнаружены остатки хрящевого черепа и зубов ктенакантов каменноугольного периода. Зубы этих морских акул часто встречаются также в Подмоскowie (Мячково, Таруса). Пермские акулы известны из солоноватоводных и пресноводных бассейнов Татарской АССР. Наибольший интерес представляет находка челюстей, части черепа, плавниковых шипов и зубов одного из видов другой крупной палеозойской группы акул - ксенакантов. Остатки триасовых морских акул (гибодонты, полиакродонты) обнаружены на о-ве Сахалин. Акулы подмосковной юры были описаны в 1935 г. в работе Н.Зонова и А.Хабакова. Отсюда известны *Sphenodus* и древнейшие семижаберные акулы рода *Notidanus*. Еще недавно, до реконструкции набережной р. Москвы, зубы юрских акул можно было находить в районе Киевского вокзала столицы.



Особенно широким распространением в СССР пользуются меловые и третичные акулы. При этом в отличие от всех регионов мира в СССР от альбского века до среднего миоцена селахий известны в отложениях всех веков без перерыва. Из поздне меловых и третичных отложений СССР известны все роды акулобразных этого времени, за исключением немногочисленных южных форм Африканского и Южно-Американского континентов и родо-эндемиков или родов с относительно узким распространением.

Большой интерес представляют остатки акул из поздне меловых пресноводных бассейнов Средней Азии и солоноватоводных третичных акул из тургайской серии Северного Приаралья и Устюрта.

Наиболее северной точкой, из которой известны акулы с нашей территории, следует считать Северную Камчатку, где В.Н.Синельниковой (ГИН АН СССР) обнаружены зубы неогенового рода *Cosmopolitodus*, широко распространенного по всему миру.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АКУЛ В МОРЯХ МЕЛОВОГО ПЕРИОДА В ПРЕДЕЛАХ СССР

Большинство родов и многие виды меловых акул имели широкое распространение (рис. 20-22).

Из доальбского нижнего мела остатки акул изучены очень слабо, если не считать работы по пресноводным акулам Англии и работы Пикте и Кампиша по акулам Франции [Pictet, Campiche, 1858]. У нас морские нижнемеловые акулы встречены в Крыму, прежде всего в бассейне р. Качи. В коллекции содержится один зуб *Sphenodus* из валанжина. Из готтерив-баррема — шесть зубов *Paraorthacodus* — 33,3%; *Pseudoisurus ex gr., macrorhiza* — 16,7% *Notidanus* — 16,7; 33,3%; восемь зубов из баррема *Paraorthacodus* — 12,5%; *Sphenodus* — 50%; *Ps. ex ge. macrorhiza* — 37,5%; из баррем-апта шесть зубов *Sphenodus* — 100%.

Во французском неокоме присутствует *Pseudoisurus ex gr. macrorhiza*. — этой общей для Франции и Крыма формой исчерпывается сходство рассматриваемых территорий. Во Франции в неокоме распространены роды *Eostriatolamia* и *Paraisurus* — оба рода на территории СССР впервые регистрируются только в альбе. Особый интерес представляют находки в нижнем мелу Крыма представителей рода *Sphenodus*, которые у нас описаны только из поздней юры Подмоскovie [Зонов, Хабаков, 1935]. Согласно Бемо, род *Sphenodus* в Европе распространен как в поздней юре, так и в раннем мелу [Beaumont, 1960]. Всего из доальбского нижнего мела исследован 21 экз.

Рис. 19. Изученность ископаемых акул земного шара

1 — плиоцен; 2 — миоцен; 3 — олигоцен; 4 — эоцен; 5 — палеоцен; 6 — верхний мел; 7 — нижний мел; 8 — многочисленные точки со дна океана

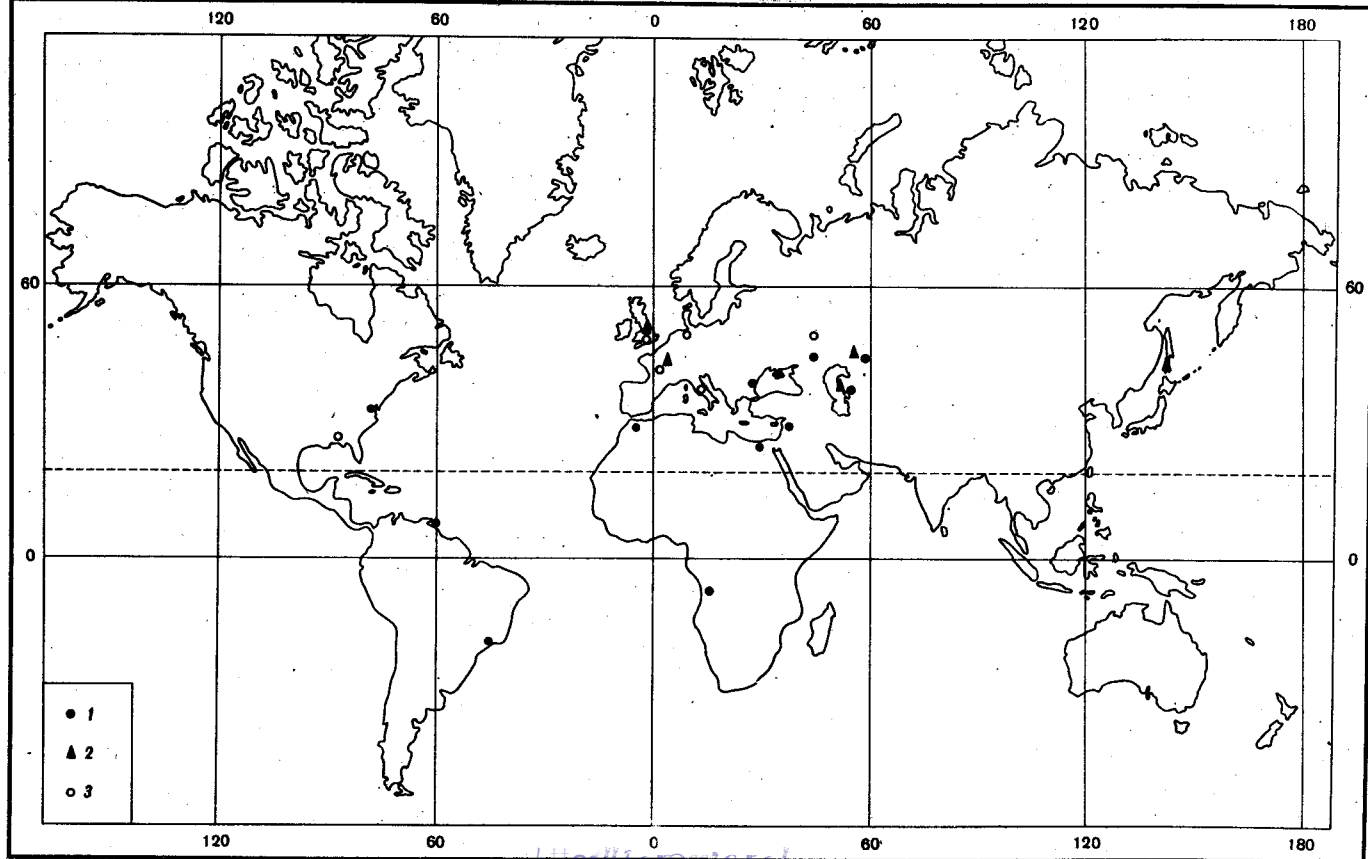


Рис. 20. Распространение в поздне мелу видов *Anacoras pristodontus* (1), *Ptychodus rugus* (2), *Ptychodus latissimus* (3)

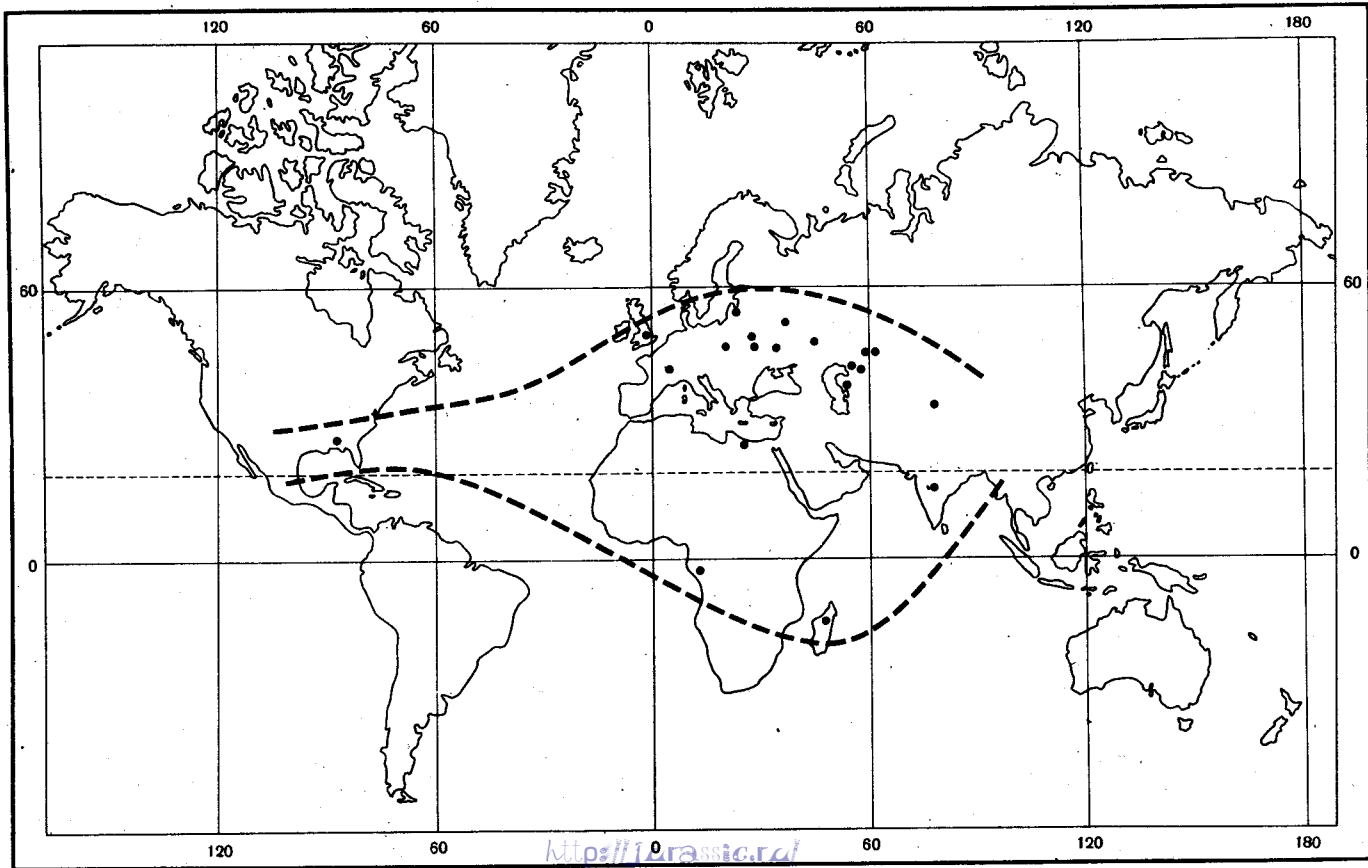


Рис. 21. Распространение видов рода *Палеоцера* в позднем мелу

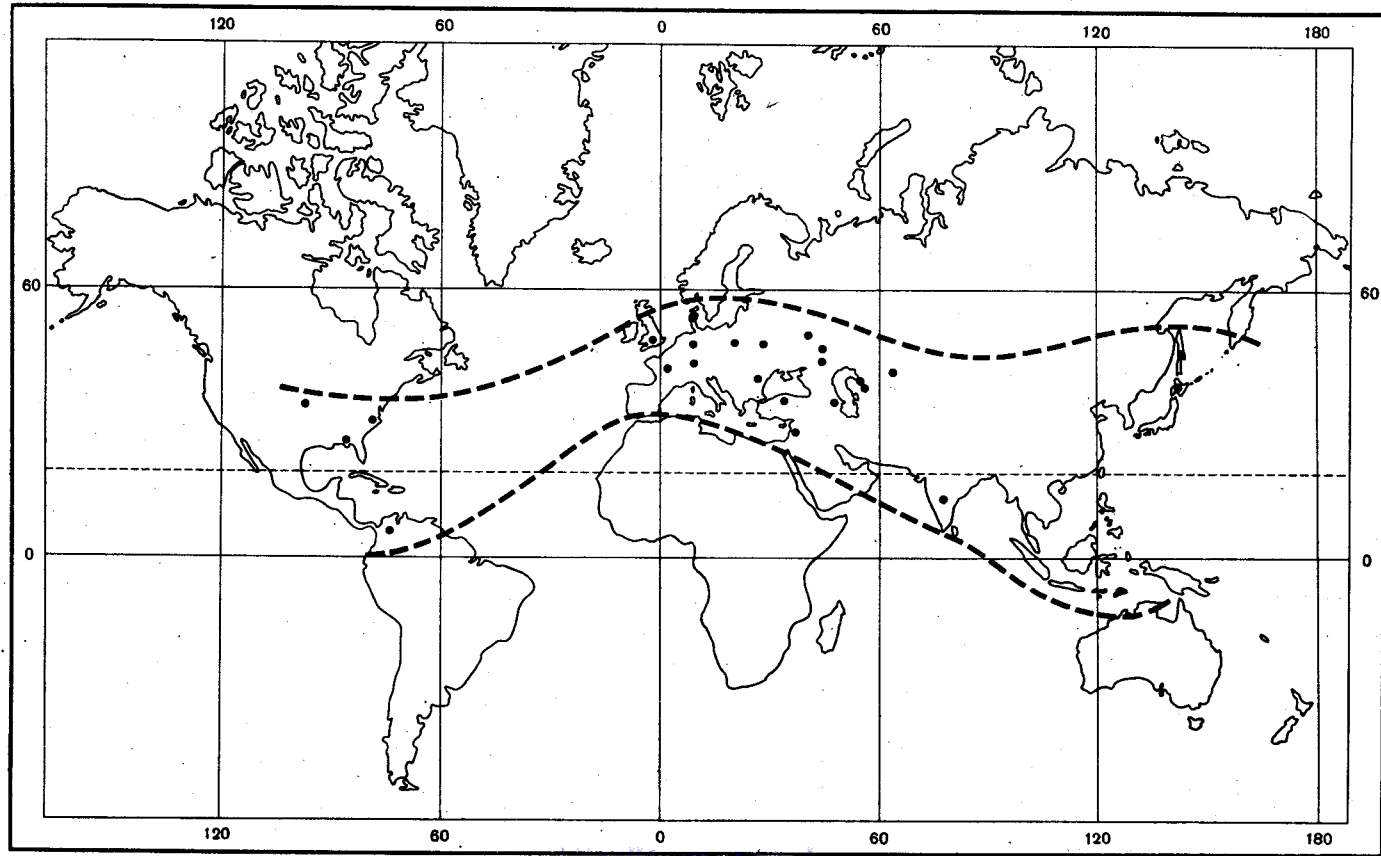


Рис. 22. Распространение видов рода *Ptychodus* в позднем мелу

Альб

С территории СССР из альбских отложений акулы известны почти исключительно из позднего альба. Несколько видов было описано Роговичем [1860] из альба окрестностей г. Канева и Далинкевичусом из Литвы [Dalinkevičius, 1935]. Две коллекции из окрестностей Канева (348 и 798 экз.) и коллекция из обнажения у д. Селище (ниже Канева) (399 экз.) показывают, что в этом районе преобладающим был вид *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) - 83,62; 92,35; 83,46%. Характерный для альба вид *Paraisurus macrohiza* [Pictet, Campiche, 1858] встречен только в одной пробе - 0,13%. Редки представители родов *Synechodus* - 2,58; 0,75; 1%; *Squatina* - 0; 0,25; 0,75%; *Cretoxyrhina* - 0,28; 0; 2,26%; только в одной пробе встречен род *Notidanus* - 0,38% и в одной - *Paraorthacodus* - 0,25%.

В альбских отложениях Каневского Приднепровья нацело отсутствуют представители родов *Squalus*, *Gyropleurodus*, *Meristodon*, *Polyacrodus* и *Cretaspis*. Иное распределение родового состава мы имеем для альба Литвы, где по коллекциям Р.А.Шважайте из д. Варейкяй Ионовского района ЛитССР сделаны сборы, дублирующие те, которые ранее были сделаны Далинкевичусом. В коллекции - 1768 экз. Здесь заметно падает удельный вес *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) - 23,2%; заметно возрастает значение родов *Squatina* - 19,9% и *Synechodus* - 11,6%. Присутствуют роды *Squalus* - 26,7%; *Gyropleurodus* - 2,1%; *Paraorthacodus* - 2,1%; *Meristodon* - 1,14%; *Polyacrodus* - 0,56%; *Eoanacorax* - 1,02%; *Batoidei* - 0,25%. Мало числен род *Cretoxyrhina* - 0,63%. Род *Cretaspis* отсутствует. Вид *Pseudoisurus* ex gr. *macrohiza*, как и в Каневском Приднепровье, представлен значительным количеством экземпляров - 11,03%, но, поскольку этот род крайне широко распространен и в значительной мере индифферентен к условиям обитания, на нем мы, как здесь, так и в дальнейшем, останавливаться не будем. Из Поволжья в коллекции содержится лишь одна проба из окрестностей г. Камышина - р. Бурлук (98 экз.) *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) - здесь 66,3%. Присутствуют роды: *Synechodus* - 3,06%; *Squatina* - 3,06%; *Squalus* - 2,04% и *Paraisurus* - 1,02%. Две пробы из Южного Приаралья (район г. Нукуса) дают другую картину распределения родов: *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) - 6,4 и 8,29%; *Cretaspis gigas* (Woodw.) - 74,25 и 77,62%. В большей пробе содержатся также *Meristodon* - 1,65%; *Cretolamna* - 0,82%; *Paraisurus macrohiza* [Pictet, Campiche, 1858] - 1,65%.

С Мангышлака (район колодца Бесокты) распределение родов следующее (точки 79, 67, 46, 187 экз.): *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) - 0; 8,95; 23,8; 30,78%; *Cretaspis gigas* (Woodw.) - 71,21; 46,76; 4,34; 1,62%. В двух пробах присутствует *Paraisurus macrohiza* [Pictet, Campiche, 1858] - 1,26; 2,17%. Во всех пробах присутствует род *Meristodon* - 2,53; 10,44; 2,17; 1,62%. Помимо этих проб, мы остановимся еще на четырех пробах из районов Уланек и Аксниртау на Мангышлаке. В этих пробах содержится 1, 4, 11. Зак. 1692

585, 365, 832 экз. Только в двух последних присутствует *Cretaspis gigas* (Wood.) - 0,81 и 0,24%; *Eostriatolamia gracilis* (Ag.) - соответственно 7,7; 18,1; 21,81; 9,24%; *Paraisurus* - 2,1; 0,51; 0,54; 1,2%. В двух пробах присутствует *Notidanus microdon* Ag. - 0,85; 0,72%; имеются представители семейства *Anacoracidae* - 5,6; 4,59; 9,98; 15,2%. Есть представители *Synechodus* и *Polyacrodus*. В трех из рассмотренных проб высокий процент у *Cretolamna* - 12,6; 22; 7,6%; *Cretoxyrhina* - 9,1; 19; 8,52%; *Pseudoisurus tomosus* - 0,7; 7,6; 2,16%. Все рассмотренные пробы можно разделить на две группы: группу северного типа - Литва, г. Канев, г. Камышин и группу южного типа - Южное Приаралье и Мангышлак. Северный тип характеризуется значительным содержанием в пробах *Eostriatolamia* (исключение Литва) и отсутствием в пробах зубов рода *Cretaspis*. Южный тип характеризуется обычно значительным содержанием в пробах зубов рода *Cretaspis* и малым содержанием зубов рода *Eostriatolamia*. Однако на Мангышлаке мы встречаемся с пробами, в которых содержание *Cretaspis* весьма высокое - 77,21%, в других же оно падает до 0. Очевидно, здесь мы имеем дело с теплыми или холодными течениями. В постальбское время эта дифференциация становится четче. Среди рассмотренных форм представители родов *Synechodus*, *Squalus*, *Paraorthacodus*, *Polyacrodus*, *Gyropleurodus*, *Squatina*, *Meristodon*, *Eoanacorax*, а также *Batoidei* - прибрежно-мелководные. Об этом свидетельствуют приспособление зубов большинства из этих родов к склерофагии, их малые размеры и распространение в прибрежно-мелководных фациях. То же относится к роду *Eostriatolomia*, *Pseudoisurus ex. gr. macrorhiza* (Cope), также распространен в прибрежно-мелководных фациях, однако он может выходить и в открытое море. Зубы акул родов *Cretoxyrhina*, *Cretolamna*, *Pseudoisurus ex. gr. tomosus* приспособлены к отрыванию крупных кусков мяса от больших животных, и потому их обладатели распространены в водах открытого моря и лишь изредка заходят на мелководья и подходят к берегу. Акулы рода *Cretaspis*, несмотря на крупные размеры их зубов, значительно чаще встречаются в мелководных бассейнах. Анализ материалов по альбу СССР свидетельствует о том, что все изученные пробы характеризуют прибрежно-мелководные фации. Три из рассмотренных проб соответствуют тем не менее участкам, относительно удаленным от берега, о чем свидетельствует высокий процент пелагических хищников - *Cretolamna*, *Cretoxyrhina* и *Pseudoisurus ex. gr. tomosus* Gl. Однако наличие в пробах зубов родов *Polyacrodus* - 0,24%, *Synechodus* - 0,7; 0,85; 0,12%, хотя и в малом числе, свидетельствует о переходном типе фаций от фаций мелкого моря к фациям средних глубин.

Наиболее богато видами местонахождение в Литве, здесь же присутствуют типичные литоральные виды родов *Gyropleurodus* и *Batoidei*. Всего по альбу СССР изучено 6353 экз. зубов. В альбе СССР, как и в других районах Европы, уже отсутствуют представители родов *Sphenodus* и *Asteracanthus*. Впервые появляются представители родов *Gyropleurodus* и *Cretaspis*.

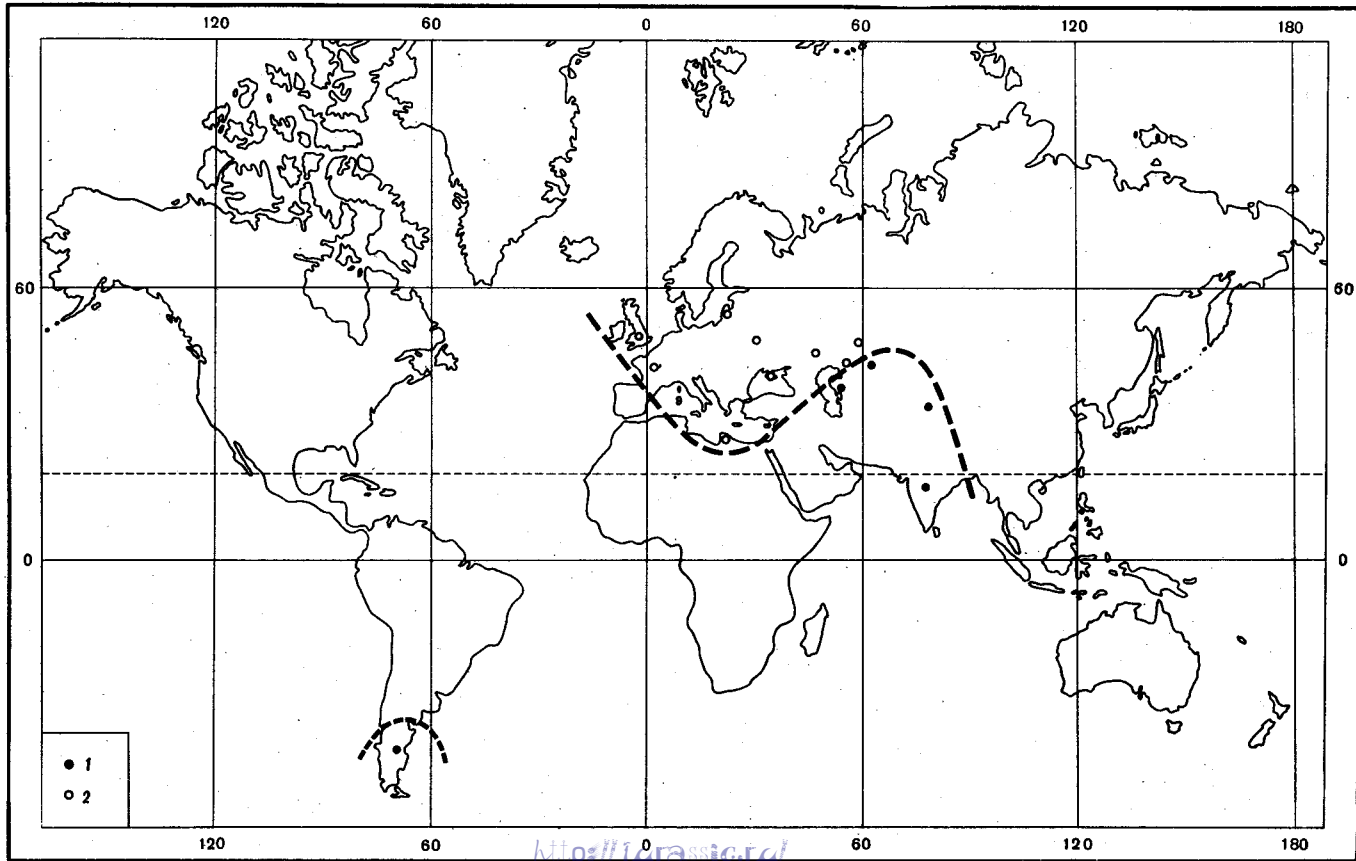
Сеноман

Нижний сеноман (зона *Palaeoanacorax volgensis*)

В пробе из Саратовского Поволжья (Нижняя Банновка) присутствует 74,2% *Eostriatolamia subulata* (Ag.). *Palaeoanacorax volgensis* Gl. - 6,76%. Есть *Synechodus* и *Squatina*, редки *Cretoxyrhina* - 0,77% и *Cretolamna* - 0,77%. Найден один зуб *Squalus* - 0,15%. Всего в пробе 651 зуб. В пробе из Яхромы Московской обл. *Eostriatolamia subulata* составляет 77,66%, а *Palaeoanacorax volgensis* - 8,88% (45 экз.). В Брянске на 309 экз. *Eostriatolamia subulata* составляет 74,75%, *Palaeoanacorax volgensis* - 4,53%, есть *Synechodus*, *Squatina*, *Paraorthacodus*. В Примугоджарье (р. Уил) *Eostriatolamia subulata* (Ag.) составляет 10,5%, *Scapanorhynchus eorhaphiodon* - 11,55%, *Palaeoanacorax volgensis* Gl. - 8,4%, *Cretaspis* - 2,1%. Здесь же присутствуют склерофаги *Acrodus* - 13,65% и *Polyacrodus* - 3,5%. Есть *Synechodus*, *Paraorthacodus* и *Meristodon* - 6,3%; в пробе 94 экз. Из района Нугайты (среднее течение р. Эмбы) на 99 экз. присутствует 24,2% *Eostriatolamia* + *Scapanorhynchus*; *Cretaspis* здесь 2%; *Meristodon* - 23,2, *Hybodus* - 2, *Polyaerodus* - 2, *Pseudoheterodontus* - 25,5, *Palaeoanacorax* - 1%. Присутствуют *Squatina*, *Synechodus* и один зуб *Squalus* - 1%. Всего изучено из нижнего сеномана 1764 зуба. В нижнем сеномане сохраняется намеченная в альбе зональность. Северный тип, характеризуемый значительным количеством зубов *Eostriatolamia* и отсутствием *Cretaspis* и *Scapanorhynchus*, мы встречаем в Саратовском Поволжье, в Подмоскowie и Брянске. В районах Примугоджарья и в среднем течении р. Эмбы мы наблюдаем южный тип. Если для северного типа *Eostriatolamia* составляет 74,2; 77,77 и 74,75%, то для южного типа падает до 10,5%. Здесь же присутствуют *Cretaspis* и *Scapanorhynchus*. Значительный процент склерофагов и мелких акул во всех разобранных пробах свидетельствует о мелководных фациях, из которых извлечены пробы. Род *Squalus* в разобранных пробах встречен только дважды - два зуба на 1622 экз. *Notidanus microdon* Ag. вовсе исчезает из нижнего сеномана.

Верхний сеноман (зона *Palaeoanacorax obliquus*)

Северный тип ихтиофауны характеризует Саратовское Поволжье, центральную часть Русской платформы (Дмитриев-Льговский) и Каневское Приднепровье, а также Мангышлак и Крым. Теплее в бассейнах рек Эмбы и Сагиза, где присутствуют как *Scapanorhynchus*, так и *Cretaspis*, и в Таджикистане (рис. 23). Все пробы характеризуют прибрежно-мелководные бассейны, кроме пробы из Мангышлака и Крыма, где очень высок процент *Cretolamna* и *Cretoxyrhina*. На Мангышлаке только *Eostriatolamia* и *Palaeoanacorax* в малом числе особей встречаются совместные с пелагическими видами, а в Крыму отсутствует *Eostriatolamia*, но дополнительно отмечается



http://www.issuel.com

Notidanus. Ни в той, ни в другой пробе нет прибрежно-мелководных видов. Указанные участки следует, таким образом, считать заметно более глубоководными, чем все остальные. Высокий процент *Cretoxyrhina* и *Cretolamna* в мелкозернистых белых песках Саратова и с. Увека свидетельствует о зоне, переходной от мелководья к глубоким водам. Всего по зоне изучено 44 375 зубов.

Поздний сеноман (зона *Palaeoanapora obliquus*)

Северный тип ихтиофауны характеризует Саратовское Поволжье, центральную часть Русской платформы (Брянск, Воронеж, р. Хопер), Мангышлак, Туаркыр. Несколько теплее в Примутоджарье и Северном Приаралье (есть *Cretaspis* и *Scapanorhynchus*) и в Туркмении.

В сеномане зоны *Palaeoanapora obliquus*, кроме прибрежных фаций, встречается заметное число фаций относительно глубоководных — это отчасти Брянск и особенно Воронеж, Мангышлак (Суллакапы и Бесокты); Большой Балхан и Туаркыр.

В этих пробах заметную роль играют *Cretoxyrhina*, *Pseudoisurus*, *Ptychodus*, *Palaeoanapora* и *Cretolamna*. Из этого следует, что все указанные формы выходят в открытое море. Причем *Palaeoanapora* в это время одинаково хорошо приспособлен и к обитанию на мелководье, и к жизни в открытом море. Наличие в фациях открытого моря рода *Ptychodus*, что особенно четко подтвердится на туронском материале, показывает, что вопреки сложившемуся мнению акулы этого рода не прибрежные склерофаги, а активные истребители головоногих моллюсков позднего мела. Всего по зоне изучено 9871 экз.

Турон

В Чехословакии, в центральной части Русской платформы (Белгородская обл. и Курск) сохраняется северный тип ихтиофауны. На Мангышлак местами проникают одиночные южные формы — *Scapanorhynchus* и *Cretaspis*. В Северном Приаралье теплее — здесь много *Cretaspis*. К теплолюбивым родам *Scapanorhynchus* и *Cretaspis* в Таджикистане прибавляется род *Rhaphiodus*. Анализ ихтиофауны показывает, что как в Чехословакии, так и на Русской платформе (Белгородская обл., Курская обл. — окрестности г. Курска), равно как и в Северном Приаралье, на Мангышлаке, Большом Балхане и Копетдаге, а также на юго-западе Дарваза, мы имеем дело с фациями открытого моря: здесь полностью отсутствуют прибрежно-мелководные виды, а находки зубов приурочены к известнякам и глинам.

Рис. 23. Распространение в сеномане теплолюбивых и холодолюбивых родов акул

1 — теплолюбивые — *Scapanorhynchus*, *Cretaspis*; 2 — холодолюбивый *Eostriatolamia*

О том же свидетельствует наличие крупных пелагических хищников, встречающихся в большом числе: им неизменно сопутствуют представители рода *Ptychodus*, процентное содержание остатков которых в пробах также резко возрастает. Всего в туроне изучено 659 экз.

Наконец, из отложений турон – сантона (точная датировка неизвестна) разных пунктов встречены единичные экземпляры зубов, всего 19 экз. Все до единого принадлежат роду *Ptychodus*.

Коньяк

В бассейне р. Эмбы из двух проб (60 и 50 экз.) присутствуют в значительном количестве пелагические формы. Есть *Ptychodus* и *Eostriatolamia*. Есть *Cretaspis* и *Scapanorhynchus*. В Кызылкуме, кроме того, присутствует род *Praeptychosoxa*, то же – в районе г. Нукуса. В Примугоджарье есть такие роды, как *Ptychodus*, *Polyacrodus*, *Synechodus*.

В коньякских отложениях как Западного Приаралья, так и Южного, в Примугоджарье и Кызылкуме, в Таджикистане и на Копетдаге комплекс акул не может быть назван ни прибрежно-мелководным, ни комплексом сугубо открытого моря. Акулы всех рассмотренных точек – переходного типа, а наиболее мелководно-прибрежный комплекс обнаружен в Примугоджарье. Море во всех указанных пунктах было достаточно прогреваемым, о чем свидетельствует низкий процент *Eostriatolamia* и значительное количество видов теплолюбивых. Всего изучено из коньякских отложений 1721 экз.

Нижний сантон

Всего из нижнего сантона изучено 997 экз.

На территории Русской платформы в нижнем сантоне (Саратов, Ульяновск) южные формы не зарегистрированы, и хотя материал не достоверен (8 экз.), он не противоречит большим пробам других возрастов (т.е. на протяжении всего позднего мела до сантона включительно) Русская платформа свободна от южной ихтиофауны. Видовой состав акул нижнего сантона свидетельствует об отсутствии в это время проб с прибрежно-мелководными формами.

Сантон. Три пробы из Таджикистана не могут быть датированы точнее. В них содержится 28 экз. В наибольшей – 24 экз. *Ptychosoaxa* – 20,8%, *Cretaspis* – 16,6, *Scapanorhynchus* – 29, *Rhabiodus* – 33,3%. Две другие пробы согласуются с первой (южный тип, открытое море). Северное Приаралье – 2 зуба рода *Hybodus*, Таджикистан (Исфара) – 1 зуб рода *Hybodus* и Кансай (Таджикская ССР) – проба из 105 экз. *Parapalaebates* – 19%, *Hybodus* – 80,15 и *Polyacrodus* – 0,95%.

Восточное Приаралье близ Корсакупая (Кара-Кудук) – 9 проб. Одна из них (114 экз.) *Hybodus* – 98,2%, *Parapalaebates* – 1,8%; 8 других – 29 экз., их них *Hybodus* – 23 экз. и *Parapalaebates* – 6 экз. Пробы из Северного Приаралья, из Восточного Приаралья

Кара-Кудук) и Исфары не оставляют сомнения в том, что формы, которые здесь встречены, принадлежат к видам пресноводного или слабосоленого бассейна, простиравшегося в сантоне от Ферганской долины узкой полосой в Приаралье. В пользу этого свидетельствуют однообразность видового состава и тот факт, что род *Nubodus* — раннемезозойский реликт сантона Азии — встречается как очень редкий компонент видового состава проб позднего мела, а род *Parapalaeognathus*, хотя и более молодой, никогда не встречается в значительном числе экземпляров. Помимо этого, зубы указанных родов распространены в красноцветных фациях Казахстана и Средней Азии и залегают в одних горизонтах с динозаврами и пресноводными черепаками. Всего из нерасчлененного сантона Таджикистана изучено 28 экз., из опресненных бассейнов Азии — 248 экз.

Верхний сантон

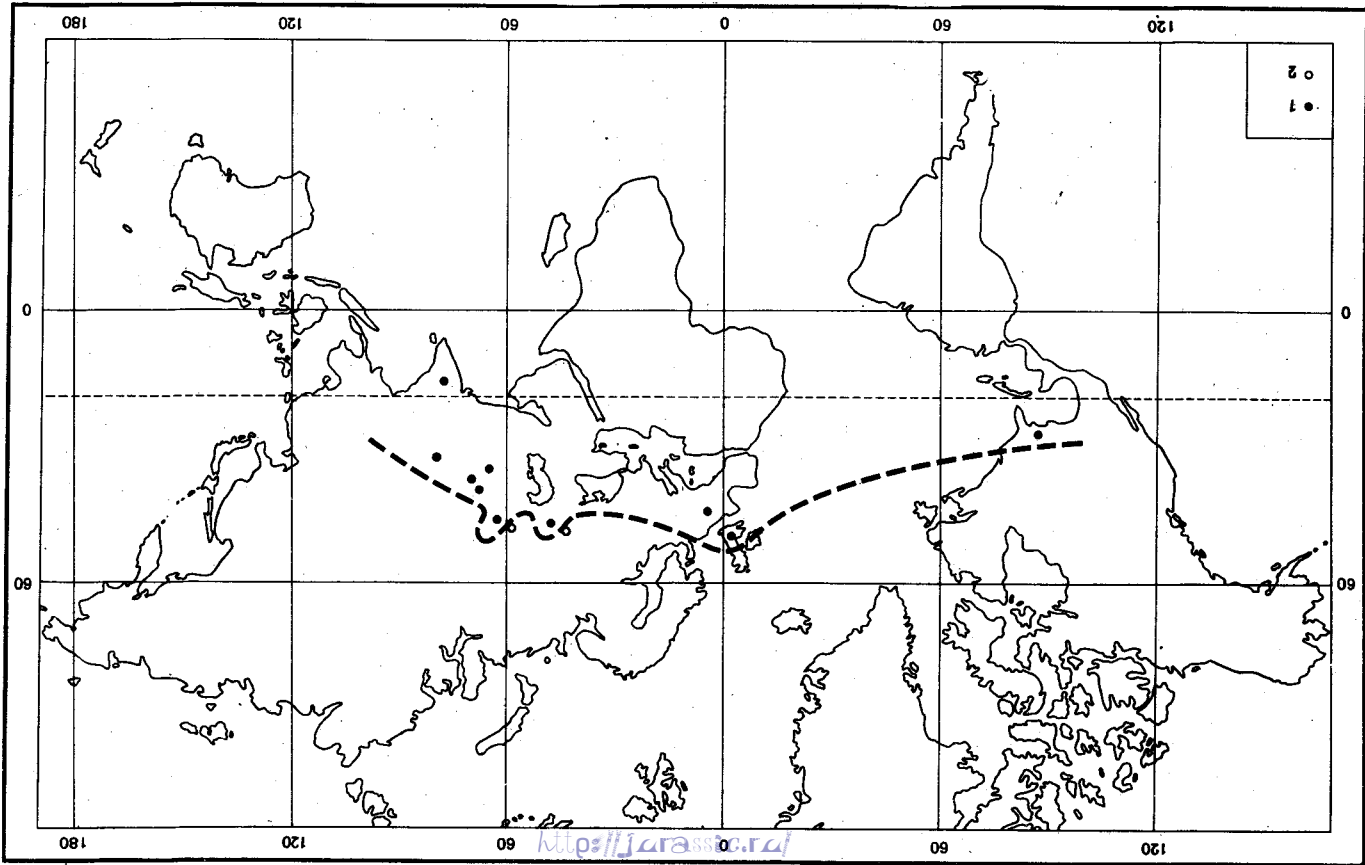
Река Эмба, проба 11 экз. *Rhaphiodus* — 9,1%, *Eostriatolamia* — 36,4, *Pseudocorax* — 9,1, *Microanacorax* — 9,1%. Южный Урал, окрестности г. Орска, есть *Cretaspis* — 33,3%, *Eostriatolamia* — 35,36, *Squalicorax* — 18,72, *Cretoxyrhina* — 18,2%; нет мелководно-прибрежных форм.

Из Примугоджарья много проб; в пробе с р. Тыкбутак (1463 экз.) содержится 8,7% *Squalicorax*, 1,97% *Cretaspis*, 18,36% *Eostriatolamia*, 40,39% *Scapanorhynchus*, много прибрежных видов. В других многочисленных пунктах Примугоджарья наблюдается та же картина, хотя процент встречаемости *Cretaspis* может падать от 0,2% (проба 2039 экз.) и даже до 0%, однако в той же пробе (сугубо прибрежной) присутствует до 49,87% *Scapanorhynchus rhaphiodon* (Ag.). В сантоне Примугоджарья встречаются *Squatina*, *Synechodus*, *Polyacrodus*, *Paraorthacodus*, "*Corax*" *jaekeli*, *Meristodon*, *Microanacorax*, *Batoidei*. В верхнем сантоне Малого Балхана встречены *Cretolamna* и *Squalicorax*: 2 пробы, 2 экз. Один экземпляр *Cretolamna* найден на Туаркыре. Всего по позднему сантону изучено 5178 экз.

Нижний кампан

Комплексы показывают, что все пробы следует относить к южному типу фауны, хотя в Кызылкуме и Таджикистане акулы южного типа встречаются в несравненно большем количестве, а *Eostriatolamia* отсутствует. В Примугоджарье в основном прибрежно-мелководные комплексы. Пробы, например, на р. Тыкбутак взяты почти на контактах с палеозойскими утесами Мугоджар. Другие пробы характеризуются умеренными глубинами. О глубоком море свидетельствуют находки родов *Cretolamna* и *Cretoxyrhina* из Туаркыра. Всего из нижнего кампана изучено 9855 экз.

В конце раннего кампана зональность становится более явной. В Примугоджарье в это время заметно холоднее, южные виды проливаются сюда в виде исключения. Аналогичным образом районы



Восточного и Западного Приаралья, бассейн Сырдарьи содержат только южные виды и лишь как исключение сюда проникают отдельные экземпляры *Eostriatolamia* (рис. 24). На Мангышлаке и Копетдаге в это время было относительно глубокое открытое море (Рагаанасогах, *Cretolamna*). В других районах умеренные глубины.

Верхний кампан

В позднем кампане четкая зональность отсутствует, и южные формы (*Rhaphiodus*) проникают далеко на север (Саратовское Поволжье) а северные - далеко на юг, Виды рода *Eostriatolamia* широко были распространены в Таджикистане и Южном Казахстане. Лишь в хорошо прогреваемых водах на территории Кызылкума в это время по-прежнему обитают южные формы. Наиболее мелководные комплексы известны для этого времени из Таджикистана. Другие пробы характеризуют умеренно глубокие виды. Всего из позднего кампана изучено 12 655 экз.

Маастрихт

В Волгоградской обл., в Примугоджарье и в Крыму присутствует *Eostriatolamia*, и здесь нет представителей южного типа ихтиофауны. Наоборот, на Туаркыре (*Ginglymostoma*, *Cretolamna caraibea*) и в Армении (*Cretolamna caraibea*, *Scapanorhynchus*, *Cretaspis*) присутствуют южные формы и отсутствуют северные, зональность в маастрихте выражена четко. К прибрежно-мелководным пробам следует отнести пробу из Армении и Туаркыра. Всего из маастрихта изучено 290 экз.

Датский ярус

Из с. Лысые Горы Саратовской обл. имеется проба - 211 экз. Здесь много *Odontaspis* - 62,4%, *Eostriatolamia* - 22,56%, есть *Notidanus*, *Scyliorhinus*, *Squalus*, *Euchlaodus*, *Synechodus*, *Otodus*.

На Украине проба из "монского" яруса Сумы - 14 экз. *Eostriatolamia* - 21,45%, *Striatolamia* - 28,6%, *Odontaspis* - 50,05%. Там же - Лузановка Черкасской обл., "монский" ярус 66 экз. - 77,1 - *Odontaspis*, 12,08 - *Striatolamia*, 3,02 - *Otodus*, *Palaeohypotodus* - 3,02%, *Notidanus*, *Myliobatis* *Pseudoheterodontus*.

Из Крыма (Мичурино, Залесное, Альминский карьер, Малосадовое, Айлякма-Кая) из датского яруса в коллекции единичные экземпляры

Рис. 24. Распространение в нижнем кампане теплолюбивых и холодолюбивых родов акул

1 - теплолюбивые - *Scapanorhynchus*, *Cretaspis*, *Rhaphiodus*; 2 - холодолюбивый *Eostriatolamia*

Таблица 5

Распространение некоторых акул верхнего мела, имеющих стратиграфическое значение

Семейство, род, вид	Ярус								
	Верхний альб	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Нижний кампан	Верхний кампан	Маастрихт	Датский
Anacoracidae	-	+	+	+	+	+	+	+	-
Palaeoanacorax	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Anacorax	-	-	-	-	+	+	+	+	-
Hybodus	+	+	+	+	+	+	+	-	-
Paraisurus	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Euchlaodus	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ptichodus sulcidens	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Ptychodontidae	+	+	+	+	+	+	+	-	-
Squalus	+	+	-	-	-	+	-	-	+
Cretoxyrhina denticulata	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Pseudoisurus	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pseudoisurus macrorhiza	-	+	+	+	+	+	+	-	-
Eustriatolamia venusta	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Notidanus loozi	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Gyropleurodus canaliculatus	-	+	-	-	-	-	-	-	-

ры: 4 экз. *Odontaspis*, 1 экз. *Otodus*, 1 экз. *Striatolamia*. Из д-Рг. с р. Качи - 1 экз. *Muliobatus* и 1 экз. *Odontaspis*. Из монса Танкового и Бахчисарая - 5 экз. *Odontaspis* и 1 экз. *Pseudoheterodontus*.

С Мангышлака (район Таушика) из датского яруса проба - 238 экз. *Odontaspis* - 31,95%, *Eoxyphodolamia* - 18,9%, *Striatolamia* - 31,95%, *Scyliorhinus* - 5,46%, *Palaeohypotodus*, *Otodus*, *Dalatiidae*, *Notidanus*, *Gyropleurodus*, *Synechodus*, *Galeorhinus*. С хребта Кауше известны *Eoxyphodolamia* - 13,35%, *Scyliorhinus* - 11,57% (проба 113 экз.). Из Бурлю (12 экз.) - *Otodus* - 58,31%, *Eostriatolamia* - 16,66%, *Odontaspis* - 24,99%.

Зональности в датское время отметить не удается. Комплексы в Поволжье и на Мангышлаке (преимущественно) прибрежно-мелководные. В Крыму и на Мангышлаке, например у колодца Бурлю

Содержание разных семейств в меловых отложениях различных пунктов СССР

Род, вид	Содержание семейств, %														
	№ пробы	341	343	342	340	1	2	7	6	112	5	59	506	511	454
	Число зубов	1	6	8	6	98	399	798	348	1768	79	67	187	585	19
	Возраст	val	g-b	b	b-apt	alb	alb	alb	alb	alb	alb	alb	alb	alb	alb
	Район	Кр.	Кр.	Кр.	Кр.	По.	Ук.	Ук.	Ук.	Л.	М.	М.	М.	М.	М.
<i>Notidanus ex gr. microdon</i>		+						0,38							0,85
<i>Polyacrodus</i>										0,56			3,78		
<i>Gyropleurodus</i>										2,1					
<i>Meristodon</i>								1		1,14	2,53	10,44	1,62		
<i>Squatina</i>					3,06	0,75	0,25			19,9			2,16		
<i>Squalus</i>					2,04					26,7					
<i>Synechodus ex gr. dispar</i>					3,06	1	6	2,58	11,6				2,16	0,85	
<i>Hybodus</i>															
" <i>Corax</i> " <i>jaekeli</i>															
<i>Scyliorhinus</i>		+	12,5				0,25			2,1			0,54		
<i>Paraorthacodus ex gr. recurvus</i>		+	37,5		24,5	12,28	6,02	13,50	11,03	16,45	32,85	59,92	27,3	42	
<i>Pseudoisurus ex gr. macrorhiza</i>													7,6	31,5	
<i>Pseudoisurus ex gr. tomosus</i>					66,3	83,46	92,35	83,62	23,2		8,95	30,78	18,1		
<i>Eostria olania ex gr. subulata</i>												0,59	22		
<i>Cretolamna ex gr. appendiculata</i>						2,26		0,28	0,63	2,53		3,78	19	5,3	
<i>Cretoxyrhina ex gr. denticulata</i>															
<i>Scapanorhynchus ex gr. eorhaphiodon</i>		+	+	50	100										
<i>Sphenodus</i>										77,21	47,76	1,62		21,2	
<i>Cretaspis ex gr. gigas</i>												1,08	4,59		
<i>Corina ex gr. primaeva</i>															
<i>Palaeoanacorax ex gr. volgensis</i>															
<i>Acrodus</i>															
<i>Ptychodus</i>															
<i>Pseudoheterodontus</i>										0,25					
<i>Batoidei</i>					1,02		0,13				1,26			0,51	
<i>Paraisurus macrorhiza</i>										1,02					
<i>Eoanacorax dalinkeviciusi</i>															
<i>Rhaphiodus ex gr. texanus</i>															

<http://www.zoo.ru>

Таблица 6 (продолжение)

Род, вид	Содержание селахий, %														
	№ пробы	558	512	513	3	273	18	23	17	415	437	54	190	460	10
	Число зубов	144	365	832	31	362	651	45	309	94	285	99	142	43	415
	Возраст	alb	alb	alb	alb	alb	см ₁	см ₁	см ₁	см ₁	см ₁	см ₁	см ₁	см ₁	см ₁
Район	М.	М.	М.	Ю.П.	Ю.П.	По	Р.П.	Р.П.	Прм.	Прм.	Пр.	Пр.	М.	По.	
Notidanus ex gr. microdon				0,72											
Polyacrodus		0,27	0,24						3,15	0,35	2	0,7			
Gyropleurodus															
Meristodon					1,65				6,3	5,6	23,2	23,23		0,24	
Squatina						2		0,32		1,4	1	1,41			
Squalus						0,15					1				
Synechodus ex gr. dispar	0,7	7,29	0,12						1,63	3,15	1,05	3	1,41	9,28	3,13
Hybodus												2			0,24
"Corax" jaekeli															
Scyliorhinus								1,3	1,05						0,24
Paraorthacodus ex gr. recurvus	61,5	55,89	55,2	19,38	9,97	13,68	13,39	14,9	33,6	21,35	15,1	21,82	39,66	9,64	
Pseudoisurus ex gr. macrorhiza	0,7		2,16						2,1						
Pseudoisurus ex gr. tomosus	7,7	21,81	9,24	6,46	8,29	74,2	77,77	74,75	10,5	51,45	24,2	42,34	37,14	80,72	
Eostriatolamia ex gr. subulata	12,6	1,62	7,18		0,82	0,77		1,63					2,32		
Cretolamna ex gr. appendiculata	9,1	1,08	8,52			0,77		0,97	3,15	0,35				0,48	
Cretoxyrhina ex gr. denticulata									11,55	1		17,6			
Scapanorhynchus ex gr. eorhaphiodon															
Sphenodus		0,81	0,24	23	77,62				2,1	0,7	2	1,41			
Cretaspis ex gr. gigas	5,6	9,98	15,12												
Corina ex gr. primaeva						6,76	8,88	4,53	8,4	8,05	1	4,22	11,6	5,3	
Palaeoanacorax ex gr. volgensis									13,65	0,35		0,7			
Acrodus										0,35					
Ptychodus										8,75	25,5	2,11			
Pseudoheterodontus															
Batoidei															
Paraisurus macrorhiza	2,1	0,54	1,2		1,65										
Eoanacorax dalinkeviciusi															
Rhaphiodus ex gr. texanus															

Таблица 6 (продолжение)

Род, вид	Содержание селахий, %														
	№ пробы	522	521	519	410	16	8	19	26	21	279	438	380	55	47
	Число зубов	1358	1906	20837	3584	992	1567	113	44	77	25	104	37	56	825
	Возраст	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂	см ¹ ₂
Район	По	По	По	По	По	По	По	По	Р.П.	Р.П.	Ук.	Прм.	Прм.	Прм.	Пр.
Notidanus ex gr. microdon	0,15	0,52	0,15		0,1										
Polyacrodus															
Gyropleurodus	0,07		0,61										5,4		8,8
Meristodon	0,07	0,1	0,20	0,38	1,1	0,25			2,27			1,92		3,57	0,5
Squatina		0,005													
Squalus	1,46	0,36	3,01	2,46	3,54	3,2	0,9			2,13	4	2,88		3,57	1
Synechodus ex gr. dispar															
Hybodus			0,105												
"Corax" jaekeli															
Scyliorhinus	0,07	3,33	0,35	0,16		0,25	0,9								
Paraorthacodus ex gr. recurvus	30,95	38,12	22,40	9,43	14,65	21,9	39,82	34,05	25,56	68		8,64	27	32,15	34,6
Pseudoisurus ex gr. macrorhiza			0,03												0,2
Pseudoisurus ex gr. tomosus	45,19	34,32		84,3	76,56	69,3	44,25	60,96	51,12	28		64,32	13,5	28,58	37,6
Eostriatolamia ex gr. subulata	10,66	8,06	1,57	0,16	0,1	0,39	4,43		2,27			0,96	1,8	61,8	0,6
Cretolamna ex gr. appendiculata	6,72	10,61	1,75	0,03		0,44	1,79						45,9	1,8	2,7
Cretoxyrhina ex gr. denticulata														3,57	3,6
Scapanorhynchus ex gr. eorhaphiodon															
Sphenodus													5,4		8,8
Cretaspis ex gr. gigas															
Corina ex gr. primaeva	3,36	3,48	4,83	2,86	4,65	4,2	8			21,3		21,12	8,1	25	7
Palaeoanacorax ex gr. volgensis		0,21	0,65												0,4
Acrodus															
Ptychodus															2
Pseudoheterodontus			0,005												
Batoidei															
Paraisurus macrorhiza															
Eoanacorax dalinkeviciusi															
Rhabiodus ex gr. texanus															

Таблица 6 (продолжение)

Род, вид	Содержание селахий, %															
	№ пробы	48	49	51	46	45	39	61	459	516	219	393	409	9	14	
	Число зубов	553	1823	4183	905	1207	965	55	28	26	5	41	295	255	416	
	Возраст	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ¹	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²
	Район	Пр.	Пр.	Пр.	Пр.	Пр.	Пр.	М.	М.	Кр.	Ю.П.	Т.	По	По	По	
Notidanus ex gr. microdon																
Polyacrodus	0,36	1,0	0,1	0,5	0,33					3,85					0,24	
Gyropseudodus			0,1	0,1												
Meristodon	0,72	12,9	3	2,6	14	3,32										
Squatina	0,18	0,3	1,3	0,6		0,1						0,68	2,22	0,24		
Squalus		0,1	0,1			0,1										
Synechodus ex gr. dispar	0,36	0,8	3,2	1,5	0,25	1,76							2,72	7,11	5,2	
Hybodius																
"Corax" jaekeli																
Scylliorhinus																
Paraorthacodus ex gr. recurvus			0,1			0,1							0,68	0,44		
Pseudoisurus ex gr. macrorhiza	21,26	28,7	19,5	26	36,12	28,7			57,6	3,85		14,6	10,8	6,22	10,57	
Pseudoisurus ex gr. tomosus		1,4	0,1	0,3	1,83	0,52			3,57			2,44	0,34			
Eostriatolamia ex gr. subulata	48,1	18,6	59,2	41,7	18,2	49,12	5,46	7,14			+	14,6	75,2	76,44	72,11	
Cretolamna ex gr. appendiculata	0,18	0,9	0,1	0,5	1,4	0,41	27,3	7,14	15,4		+		0,68	1,33	0,49	
Cretoxyrhina ex gr. denticulata	8,15	15,4	0,6	2,4	22,4	2,59	65,62	14,28	69,3						0,98	
Scapanorhynchus ex gr. eorhaphiodon	7,94	1,25	4,2	3	0,58	3,53						7,3				
Sphenodus																
Cretaspis ex gr. gigas	0,72	12,9	3	2,6	14	3,32	-	10,71			+	36,5				
Corina ex gr. primaeva																
Palaeoanacorax ex gr. volgensis	12,67	4,9	7,7	15,6	3,07	9,33	1,82			3,85		2,44	7,48	6,22	9,3	
Acrodus		3,0	0,5	1,4	0,33	0,2										
Ptychodus										3,85			0,68		0,7	
Pseudoheterodontus		8	3,1	1,5	0,91											
Batoidei		0,1	0,1													
Paraisurus macrorhiza																
Eoanacorax dalinkeviciusi																
Rhaphiodus ex gr. texanus																

Таблица 6 (продолжение)

Род, вид	Содержание сельхий. %													
	№ пробы	13	520	31	333	22	425	227	69	64	518	62	63	347
	Число зубов	400	7421	34	39	64	556	51	33	157	40	56	16	2
	Возраст	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²	см ₂ ²
Район	По	По	Р.П.	Р.П.	Р.П.	Прм.	С.П.	М.	М.	М.	М.	Бол.Бал.	Тур.	
Notidanus ex gr. microdon														
Polyacrodus	1	0,30					0,36							
Gyropleurodus	0,25	0,13						9,8						
Meristodon	2	2,14		2,56			0,36							
Squatina														
Squalus	5	6,81		5,12	9,37	0,9	1,96			1,92				
Synechodus ex gr. dispar														
Hybodus		0,02												
"Corax" jaekeli														
Scylliorhinus	0,25	0,17			1,56									
Paraorthacodus ex gr. recurvus	10	15,34	32,34	17,92	6,25	22,5	27,44	63,63	31,36	25	35,7	37,5		
Pseudoisurus ex gr. macrorhiza		0,24	2,94				1,96						6,25	
Pseudoisurus ex gr. tomosus	64	60,88	14,7	35,84	71,87	32,4	37,24	18,18	45,44	20	17,8			
Eostriatolamia ex gr. subulata	0,5	0,98	5,88	7,68		2,7		9,09	2,56	10	26,8	12,5	+	
Cretolamna ex gr. appendiculata	0,25	0,40	38,22		1,56	1,26		6,06	5,76	17,5	7,14	25		
Cretoxyrhina ex gr. denticulata						15,48								
Scapanorhynchus ex gr. eorhaphiodon														
Sphenodus						1,98	15,68						12,5	+
Cretaspis ex gr. gigas														
Corina ex gr. primaeva	14,75	10,98		25,6	7,81	21,24	5,88	3,03	13,44	7,5	10,7	6,25		
Palaeoanacorax ex gr. volgensis		0,05				0,36								
Acrodus	1,25	1,13	5,88	5,12	1,56	0,54				20	1,78			
Ptychodus														
Pseudoheterodontus	0,25	0,36												
Batoidei														
Paraisurus macrorhiza														
Eoanacorax dalinkeviciusi														
Rhaphiodus ex gr. texanus														

Род, вид	Содержание селахий, %														
	№ пробы	33	255	433	32	510	507	57	505	72	345	329	270	73	68
	Число зубов	3	18	3	54	32	30	82	15	1	83	73	58	4	1
	Возраст	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t ₁	t	t
Район	Р.П.	С.П.	Прм.	Р.П.	М.	М.	М.	М.	Тур.	Т.	Т.	Т.	Тур.	Тур.	
Notidanus ex gr. microdon															
Polyacrodus												1,37			
Gyropleurodus															
Meristodon											1,2				
Squatina															
Squalus															
Synechodus ex gr. dispar												1,2			
Hybodus															
"Corax" jaekeli															
Scyliorhinus															
Paraorthacodus ex gr. recurvus															
Pseudoisurus ex gr. macrorhiza		22,2			28,17	10	29,27	13,4		12,05	10,96				
Pseudoisurus ex gr. tomosus								6,7	+		1,37	18,95			
Eostriatolamia ex gr. subulata		38,8			37	6,26	16,7			3,61	13,7				
Cretolamna ex gr. appendiculata					24,05	6,26	13,36	23,17	33,5						+
Cretoxyrhina ex gr. denticulata	+				46,25	12,52		21,95							
Scapanorhynchus ex gr. eorhaphiodon	+									30,13	20,55	15,52			
Sphenodus															
Cretaspis ex gr. gigas		22,2						1,22		12,05	9,59	10,34			
Corina ex gr. primaeva															
Palaeoanacorax ex gr. volgensis		16,8	+		1,85	30		13,4		2,41		25,86			
Acrodus															
Ptychodus	+				16,65	46,95	30	24,39	33,5				10,34	+	
Pseudoheterodontus															
Batoidei															
Paraisurus macrorhiza											2,41				
Eoanacorax dalinkeviciusi															
Rhaphiodus ex gr. texanus															
										34,95	42,47	18,95			

Легенда: val - валанжин; g - готтерив; b - барем; alb - альб; см - сеноман; t - турон; Кр. - Крым; По - Поволжье; Ук. - Украина; Л. - Литва; М. - Мангышлак; Ю.П. - Южное Приаралье; Р.П. - Русская Платформа; Прм. - Примугоджарье; Пр. - Приаралье; Т. - Таджикистан; С.П. - Северное Приаралье; Бол.Бал. - Большой Балхан; Тур. - Туркмения.

(впадина Карагие), комплексы открытого моря. Всего по датскому времени изучено 818 экз.

Из Гоби (МНР), из Тушэга, имеется проба, в которой содержится 23 экз., из них 17 зубов и 6 ихтиодорулитов, они принадлежат одному роду *Gobiodus*. Возраст этих отложений определяется предположительно альбским. Данный род безусловно пресноводный.

Данные по палеогену частично приведены в статье Л.С.Гликмана и А.С.Столярова [1966]. В палеогене и неогене зональность заметно меньшая, чем в меловое время. В олигоцене и миоцене на территории СССР существовали значительные опресненные бассейны с резко обедненным видовым составом акул — 1–3 вида, преимущественно рода *Odontaspis*. Во всех случаях остатки массовые. Пресноводные бассейны в это время занимали территорию нынешнего Устьюрта, Северного Приаралья и плато Челкар–Нура. В тех же районах (Устьюрт и Северное Приаралье) для того же времени характерны отдельные горизонты, свидетельствующие о кратковременных морских трансгрессиях (табл. 5 и 6).

В табл. 6 приведены данные по процентному распределению зубов акул в пробах из валанжина — турона СССР. Из нее следует, что за указанный интервал времени происходит резкое изменение в распределении родового состава акул на территории СССР.

ВЫВОДЫ

1. Малое число океанических видов акул в каждом временном интервале, возможность построения четких филетических рядов этих видов, их всемирное (или близкое к этому) распространение (и во многих случаях массовость остатков) позволяют приписывать этой группе ведущее стратиграфическое значение.

2. Непременными условиями успешного использования этой группы в межконтинентальной стратиграфии являются: а) переописание видов и уточнение стратиграфических привязок, опубликованных в XIX и начале XX в.; б) приведение максимально большого числа изображений широко распространенных видов, как правило приведенных в монографиях без иллюстраций; в) проведение исследования почти не изученных акул Тихоокеанской провинции Азии.

3. Многие палеонтологи грешат описанием (по трудноопределимым или недостаточно полным материалам) видов, соответствующих данному стратиграфическому уровню. Практика подобных описаний в применении к видам акул, при крайней бедности их видового состава и при их межконтинентальном распространении, вдвойне пагубна. Ввиду крайне широкого распространения акул в осадках мезозоя и кайнозоя СССР геологам следует повысить интерес к сбору остатков акул, сопровождая эти сборы возможно более точными привязками.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АКУЛ

Зубы акул могут быть большим подспорьем в решении вопросов дробной стратиграфии мела и особенно кайнозоя, а также для целей межрегиональных и межконтинентальных корреляций. Эффективность и того и другого неоднократно доказывается в многочисленных работах Лериша, Уайта, Дартвела и Казье и некоторых других авторов.

Основными достоинствами акул, как группы высокого стратиграфического значения, следует считать: слабую радиацию и малое число видов, характеризующих тот или иной век; ультраэврибионтность (для nektonных групп), что приводит к независимости распространения ископаемых остатков от фауны; очень широкие ареалы распространения, вплоть до космополитизма; высокие темпы эволюции; массовую численность и повсеместность распространения.

Причина того, почему акулы в стратиграфии до сих пор не заняли положения одной из ведущих фаунистических групп, объясняется тем, что большинством авторов не изучались анатомические особенности распределений зубов в пасти акул и филогения акул. Это приводило к тому, что непохожие друг на друга зубы разного положения на челюстях одного и того же вида описывались под разными видовыми названиями. Недостаточное знание литературы вело к описанию "региональных" видов, которые были уже описаны до этого.

Примеры стратиграфического значения акул уже были рассмотрены в ряде работ [Гликман, Железко, Лазур, Сегедин, 1970; Гликман, Ищенко, 1967; Гликман, Столяров, 1966; Железко, Гликман, 1971].

Здесь мы остановимся на особенностях изменения фаунистических комплексов акул на рубеже мезозоя и кайнозоя.

ПРОБЛЕМА ДАТСКОГО И МОНСКОГО ЯРУСОВ

Решение проблемы датского и монского ярусов возможно лишь при условии анализа всего промежутка времени от раннего маастрихта до ипрского века включительно. Мною [Гликман, 1964а, с. 138] было показано, что за тенетский ярус обычно принимаются тенетский плюс ланденский ярусы, соответствующие двум самостоятельным отрезкам времени (векам). Во многих случаях эти два яруса представлены отложениями, которые в разных регионах обнимают толщи пород, соответствующие двум разнофациальным свитам. Так, например, в Бельгии это отложения геерского и ланденского ярусов, в Поволжье — нижнесаратовские слои и камышинская свита, на Кавказе им также соответствуют две свиты.

Эти две свиты или эти два яруса во всех указанных регионах, как правило, объединяют в рамках единого тенетского яруса. Поскольку фаунистическая характеристика тенетского и ланденского ярусов производится суммарно, то в этом кроется причина еще более жестких ошибок при корреляции удаленных разрезов, и за тенетский ярус принимается в одних случаях монский ярус (например, верхняя часть чаалджинской свиты Туркмении), в других – тенетский, в третьих – ланденский и в четвертых – ипрский (сюликтинские песчаники Ферганской долины).

Есть и противоположные ошибки. Так, например, слои ольдхевен и блекгоф в Англии параллелизуются с низами лондонской глины (общепринятая точка зрения) и считаются ипрскими, хотя они содержат верхнепалеоценовый комплекс акул ланденского яруса. Под монским ярусом в бассейне р. Конго (Ландана) понимаются [Dartvelle, Casier, 1943, 1959] слои, содержащие комплексы акул тенетского, ланденского и ипрского ярусов. Тем самым, когда за монский ярус принимаются слои вплоть до ипрского яруса, проблема датско-монских отложений становится неразрешимой.

Начало датской регрессии привело к резкому изменению как бентосных, так и нектонных организмов. Однако именно эта регрессия послужила началом широкого расселения организмов, которые перед этим занимали узкие ареалы [Гликман, 1962]. В датско-монское время мы наблюдаем в одних регионах более древние, в других более молодые комплексы организмов и в зависимости от этого решаем вопрос о принадлежности этих комплексов к меловому или палеогеновому времени.

Кажется естественным, что окончательное решение должно быть сделано на основании изучения групп, которые наименее чувствительны к резким изменениям физико-географической обстановки и имеют широкие ареалы распространения. К таким группам следует относить, в частности, головоногих моллюсков и акул.

Аммониты и белемниты вымерли в конце маастрихта. Нацело вымерло в маастрихте господствующее в позднем мелу семейство *Apsarogacidae*. Указание на находки акул этого семейства в датском ярусе [Гликман, 1962] основано на ошибке Вудворда [Woodward, 1891 b], который описывал зубы этих акул из датских отложений Сипли (Бельгия). Впоследствии было доказано, что эти отложения принадлежат к маастрихтскому ярусу [Leriche, 1929]. Кроме того, из маастрихтского яруса бассейна р. Конго Дартвел и Казье [Dartvelle, Casier, 1943, 1959] описали зубы *Apsarogac*, представляющего особый эволюционный этап по сравнению с *A. pristodontus* из зоны *Belemnitella archangalakii*. Поскольку весь комплекс акул, найденный совместно с зубами *Apsarogac* в бассейне р. Конго, неотличим от других комплексов акул позднего маастрихта, включающие их отложения могут рассматриваться только в составе верхнего маастрихта выше зоны *Belemnitella archangalakii*. Это подтверждается тем, что начало датской регрессии в северном полушарии приходится на позднемаастрихтское время.

В конце маастрихта нацело вымирают роды *Raphiodus* и *Cretaspis*. Акулы этих родов, подобно акулам семейства *Apacogacidae*, принадлежали к гигантским пелагическим хищникам. Семейство *Otodontidae* проходит границу мела и палеогена. Однако меловой род *Cretolamna*, известный вплоть до маастрихта, сменяется в датское время палеогеновым родом *Otodus*. Акулы этого рода также сугубо пелагические гигантские хищники.

На Мангьшлаке в основании датских известняков обнаружены зубы акул, которых можно отнести только к особому роду подсемейства *Xyphodolamiinae*. Акулы подсемейства *Xyphodolamiinae* — характернейшие пелагические хищники, пользовавшиеся широким распространением в морях эоцена. Находки первых представителей подсемейства в мелководных прибрежных фациях датского яруса Мангьшлака свидетельствуют о палеогеновом возрасте датского яруса, как и находки зубов рода *Rhinoptera* из датских известняков Крыма. Семейство *Myliobatidae* пользуется широким распространением в палеогене мира. Для палеоцена наиболее характерен род *Rhinoptera*, который, как полагают, происходит от маастрихтского рода *Arosorodon*.

Отделить вид из датских отложений Крыма от тенетского *Rhinoptera gaeburni* White пока не представляется возможным. Род *Arosorodon* известен в настоящее время лишь из двух точек мира (маастрихт Бразилии и поздний кампан Средней Азии — Байсун зона *Vostrichoseras polyplacum*), сборы В.В. Ищенко, определенные Л.С. Глиманом. Этот родоначальный род семейства *Myliobatidae* имеет еще целый ряд признаков акул семейства *Heterodontidae* и должен быть исключен из семейства *Myliobatidae*, которое ограничено в своем распространении кайнозоем (включая датский ярус). Представители семейства *Scyliorhinidae* хотя впервые и появляются значительно раньше датского времени, но их остатки встречаются в датских отложениях очень редко, а из богатейших сборов из сенона, в том числе и маастрихта, из различных точек в СССР и в других странах представители семейства не зарегистрированы. Между тем в других точках на территории СССР, а именно в низах датских известняков на Мангьшлаке и в датских песках Поволжья (с. Лысье Горы), мною обнаружены зубы акул семейства *Scyliorhinidae*. Хотя зубы этих акул составляют сравнительно незначительный процент от общего числа всех найденных зубов, тем не менее мы должны считать датское время именно тем самым моментом в истории семейства, когда оно претерпевало первый расцвет. Не случайно совместно с зубами акул семейства *Scyliorhinidae* обнаружены зубы акул семейства *Carcharhinidae* (*Caleorhinus gomphorhiza* Agamb.). Этот вид, описанный Арамбуром [Agambourg, 1952] из монских отложений Северной Африки, является первым видом безраздельно господствующего в современных морях семейства *Carcharhinidae*. В маастрихте и в более древних отложениях представители этого семейства нацело отсутствуют. Господствующий в палеоцене и эоцене род *Striatolamia* (крупные пелагические хищники) также впервые регистрируется в осадках датского времени.

Головоногие моллюски (аммониты и белемниты), подобно акулам семейств Anasoracidae, Cretaspis и Rhapsiodus, вымерли в маастрихте. Однако вымирание тех или иных групп организмов еще не свидетельствует в пользу того или иного решения датской – монской проблемы. Появление в датское время крупных групп сугубо кайнозойских акул есть факт, который категорически не допускает возможности отнесения датского яруса к меловой системе.

Следующий вопрос, который должен быть разрешен, это вопрос о том, входит ли в палеоцен, помимо ланденского, тенетского и датского ярусов, четвертый ярус – монский. На этот вопрос можно ответить только отрицательно.

Мы видели, что в бассейне р. Конго (Ландана) в низах монского яруса находится комплекс тенетских акул, то же наблюдается в Туркмении, где он располагается в верхней части чаалджинской свиты, которая в своей нижней части содержит комплекс датских ежей. Ни в одной точке земного шара до сих пор не обнаружено такого разреза, в котором бы фаунистически твердо охарактеризованный монский ярус располагался бы выше фаунистически столь же твердо охарактеризованного датского яруса.

Комплексы акул датского и тенетского ярусов очень близки. Судя по этапам эволюционного развития этих комплексов, трудно допустить между ними временной интервал, соответствующий веку.

Комплекс акул из Лузановки (сборы Д.Е.Макаренко) и из сумского горизонта на р. Псел в окрестностях г. Сумы содержит виды *Striatolamia striata* (Winkl.) и *Hypotodus spaeuyri* Dart et Casier. Те же виды присутствуют в датских отложениях Мангышлака и Крыма. Виды *Hypotodus spaeuyri*, *Galeorhinus gomphorhiza* и *Scyliorhinus brivesi* присутствуют в монском ярусе Северной Африки, равно как и в датском ярусе Мангышлака и Поволжья. Если виды таких родов, как *Galeorhinus* и *Scyliorhinus*, могут служить лишь в качестве руководящих видов, т.е. видов, которые пока известны только из каких-то определенных отложений, то виды *Striatolamia striata* и *Hypotodus spaeuyri* представляют собой определенные этапы в развитии основных филогенетических линий своих родов. Эти этапы равны для датских и монских представителей этих видов, т.е. монский ярус необходимо включить в состав датского яруса.

Таким образом, рубежи маастрихта и датского времени по акулам намного существеннее, чем любые рубежи внутри позднего мела.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АКУЛ ПО ВЕКАМ МЕЛОВОГО ПЕРИОДА

Готерив – барем. Из готерив – барема для территории СССР акулы известны только из Крыма, где представлены родами *Sphenodus*, *Squalus* и *Notidanus*. Род *Sphenodus*, характерный для поздней юры и раннего мела, уже нацело отсутствует в позднем альбе.

Поздний альб. Поздний альб знаменуется расцветом акул. У нас акулы из позднего альба известны для Средиземноморской провинции (Литва, Украина, Поволжье, Мангышлак и Южное Приаралье).

Для позднего альба характерны представители родов *Cretaspis*, *Odontaspis*, *Squatina*, *Cretoxyrhina*, *Gyropleurodus* и многих других. В позднем альбе впервые появился род *Paleoanacora*. Род *Еоанасора* известен только для позднего альба. Широко распространен в позднем альбе род *Paraisurus*, исчезнувший из геологической летописи в конце позднего альба.

Сеноман. Родовой состав в сеномане мало отличается от позднего альба, однако в сеномане впервые появились представители рода *Scapanorhynchus*. В позднем сеномане появился род *Ptychodus*. На территории СССР сеноманские акулы широко были распространены в ЛитССР, в Западном Казахстане (Средиземноморская провинция), на Русской платформе. Из Средиземноморской провинции сеноманские акулы известны также для Крыма, Туркмении и Таджикистана. Из Тихоокеанской провинции несколько видов известно для Сахалина.

Турон. Для турона акулы из Средиземноморской провинции могут быть указаны для Украины, Западного Казахстана, Мангышлака и Таджикистана. В это время был широко распространен род *Ptychodus*, который встречался здесь в массовых количествах. В туроне впервые появился *Ptychodus rugosus* Dixon. Род *Paleoanacora* был представлен в туроне другими видами, чем в сеномане.

Коньяк – ранний сантон. В коньяке – раннем сантоне в СССР акулы известны для Средиземноморской провинции из Саратовского Поволжья, Северного Приаралья и Прикаспия. В Средиземноморской провинции они регистрируются в Средней Азии. Род, характерный только для этих отложений, – *Squalicorax*. Вид *Ptychodus rugosus* Dixon из Тихоокеанской провинции (Южный Сахалин) должен рассматриваться как коньяк-раннесантонский.

Поздний сантон. Впервые появляется род *Anacora*. В СССР акулы этого возраста характерны для Актюбинского Примугоджарья (Средиземноморская провинция).

Кампан. Акулы кампана распространены в Средиземноморской провинции в Поволжье, Примугоджарье, на Мангышлаке и в Средней Азии (Туркмения, Таджикистан). К этому времени с территории СССР нацело исчезли представители рода *Ptychodus*. В кампане впервые появились роды *Pseudocorax*, *Arcorodon* и *Macrohizodus*.

Маастрихт. Акулы из маастрихта с наших территорий известны из Средиземноморской провинции (Армения, Крым, Туаркыр и Копетдаг). Только для маастрихта известны виды *Anacora pristodontes* (Ag.), *Cretolamia caraibes* (Ler.) и *Pseudocorax laevis* Ag. В конце маастрихта вымирали все представители семейства *Anacoracidae*, роды *Pseudocorax*, *Cretaspis*, *Cretolamna*. В конце кампана маастрихта из геологической летописи исчезли все представители отрядов *Polyacrodontida* и *Hybodontida* (впервые известны с триаса).

Датский век. В датском веке ихтиофауна акул резко изменяется. Впервые появляются представители ныне процветающего семейства *Carcharhinidae*, семейств *Lamiostomatidae*, *Dalatiidae*, роды *Myliobatis*, *Rhinoptera*, *Otodus*, *Striatolamia*. Таким образом, рубежи маастрихта и датского времени по акулам существеннее, чем любые рубежи внутри позднего мела.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Остеодонты и ортодонты – два инфракласса эласмобранхий [Гликман, 1964а; Abe, Isokawa et al., 1968; Abe, Isokawa et al., 1969; Olsen, 1971].

Проведена ревизия системы эласмобранхий, основанная на исследовании анатомии важнейших систем органов, а также на изучении последовательной филогении эласмобранхий во временном интервале от мела до наших дней.

Ламноидные акулы (остеодонты) резко противостоят всем прочим сѐлахиям. Особенности анатомии, гистологии, физиологии и эмбриологии ламноидных акул до сих пор практически не были изучены.

Принятая большинством современных авторов схема классификации, согласно которой скаты противопоставляются акулам как равный таксон, нуждается в пересмотре. Поскольку наиболее популярные объекты исследования эласмобранхий – это *Raja* и *Trigon* среди скатов, а среди акул – катран (*Squalus*), то все многообразие этой группы позвоночных животных фактически сводится к описанию особенностей строения одного отряда.

Соединение сквалидных акул со скатами в одном отряде одного из инфраклассов эласмобранхий и противопоставление им ламноидных акул в качестве особого инфракласса показывают, что все исходные данные об эласмобранхиях в схемах развития низших позвоночных построены на данных, полученных при изучении лишь их незначительной части. Это равносильно тому, как если бы наши представления о млекопитающих строились лишь на изучении сумчатых.

Во всех системах органов наблюдается мозаичное сходство различных кархарин друг с другом, что свидетельствует об их монолитности. В то же время кардинальные различия, наблюдаемые в разных системах органов у ламноидных акул и кархарин, свидетельствуют о том, что они принадлежат к крупным и различным таксонам.

В связи с тем что в поздней юре существовали представители как ламноидных акул, так и кархарин и особенно ввиду того что в это время были представлены самые разнообразные семейства последних, включая семейства скатов, момент разделения ламноидных акул и кархарин следует искать задолго до поздней юры.

Важные особенности анатомии ламноидных акул сочетаются с только им присущей остеодентиновой структурой зубов. Основная часть зуба состоит только из остеодентина, тогда как у ортодонтов их резко специфические особенности сочетаются с ортодентиновыми зубами. Поскольку до настоящего времени у эласмобранхий не найдено достоверного перехода ортодентина в остеодентин и обратно,

имеются все основания считать признаки микростроения зубов ведущими признаками для разделения всех акул.

Большое морфологическое сходство, наблюдаемое во внешней форме и анатомическом строении ламнид и кархаринид, объясняется параллелизмом. Последний вызван одинаковыми условиями существования, сходными функциями зубного аппарата и способами питания. Близость биологических типов этих акул привела и к сходному развитию органов движения скоростного типа, к сходному усложнению нервной системы и т.д. Так как подобные конструкции возникали из примитивных, неспециализированных однородных органов, то под воздействием одних и тех же условий среды получались удивительно аналогичные, но далеко не гомологичные формы.

Среди существующих семейств и родов ламноидных акул мы знаем формы примитивные, относительно более древние (*Mitsukurina*, *Odontaspis*) и более молодые (*Lamna*, *Carcharodon*, *Isurus*, *Alopias*). Однако все они характеризуются сходной организацией. Между тем у современных семейств кархарин разнообразие признаков весьма значительно.

Следует обратить внимание на то, что процент зубов ламноидных из меловых, палеогеновых и неогеновых проб намного выше, чем процент зубов других групп. Господство в океане в течение трех периодов лишней раз подтверждает, что ламноидные акулы – большая таксономическая группа.

Всестороннее изучение группы ламноидных акул может пролить дополнительный свет на основные проблемы, связанные с происхождением низших позвоночных, тканей их организма и особенностей их эмбриогенеза.

В работе в качестве примера рассматривается одно из семейств ламноидных акул – семейство *Apsogacidae*, ранее причисляемое к кархаринидным акулам.

Представители семейства *Apsogacidae* имеют также остеоодентиновое строение зубов. Первые представители этого семейства обладают зубами, корни которых аркообразны – признак, свойственный только ламноидным акулам. У представителей семейства *Apsogacidae* система кровоснабжения зуба аналогична таковой у других ламноидных акул (наличие верхушечных питательных отверстий, наличие или отсутствие очень маленького центрального отверстия в средней части внутренней стороны зуба). Наконец, у представителей семейства *Apsogacidae* зубы в соседних сериях не заходили друг за друга, что явствует из наличия сочленовных поверхностей по боковым сторонам ветвей корней их зубов. Таким образом, семейство *Apsogacidae* принадлежит к ламноидным акулам – отряд *Odontaspida*.

Рассмотрена история семейства *Apsogacidae* от возникновения (начало позднего мела) до полного вымирания (конец позднего мела). На примере семейства *Apsogacidae* показаны высокие темпы эволюции ламноидных акул, особенности и причины дивергенции, приспособление видов семейства к тем или иным экологическим нишам. Реконструированы образ жизни, строение тела и ведущих систем органов представителей семейства. Рассмотрено значение гетерохроний в

в эмбриогенезе отдельных представителей семейства. Дан морфофункциональный анализ признаков, их изменений во времени. Установлено, что эволюционное развитие зубов акул (в геохронологическом плане) подчиняется двум факторам: а) функции, б) соответствию функции конструктивным возможностям зуба.

Вместе с тем следует отметить, что функциональное улучшение почти всегда в итоге ведет к противоречию с имеющейся конструктивной основой зуба. Поскольку ведущим фактором все-таки остается функция, то конструктивная основа "подтягивается" под новое состояние функции. Например, развитие функции колющего зуба (чем длиннее зуб, тем лучше он колет) приводит функцию укола в противоречие с конструктивной основой зуба (чем длиннее зуб, тем он более ломок). Результат - появление S-образного изгиба, ребер жесткости и т.д.

Зная законы, которые управляют формой, величиной и в целом качеством признаков зуба в зависимости от принадлежности его к акуле того или иного отряда или семейства, при одновременном анализе анатомии, экологии, распространения во времени и т.п., в том числе гетерохроний в эмбриогенезе и анализ системы: функция - конструктивная основа и их изменений в эволюции, мы можем строить естественную систему рыб.

Ко всем или к подавляющему большинству ламноидных акул относятся выводы, предложенные для семейства *Abacogacidae* и других семейств ламноидных акул.

Объективность приведенных описаний особенностей морфологии их зубов, предлагаемая система акул и правильность построения эволюционных линий подтверждаются тем, что в пределах позднего мела зональная стратиграфия, разработанная по акулам, в основном совпадает с зональной стратиграфией, разработанной по наиболее надежной группе позднего мела - аммонитам (масштабы расхождения крайне малы - не более чем на зону).

Выделение ламноидных акул в особую группу дало возможность установить закономерности корреляций между формой, общей величиной и отдельными качественными признаками зубов разного положения в челюстях. Ламноидные акулы, господствовавшие в океанах и морях мела и кайнозоя, имеют крайне важное значение для стратиграфии.

В главе "Стратиграфическое значение акул" в качестве примера разобрана проблема датского яруса. Он рассматривается как самый ранний этап палеогена. Рубежи маастрихта и датского времени по акулам намного существеннее, чем любые рубежи внутри позднего мела.

Приведенное определение до вида (или близко к этому) - примерно 175 тыс. отдельных зубов акул более чем из 1000 точек СССР и зарубежных стран, из отложений всех ярусов, от альба до антропогена включительно, - позволяет сделать ряд обобщений по характеру становления, развития и угасания тех или иных групп акул, дать заключения об их эври- или стенобионтности, об ареалах их распространения, о зависимости от глубины, солености и температуры, зависимости от конкурентов и т.п.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев Г.М., Гликман Л.С. Зубы акул на дне Тихого океана. - Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1970а, т. 88, с. 252-276.
- Беляев Г.М., Гликман Л.С. О геологическом возрасте зубов акулы *Megaelachus megalodon* (Ag.) - Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1970б, т. 88, с. 277-280.
- Берг Л.С. Рыбы. Фауна России, С.-Пб., 1911. 337с.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1940, т. 5, с. 87-517.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. 2 изд. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1955, т. 20, с. 1-286.
- Берг Р.Л. Типы полиморфизма. - Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1957, № 21, с. 115-139.
- Богачев В.В. Палеонтологические заметки. - Тр. Геол. ин-та Азерб. фил. АН СССР, 1939, т. 16, с. 11-16.
- Гликман Л.С. Верхнемеловые позвоночные окрестностей Саратова. Предварительные данные. - Уч. зап. Сарат. ун-та, 1953, т. 38, с. 51-54.
- Гликман Л.С. О возрасте фосфоритового горизонта в кровле сеномана окрестностей Саратова по находкам зубов рыб. - Уч. зап. Сарат. ун-та, 1955, т. 45, с. 83-84.
- Гликман Л.С. Положение ламноидных акул в системе эласмобранжий. - ДАН СССР, 1956а, т. 108, № 3, с. 555-557.
- Гликман Л.С. О филогенетическом развитии рода *Apsogax*. - ДАН СССР, 1956б, т. 109, № 5, с. 1049-1052.
- Гликман Л.С. О систематическом значении добавочных зубцов на зубах акул семейства *Lamnidae* и *Scapanorhynchidae*. Тр. Геол. музея АН СССР, 1957а, вып. 1, с. 103-109.
- Гликман Л.С. О генетической связи семейства *Lamidae* и *Odontaspidae* и новых родах верхнемеловых ламнид. - Тр. Геол. музея АН СССР, 1957б, вып. 1, с. 110-117.
- Гликман Л.С. Зубы туронских рыб из Таджикской ССР. - Тр. Геол. музея им. Карпинского, 1957в, вып. 1, с. 121-122.
- Гликман Л.С. О возрасте нижнего фосфоритового горизонта в окрестностях Красного Яра Сталинградской обл. - Тр. Геол. музея им. Карпинского, 1957г, вып. 1, с. 118-120.
- Гликман Л.С. Диагностическое значение некоторых признаков зубов эласмобранжий. - В кн.: Сборник статей молодых научных сотрудников Ленинградского геологического учреждения АН СССР, 1958а, вып. 1, с. 163-171.
- Гликман Л.С. О темпах эволюции ламноидных акул. - ДАН СССР, 1958б, т. 123, с. 668-672.
- Гликман Л.С. Направления эволюционного развития и экология некоторых групп меловых эласмобранжий. - В кн.: Труды 2-ой сессии Всесоюзного палеонтологического общества, 1959, с. 52-62.
- Гликман Л.С. Эволюция эласмобранжий в трансгрессивные и регрессивные эпохи. - В кн.: Труды V и VI сессии Всесоюзного палеонтологического общества, 1962, с. 226-234.

- Гликман Л.С. Акулы. Происхождение и эволюция. - Природа, 1963, с. 58-62.
- Гликман Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. "Наука", 1964а, 229 с.
- Гликман Л.С. Подкласс *Elastobranchii*. Акуловые. - В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы. Л.: Наука, 1964б, с. 196-237.
- Гликман Л.С. Акулы и стратиграфия третичных отложений. Проблемы стратиграфии кайнозоя. Международн. геол. конгресс XXII сессия. Доклады советских геологов, 1965, с. 30-36.
- Гликман Л.С., Железко В.И., Лазур О.Г., Сегедин Р.А. Новые данные о возрасте верхнемеловых фосфоритовых отложений района верховьев рек Илек и Темир в Западном Казахстане. - Бюлл. МОИП, отд-ние Геологии, 1970, т. 14, № 6, с. 73-80.
- Гликман Л.С., Ищенко В.В. Морские миоценовые отложения в Средней Азии. - ДАН. Сер. геол., 1967, т. 177, № 3, с. 662-665.
- Гликман Л.С., Столяров А.С. Стратиграфия верхнего эоцена Мангышлака по палеоихтиологическим данным. - Изв. АН СССР. Сер. геол., 1966, № 11, с. 130-138.
- Гликман Л.С., Шважайте Р.П. Акулы семейства *Apsogacidae* из сеномана и турона Литвы, Поволжья и Средней Азии. - В кн.: Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс, 1971, с. 185-193.
- Дачев Д.М. Нови данни за танета в Плевенско. Годишник Софийския Унив. книги I. Геология, (1965-1966), 1967, т. 60, с. 107-126.
- Дачев Д.М. Зъби от туронски риби при С. Драгоман, Софийско: Списание Бълг. геол. дружество, 1973а, т. 34, вып. 2, с. 173-180.
- Дачев Д.М. Зъби от мезозойски риби в Северна България. Годишн. Софийск. ун-т геол.-геогр. фак. 1973б, т. 65, вып. 1, с. 19-24.
- Дейнега В.А. К познанию анатомии *Chlamydoselachus anguineus* Garm. 1. Скелет. "Труды сравнительной анатомии. Моск. ун-та, вып. 7, 1909, с. 1-66.
- Дислер Н.Н. О филогенезе. - Зоол. журн. 1966, X, V, II, с. 1673-1685.
- Жарков М.П., Гликман Л.С. и др. О возрасте палеогена Калининградской обл. Изв. АН СССР, серия геологическая, 1976, том 1, стр. 132-135.
- Железко В.И., Гликман Л.С. О сеноманских отложениях Западного Казахстана и некоторых меловых акулах - склерофагах. Проблемы геологии зап. Казахстана. К шестидесятилетию академика Александра Леонидовича Яншина. АН Казахской ССР, 1971, с. 179-188.
- Зонов Н.Г., Хабаков А.В. Акулы Подмосковной юры. - Тр. Центр. геол.-разв. ин-та, 1935, вып. 34, с. 3-16.
- Иекель О. Нижнетретичные селяхии Южной России. - Тр. Геол. ком., 1895, т. 9, вып. 4, с. 1-18.
- Кудрин Л.Н. О палеоэкологических исследованиях отложений нижнего горизонта нижнего тортона юго-западной окраины Русской платформы. - Геол. сб. Львов. геол., об-ва, 1957а, т. 4, с. 277-294.
- Кудрин Л.Н. О находках зубов акул в отложениях миоцена юго-западной окраины Русской платформы. - Геол. сб. Львов. геол. о-ва, 1957б, т. 4, с. 349.
- Линдберг Г.У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Наука, 1971, 471 с.
- Линдберг Г.У., Легеза М.И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей, ч. 1. М.; Л.: "Наука", 1959, 208 с.
- Меннер В.В. Селяхии палеогена Мангышлака, Эмбы и Восточного Урала. - Бюлл. МОИП, отд-ние геол., 1928, т. 6, вып. 3-4, с. 292-338.

- Меншер В.В. Об остатках сем. Lamnidae из палеогеновых отложений Акмолинской области. - Изв. Всесоюз. Геол.-развед. Объед., 1932, т. 51, вып. 8, с. 169-172.
- Никитин С.Н. Следы мелового периода в центральной России. - Тр. Геол. ком., 1888, т. 5, № 2, с. 1-205.
- Никитин С.Н. Общая геологическая карта России. Лист 57 - Тр. Геол. ком., 1890, т. 5, № 1, с. 1-301.
- Обручев Л.В. Ненормальный экземпляр зубного аппарата *Maliobatis*. - Ежегодн. Рос. Палеонтол. об-ва, т. 7, 1928, с. 139-141.
- Обручев Д.В. Ненормальный экземпляр зубного аппарата *Maliobatis*. - Ежегодн. Русск. Палеонтол. об-ва, 1928, т. 7 (1927), с. 139-141.
- Раутиан А.С., Раутиан Г.С. Частоты встречи и скоррелированность признаков аберраций тетерева и глухаря. Материалы IX конференции молодых ученых биофака МГУ, посвященная 60-летию ВЛКСМ. М.: МГУ, 1978.
- Рогович А. Об ископаемых рыбах губерний Киевского учебного округа. Киев, 1860, вып. 1, с. 1-87.
- Романовский Г.Д. Материалы для геологии Туркестанского края. Спб., 1878, вып. 1, с. I-VIII, 167.
- Савченко А.С. *Elasmobranchii* мангышлакского эоцена. - Зап. Киевск. об-ва естеств., 1912, т. 22, ч. 2, с. 149-186.
- Световидов А.Н. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы, 1948, т. 9, вып. 4, с. 1-221.
- Световидов А.Н. Сельдевые. Фауна СССР. Рыбы, 1952, т. 2, вып. 1, с. 1-331.
- Северцов А.Н. Скелет и мускулатура головы. *Acipenser ruthenus*. Собр. соч., т. 4. "Происхождение и эволюция низших позвоночных", М.; Л., Изд-во АН СССР, 1948, с. 291-397.
- Северцов А.Н. К истории развития черепа позвоночных животных. Собр. соч., т. 1, "Работы по метамерии головы позвоночных". М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1949, с. 87-98.
- Синцов И.Ф. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии. - Матер. Геол. России, 1872, т. 4, с. 1-127.
- Синцов И.Ф. Общая геологическая карта России. Лист 93, Западная часть. - Камышин. Тр. геол. ком., 1885, т. 2, № 2, с. 1-110.
- Соколов М.И. Эволюция зубов некоторых родов меловых акул и реконструкция их озубления. - Бюл. МОИП, отд-ние геол., 1965, т. 40, вып. 4, с. 113-133.
- Сочава А.В., Гликман Л.С. Циклические изменения содержания свободного кислорода в атмосфере и эволюция. - Матер. эволюционного семинара АН СССР. Владивосток, 1973, вып. 1, с. 68-87.
- Суворов Е.К. Основы ихтиологии. 2 изд. М.: 1948. 580 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. Фены, фенетика и эволюционная биология. - Природа, 1973, № 5, с. 40-51.
- Цанков В., Дачев Д. Фосилни риби от горната креда и палеогена в България. Годитник. Софийския Унив. книги I. Геология /1964-1965/, 1948, том 59, с. 1-22.
- Abe T., Isokawa S., Misu T. et al. Notes on some members of Osteodonti (Class Chondrichthyes) I. - Bull. Tokai Reg. Lab., 1968, vol. 56, p. 1-6.
- Abe T., Isokawa S., Aoki K. et al. Notes on some members of Osteodonti (Class Chondrichthyes) II. - Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 1969, vol. 50, p. 1-4.
- Agassiz L. Recherches sur les Poissons fossiles Neuchatel, 1833-1844. p. VIII + 390 + 32, atlas 83 pls.

- Agassiz L. Notice of the fossils fishes found in California by W.P. Blake. — Amer. J. Sci. Ser. 2, 1856, vol. 21, p. 272–275.
- Albers H., Weiler W. Eine Finshfauna aus der oberen Kreide von Aachen und neuere Funde von Fishfauna aus dem Maestricht des angrenzenden belgisch-holländischen Raumes. — N. Jahrb. Geol. Paläontol., 1964, Bd. 120, fasc. I, S. 1–33.
- Alessandri G. Avahzi di Oxyrhina hastalis del Micene di Alba. — Atti Soc. ital. sci. natur. Milano, 1896a, vol. 36, p. 263–269.
- Alessandri G. Rícherche sui pesci fossili di Paraná (republica Argentina). — Atti Accad. sci. Torino, 1896b, vol. 31, p. 715–730.
- Alessandri G. Contributine allo studio dei pesci terziarii del Piemonte e della Liguria. — Mem. Accad. sci. Torino. Ser. 2. 1896c, vol. 45, p. 262–294.
- Alessandri G. La pietra da cantoni di Rosignano e di Vignale (Basso Monferato). — Mem. Mus. civico sci. natur. Milano Soc. ital. sci. natur. N. Ser. 2, 1897, vol. 6, N 1, p. 1–98.
- Alessandri G. Sopra alcuni odontoliti pseudomiocenici dell'Istmo di Suez. — Atti Soc. Toscana sci. natur., 1902a, vol. 41, p. 287–312.
- Alessandri G. Note d'Ittiologia fossile. — Atti Soc. ital. sci. natur., 1902b, vol. 41, p. 443–462.
- Ameghino F. L'age des formations sédimentaires de Patogonie. — Anal. Soc. cient. argent., 1901, vol. 51, p. 20–39, 65–110.
- Ameghino F. Les formations du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patogonia. — Anal. Mus. nacion. Buenos Aires. Ser. 3, 1906, vol. 8, p. 1–568.
- Ameghino F. Notes sur les Poissons du Patogonien. — Anal. Mus. nacion. Buenos Aires. Ser. 3, 1908, vol. 9, p. 477–497.
- Andreae A. Weitere Beiträge zur Kenntniss des Oligozäns im Elsas. — Mitt. geol. Landesanstalt Elsas–Lothringes, 1892, Bd. 3, S. 105–122.
- Applegate S.P. A shark tail from the Miocene of Palos Verdes Hills, California. — Bull. S. Calif. Acad. Sci., 1964, vol. 63, N 4, p. 181–184.
- Applegate S.P. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias taurus* Rafinesque. — Contribs Sci. Los Angeles Couty Mus., 1965, N 86, p. 3–18.
- Applegate S. The vertebrate fauna of the Selma fomation of Alabama. VIII. The Fishes. — Fieldiana: Geol. Mem., 1970, mem. 3, N 8, p. 383–433.
- Applegate S., Teruya Uyenō. The first discovery of a fossil tooth belonging to the shark genus *Heptranchias*, with a new *Pristiophorus* spine, both from the Oligocene of Japan. — Bull. Natur. Sci. Mus. Tokyo, 1968, vol. 11, N 2, p. 195–200.
- Arambourg C. Les Poissons fossiles d'Oran. Mat. — Carte géol. Algérie, (I, Pal.), 1927, vol. 6, p. 1–298.
- Arambourg C. Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des phosphates du Maroc. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 5, 1935, vol. 5, p. 413–439.
- Arambourg C. Nouvelles observations sur les faunes et la stratigraphic des phosphates du Maroc. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 5, 1936, vol. VI.
- Arambourg C. Le groupe des ganopristinés. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 5, 1940, vol. 10, p. 127–147.
- Arambourg C. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc–Algerie–Tunisie). (Avec la collaboration de J. Signeux). Notes Mém Serv. Géol. Maroc, 1952, p. 1–396.
- Arambourg C., Bertin. Elasmobranchii Traite zoologie, Sous-classe des Sélaciens (Selachii), 1958.
- Ardt T. Zur Ausbreitungsgeschichte der Fische, besonders der Fische des Kontinentalen Gewässer. — Arch. Hydrobiol., 1923, Bd. 14, S. 478–522, 673–719.

- D' Aubrey J.D. A Carchariid Shark new to South African waters. Durban S. Afr. Assoc. Mar. Biol. Res. Oceanogr. Res. Inst., 1964, vol. 9, p. 1-16.
- Bassani F. Nuovi squalidi fossili. - Atti Soc. toscana sci. natur. Mem., 1877, vol. 3, p. 77-82.
- Bassani F. Recherche Sui pesci fossili del Miocene medio di Gahard in Francia. - Atti Acad. sci. Veneto-Trent. - Istriana, 1878, vol. 6, p. 43-70.
- Bassani F. Contributo alla paleontologia della Sardegna. Itioliti miocenici. - Atti Roy. Accad. sci. fis. natur. Napoli. Ser. 2a, 1891, vol. 4, fasc. 3, p. I-VIII + 1-60.
- Bassani F. Avanzi di Carcharodon auriculatus scoperti nel calcare eocenico di Valle Gallina presso (Avesa (provincia di Verona). - Mem. Acc. Agr. Verona. Ser. 3, 1895, vol. 71, p. 1-13.
- Bassani F. Il Notidanus griseus Cuvier nel Plicene della Basilicata e di altre regioni italiana e straniere. - Rend. Roy. Accad. Sci. fis. mat. Napoli, 1901, ser. 3, vol. p. 175-180.
- Bauzá Rullán J. Nuevas aportaciones al conocimiento de la ictiología del Neógeno Catalano-baleár. - Bol. Roy. Soc. esp. hist., 1948, vol. 46, p. 443-460.
- Bauzá Rullán J. Nuevas contribuciones a la fauna ictiológica fósil del Neógeno de España. - Boll. roy. Soc. Esp. hist. natur., 1949, vol. extraord., p. 471-504.
- Beaumont G. Contribution a l'étude des genres Orthacodus Woodw. et Notidanus Cuv. (Selachii). - Mém. soc. paleontol. Suisse, 1960, vol. 77, p. 1-46.
- Beneden P.J. van. Sur une dent de Notidanus. - Ann. Soc. géol. belg., 1874, vol. 1, p. LXIV.
- Beneden P.J. van. Paleontologie des vertébrés. - Patria belgica, 1877, vol. I, p. 353-388.
- Berry E.W. Systematic paleontology (of Maryland) Vertebrata. - Maryland Geol. Surv. Upper Cretaceous, 1916, p. 347-361.
- Bigelow H.B., Schroeder W.C. Fishes of the Western North Atlantic, I. Mem. Sears. Found. for Mar. Res. New Haven, 1948, vol. I, p. XVII + 576.
- Bigelow H.B., Schroeder W.C. Fishes of the Western Atlantic Sears Found. - Mar. Res., 1953, vol. II, p. 1-588.
- Bigelow H.B., Schroeder W.C. A Study of the Sharks of the Suborder Squaloidea. - Bull. Mus. Comp. Zool., 1957, vol. 117, p. 1-150.
- Brongersma-Sanders M. Maas mortality in the sea. - Mem. Geol. Soc. Amer., 1957, N 67, vol. 1, p. 941-1010.
- Bronn H.G. Index palaeontologicus Uebersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen. A. Nomenclator palaeontologicus in alphabetischer Ordnung. 1848, S. I-LXXXIV + 1-775.
- Bronn H.G. Index paleontologicus oder Uebericht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen. B. Enumerator palaeontologicus: Systematische Zusammenstellung und geologische Entwickelungs-Gesetze der organischen Reiche. 1849, S. 1-1106.
- Brough J. On the structure and relationships of the hybodont sharks. - Mem. Proc. Manchester Lit. Phil. Soc., 1935, vol. 79 (1934/35), p. 35-50.
- Brown C. Ueber das Genus Hybodus und seine systematische Stellung. - Paleontographica, 1900, Bd. 46, S. 149-174.
- Burne R.H. Some peculiarities of the blood-vascular system of the Porbeagle shark (*Lamna cornubica*). - Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1924, vol. 212 B, p. 209-257.
- Camp C.L., Taylor D.N., Welles S.P. Bibliography of fossil vertebrates 1934-1938. - Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., 1942, vol. 42, p. V + 663.
- Camp C.L., Welles S.P., Green Morton. Bibliography of fossil vertebrates 1939-1943. - Mem. Geol. Soc. Amer., 1949, vol. 37, p. 1-371.

- amp C.L., Welles S.P., Green Morton. Bibliography of fossil vertebrates 1944-1948. - Mem. Geol. Soc. Amer., 1953, vol. 57, p. 1-465.
- amp C.L., Allison H.J. Bibliography of fossil vertebrates, 1949-1953. - Mem. Geol. Soc. Amer., 1962, vol. 84, p. 1-532.
- anavari M. Sopra un importante resto di Ptychodustro trovato a Gallio (Sette Comuni) nel Cretaceo superiore. - Atti Soc. toscana sci. natur., Proc. verb., 1914, vol. 23, p. 43-44.
- anavari M. Descrizione di un notevole esemplare di Ptychodus, Agassiz. - Paleontogr. ital., 1916, vol. 22, p. 35-102.
- anavari M. Descrizione di un notevole esemplare di Ptychodus Agassiz trovato nel calcare bianco della Creta superiore di Gallio nei Sette Comuni (Veneto). - Atti Soc. toscana sci. natur., Proc. verb., 1917, vol. 26, p. 5-9.
- anestrelli G. Denti di Ptychodus agass. nel Terziario dell'Appennino Tosco-Emiliano. - Atti Soc. toscana sci. natur., Mem., 1910, vol. 26, p. 102-120.
- appetta H. Ch. Les sélaciens du Miocène de la région de Montpellier. Montpellier: Lab. Paléontol., 1970, p. 1-140.
- appetta H. Les sélaciens du Burdigalien de Lespignan (Hérault) (Résumé). - C. r. Soc. geol. France, 1972, vol. 1, p. 1-17.
- appetta H. Les selaciens du Burdigalien de Lespignan (Hérault). - Goebues, 1973a, vol. 6, N 3, p. 211-223.
- appetta H. Selachians from the Carlisle Shale (Turonian) of South Dakota. - J. Paleontol., 1973b, vol. 47, N 3, p. 504-514.
- appetta H. Sclerorhynchidae nov. fam. Pristidae et Pristiopharidae: un exemple de parallélisme chez les sélaciens. - C. r. Acad. sci., 1974, vol. D278, N 2, p. 225-228.
- ase G.R. An occurrence of the sawfish *Oncopristis dunklei* in the upper cretaceous of Minnesota. - J. Minnesota Acad. Sci., 1965, vol. 32, N 3, p. 183.
- asier E. Contributions a l'étude des poissons fossiles de la Belgique. I. Sur d'importants restes d'un odontaspide (*Odontaspis rutoti* T.C. Winkler) du landenien marin du Tournaisis. - Bull. Mus. hist. natur. belg., 1942, vol. 18, N 60, p. 1-12.
- asier E. Contributions a l'étude des poissons fossiles de la Belgique; III. Quelques espèces nouvelles ou peu connues du landenien marin. - Bull. Mus. hist. natur. belg., 1943a, vol. 19, N 35, p. 1-16.
- asier E. Contributions a l'étude des poissons fossiles de la Belgique. IV. Observations sur la faune ichthyologique du landenien. - Bull. Mus. roy. hist. natur. belg., 1943b, vol. 19, N 36, p. 1-16.
- asier E. La faune ichthyologique de l'Ypresien de la Belgique. - Mem. Mus. roy. hist. natur. belg., 1946, Mem., N 104, p. 3-267.
- asier E. Contribution et evolution de la racine dentaire des Euselachii. I. Note préliminaire. - Bull. Mus. roy. hist. natur. belg., 1947a, vol. 23, N 13, p. 1-15.
- asier E. Contribution et evolution de la racine dentaire des Euselachii. II. Etude comparative des types. - Bull. Mus. roy. hist. natur. belg., 1947b, vol. 23, N 14, p. 1-32.
- asier E. Contribution et evolution de la racine dentaire des Euselachii. III. Remarques et conclusions. - Bull. Mus. roy. hist. natur. belg., 1947c, vol. 23, N 15, p. 1-45.
- asier E. Contribution a l'étude des poissons de la Belgique: VIII. Les Pristides eocenes. - Bull. Mus. sci. natur. belg., 1949, vol. 25, N 10, p. 1-52.
- asier E. Contributions a l'étude des poissons fossiles de la Belgique. IX. La faune des formations dites "paniseliennes". - Bull. Mus. sci. natur. belg., 1950, vol. 26, N 42, p. 1-52.
- asier E. Origine des Ptychodontes. - Mem. Mus. Hist. natur. belg., Ser. 2, 1953, vol. 49, p. 1-51.

- Casier E. Essai de paleobigeographie des Euselachii. – Vol. jubil. Victor Van Straelen, Bruxelles, 1954, vol. 1, p. 575–640.
- Casier E. Contribution a l'etude des poissons fossiles des Antilles. – Mem. suiss. paleontol., 1958, vol. 74, N 2, p. 1–95.
- Casier E. Note sur la collection des poissons paleocenes et l'ocenes de l'enclave de Cabinda (Congo). – Ann. Mus. roy. Congo. Belge. A. Ser. 3, 1960, vol. I, fasc. 2, p. 3–46.
- Casier E. Transformations des systemes de fixation et de vascularisation dentaires dans l'évolution des Selaciens du sous-ordre des Squaliformes. – Mem. Inst. sci. natur. belg. Ser. 2, 1961, N 65, p. 3–61.
- Casier E. Contributions a l'etude des poissons fossiles de la Belgique. XIII. Presence de Ganopristines, dans la Glauconie de Lonzee et le Tuffeau de Maestricht. – Inst. sci. natur. belg. Bull., 1964, vol. 40, N 11, p. 1–24.
- Casier E. Faune ichthyologique du London Clay. – Mem. Brit. Mus. (Natur. Hist.). London, 1966a, p. XIV + 496.
- Casier E. Sur la faune ichthyologique de la Formation de Bisex Hillet de la Serie oceanique, de l'Ille de la Barbade, et sur l'âge de ces formations. – Ecol. geol. helv., 1966b, vol. 59, N 1, p. 493–516.
- Casier E. Le Landenien de Dormal (Brabant) et sa faune ichthyologique. – Koninkl. Belg. Inst. Naturwetensch. Verhand., 1967, N 156, p. 1–66.
- Chapman F. On the occurrence of the Selachian genus *Corax* in the Lower Cretaceous of Queensland. – Proc. Roy. Soc. Victoria, N. Ser., 1909, vol. 21, p. 452–453.
- Chapman F. Description and revision of the Cretaceous and Tertiary Fish remains of New Zealand. – N. Zeal. Geol. Surv. Paleontol. Bull., 1918, vol. 7, p. I–VI + 1–45.
- Chapman F., Pritchard G.B. Fossil Fish remains from the Tertiary of Australia, I. – Proc. Roy. Soc. Victoria, 1904, vol. 17, N 1, p. 267–297.
- Charlesworth E. Notice of the Teeth of *Carcharias megalodon* occurring in the Bed Crag of Suffolk. – Mag. Natur. Hist. and J. Zool. Bot., Miner., Geol. and Meteorol. Ser. 2, 1837, vol. I, p. 225–227.
- Choubert B. Sur les terrains Cretaces de la zone cotiere du Gabon. – C. r. Acad. sci. (Paris), 1935, vol. 201, N.6, p. 401.
- Cockerell T.D. The fishes of the Rocky Mountain region. – Univ. Colorado Stud., 1908; vol. 5, p. 159–178.
- Collignon M., Cottrean J. Palaeontologie de Madagascar, XVI Fossiles du Miocene marin. – Ann. Paleontol., 1927, vol. XVI, p. 1–40.
- Comaschi C.I. I pesci del Miocene della Sardegna. Cagliari. Stab. Tipo. Ed. Fossatro, 1973, p. 1–39.
- Cope E.D. An addition to the vertebrate fauna of the Miocene period, with a synopsis of the extinct Cetacea of the United States. – Proc. Acad. Natur. Sci. Phil., 1867, p. 138–156.
- Cope E.D. On the Families of Fishes of the Cretaceous Formations of Kansas. – Proc. Amer. Phil. Soc., 1872, vol. 12, p. 327–357.
- Cope E.D. Synopsis of the Vertebrate of the Miocene of Cumberland County, New Jersey. – Proc. Amer. Phil. Soc., 1874, vol. 14, p. 361–364.
- Cope E.D. The Vertebrate of the Cretaceous Formations of the West. – Rept U.S. Geol. Surv., 1875, vol. 2, p. 1–303.
- Cope E.D. Descriptions of some vertebrate remains from the Fort Union Beds of Montana. – Proc. Acad. Natur. Sci. Phil., 1876, p. 248–261.
- Cope E.D. A contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. – Proc. Amer. Phil. Soc., 1886, vol. 23, p. 1–21.
- Costa O.G. Paleontologia del Regno di Napoli, I. – Atti Accad. pontaniana Napoli, 1853, vol. 5, p. 233–433.

- Costa O.G. Paleontologia del regno di Napoli, II. — Atti Accad. Pontaniana Napoli, 1856, vol. 7, p. 1-378.
- Cottreau J. Fossiles cretaces de la cote Orientale (Paleontologie de Madagascar). — Ann. paleontol., (Paris), 1922, vol. 11, p. 1-84.
- Coulon L. Les poissons fossiles du Musee d'histoire naturelle d'Elbeuf, avec notes speciales sur les especes de la Seineinferieure. — Bull. Soc. sci. natur. Elbeuf, 1903, vol. 21, p. 99-162.
- Dacque E. Mittheilungen über den Kreidecomplex von Abu Roash bei Kairo. — Paleontographica, 1902, Bd. 30, p. 337-392.
- Daimeries A. Notes ichthyologiques, pt I, — Ann. soc. Malacol. Belg., 1888, vol. 23, Bull. seances, p. XLII-XLIII, XLV-XLIX, CI-CIV.
- Daimeries A. Notes ichthyologiques, pt IV. — Ann. Soc. malacol. Belg., vol.24. Bull. seances, 1889a, p. V-X, XXXIX-XLIV.
- Daimeries A. Notes ichthyologiques, pt V. — Ann. Soc. malacol. belg., vol.26. Bull. seances, 1889b, p. LXXIII-LXXVIII.
- Daimeries A. Notes ichthyologiques, pt VI. — Ann. Soc. malacol. belg., vol.27. Bull. seances, 1891, p. XII-XVI.
- Dalinkevičius J.A. On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk. I. Selachii. — Mem. Fac. Sci. Univ. Kaunas (Vyt. Didz. Univ., Mat. Gamt. Fak. Darbai), 1935, vol. 9, Kaunas, p. 1-63.
- Dall W.H. Notes on the Miocene and Pliocene of Gay Head Martha's Vineyard, Mass., and on the "Land phosphate" of the Ashley River district, South Carolina. — Amer. J. Sci. Ser. 3, 1894, vol. 48, p. 296-301.
- Dames W. Fishzähne aus der obersten Tuffkreide von Maastricht, Rhombodus n. sp., Sitzber. Gesell. — Naturforsch. Freunde, 1881a, S. 1-3.
- Dames W. Über eine tertiäre Wirbeltierfauna von der westlichen Insel des Birket-el-Qurun, in Fajum (Aegypten). — Sitzungsber. Akad. Wiss., 1883, Bd. 6, S. 129-153.
- Dames W. Ueber Titanichtys pharao n.g. n.sp. aus der Kreideformation Aegyptens. — Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde, 1887, S. 60-72.
- Dames W. Amblypristis cheops. n.g. et n.sp. aus der Eocän Aegyptens. — Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde, Berlin, 1888, S. 106-109.
- Daniel J.F. The elasmobranch fishes. Univ. Calif. Press, 1934, p. I-XI + 1-332.
- Dartevelle E. Note preliminaire sur la Geologie de la region cotiere du Congo. — Bull. Acad. roy. belg., Cl. sci., 1934a, ser. 5, vol. 20, fasc. 3, p. 253-257.
- Dartevelle E. Note preliminaire sur la presence du Cretace superieur dans zone littorale du Congo. — Bull. Soc. Belge. Geol. Paleontol. et hydrol., 1934b, vol. XLIV, p. 22-25.
- Dartevelle E. Note preliminaire sur l'Eocene de la zone littorale du Congo. — Bull. Soc. Belge. Geol., Paleontol. et hydrol., 1934c, vol. XLIV, p. 25-27.
- Dartevelle E. Les premiers restes de Mammiferes du Tertiaire du Congo. La Fauna Miocene de Malembe. — In: Deuxieme Congr. Natur. Sci. Bruxelles, 1935, Compt. rend., vol. I, p. 715-720, 1935.
- Dartevelle E. Rapport provisoire sur la mission d'etudes paleontologiques en 1937. — Bull. Inst. col. Belge, 1938, vol. 9, fasc. I, p. 106-107.
- Dartevelle E. La falaise d'Ambrizette. Contribution a la geologie de l'Angola. I. — Bull. Soc. geol. Belge, 1939, vol. 49, p. 115-118.
- Dartevelle E. La Cretace superieur de Mossamedes (Contribution a la geologie de l'Angola. II. — Bull. Soc. geol. Belge, 1941, vol. 50, p. 186-189.
- Dartevelle E., Casier E. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des regions (Premiere Partie). — Ann. Mus. Congo, Belge, Ser. 3, 1943, vol. 2, fasc. 1, p. 1-200.

- Dartevelle E., Casier E. Les poissons fossiles de l'Angola. - Com. Serv. geol. Portugal, 1946, vol. 27, p. 85-90.
- Dartevelle E., Casier E. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des regions voisines (troisieme partie). - Ann. Mus. Congo, Belge Ser. 3, 1959, vol. 2, fasc. 3, p. 261-568.
- Davis J.W. Notes on the fish-remains of the bone-bed of Aust. near Bristol etc. - Quart. J. Geol. Soc. London, 1881, vol. 37, p. 414-426.
- Davis J.W. Studies on fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon. - Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. Ser. 2, 1885, vol. 3, p. 457-636.
- Davis J.W. Note on a fossil species of Chlamydoselachus. - Proc. Zool. Soc. London, 1887a, p. 542-544.
- Davis J.W. The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon in Syria. - Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. Ser. 2, 1887b, vol. 3, p. 457-636.
- Davis J.W. Note on a species of Scymnus from the Upper Tertiary formation of New Zealand. - Geol. Mag., Ser. 3, 188a, vol. 5, p. 315-316.
- Davis J.W. On fossil fish-remains from the Tertiary and Cretaceo-Tertiary formations of New Zealand. - Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. Ser. 2, 1888b, vol. 4, p. 1-62.
- Davis J.W. On the fossil fish of the Cretaceous formation of Scandinavia. - Sci. Trans. Roy. Dublin Soc., 1890, ser. 2, vol. 4, p. 363-434.
- Dean B. The department of fishes, American Museum, its aims and achievements. - Natur. Hist., 1923, vol. 22, p. 606-615.
- Delvaux E. Documents stratigraphiques et paleontologiques pour l'etude monographique de l'Etage Ypresien. - Ann. Soc. geol. Belg., 1888, vol. XIV (1886-1887), p. 57-72.
- Dibley G.E. On the teeth of Ptychodus and their distribution in the English Chalk. Quart. - J. Geol. Soc. London, 1911, vol. 67, p. 263-277.
- Dixon F. The Geology and fossil of the Tertiary and Cretaceous formation of Sussex. 1st ed. London, 1850, p. XVI + 422.
- Dixon F. The geology and fossil of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex. 2nd ed. London, 1878, p. XXIV + 469.
- Eastman C.R. Beiträge zur Kenntniss der Gattung Oxyrhina mit besonderer Berücksichtigung von Oxyrhina mantelli Agassiz. - Palaeontographica, 1895, Bd. 41, p. 149-191.
- Eastman C.R. Systematic paleontology Eocene. Class: Pisces, order Elasmobranchii. - Mem. Maryland Geol. Surv. Eocene, Baltimore, 1901, p. 98-115.
- Eastman C.R. Sharks teeth and cetacean bones from the red clay of the Tropical Pacific ("Albatross" Tropical Pacific Expedition). - Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1903, vol. 26, N 4, p. 179-189.
- Eastman C.R. Systematic paleontology of the Miocene deposits of Maryland. - Maryland Geol. Surv., 1904, p. 71-93.
- Eastman C.R. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific in charge of Alexander Agassiz..., VII Sharks' teeth and cetacean bones. - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1906, vol. 50, N 4, p. 73-98.
- Egerton P.S. On the remains of fishes found by Mr. Kaye and Mr. Cunliffe in the Ppondicherry beds. - Quart. J. Geol. Soc. London, 1845a, vol. I, p. 164-171.
- Egerton P.S. Description of the mouth of a Hybodus found by W.B. Mr. Boscawen in the Isle of Wight. - Quart. J. Geol. Soc. London, 1845b, vol. 1, p. 197-199.
- Eichwald K.E. v. Geognostisch-palaeontologische Bemerkungen über die Halbinsel Mangischlak und die Aleutischen Inseln. S-Petersb., 1871, S. 1-200.

- ngelhardt R. Monographie der Selachier der Münchener zoologischen Staatssammlung (mit besonderer Berücksichtigung der Haifauna Japans). I Tiergéographie der Selachier. Abh. Bayer. Akad. Wiss., 1913, Bd. 4, H. 3, S. 1-110.
- rasmo G.D. Catalogo dei Pesci fossili delle Tre Venezie. - Mem. Inst. geol. roy. Univ. Padova, 1921-1922, vol. 6, p: 1-181.
- stes R. Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance formation, Eastern Wyoming. - Univ. Calif. Publs Geol. Sci., 1964, vol. 49, p. 1-180.
- theride R.J. Description of fish-remains from the "Rolling Downs Formation" of Northern Queensland. - Proc. Limnol. Soc. N.S. Wales, 1889, vol. 5, N 3, p. 156-161.
- alke H. Das Fischensterben in der Bucht von Concepcion (Mittel Chile). - Senckenbergiana, 1950, Bd. 31, S. 57-77.
- ossa - Mancini E. Alcune considerazioni sulla morfologia e sulla dictologia degli Ptychodus. - Atti Soc. Toscana sci. natur. Pise, Mem., 1921, vol. 33, p. 194-213.
- owler H.W. A description of the fossil fish remains of the Cretaceous, Eocene and Miocene formations of New Jersey. - Bull. Geol. Surv. N.J., 1911, vol. 4, p. I-VI + 22-182.
- owler H.W. The fishes of the groups Elasmobranchii, Holocephalii, Isospondyli and Ostariophysii obtained by the United States Bureau of Fisheries Steamer "Albatross" etc. - U.S. Nat. Mus., 1941, Bull. N 100, p. 1-879.
- Fraas E. Neue Selachier-Reste aus der oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. - Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol., 1896, Bd. I, S. 1-6.
- Fraas E. Sage von Propristis schweinfurthi Dames. - Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol., 1907, Bd. I, S. 1-6.
- renguelli J. A proposito di alcuni incisioni sull'omero di uno Squalodontide del Miocene superiore della Patagonia. - Boll. Soc. Geol. Ital., 1928, vol. 47, p. 1-9.
- rakel J.J. Shark teeth in the tertiary of Zululand. - Trans. Geol. Soc. S. Afr., 1972, vol. 75, Bd. 3, p. 311-312.
- riče A. Studie v oboru kridoveho Utvaru v Čechach. - In: Palaeontolyicke prozkoumant jednotlivych vrstev. Praze, 1879, Bd. 2, S. 1-144.
- riče A. Studie v oboru kridoveno utvaru v Čechach. - In: Palaeontologicke proskoumani jednotlivych vrstev. Praze, 1889, Bd. 4, S. 1-114.
- riče A. Studie v oboru kridoveno utvaru v Čechach. - In: Palaeontologicke proskoumani jednotlivych vrstev. Praze, 1894, Bd. 5, S. 1-130.
- ritsch A. Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. Prag: Verl. Verfassere, 1878, S. II + 46.
- galeotti H. Memoire sur le constitution geognostique de la Province de Brabant. - Mém. Couronnes. Acad. sci. Belg., 1837, vol. 12, p. 1-193.
- egenbaur C. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. H. III. Das Kopfskelet der Selachier: ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere. Leipzig, 1872, S. X + 316.
- Gemmellaro G.G. Ricerche sui Pesci fossili della Sicilia. - Atti Accad. Giorn. sci. natur. Catania, Ser. 2, 1857, vol. 13, p. 279-328.
- Gemmellaro M. Ittiodontoliti maestrichtiani di Egitto. - Giorn. sci. natur. econ. Palermo, 1920, vol. II (1919); p. 1-56.
- Gervais P. Zoologie et paleontologie francaises. Paris, 1852, vol. 2, p. IV + 271.
- Gervais P. Zoologie et paleontologie francaises. Paris, 1859, vol. 2, p. VIII + 544.
- Ghosh B.K. Some fossil fish teeth from Tertiary deposits of Mayurbhanj, India. - J. Paleontol., 1959, vol. 33, N 4, p. 675-679.

- Gibbes R.W. Monograph of the fossil Sualidae of the United States. - J. Acad. Natur. Sci. Phil., Ser. 2, 1849, vol. 1, p. 139-147.
- Giebel C.G. Odontographie: Vergleichende Darstellung des Zahnsystemes der Lebenden und fossilen Wirbelthiere. Leipzig, 1855, S. I-XX. + 1-129.
- Goodrich E.S. Vertebrata Craniata. Cyclostomes and fishes. - In: Lankester E.R. a treatise on zoology. London: Macmillan, 1909, pt 9, p. XVI + 518.
- Gosselet J. Machoire de Ptychodus latissimus. - Ann. Soc. geol. Nord., 1875, vol. 12, p. 121.
- Gosselet J. Esquisse geologique du Nord de la France et des Contrees voisines. 2. Terrains secondaires. - Soc. geol. Nord. 1881, vol. 3, p. 169-178.
- Gosselet J. Esquisse geologique du Nord de la France et des Contrees voisines. 3. Terrains Tertiaires. - Soc. geol. Nord, 1883, vol. 6, p. 279-342.
- Greco B. Fauna cretacea dell'Egitto raccolta dal Figari Bey, II. - Palaeontol. Ital., 1916, vol. 22, p. 103-170.
- Gregory W.K. Evolution Emerging. A survey of changing patterns from primeval life to man. N.Y., 1951, vol. 1, 2, p. XXII + 1-736; 1-1013.
- Günther A. Handbuch der Ichthyologie Eeberestzt von Dr. Gustav von Hayek. Wien, 1886, 527 S.
- Curr P.R. A new fish Fauna from the Woolwich Bottom Bed (Sparbacia) of Herne Bay, Kent. - Proc. Geol. Assoc., 1963, vol. 73, p. 449.
- Hansemann D.V. Demonstration eines Carcharodon Zahnes aus Spitzbergen. - Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1910, S. 387-389.
- Hasse C. Das natürliche system der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule: Eine morphologische und paleontologische Studie, Jena, 1879-1885, A, Bd. I (1879), S. 1-80; B, Bd. 2, H. I (1882) S. 1-94; C, Bd. 2, H. 2 (1882), S. 97-179; D, Bd. 2, H 3 (1882) S. 183-285; E (1885), S. 1-27.
- Hay O.P. The chronologica distribution of the elasmobranchus. - Trans. Amer. Phil. Soc. Ser. 2, 1901, vol. 20, p. 63-75.
- Hay O.P. Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. - Bull. U.S. Geol. Surv., 1902, N 179, p. 1-868.
- Hay O.P. On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria etc. - Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1903, vol. 19, p. 395-402.
- Hay O.P. Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. - Carnegie Inst. Wash., 1929, vol. 1, p. VIII + 1-916.
- Hebert E. Tableau des fossiles de la Craie de Mendon et description de quelques especes nouvelles. - Mem. Soc. géol. France. Ser. 2, 1856, vol. 5, p. 349-356.
- Heim A. Geologie der Schweiz. Leipzig, 1919, Bd. I, S. XX + 704.
- Hennig E. Die Fischereste unter den Funden der Tendaguru Expedition. - Arch. Pale Biontol., 1914, Bd. 3, S. 295-312.
- Herman J. Les vertebres du Landenien inferieur (Lia ou Heersien) de Maret (hameau d'Orp-le-grand). - Bull. Soc. Belge. geol. paleontol. et hydrol., 1972, vol. 81, fasc. 3/4, p. 101-207.
- Herman J. Contribution a la connaissance de la faune ichthyologique des phosphates du Maroc. - Ann. Soc. géol. Belg., 1973 (1972), vol. 95, fasc. 2, p.271-284.
- Holmgren N. Studies on the head in fishes. I. Development of the skull in sharks and rays. - Acta zool., 1940, vol. 21, p. 51-267.
- Holmgren N. Studies on the head in fishes. II. Comparative anatomy of the adult selachian skull with remarks on the dorsal fins in the sharks. - Acta zool., 1941, vol. 22, p. 1-100.
- Holmgren N. General morphology of the lateral sensory line system of the head in fish. - K. sven. vetenskapsakad. handl., 1942, vol. 20, p. 1-46.

- Hussakof L. - In: Case E.C. Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. - Carenge Inst. Wash., 1911, p. 1-178.
- Hussakof L. Fossil fishes collected by the American Congo expedition. - Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1917, vol. 37, p. 761-767.
- Ishiwara J. On some fossil shark-teeth from the Neogene of Japan. - Sci. Rept. Tonoku Imp. Univ., Ser. 2, Geol., 1921, vol. 5, N 3, p. 61-74.
- Issel A. Catalogo dei fossili della Pietra di Finale. - Boll. Roy. Comit. geol. Italia, 1886, vol. 17, p. 27-43.
- Jaekel O. Die Selachier aus dem Oberen Muschelkalk Lothringens. - Abh. geol. Spezialk. Elsass-Lothringen, 1889, Bd. 3, H. 4, S. 273-332.
- Jaekel O. Ueber die systematische Stellung und über fossile Reste der Gattung Pristiophorus. - Z. Dtsch. Geol. Ges., 1890, Bd. 42, S. 86-120.
- Jaekel O. Die eocänen Selachier von Monte Bolca: Ein Beitrag für Morphogenie der Wirbeltiere. Berlin, 1894, S. 1-176.
- Jaekel O. Ueber die Organisation der Pleurocanthiden. - Sitzungsber. ges. Naturforsch. Freunde Berlin, 1895, Bd. 4, S. 69-85.
- Jaekel O. Über Hybodus. - Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, 1898a, S. 135-146.
- Jaekel O. Verzeichniss der Selachier der Mainzer Oligocans. - Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, 1898b, Bd. 9, S. 161-169.
- Jaekel O. Über einen Torpediniden und andere Fishreste aus dem Tertiär von Kamerun in E. Esch's: Beiträge zur Geologie von Kamerun. Stuttgart, 1904, S. 289-291.
- Joleaud L. Geologie et paleontologie de la plaine du Comtat et de ses abords. - Mem. Acad. Vancluse, 1905-1906.
- Joleaud L. Note sur quelques dents de poissons fossiles du Rio de Oro (Sahara occidental). - Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1907, vol. 7, p. 514-516.
- Joleaud L. Atlas de paleobiogeographie. Paris, 1939, p. 1-39 + 100 pls.
- Jordan D.S. The fossil fishes of California with supplementary notes on other species of extinct fishes. - Univ. Calif. Publ. Dept. Geol., 1907, vol. 5, p. 95-145.
- Jordan D.S. Some shark's teeth from the California Pliocene. - Amer. J. Sci. Ser. 5, 1922, vol. 3, N 17, p. 338-342.
- Jordan D.S. A classification of fishes, including families and genera as far as known. - Stanford. Univ. Publ. Ser. Biol. Sci. Ser. 3, 1923, vol. 2, p. 77-243 + X.
- Jordan D.S. The genera of fishes and classification of fishes. Stanford Univ. Press. (Calif.), 1962, p. I-XVI + 1-800.
- Jordan D.S., Gilbert Z. Fossil fishes of southern California. II. Fossil fishes of the (Miocene) Monterey formations of southern California. III. Fossil fishes of the Pliocene formations. - Stanford. Univ. Publ. Univ., Ser. 1919, p. 1-45.
- Jordan D.S., Hannibal H. Fossil sharks and rays of the Pacific slope of North America. - Bull. S. Calif. Acad. Sci., 1923, vol. 22, p. 27-63.
- Joukowsky E. Sur quelques affleurements nouveaux de roches tertiaires dans l'isthme de Panama. - Mem. Soc. phys. hist. natur. Geneve, 1906, vol. 35, p. 155-178.
- Keyes I.W. New records of the elasmobranch *C. megalodon* (Agassiz) and a review of the genus *Carcharodon* in the New Zealand fossil record. - N.Z. J. Geol. and Geophys., 1972, vol. 15, p. 228-242.
- Kiprijanoff V. Ueberreste von Fishen im Kurkschen eisenhaltigen Sandsteine (Самород). - Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1852a, vol. 25, p. 221-226.
- Kiprijanov F. Fisch-Ueberreste im Kurkschen eisenhaltigen Sandsteine (Самород). - Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1852b, vol. 25, p. 483-495.

- Kiprijanoff V. Fisch-Ueberreste im Kurskchen eisenhaltigen Sandsteine (Капород). – Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1853a, vol. 26, p. 286–294.
- Kiprijanoff V. Fisch-Ueberreste im Kurskchen eisenhaltigen Sandsteine (Капород). – Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1853b, vol. 26, p. 331–336.
- Kiprijanoff V. Fisch-Ueberreste im Kurschen eisenhaltigen Sandsteine (Капород). – Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1854, vol. 27, p. 373–397.
- Kiprijanoff V. Fisch-Ueberreste im Kurskchen eisenhaltigen Sandsteine (Капород). – Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1859, vol. 30, p. 151–162.
- Kiprijanoff V. Fischreste im Kurskischen eisenhaltigen Sandsteine (Капород). – Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1860, vol. 33, p. 601–670.
- Kiprijanoff V. Ueber fossile Fische des Moskauer Gouvernements. – Bull. Soc. Imp. natur. Moscou, 1880, vol. 55, p. 1–7.
- Kissling E. Die Fauna des Mittel-Oligocäns im Berner-Jura. – Abb. Schweiz. paleontol. Ges., 1896, Bd. 22(3), S. 1–74.
- Koch A. Tarnocz Nogradmegyeben, mint köült czapafogakank uj gazdag lelöhe-lye. – Földt. közl., 1903, t. 33, s. 139–164.
- Kruckow T. Die stratigraphische und paläogeographische Bedeutung der miozänen Elasmobranchier-Fauna von Baja California, Mexico. – Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Monatsh., 1957, Bd. 10, S. 444–449.
- Kruckow T. Eine untermiozäne Haifisch-Fauna im Schleswig-Holstein. – Meyniana, 1959, Bd. 8, S. 82–95.
- Kruckow T. Die Elasmobranchier des tertiären Nordseebeckens im nordwestdeutschen Bereich. – Senckenberg. Iethaea, 1965, Bd. 46a, S. 215–256.
- Kryshthafovich A.N. A tooth of a fossil shark from Tambaron Island near southern Mindoro. – Philip. J. Sci. Manila, 1924, pt 1, vol. 25, N 2, p. 155–156.
- Kuch E. Ein Zahnfund von Ptychodus aus der Krede des Walenseegebietes. – Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges., 1949, Bd. 129, p. 141.
- Latham J. Essay on the various species of Saw-Fish. – Tras. Linnean Soc., London, 1794, vol. 2, p. 273–282.
- Lawley R. Nuovi studi sopra ai pesci ed altri vertebrati fossile delle Colline Toscana. Firenze, 1876, p. 1–122.
- Lawley R. Monografia del genere Notidanus. – Atti Soc. Toscana sci. natur. Mem., 1877, vol. 3, extrais 1875, p. 55–76.
- Lawley R. Confronto di una mascella di Carcharodon lamia Rond. coi denyi Carcharodon fossili trovati nelli colline Toscana. – Atti Soc. Toscana sci. natur., 1878a, vol. 3, p. 330–336.
- Lawley R. Resti di un Oxyrhina rivenuta alle case bianche presso alle saline di Volterra. – Atti Soc. Toscana sci. Natur., 1878b, vol. 3, p. 337–340.
- Lawley R. Confronto di denti fossili che si trovano nelle colline Toscane con la dentizione dell'Oxyrhina spallanzanii Bonp. vivente in Mediterraneo. – Atti Sci. Toscana sci. natur., 1878c, vol. 3, p. 343–349.
- Lawley R. Nuovi denti fossili di Notidanus rinvenuti ad Orciano Pisano. – Atti Soc. Toscana sci. natur., 1879, vol. 4, Mem. 2, p. 196–202.
- Lawley R. Studi comparativi sui pesci fossili coi viventi dei generi Carcharodon, Oxyrhina e Galeocerdo. Pisa, 1881, p. 1–151.
- Le Hon H. Prelimeinaires d'un Memoire sur les poissons tertiaires de Belgique. 1871, p. 1–15.
- Leidy J. Indications of twelve species of fossil fishes. – Proc. Acad. Natur. Sci. Phil., 1856, vol. 7, p. 414.
- Leidy J. On some remains of Cretaceous fishes. – Proc. Acad. Natur. Sci. Phil., 1872a, vol. 166, p. 162–163.
- Leidy J. Remarks on fossil shark teeth. – Proc. Acad. Natur. Hist. Phil., 1872b, p. 166.

- Leidy J. - In: Hayden F.V. Contributions to the extinct vertebrate fauna of the Western Territories, I. Rept U.S. Geol. Surv. Territ., 1873, (1867), vol. 1, p. 1-356.
- Leidy J. Description of vertebrate remains, chiefly from the phosphate beds of South Carolina. - J. Acad. Natur. Sci. Phil. Ser. 2, 1877, vol. 8, pt 3, p. 209-261.
- Leriche M. Sur quelques elements nouveaux pour la faune ichtyologique du Montain inferieur du Bassin de Paris. - Ann. Soc. Geol. Nord., 1902, vol. 30, p. 153-161.
- Leriche M. Revision de la faune ichtyologique des terrains cretaces du Nord de la France. - Ann. Soc. Geol. Nord., 1902a, vol. 31, p. 87-155.
- Leriche M. Les poissons paleocenes de la Belgique. - Mem. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg., 1902b, vol. 2, p. 1-48.
- Leriche M. Les poissons eocenes de la Belgique. - Mem. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg., 1905, vol. 3, p. 49-228.
- Leriche M. Contribution a l'etude des poissons du Nord de la France et des regions voisines. - Ann. Soc. Geol. Nord, 1906a, vol. 35, p. 308-356.
- Leriche M. Contribution a l'etude des poissons fossiles du Nord de la France et des regions voisines. - Mem. Soc. Geol. Nord (Lille), 1906b, vol. 5, p. 1-430.
- Leriche M. Notes preliminaires sur les poissons des Faluns neogenes de la Bretagne, de l'Anjou et de la Touraine. - Ann. Soc. Geol. Nord., 1907a, vol. 35 (1906), p. 290-321.
- Leriche M. Revision de la Faune ichtyologique des terrains neogenes du Bassin du Rhone. - Assoc. Franc. Avac. sci., C.r., 35 sess. (Lyon, 1906), notes et mem., 1907b, vol. 35, p. 335-352.
- Leriche M. Observations sur les poissons du Patagonien recemment signales par M. Fl. Ameghino. - Ann. Soc. Geol. Nord., 1907c, vol. 36, p. 129-137.
- Leriche M. Note preliminaire sur les poissons nouveaux de l'oligocene Belge. - Bull. Soc. Belge. Geol., paleontol. et hydrol., 1908, vol. 22, p. 378-384.
- Leriche M. Note sur les poissons paleocenes et eocenes des environs de Reims (Marne). - Ann. Soc. Geol. Nord., 1909a (1908), p. 229-265.
- Leriche M. Observations sur les Squales neogenes de la Californie. - Ann. Soc. Geol. Nord., 1909b, col. 37 (1908), p. 302-306.
- Leriche M. Sur la limite entre le Turonien et le Senonien dans la Cambresis, etc. - Ann. Soc. geol. Nord., 1909c, vol. 38, p. 55-73.
- Leriche M. Les poissons oligocenes de la Belgique. - Mem. Mus. roy. hist. natur. belg., 1910a, vol. 5, p. 229-263.
- Leriche M. Note sur les poissons stampiens du Bassin de Paris. - Ann. Soc. geol. Nord., 1910b, vol. 39, p. 324-336.
- Leriche M. Sur quelques poissons du Crétacé du Bassin de Paris. - Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1910c, vol. 10, p. 455-471.
- Leriche M. Notes sur les poissons néogènes de la Catalogne. - Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1911, vol. 10 (1910), p. 471-474.
- Leriche M. Deuxième note sur les fossiles de la Craie phosphate de la Picardie. - Bull. Soc. Belge géol., paléontol., hydrol., 1912, vol. 25 (1911), Mém., p. 297-312.
- Leriche M. Matériaux pour la paleontologie du Bas- et du Congo. La faune paleocène de Landana III. Les poissons paléocènes de Landana (Congo). - Ann. Mus. Congo belg. géol., Sér. 3, 1913, vol. 1, fasc. 1, p. 67-92.
- Leriche M. Sur des poissons fossiles de la région côtière du Congo, etc. - C. r. Acad. sci. (Paris), 1919, vol. 169, p. 479-481.

- Leriché M. Note sur la Paléontologie du Congo. Note préliminaire sur des Poissons nouveaux du Paléocène et de l'Eocène de la région côtière du Congo. — Rev. zool. afr., 1921a, vol. 8 (1920-1921), p. 67-86.
- Leriché M. L'âge du gravier fossilifère d'Elsoo. — Bull. Soc. belge géol., paléont., hydrol., 1921b, vol. 30 (1920), p. 101-105.
- Leriché M. Note sur des Poissons de l'Eocène du Mokattam près du Caire (Égypte). — Bull. Soc. belge géol., paléont., hydrol., 1921c, vol. 30, p. 202-208.
- Leriché M. Les Poissons paléocènes et éocènes du Bassin de Paris. (Note additionnelle). — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1923, vol. 22 (1922), p. 177-200.
- Leriché M. Les Poissons néogènes de la Belgique. — Mem. Mus. hist. natur. belg., 1926a, vol. 32, p. 367-472.
- Leriché M. Sur les Vertébrés de l'Argile d'Ypres. — Bull. Soc. belge géol., paléont., hydrol., 1926b, vol. 36, p. 13-24.
- Leriché M. Les Poissons de la Molasse Suisse. — Mem. Soc. paléontol. Suisse, 1926-1928, pt 1, vol. 46 (1926-1927), p. 1-56; pt 2, vol. 47 (1927-1928), p. 57-119.
- Leriché M. Note préliminaire sur deux Scyllides nouveaux du Paléocène de Landana (Enclave portugaise de Cabinda). — Congo rev. zool. afr., 1927a, vol. 15, p. 398-402.
- Leriché M. Catalogue des fossiles du Congo. Livre jubilaire Cinquant. — Fondat. Soc. géol. Belgique, 1927b, vol. 3, p. 53-65.
- Leriché M. Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais. — Bull. Soc. belge géol., paléont., hydrol., 1929, vol. 37 (1927), p. 199-299.
- Leriché M. Rectifications de nomenclature au sujet du grand Cerithie du Tuffeau de Ciply (Montien) et de l'"Hydobus" de la Glauconie de Lonzeé (Santonien). — Bull. Soc. belge géol. paléont., hydrol., 1930, vol. 39, p. 102-105.
- Leriché M. Les Poissons éocènes du Bassin de Paris (2 note add.) — Bull. Soc. géol. France. Ser. 5, 1932a, vol. 2, p. 357-374.
- Leriché M. Sur un Myliobate (*Myliobatis Bellardii* Iseel) du Calcaire à Astéries (Rupélien) des environs de la Reole (Gironde). — Bull. Soc. géol. France. Ser. 5, 1932b, vol. 2, p. 375-378.
- Leriché M. Les Poissons du Crétacé et du Nummulitique de l'Aude. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 5, 1936a, vol. 6, p. 375-402.
- Leriché M. Sur l'importance des Squales fossiles. — Mem. Mus. roy. hist. natur. Ser. 2, 1936b, fasc. 3 (Mél. Pelseneer), p. 739-752.
- Leriché M. Contribution à l'étude des Poissons fossiles des pays riverains de la Méditerranée américaine (Venezuela, Trinité, Antilles, Mexique). — Mem. Soc. paléontol. Suisse, 1938a, vol. 61, p. 1-42.
- Leriché M. Quelques observations critiques sur un mémoire de Mlle W.A.E. van Geyn, intitulé "Das Tertiär der Niederlande mit besonderer Berücksichtigung der Selachierfauna". — Bull. Soc. géol. belg., 1938b.
- Leriché M. Contribution à l'étude des faunes ichthyologiques marines des terrains Tertiaires de la plaine côtière Atlantique et du centre des États-Unis etc. — Mem. Soc. géol. France. (n.s.), 1942, vol. 20, N° 45, p. 3-110.
- Leriché M. Note sur les rapports entre la faune ichthyologique de l'Argile à septariac (Septarionton) du bassin de Mayence et celle de l'Argile de Boom (Rupélien moyen) etc. — Bull. Soc. belge géol., paléont., hydrol., 1948, vol. 57, p. 175-185.
- Leriché M. Les poissons tertiaires de la Belgique (Supplément). Mem. Mus. hist. natur. belg., 1951, vol., N° 118, p. 475-600.

- erliche M. Les faunes ichthyologiques marines du Neogene des Indes orientales. Mem. posthume, avec appendice par E. Casier. Mem. suisses paleontol., 1954, vol. 70, fasc. 2, p. 7-21.
- erliche M. Les poissons Neogenes de la Bretagne, de l'Anjo et de la Touraine. - Mem. Soc. Geol. France. (n.s.), 1957, vol. 36, fasc. 4, Mem. 81, p. 1-64.
- lueca F.G. El Miocene marina du Muro (Mallorca) Trabajos del Museo nac. - Cien. natur. (Madrid). (ser. geol.), 1919, vol. 25, p.
- cNulthy C.L. Hypolophid Teeth from the Woodbine Formation, Tarrant country, Texas. - Ecol. geol. helv., 1964, vol. 57, N 2, p. 537-539.
- cNulthy C.L., Slaughter B.H. A new sawfish from the Woodline formation (Cretaceous) of Texas. - Copeia, 1962, vol. 4, p. 775-777.
- cNulthy C.L., Slaughter B.H. A request for opinion on a neotype for *Ptychotrygon triangularis* (Reuss). - J. Paleontol., 1970, vol. 44, N 1, p. 166.
- cNulthy C.L., Slaughter B.H. The Cretaceous selachian genus, *Ptychotrygon* Jaekel 1894. - Ecol. geol. helv., 1972, vol. 65, N 3, p. 647-655.
- agnan A. Les caracteristiques geométriques et physiques des poissons. - Ann. sci. natur. Ser. 10, zool., 1929-1930, p. 12-13.
- arck W.v. Fossile Fische aus der jüngsten Kreide in Westfalen. - Palaeontographica, 1863-1894: (1863), Bd. 11a, S.1-83; (1876), Bd. 22, S. 55-74, 405-414; (1885), Bd. 31, S. 233-267; (1894), Bd. 41, S. 41-47.
- arck W.v., Schlüter C.A. Neue Fische und Krebse aus der Kreide von Westfalen. - Palaeontographica, 1968, Bd. 15, S. 269-305.
- artin K. Palaeontologische Ergebnisse von Tiefbohrungen auf Java: Sammlungen Geol. Reichs-Museum Leiden. (I). - Beitrage Geol. Ost.-Asiens, Australicus, 1883, Bd. 2, S. 1-42.
- arsumoto H. On the marine faune of tree fossil zones of the upper Miocene of Natiro district. - Sci. Rept. Tohoku Imp. Univ., Ser. 2, 1930, vol. 13, N 3.
- eyer H. von. On Proboscids in Mexico. - Neues Jahrb. Miner. Geol. Peterfaktenk., 1840, S. 1-581.
- eyer H. von. Studien über das Genus Mastodon. - Palaeontographica, 1867, Bd. 17, S. 1-72.
- eyer H., Plieninger T. Beiträge zur Paläontologie Württemberg's, Enthaltend die Fossilen Wirbelthierreste aus den Triasgebilden. Stuttgart, 1844, S. 1-122.
- iklucho - Maclay N. Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbeltiere. I. Das Gehirn der Selachier. Leipzig; 1870, S. 1-74.
- iklucho-Maclay N., Macleay W. Plagiostomata of the Pacific. Pt I. Fam. Heterodontidae. - Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, 1879, vol. 3, p. 306-334.
- iller K. Das Molassemeer in der Bodenseegegend. - Schrift. Ver. Gesch. Bodensee, 1876, Bd. 7, S. 180-256.
- ivart St. Notes on the fins of elasmobranchus. - Trans. Zool. Soc. London, 1879, vol. 10, p. 439-484.
- müller J. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. - Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1834-1843, 1834, S. 65-340; 1837, S. 13-48; 1838, S. 171-232; 1839; S. 175-304; 1843, S. 109-170.
- müller J., Henle J. Systematische Beschreibung der Plagiostomen. 1841, Berlin, (1838-1841), S. XXII + 200.
- münster G. Beiträge zur Peterfaktenkunde. 1846.
- murray J., Renard A.F. Report on deep-sea deposits based on the specimens collected during the voyage of A.M.S. Challenger in the years 1872 to 1876. London, 1891, p. XXIX + 525.
- ewton E.T. The Vertebrata of the Pliocene deposits of Britain. - Mem. Geol. Surv. U.K., 1891, p. I-XI + 1-137.

- Noetling F. Die Fauna des Samländischen Tertiars. — Abh. geol. Spezialkarte Preussen Thüring. Staaten, 1885a, Bd. 6, H. 3, S. 3–106.
- Noetling F. Die Fauna der Baltischen cenoman–Geschiebe. — Geol. Palaontol. Abh., 1885b, Bd. 2, H. 4, S. 1–52.
- Noetling F. Vorlegung einiger fossiler Haifischzähne. — Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin, 1886, S. 13–17.
- Noetling F. Fauna of the Mocene beds of Burma, Pal. India, 1901, (N. s.), vol. 1, 3, p. 1–378.
- Obrador A., Mercadal B. Nuevas localidades con fauna iotologica para el Neogeno menorquin. — Acta geol. hisp., 1973, vol. 8, N 4, p. 115–119.
- Oliveira P.E., Santos R. da S. Fosselis cretaceous da Ilha de Itamaraca. — An. Acad. Brasil. cienc. Rio de Janeiro, 1950, vol. 22, N 1, p. 107–113.
- Olsen S.J. The stratigraphic importance of a lower Miocene vertebrate fauna north Florida. — J. Paleontol., 1964, vol. 38, N 3, p. 477–482.
- Orvig T. Histologis studiés of placodems and fossil elasmobranchs. I. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. — Ark. zool. Ser. 2, 1951, vol. 2, p. 321–454.
- Owen R. Odontography; or a treatise on the comparative anatomy of the teeth. London, 1840–1845, vol. 1, 2, p. LXXIV + 655; atlas: 168 pls.
- Parker W.K. On the structure and development of the skull in sharks and skates. Trans. Zool. Soc. London, 1879, vol. 10, p. 189–243.
- Parker W.K. Notes on Carcharodon rondeletti. — Proc. Zool. Soc. London, 1887, p. 27–40.
- Pasquale M. Revisione dei Selaciani fossili dell'Italia meridionale. — Atti Roy. Accad. sci. fis. e mat. Napoli. Ser. 2, 1903, vol. 12, p. 1–32.
- Patterson C. British Wealden Sharks. — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol., pt 2, 1966, vol. 7, p. 281–350.
- Pawłowska K. Szczatki ryb z wapieni miocenskich Pinczowa. Acta Palaeontologica Polonica, 1960, v. 5, N 4, s. 421–432.
- Pedroni P.M. Memoire zur les Poissons fossiles du departement de la Gironde. — Act. Soc. Lin. Bordeaux, 1844, vol. 13, p. 277–298.
- Peyer B. Die schweizerischen Funde von Asteracanthus (Strophodus). — Abh. Schweiz. Palaontol., 1946, Bd. 85, S. 1–101.
- Philippi R.A. Ueber Tornatella abbreviata, Otodus mitis, Otodus caticus und Myliobatis Testae. — Palaeontographica, 1846, Bd. I, S. 23–25.
- Philippi R.A. Carcharodon gigas, eine neue Art. aus der Tertiär Formation Chile's. — Ztschr. Naturwiss., 1878, Bd. 51, S. 685–686.
- Pictet., Campiche. Description des fossiles du terrain cretace des environs de Ste-Croix, pt I. — Mat. Pal. Suisse. Ser. 2, 1858–1860, p. 1–380.
- Pledge N.S. Fossil elasmobranch teeth of South Australia and their stratigraphic distribution. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1967, vol. 91, p. 135–164.
- Priem F. Sur les poissons de la craie phosphatee des environs de Peronne. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 3, 1896, vol. 24, p. 9–23.
- Priem F. Sur les dents d'Elasmobranches de divers gisements Senoniens (Villedieu, Meudon, Folx-les-Caves). — Bull. Soc. géol. France. Ser. 3, 1897a, vol. 25, p. 40–56.
- Priem F. Sur les Poissons de l'Eocene du Mont Mokattam (Egypte). — Bull. Soc. géol. France, Ser. 3, 1897b, vol. 25, p. 212–227.
- Priem F. Note sur Propristis Dames du Tertiaire inferieur d'Egypte. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 3, 1897c, vol. 25, p. 228–232.
- Priem F. Les Poissons fossiles de l'Eocene du Mokattam. — Bull. Inst. Egypte. Ser. 3, 1897d, vol. 8, p. 157–159.
- Priem F. Sur la faune ichthyologique des assises montiennes du Bassin de Paris,

- et en particulier sur *Pseudolates heberti* Gervais sp. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 3, 1898, vol. 26, p. 399–412.
- Priem F. Sur des Poissons fossiles eocenes d'Egypte et de Roumanie. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 3, 1899, vol. 27, p. 241–253.
- Priem F. Sur les Poissons fossiles des phosphates d'Algerie et de Tunisie. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1903, vol. 3, p. 393–406.
- Priem F. Sur les Poissons fossiles des terrains tertiaires superieures de l'Herault. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1904a, vol. 4, p. 393–406.
- Priem F. Sur les Poissons du Bartonien et les Silurides et Acipenserides de l'Eocene du Bassin de Paris. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1904b, vol. 4, p. 42–47.
- Priem F. Sur des Poissons fossiles de l'Eocene moyen d'Egypte. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1905, vol. 5, p. 633–641.
- Priem F. Sur les Poissons fossiles du Stampien du Bassin Parisien. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1906, vol. 8, p. 195–205.
- Priem F. Poissons tertiaires des possessions africaines du Portugal. — Commun. serv. géol. Port., 1907a, vol. 7, fasc. I, p. 74–79.
- Priem F. Sur des Vertebres de l'Eocene d'Egypte et de Tunisie. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1907b, vol. 7, p. 412–419.
- Priem F. Note sur les Poissons fossiles de Madagascar. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1908a, vol. 7 (1907), p. 462–465.
- Priem F. Etude des Poissons fossiles du Bassin parisien. — Ann. paleontol., 1908b, vol. 6, p. 1–144.
- Priem F. Note sur des Poissons fossiles des Phosphates de Tunisie et d'Algerie. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1909, vol. 9, p. 315–324.
- Priem F. Etude des Poissons fossiles du Bassin parisien. (Supplement). — Ann. paleontol., 1911, vol. 6, p. 1–44.
- Priem F. Poissons fossiles de la Republique. Argentine. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1912a, vol. 11, p. 329–340.
- Priem F. Sur les Poissons fossiles des terrains secondaires du sur de la France. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1912b, vol. 12, p. 250–271.
- Priem F. Sur les Poissons fossiles des phosphates remaines du Rethelois. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1913, vol. 13, p. 159–162.
- Priem F. Sur les vertebres du cretace et de l'Eocene d'Egypte. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1914, vol. 14, p. 366–382.
- Priem F. Sur des vertebres du cretace et de l'Eocene d'Egypte. — Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1915, vol. 14, (1914), p. 366–382.
- Priem F. Paleontologie de Madagascar. XII. Les Poissons fossiles. — Ann. paleontol., 1924, vol. 13, p. 105–132.
- Principi P. Ittiofauna fossile dell'Italia centrale. — Bull. Soc. géol. ital., 1920, vol. 39, p. 85–110.
- Probst J. Ueber das Gebiss des *Notidanus primigenius* Ag. Jahreshefte Vereins vaterland. — Naturk. Würtemb., 1858, Bd. 14, S. 124–127.
- Probst J. Ueber die Streifung der fossilen *Squalidenzähne*. Jahreshefte Vereins vaterland. — Naturk. Würtemb., 1859, Bd. 15, S. 100–102.
- Probst J. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische aus der Molasse von Baltringen. — Jahresh. Ver. Naturk. Würtemb., 1879, Bd. 35, S. 127–154.
- Probst J. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische aus der Molasse von Baltringen. — Jahresh. Ver. Naturk. Würtemb., 1879, Bd. 35, S. 127–154.
- Quaas A. Die Fauna der overwegischichten und der Blätterthone und der Libyschen Wüste. — Palaeontographica, 1902, Bd. 30, H. 2, S. 153–336.
- Quenstedt A. Handbuch der Peterfaktenkunde. 3. Aufl. Tübingen, 1882, S. VIII+1239.
- Reif Wolf-Ernst. Morphologie und Skulptur der Haifisch-Zahnkroden. — Neues Jahrb. Geol. und Palaontol. Abh., 1973a, Bd. 143, H. 1, S. 39–55.

- Reif Wolf-Ernst. Morphologie und Ultrastruktur des Hai - "Schmelzes". - Zool. Ser., 1973b, Bd. 2, S. 5-6, 231-250.
- Reinhart R.H. A new shark of the family Ptychodontidae from South America. - Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., 1951, vol. 28, N 8, p. 195-202.
- Reuss A. Die Versteinerungen der böhmischen Kreide-formation. Stuttgart, 1845-1846: I. 1845, S. IV+58, II. 1846, S. IV+148.
- Roemer F. Die Kreidebildung von Texas. 1852.
- Roing M.S. Escualodos del Mioceno Plioceno de la Habana. - Bol. Minas (Republica de Cuba), 1920, vol. 6, p. 1-16.
- Rusconi C. Apuntes preliminares sobre las arenas puelchenses y su fauna. - Ann. Soc. cient. Argent., 1933, vol. 66.
- Sauvage H.E. Poissons fossiles des formations secondaires du Boulonnais. - Mem. Soc. Acad. Boulogne, 1867, vol. 2, p. 53-152.
- Sauvage H.E. Notes sur les Poissons fossiles. III. Sur quelques Fauns de Bretagne. - Bull. Soc. géol. France. Ser. 3, 1875, vol. 3 (1874-75), p. 631-642.
- Sauvage H.E. Notes sur les Poissons fossiles. XIX. Sur quelques Squales de la Craie des Charentes. - Bull. Soc. géol. France. Ser. 3, 1880, vol. 8 (1879-1880), p. 451-462.
- Sauvage H.E. Etude sur les Poissons des Faluns de Bretagne. - Mem. Soc. Sci. Natur. Ssone-et-Loire, 1882, vol. 4, (1880), p. 37-79.
- Sauvage H.E. Note sur quelques Poissons fossiles de Tunisie. - Bull. Soc. Geol. France. Ser. 3, 1889, vol. 17, p. 560-562.
- Schaeffer B. Cretaceous Fishes from Bolivia, with comments on Pristid Evolution. - Amer. Mus. Novitat., 1963, N 2159, p. 1-20.
- Schaeffer B. Comments on Elasmobranch evolution "Sharks, skates and rays" /Ed. by Perry W. Gilbert et al. Baltimore: John Hopkins Press, 1967, p. 3-35.
- Schrodt F. Beiträge zur Kenntniss der Pliocenfauna Süd-Spaniens. - Ztschr. Dtsch. geol. Ges., 1890, Bd. 42, S. 368-418.
- Schultz Ortwin. Die Selachier Fauna (Pisces, Elasmobranchii) des Wiener Beckens und sener Randgebiete im Badennien (Miozän). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1971, Bd. 75, S. 311-341.
- Serra G. Di una nuova specie di Schzorhiza del Maestrichtiano della tripolitana. - Riv. ital. paleontol., 1933, vol. 39, p. 103.
- Sewertzoff A.N. The head skeleton and muscles of *Acipenser ruthenus*. - Acta zool., 1928, Bd. 9, S. 193-322.
- Sewertzoff A.N. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena, 1931, S. 1-371.
- Signeux J. Note paleoichtyologiques. I. Observations nouvelles sur le genre *Scapanorhynchus* et ses relations. - Bull. Mus. hist. natur. Ser. 2, 1949, vol. 21, p. 633-638.
- Signeux J. Notes paleoichtyologiques. (suite). III. Squalidae fossiles du Senonien de Sahel Alma. - Bull. Mus. hist. natur. Ser. 2, 1950, vol. 22, p. 315-319.
- Silva Santos Rubens da. A paleoichtiofauna da formacao Santana - Euselachii. - Ann. Acad. brasil. cienc., 1968, vol. 40, p. 491-497.
- Sismonda E. Descrizione dei Pesci e dei crostacei fossili nel Piemonte. - Mem. Roy. Acad. sci. Torino. Ser. 2, 1849, vol. 10, pl. 1-68.
- Spillman W. Catalogue of Tomigbee greensand. - Rept. Geol. Agr. Miss., 1863 (1860), p. 389.
- Stanton T.W. The fauna of the Cannonball marine member of the Lance formation. - U.S. Geol. Surv. Profess. Pap., 1920, N 128, A, p. 1-60.
- Stefano G. de. Alcuni pesci pliocenici di Calnna im Calabria. - Boll. Soc. geol. ital., 1901, vol. 20, p. 552-562.
- Stefano G. de. Osservazioni sulla ittiofauna pliocenica di Orcisno e San Quirico im Toscana. - Boll. Soc. geol. ital., 1909, vol. 28, p. 539-648.

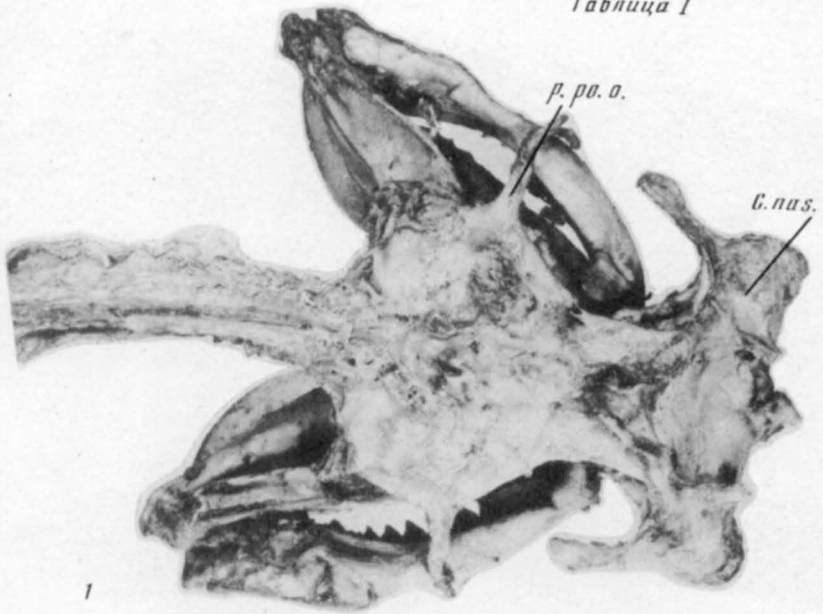
- Stefano G. de. Sui pesci pliocenici dell'Imolese. — Boll. Soc. geol. ital., 1910a, vol. 29, p. 381–402.
- Stefano G. de. Ricerche sui pesci fossili della Calabria meridionale. I. Ittioliti miocenici di Capro dell'Armi. — Boll. Soc. geol. ital., 1910b, vol. 29, p. 198–265.
- Stefano G. de. Studio sui pesci fossili della pietra di Bismantova (Provincia di Reggio-Emilia). — Boll. Soc. geol. ital., 1912a, vol. 30, p. 351–422.
- Stefano G. de. Appunti sulla ittiofauna fossile dell'Emilia conservata nel Museo geologica dell'universita di Parma. — Boll. Soc. geol. ital., 1912b, vol. 31, p. 35–78.
- Stephenson L.W. The cretaceous formation (of the Coastal Plain of North Carolina). — N. Car. Geol. Econ. Surv., 1912, vol. 3, p. 73–171.
- Stephenson L.W. A contribution to the geology of northeastern Texas and Southern Oklahoma. — U.S. Geol. Surv. Profess. Pap., 1918, vol. 120, p. 127.
- Storms R. Troisième note sur les Poissons du Terrain rupélien. — Bull. Soc. belge geol., 1894a, vol. 8, Mem., p. 67–82.
- Storms R. Quatrième note sur les Poissons de l'argile rupélienne. — Bull. Soc. belge geol. verbaux., 1894b, vol. 8.
- Storms R. Sur un "Carcharodon" du terrain bruxellien. — Bull. Soc. belge géol., 1901, vol. 15, Mem., p. 259–267.
- Strasburg D.W. Distribution abundance and habits of pelagic sharks in the Central Pacific Ocean. — Fish. Bull. Fish. and Wildlife Serv., 1958, vol. 58, N 138.
- Strömer E. Haifischzähne aus dem unteren Mokattam bei Wasta in Egypten. — Neues Jahrb. Miner., Geol. und Paläontol., 1903, Bd. 1, S. 29–41.
- Strömer E. Myliobatiden aus dem Mitteleocän der bayerischen Alpen. — Ztschr. Dtsch. geol. Ges., 1904, Bd. 56, N 3, S. 249–267.
- Strömer E. Die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Ägypten. — Beitr. Paläontol. Geol. Oesterreich-Ungarns. 1905a, Bd. 18 (1905), S. 37–58, 163–185.
- Strömer E. Review of R. Storm's "Un Carcharodon du terrain bruxellien". — Neues Jahrb. Miner., Geol. und Paläontol., 1905b, 2. Ref., S. 315.
- Strömer E. Ueber Alttertiär in Westafrika und die Südatlantik. — Jahrb. königl.-preuss. — Geol. Land. Bergakad., 1909, Bd. 30, S.
- Strömer E. Reptilien- und Fischreste aus dem marinen Alttertiär von Südtogo (Westafrika). — Ztschr. Dtsch. geol. Ges. Monatsber., 1911, Bd. 62, S. 478–505.
- Strömer E. Die Säge des Pristiden *Onchopristis numidus* Haug sp. und über die Sägen der Sägehaie. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., 1917, Bd. 28, N 8, S. 1–28.
- Strömer E. Ein Skelettrest des Pristiden *Onchopristis numidus* Haug sp. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., 1925, Bd. 30, N 6, S. 1–22.
- Strömer E. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman), die Plagiostomen, mit einem Anhang über känozoische mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Abt., 1927, Bd. 31, N 5, S. 1–64.
- Strömer E., Weiler W. Ergebnisse... IV. Beschreibung von Wirbeltier-Resten aus dem nubischen Sandsteine oberägyptens etc. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Abt. N.F., 1930, Bd. 7, S. 1–42.
- Sykes J.H. Teeth of *Dalatias barnstonensis* in the British Rhaetic. — Mercian Geol., 1974, vol. 5, p. 39–48.
- Tan. Keinosuke *Ptychodus latissimus* Ag. from the Upper Cretaceous of Hokkaido. — Proc. Imp. Acad. Tokyo, 1949, vol. 25, N 8, p. 18–20.
- Tesier F. Contribution a la stratigraphie et a la Paleontologie de la partie Ouest du Senegal. Cretace et Tertiaire: These presentee ala fac. sci. Marseille, 1952.
- Thurmond J.T. Cartilaginous fishes of the Trinity Group and related rocks (Lower Cretaceous) of North Central Texas. — Southeast Geol., 1971, vol. 13, N 4, p. 207–227.

- Todd J.E. Preliminary report on the geology of the north-west-Central portion of South Dakota. — Bull. S. Dak. Geol. Surv. 1908, vol. 4, p. 13–76.
- Trautschold H. Ueber kreidefossilen Russlands. — Bull. Soc. imp. natur. Moscou, 1877, vol. 52 (1), p. 332–349.
- Tschernozky W. Age of Carcharodon megalodon? — Nature, 1959, N 184, p. 4695.
- Umbgrove J.H.F. Ueber die obersenone Gattung Rhombodus, einen durophagen Stachelrochen. — Leidsche geol. Meded., 1926, Bd. 2, S. 15–22.
- Van de Geyn W.A.E. Les Elasmobranches du Cretace marin du Limbourg hollandis (Suite). — Natrh. Maadbl. Naturhist. Genovtsch. Limbourg, 1937a, vol. 26, p. 2–6.
- Van de Geyn W.A.E. Das Tertiär der Niederlande mit besonderer Berücksichtigung der Selachier Fauna. — Leidsche geol. Meded., 1937b, Bd. 9, S. 177–361.
- Vardabasso S. Ittiofauna delle arenarie mioceniche di Belluno. Mem. Inst. geol. Univ. Padova, 1919–1922, vol. 6 (3), p. 1–22.
- Vinassa de Regny P. Pesci neogenici del Bolognese. — Riv. ital. paleontol., 1899, vol. 5, p. 79–84.
- Vincent G. Fossiles recueillis dans les sables heersiens presde Orple-Grand. — Ann. Soc. zool. belg., 1873, vol. 8, p. XLIV–XLV.
- Vincent G. Description de la faune de l'etage landenien inferieur de Belgique. I: Description de la faune du Tuffeau de Lincent. — Ann. Soc. zool. belg., 1876, vol. 9, p. 111–160.
- Wanner J. Die Fauna der oberesten weisen Kreide der Libyschen Wüste. — Palaeontographica, 1902, Bd. 30, S. 91–152.
- Weiler W. Die Septarienton-fische des Mainzer Beckens. — Jahrb. nassau. Ver. Naturk., 1920, Bd. 72, S. 2–15.
- Weiler W. Beiträge zur Kenntnis der tertiären Fische des Mainzer Beckens. I. — Abh. geol. Landesanst. Darmstadt, 1922, Bd. 6, S. 69–135.
- Weiler W. Mitteilungen über die Wirbeltierreste aus dem Mittelpliozän des Nartontales (Ägypten). — Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Abt., 1926, Bd. 3, S. 317–340.
- Weiler W. Ueber Carcharodon praemegalodon n. sp. aus dem Alttertiär. — Notizbl. Ver. Erdk. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt, 1927, Bd. 6, Abt. 10, S. 106–110.
- Weiler W. Beiträge zur Kenntniss der tertiären Fische des Mainzer Beckens II. — Abh. geol. Landesanst. Darmstadt, 1928, Bd. 8, Abt. 3, S. 5–62.
- Weiler W. Die mittel- und obereocäne Fisch fauna Ägyptens mit besonderer Berücksichtigung der Teleostomie. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Abt. N.F., 1929, S. 1–57.
- Weiler W. Fischreste aus dem nubischen Sandstein von Mohamid und Edfu und aus den Phosphaten Oberägyptens und der Oase Baharije. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Abt. N.F., 1930, Bd. 7, S. 12–36.
- Weiler W. Revision der Fischfauna der Septarientones von Wiesloch Heibelberg. — Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. Jahrg., 1931, II. Abh. Beitr. Oberhein. Fossilkatalog, 1931, Bd. 7, S. 1–15.
- Weiler W. Ueber Fischreste aus der Kreide von Timor. — N. Jahrb. Geol., Paläontol. Stuttgart, 1932, Bd. 67, S. 287–304.
- Weiler W. Zwei oligozäne Fischfaunen aus dem Königreich Ungarn. — Geol. hung. Ser. Paleontol., 1933, Bd. 11, S. 1–54.
- Weiler W. Ergebnisse ... II: Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. 16: Neue Untersuchungen an den Fischresten. — Abh. König. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl. N.F., 1935, Bd. 32, S. 1–57.
- Weiler W. Neue Untersuchungen an mitteloligozänen Fischen Ungarns. — Geol. hung. Ser. Palaeontol., 1938, Bd. 15, S. 7–30.

- etzell W. Die Quiriquina-Schichten als sediment und paläontologisches Archiv. — *Palaeontographica*, 1930, Bd. 73, S. 94–97.
- enz Sylve. Presence du selacien *Ptychodus* (*Pt. chappelli*) dans le Cretace superieur de l'Equateur (Amerique du Sud.) — *Bull. Mus. nat. hist. natur. Sci. terre*, 1973, (1972), vol. 13, p. 91–94.
- White E.G. Interrelationship of the Elasmobranchs with a key to the Order Galra. — *Bull. Mus. Natur. Hist.*, 1937, vol. 74, N 2, p. 25–138.
- White E.I. Eocene fishes from Nigeria. — *Geol. Surv. Nigeria*, 1926, *Bull. N 10*, p. 1–87.
- White E. Fossil sharks' teeth from the Zanzibar Protectorate: Report Paleontol. Zanzibar Protectorate, publ. anth of Gov. of Zanzibar, Sept. 1927. 1927, p. 120–123.
- White E.I. The vertebrate Fauna of the English Eocene. London: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1931, p. XIV + 123.
- White E.I. Fossil Fishes of Sokoto province. — *Geol. Surv. Nigeria*, 1935, vol. 14, p. 1–78.
- White E.I. The Eocene fishes of Alabama. — *Bull. Amer. Palaeontol.*, 1956, vol. 36, N 156, p. 123–152.
- Wigley R.L. Rare fossil dredged off Atlantic coast. — *Commerc. Fish. Rev.*, 1966, vol. 28, N 11.
- Williston S.W. Some fish teeth from the Kansas Cretaceous. — *Kansas Univ. Quart.*, 1900, vol. 9, N 1, p. 27–42.
- Winkler T.C. Memoire sur des dents de Poissons du terrain bruxellien. — *Arch. Mus. Teyler*, 1874a, vol. 3, N 4, p. 295–304.
- Winkler T.C. Memoire sur quelques restes de Poissons du systeme heersien. — *Arch. Mus. Teyler*, 1874b, vol. 4, 1878 (Extraits 1874).
- Winkler T.C. Deuxieme memoire sur des dents de Poissons fossiles du terrain bruxellien. — *Arch. Mus. Teyler*, 1874c, Haarlem, vol. 4, L. 1876; extraits 1874, p. 1–10.
- Winkler T.C. Note sur quelques dents de Poissons fossiles de l'oligocene inferieur et moyen du Limbourg. — *Arch. Mus. Teyler*, 1880, vol. 3, p. 73–84.
- Woodward A.S. On the dentition and affinities of the Selachian genus *Ptychodus* Agassiz. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1887, vol. 48, p. 121–131.
- Woodward A.S. Notes on the Determination of the Fossil teeth of *Myliobatis*, with a Revision of the English Eocene Species. — *Ann. Mag. Natur. Hist.*, Ser. 6, 1888a, N 1, p. 36–47.
- Woodward A.S. A synopsis of the Vertebrate fossils in the English Chalk. — *Proc. Geol. Assoc.*, 1888b, vol. 10, p. 273–338.
- Woodward A.S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natur. Hist.). 1889a, vol. 1, p. I–XLVII + 1–474.
- Woodward A.S. Notes on the teeth of sharks and skates from English Eocene Formations. — *Proc. Geol. Assoc.*, 1889b, vol. 16, p. 1–14.
- Woodward A.S. *Sclerorhynchus atavus*: Remarks. — *Proc. Zool. Soc. London*, 1889c, p. 449–451.
- Woodward A.S. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. II. (Brit. Mus. Natur. Hist. London), 1891a, p. I–XLIV + 1–567.
- Woodward A.S. Notes on some fish-remains from the lower Tertiary and upper Cretaceous of Belgium collected by M.A. Houzeau du Lehaie. — *Geol. Mag. N.S.*, 1891b, vol. 3, p. 104–114.
- Woodward A.S. The Evolution of the shark teeth. — *Natur. Sci.*, 1892a, vol. 1, p. 671–675.
- Woodward A.S. Description of the Cretaceous saw-fish *Sclerorhynchus atavus*. — *Geol. Mag. London. Ser. 3*, 1892b, vol. 2, p. 529–534.

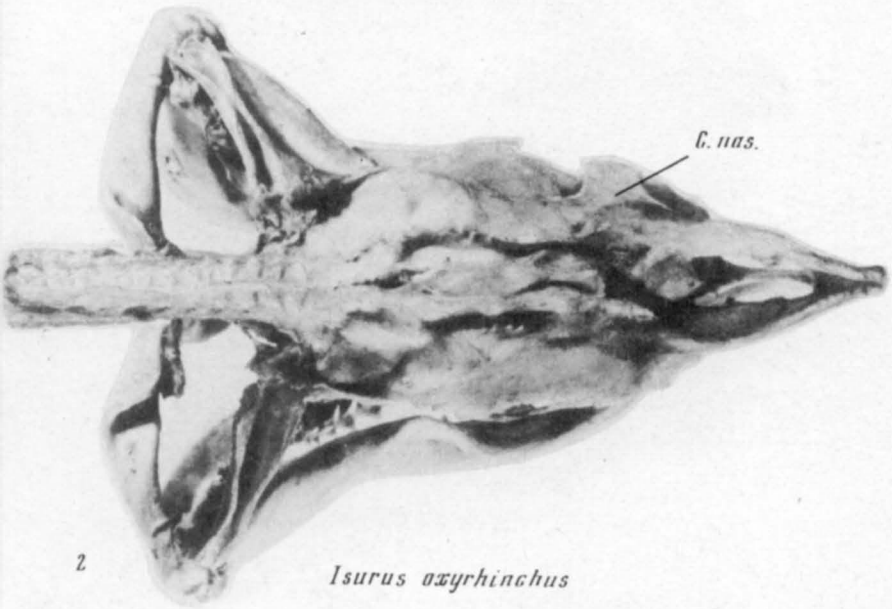
- Woodward A.S. On the dentition of a gigantic extinct species of *Myliobatis* from the Lower Tertiary formation of Egypt. — Proc. Zool. Soc. London, 1893, p. 558–559.
- Woodward A.S. Notes on the sharks teeth from British Cretaceous formations. — Proc. Geol. Assoc., 1894a, vol. 13, (1893–1894), p. 190–199.
- Woodward A.S. Note on a teeth *Oxyrhina* from the Red Crag of Suffolk. — Geol. Mag. Ser. 4, 1894b, vol. 1, p. 75–76.
- Woodward A.S. Preliminary note on a new specimen of *Squatina* from the lithographic stone of Nusplingen, Württemberg. — Geol. Mag., Ser. 4, 1898, vol. 5, p. 289–291.
- Woodward A.S. Note on *Scapanorhynchus*, a Cretaceous shark apparently surviving in Japanese seas. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 7, 1899, vol. 3, p. 487–489.
- Woodward A.S. On some Fish-remains from the Patana Formation, Argentine Republic. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 7, 1900, vol. 6, p. 1–17.
- Woodward A.S. The fossil fishes of the English Chalk. — Mem. Palaeontol. Soc., 1902–1911 (Selachii: 1910–1912), p. 1–264.
- Woodward A.S. On the jaws of *Ptychodus* from the Chalk. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1904, vol. 60, p. 133–136.
- Woodward A.S. Notes on some Upper Cretaceous Fishremains from the Province of Sergipe and Pernambuco, Brazil. — Geol. Mag., Ser. 5, 1907, Dec. 4, p. 193–199.
- Woodward A.S. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. — Palaeontol. Soc. London, 1916–1919, p. 69–71, 1–148.
- Woodward A.S. On two elasmobranch Fishes (*Crossorhinus jurassicus* sp. nov., and *Protospinax annectans* gen. et sp. nov.) from the Upper Jurassic Lithographic Stone of Bavaria. — Proc. Zool. Soc. London, 1918, p. 831–835.
- Woodward A.S. A cretaceous pristiphorid shark. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 10, 1932a, vol. 10, p. 476–479.
- Woodward A.S. Pisces. In: Zittel K.A. Text-book of palaeontology. London, 1932b, pt II.
- Woodward A.S. Some new and little known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 2, 1942, vol. 9, N 56, p. 537–568.
- Worthen A.H. Drift deposit of Illinois. — Geol. Surv., 1890, vol. 3, N 8, p. 1–26.
- Yabe H., Obata T. Discovery of *Ptychodus rugosus* Dixon from the Upper Cretaceous of the Japanese Saghalin. — Jap. J. Geol. Geogr., 1930a, vol. 7, p. 43–44.
- Yabe H., Obata T. On some fossil fishes from the Cretaceous of Japan. — Jap. J. Geol. Geogr., 1930b, vol. 8, p. 1–7.
- Yoshiwara S. On some Japanese fossil fishes. — J. Geol. Tokyo Geogr. Soc., 1901, vol. 13, p. 135–143.
- Zbyszewski G. Note sur l'apparition de *Aetobatis arcuatus* dans l'Helvetien via de Quinta das Varandas (Beato). — Communs Serv. geol. Portugal, 1947, vol. 28, p. 141–145.
- Zbyszewski G., Moitinho d'Almeida F. Os peixes miocenicos portugueses. — Communs Serv. Geol. Portugal, 1950, vol. 31, p. 309–412.
- Zittel K.A. Handbuch der Paleontologie. 3 Aufl. franc. (trad. Ch. Barrois), 1887, 111 (1893).
- Zittel K.A. von. Text-book of paleontology. London, 1932, vol. 11 (rev. par A.S. Woodward). p. XVII + 464.

Таблица I



1

Carcharhinus longimanus



2

Isurus oxyrinchus

р. ро. о.

С. нас.

Р. г.

С. М.

р. об.

Р

1

Carcharhinus longimanus

п.

С. нас.

Р. г.

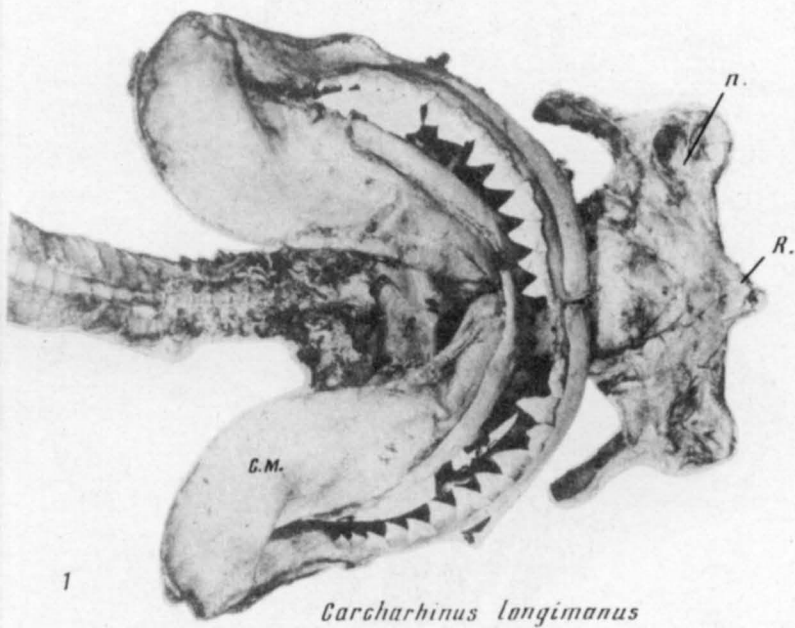
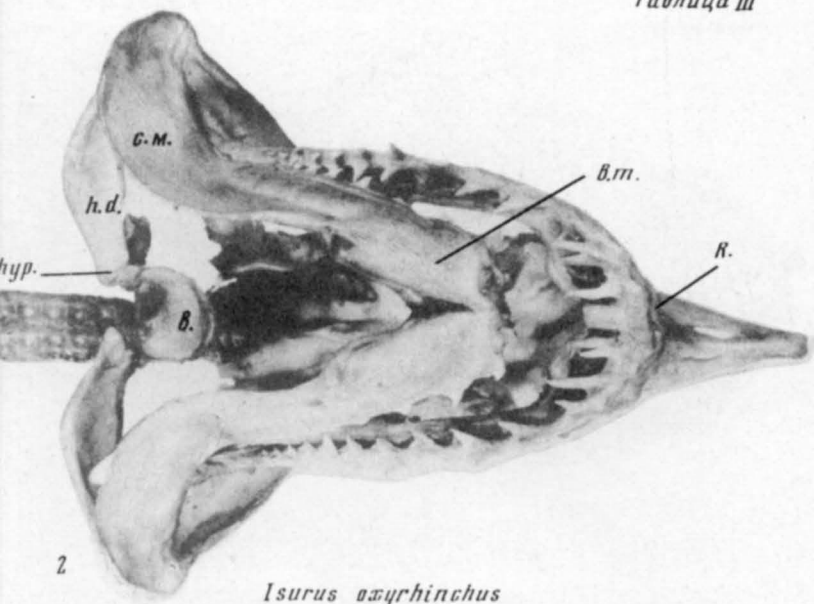
С. М.

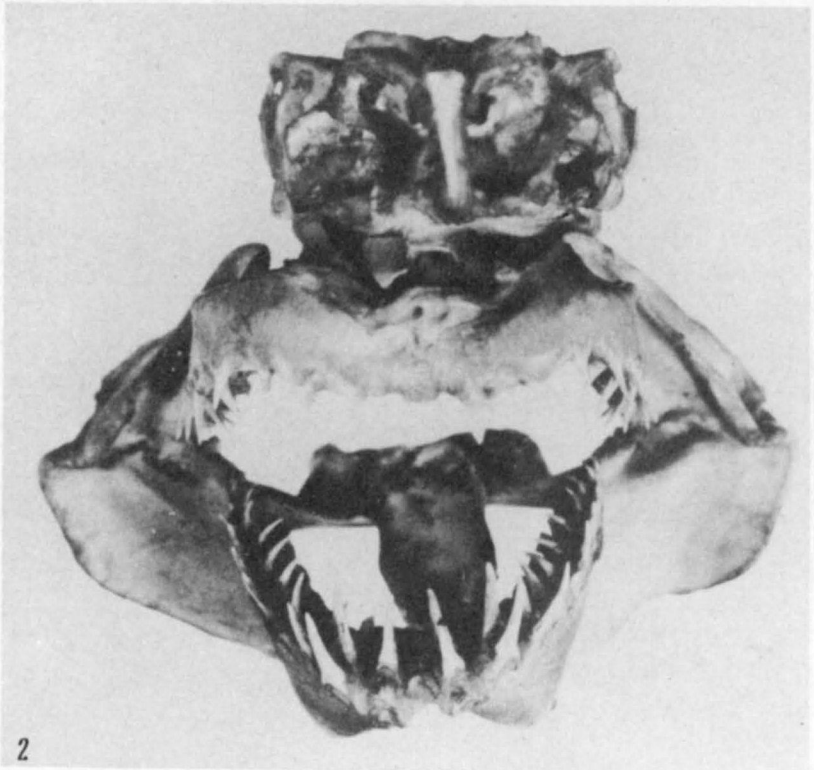
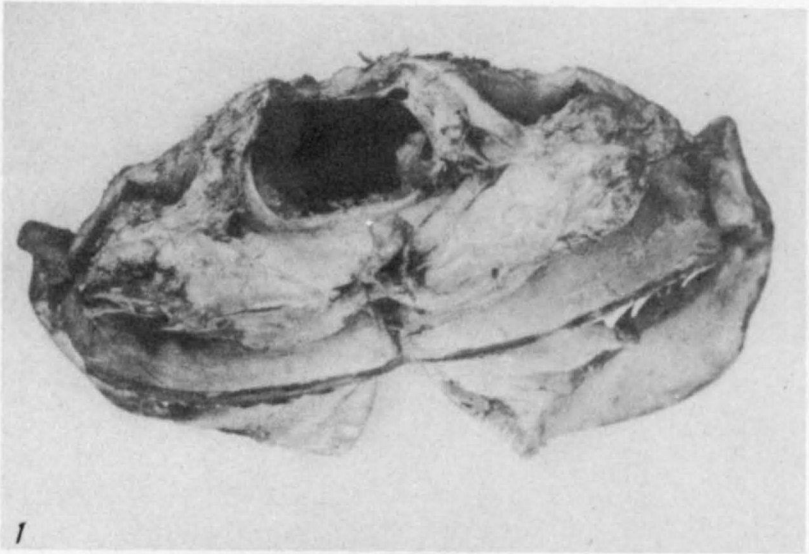
р. н. р. г.

Р.

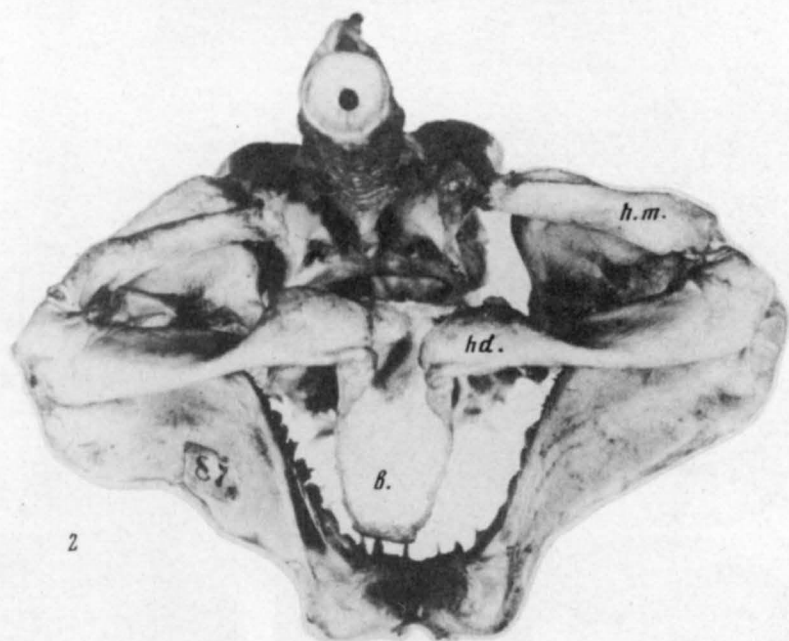
2

Isurus oxyrinchus



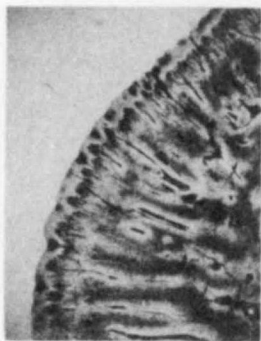


Carcharhinus longimanus

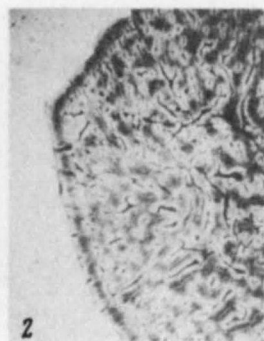


Isurus oxyrinchus

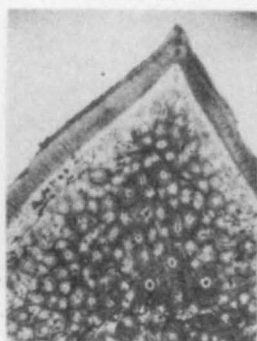
Таблица VI



1



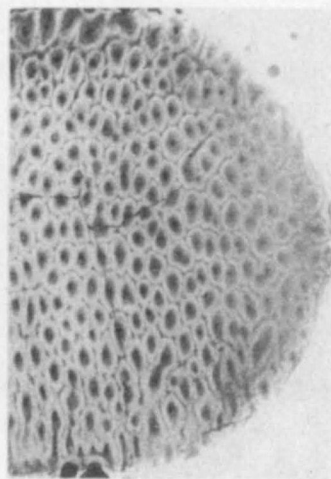
2



3



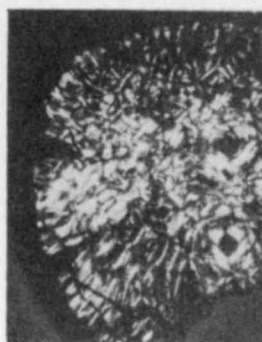
4



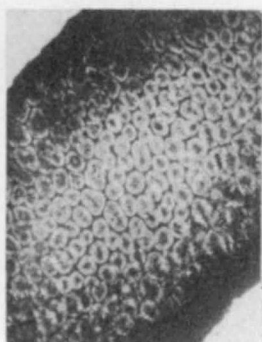
5



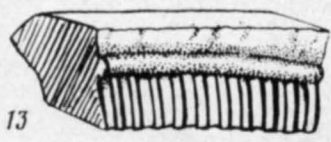
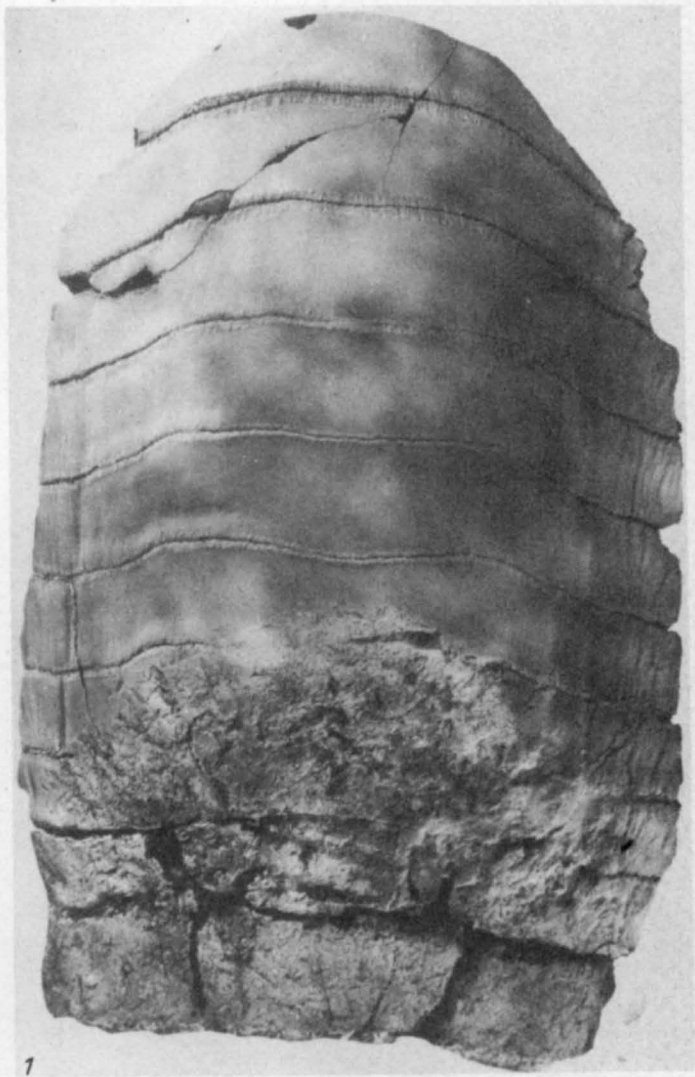
6a

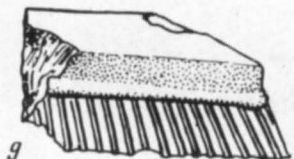
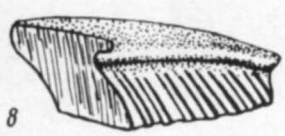
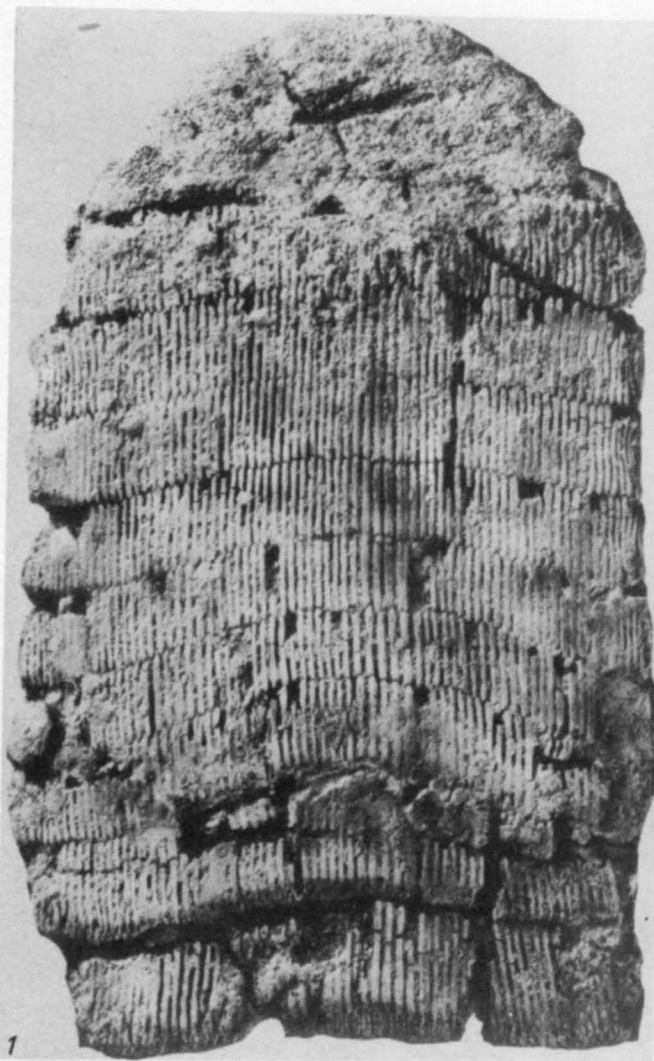


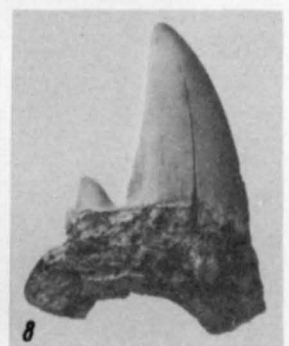
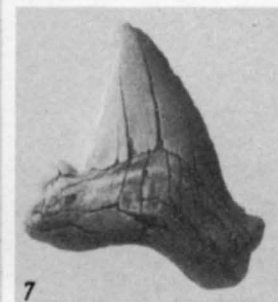
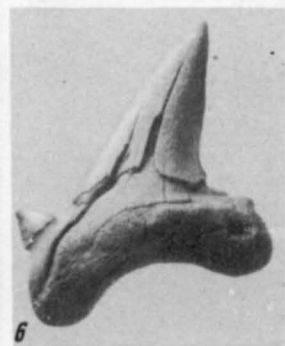
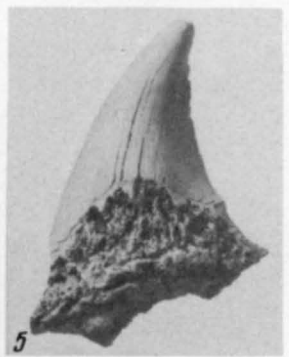
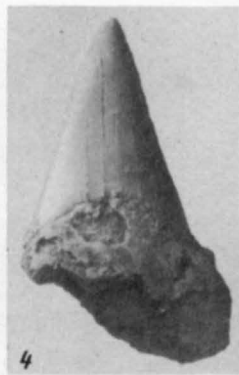
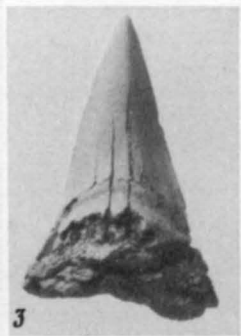
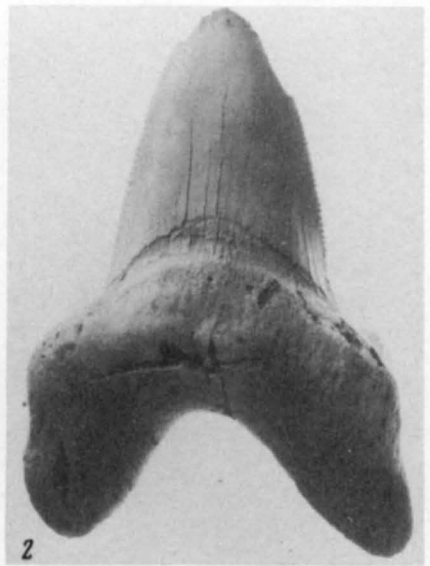
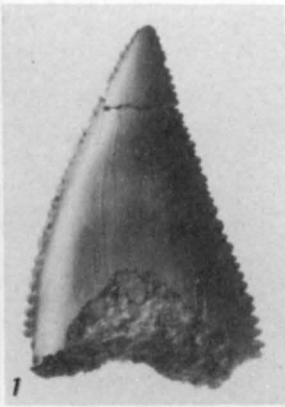
6b

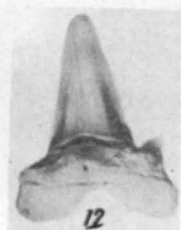
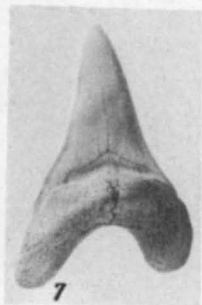
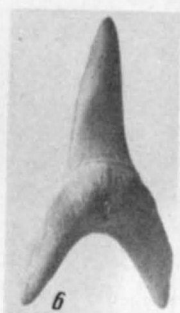
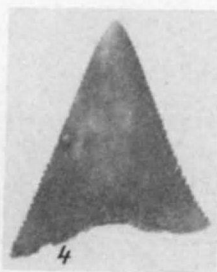
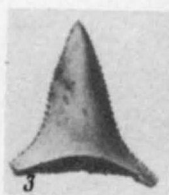
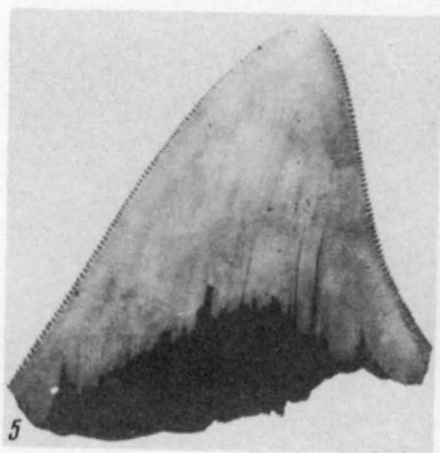
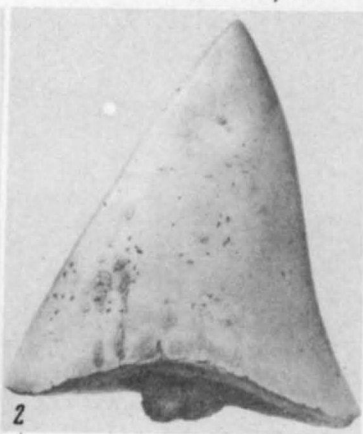
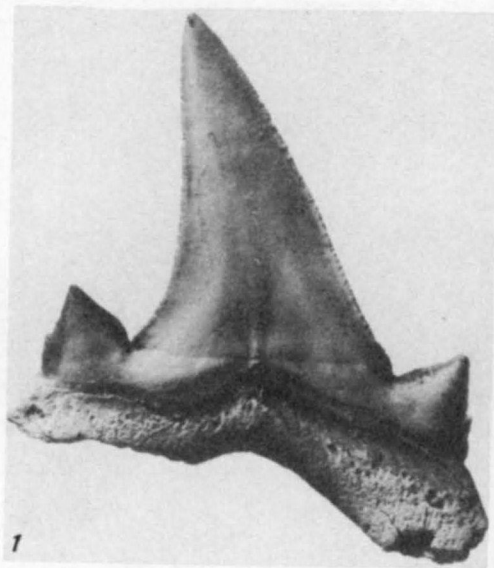


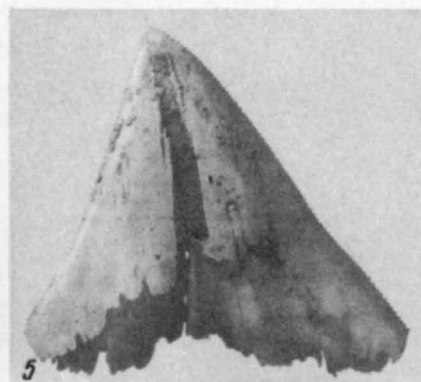
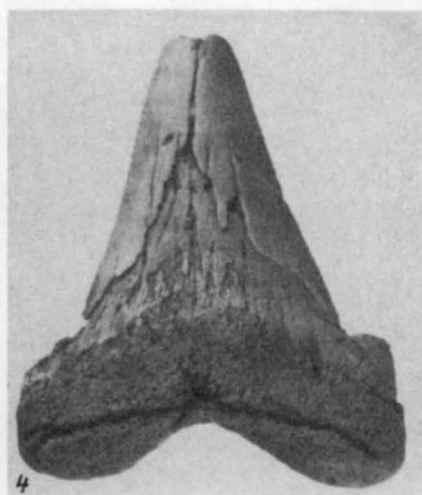
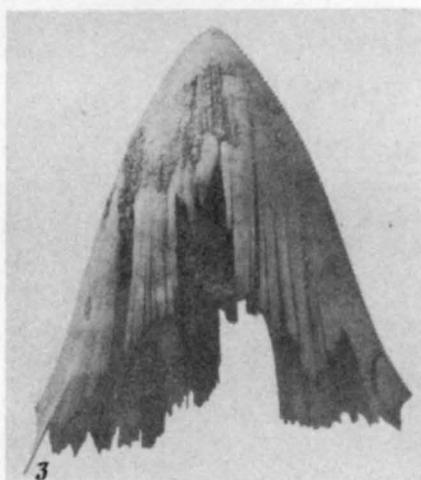
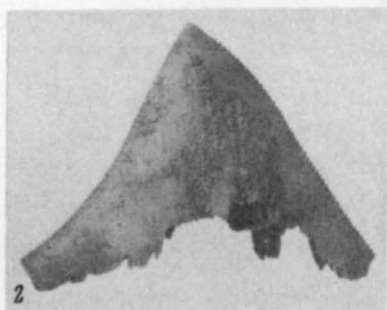
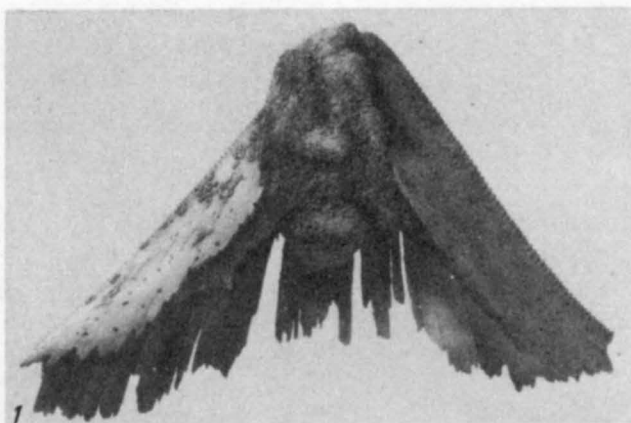
7

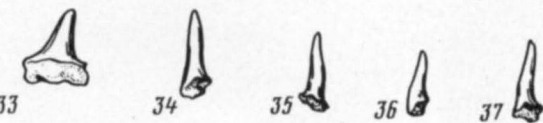
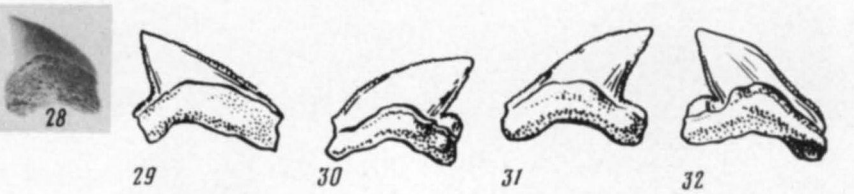
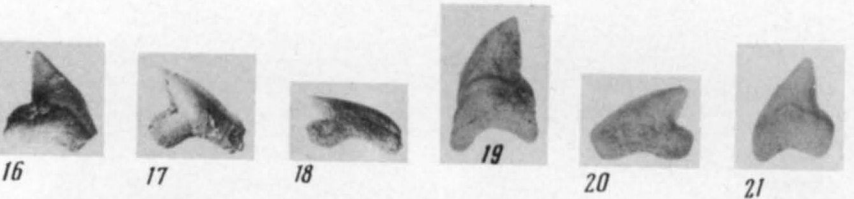


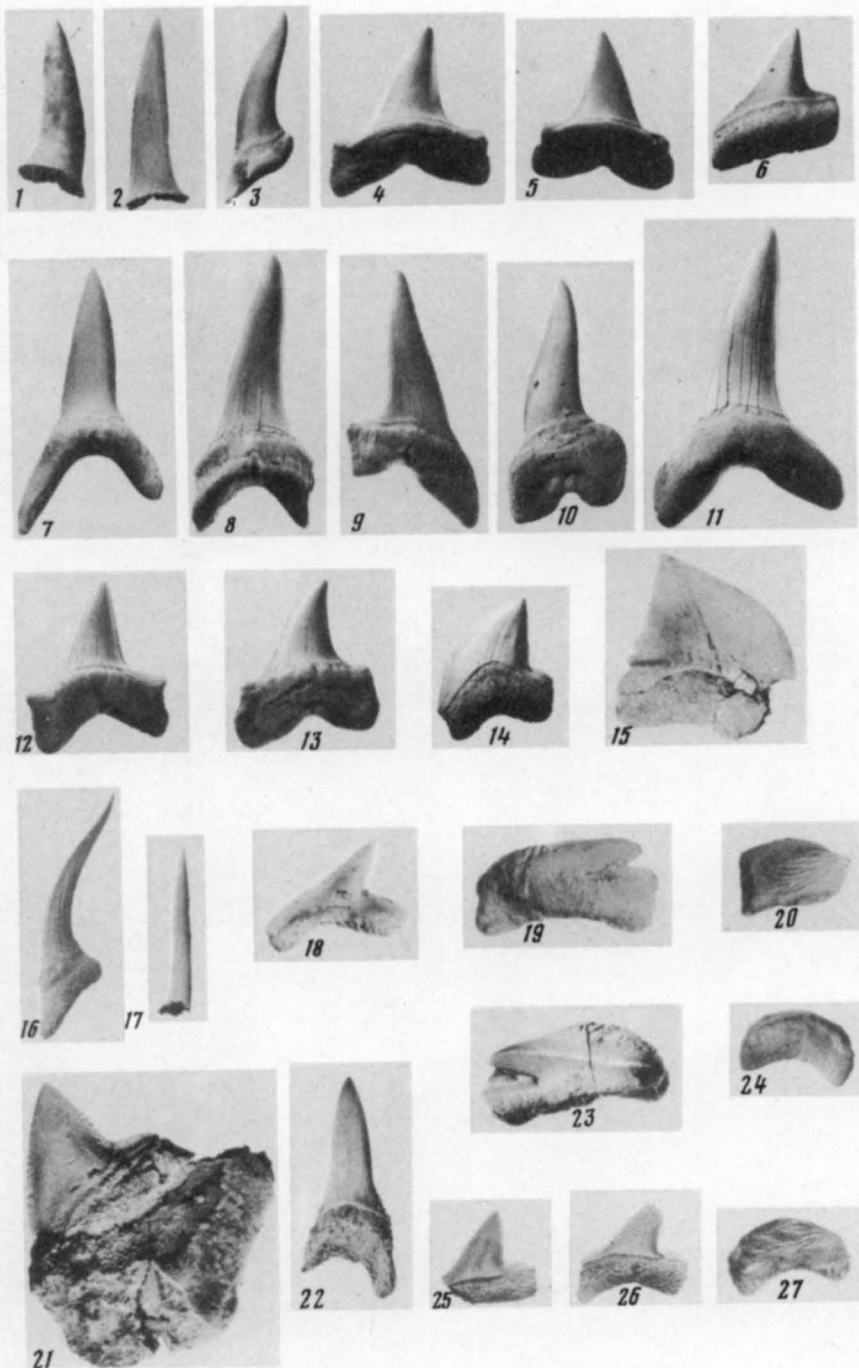


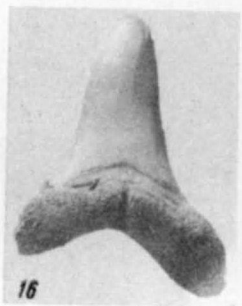
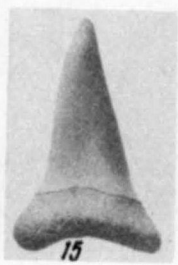
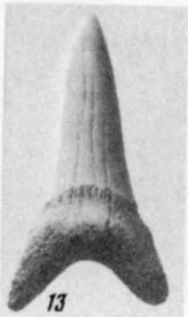
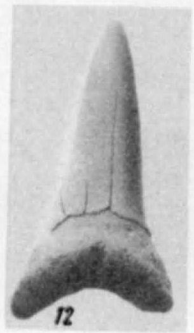
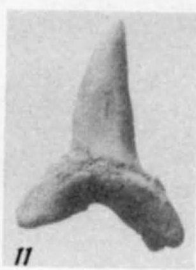
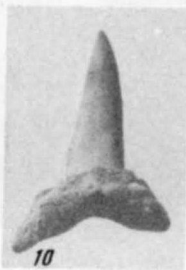
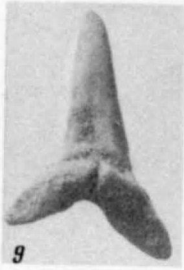
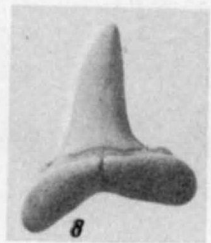
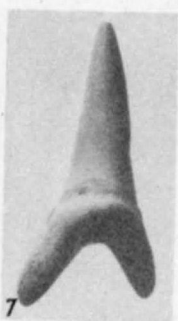
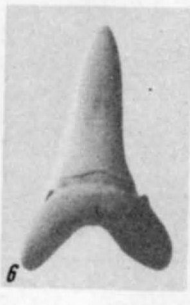
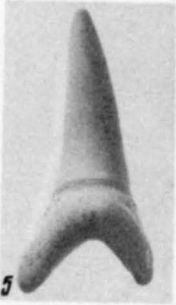
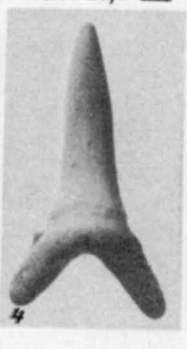
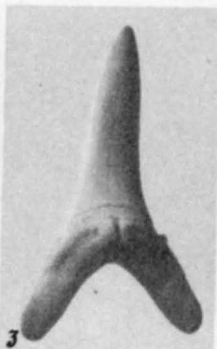
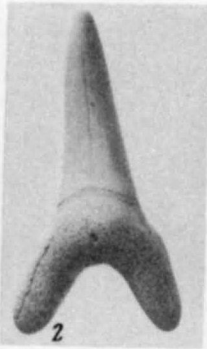
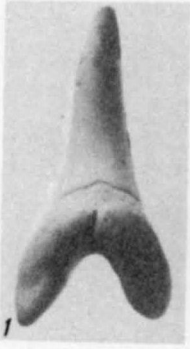


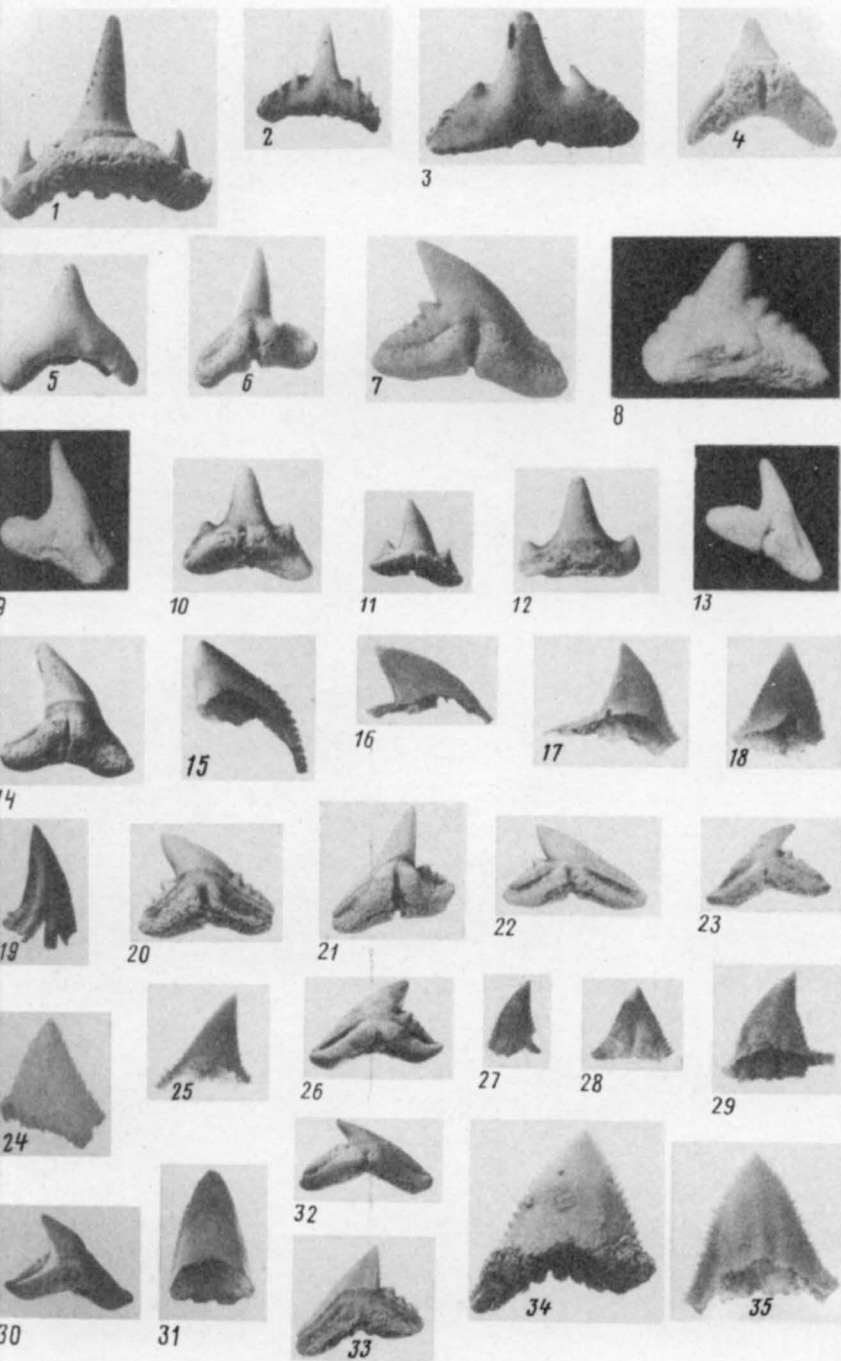


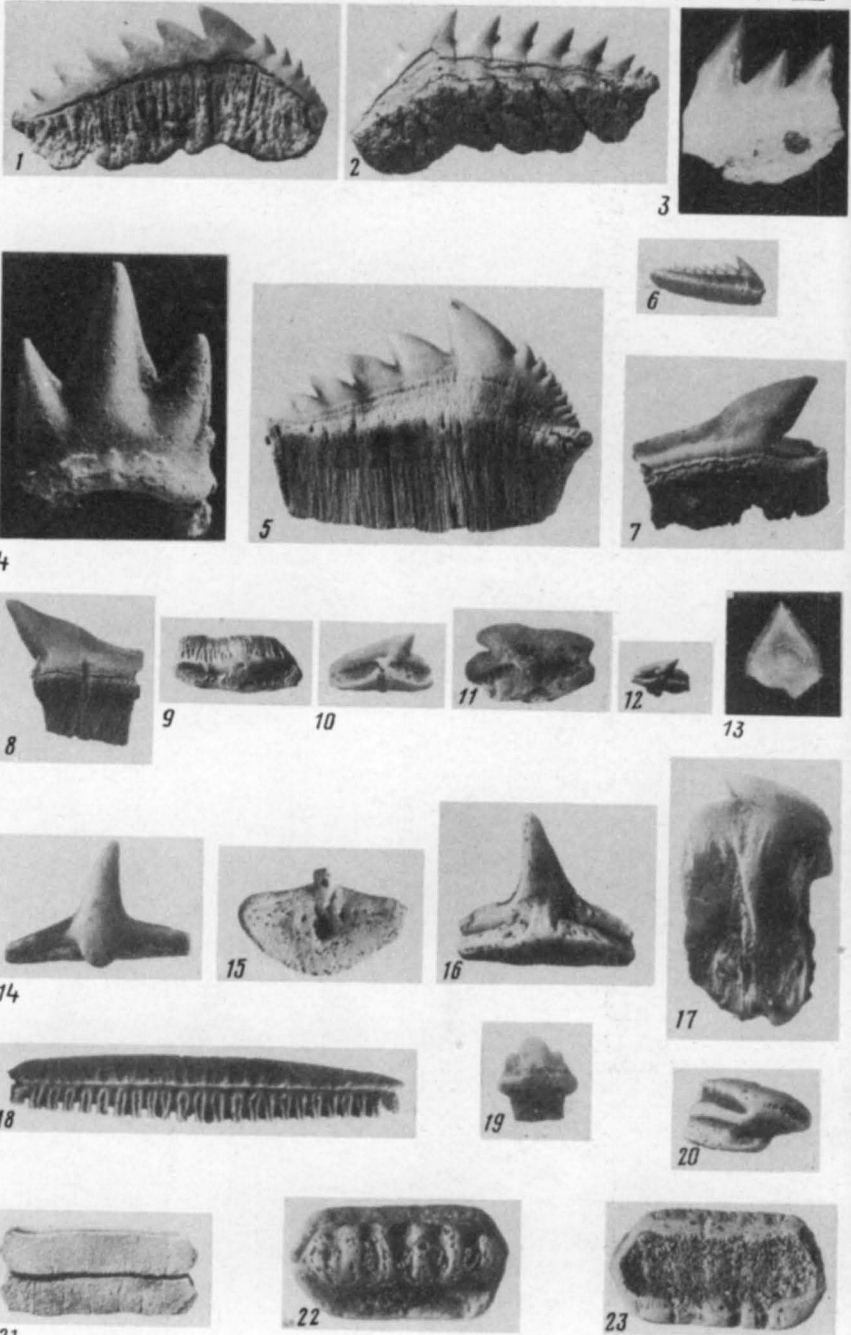


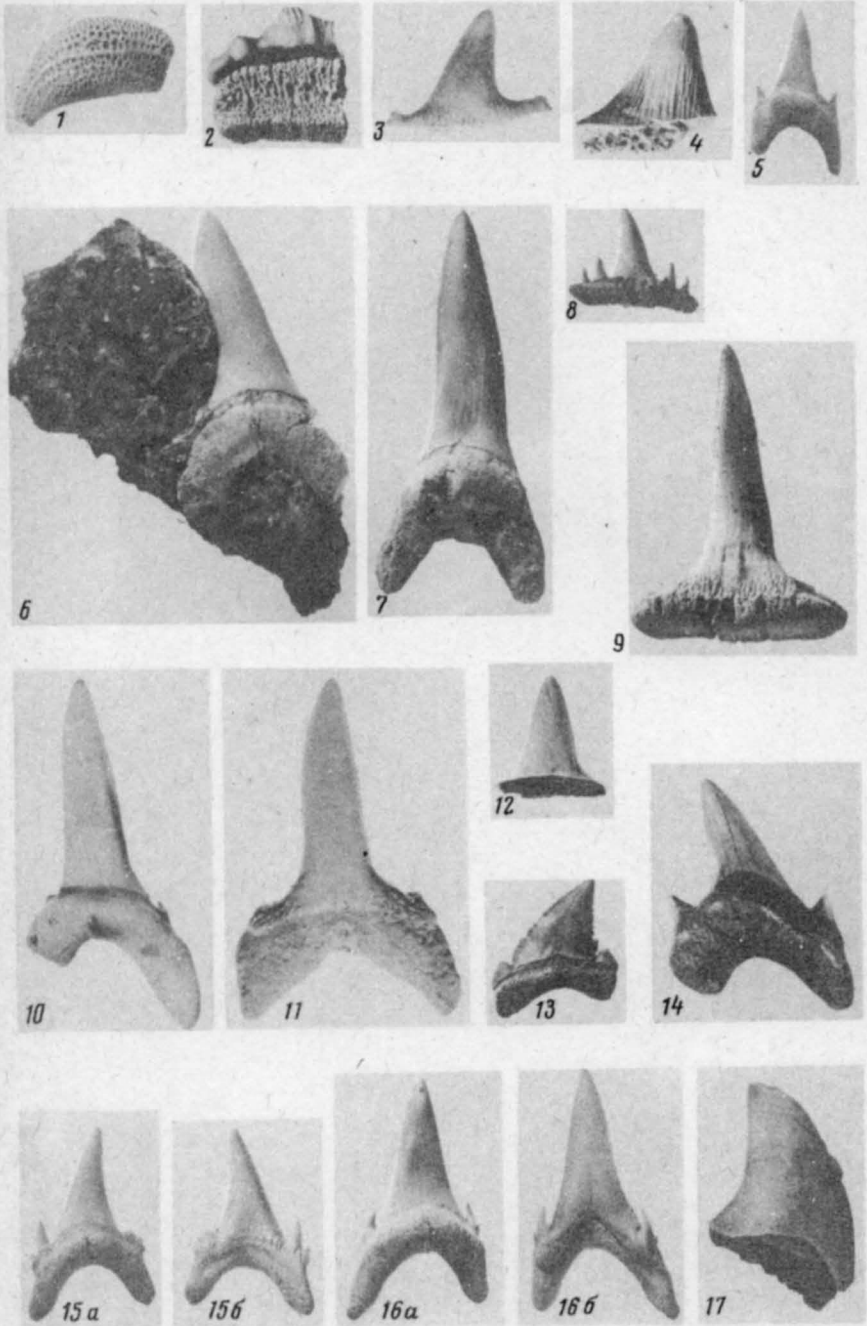












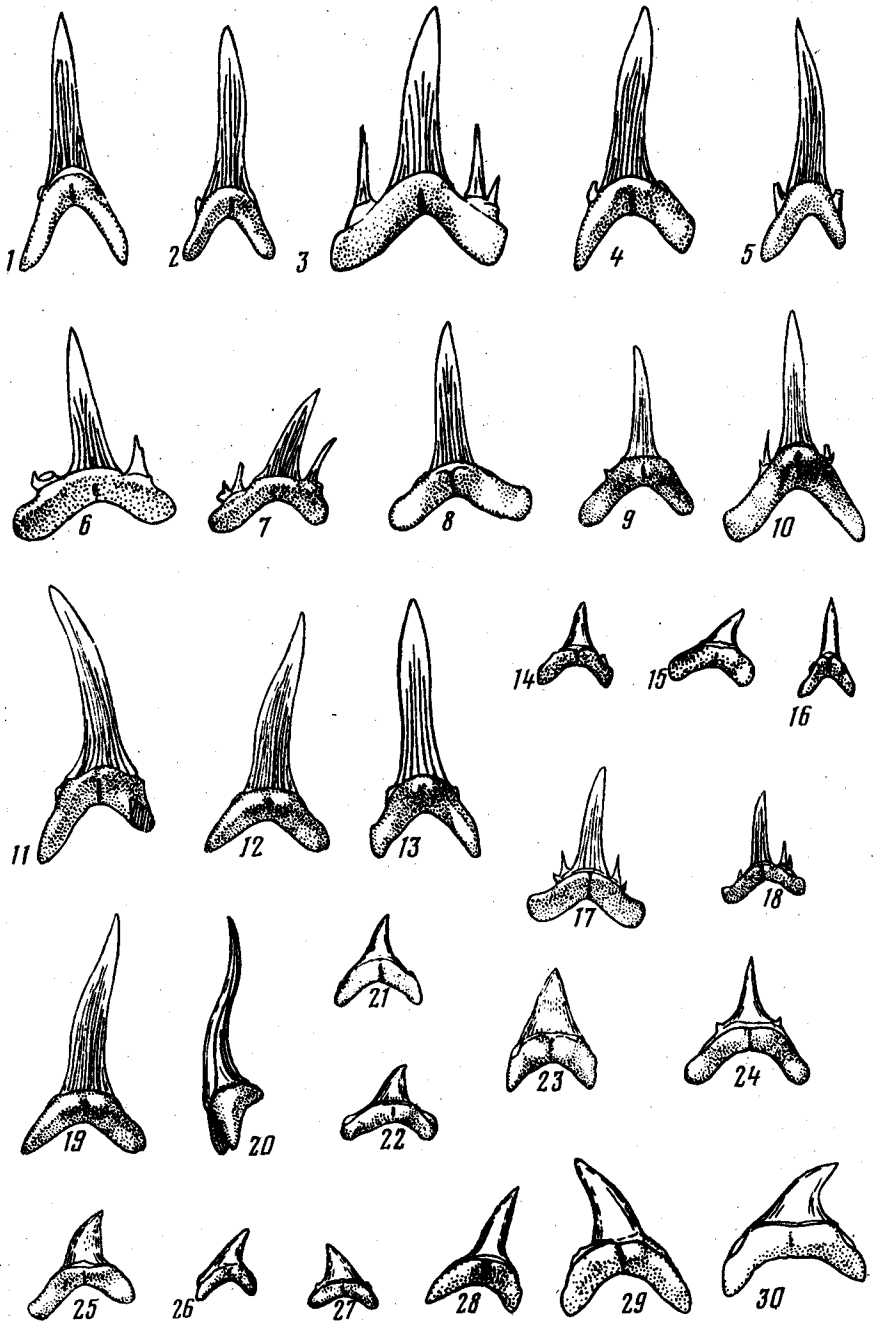
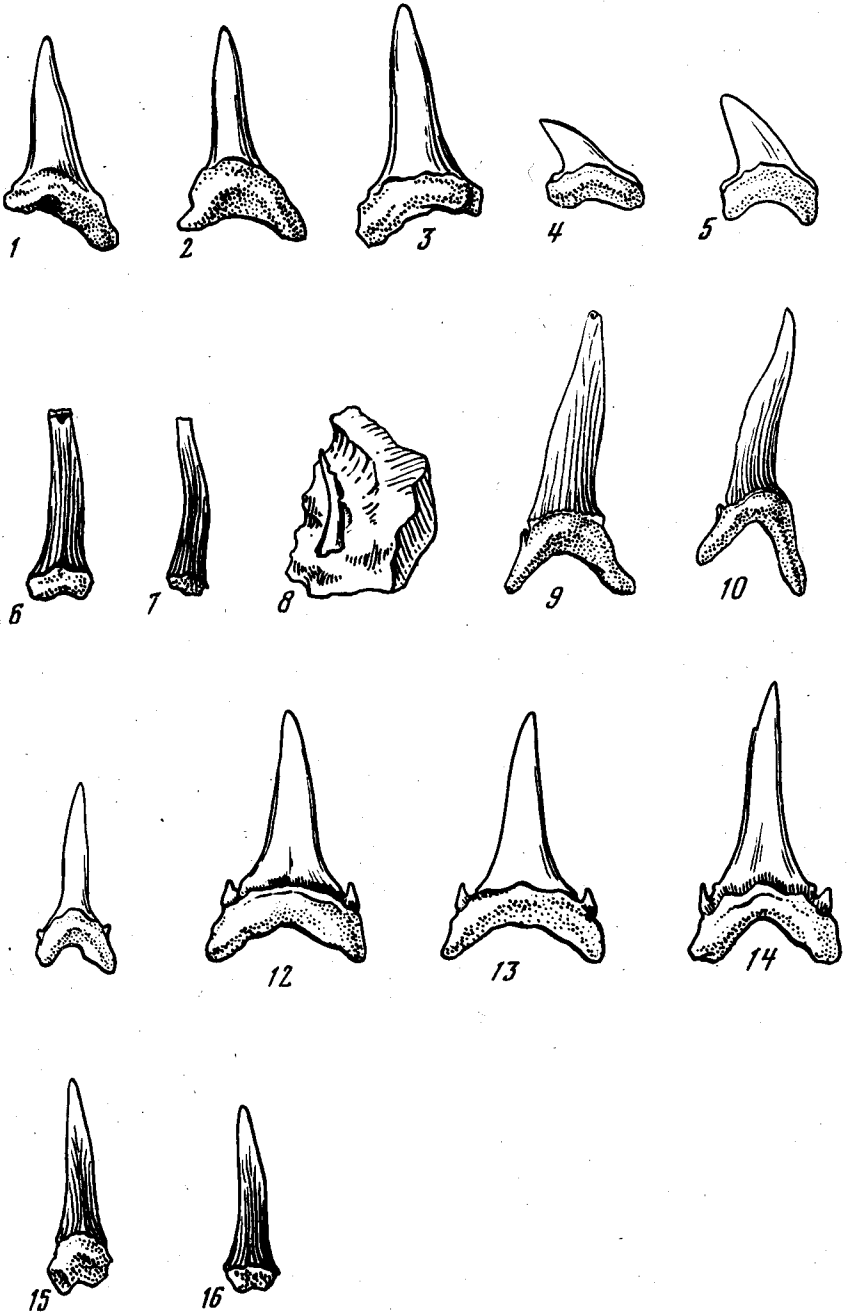
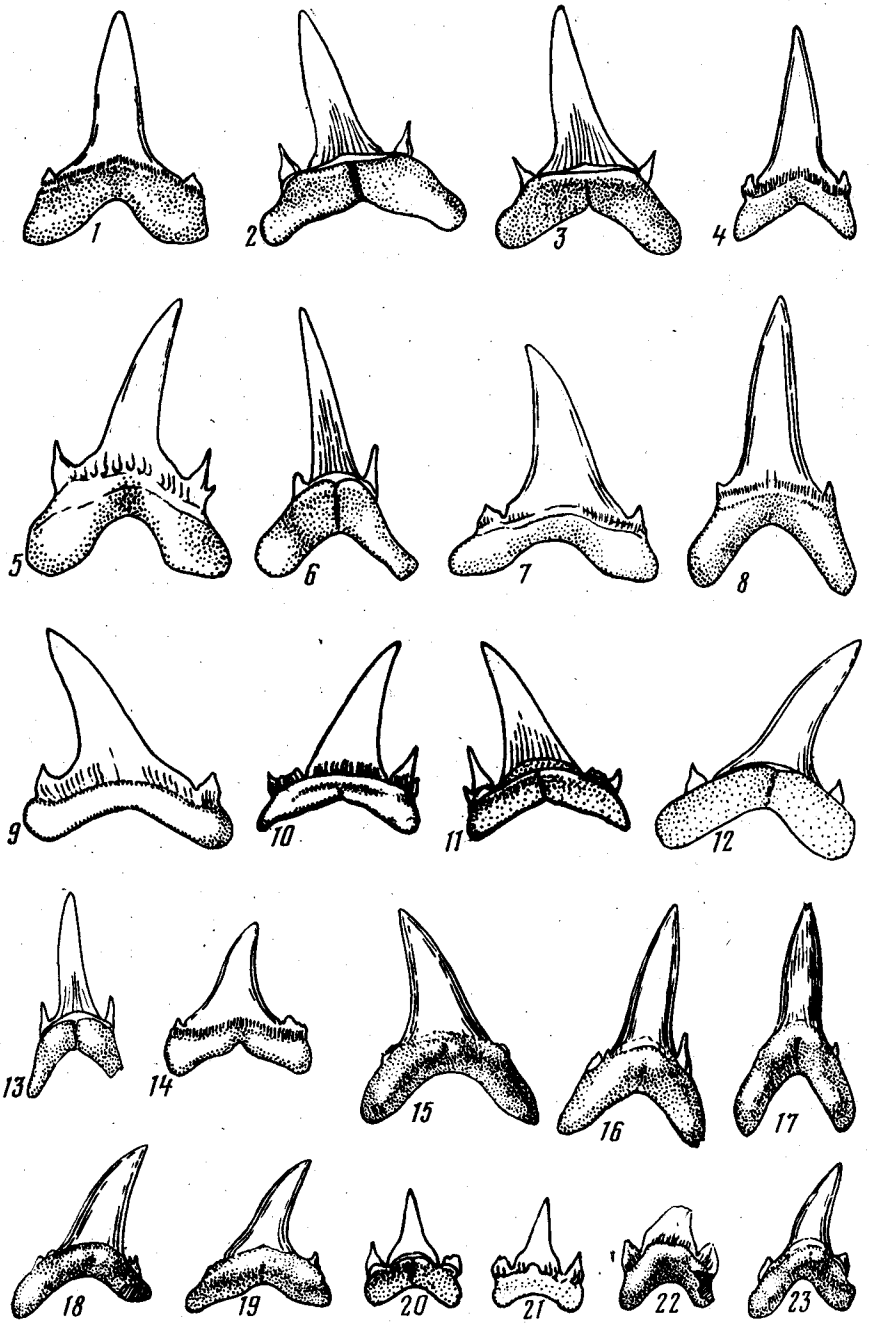
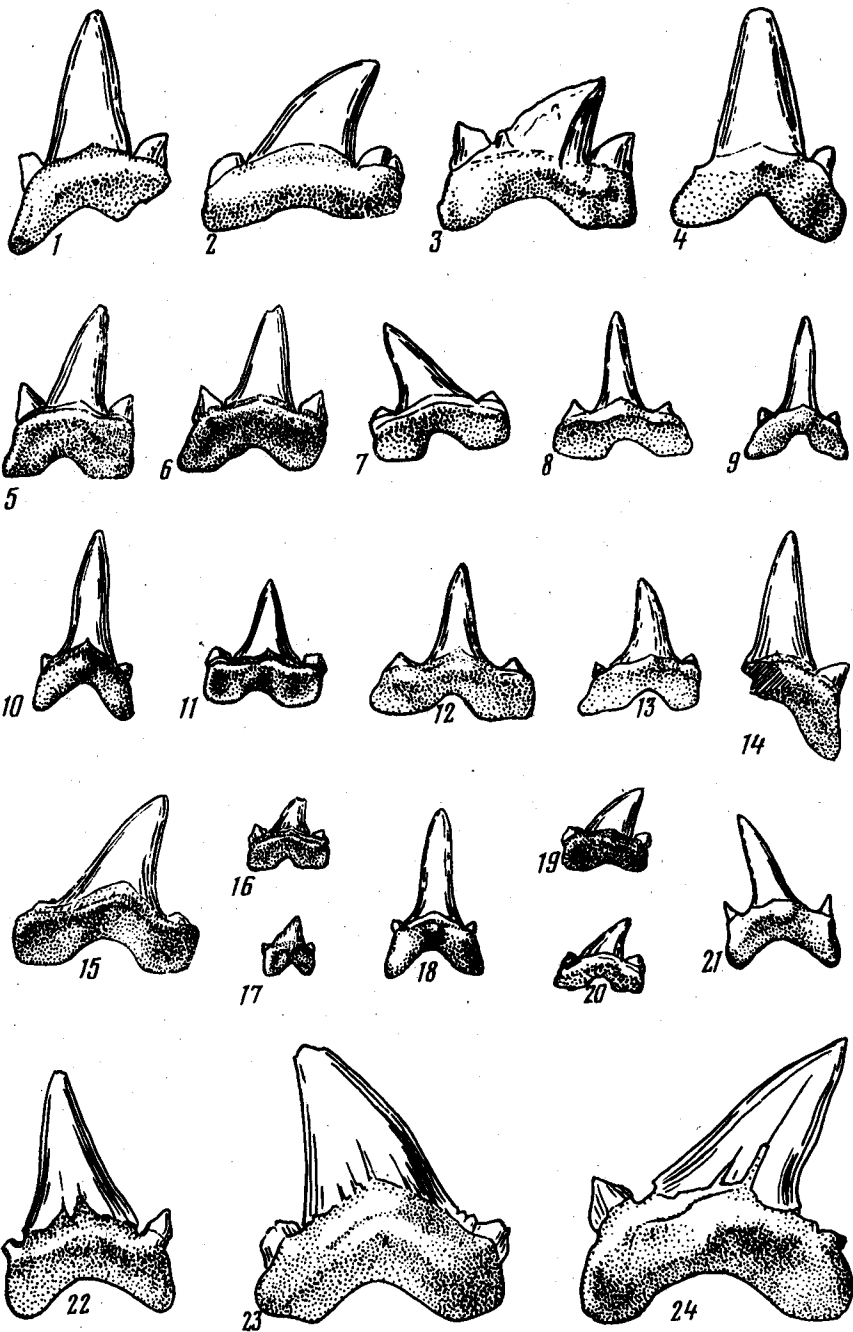
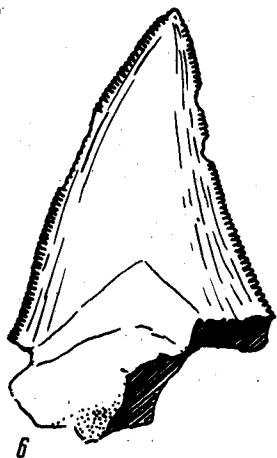
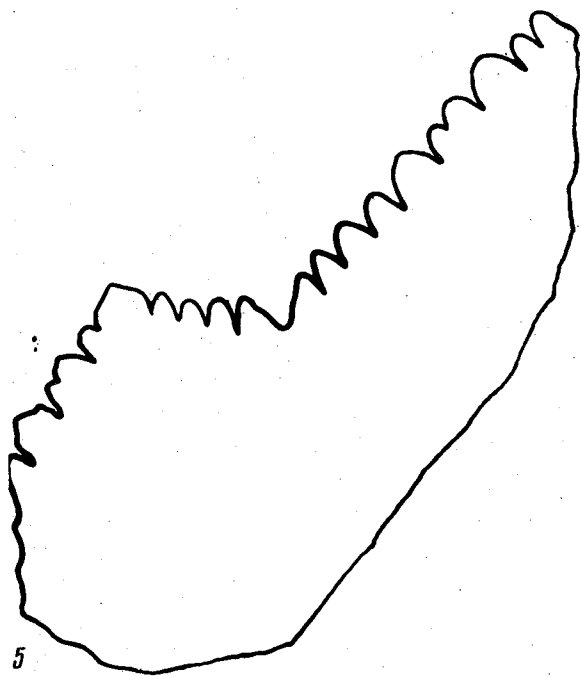
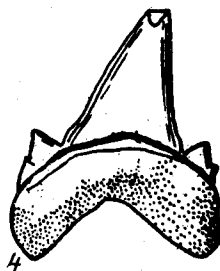
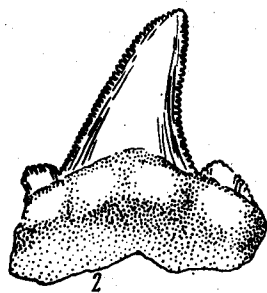
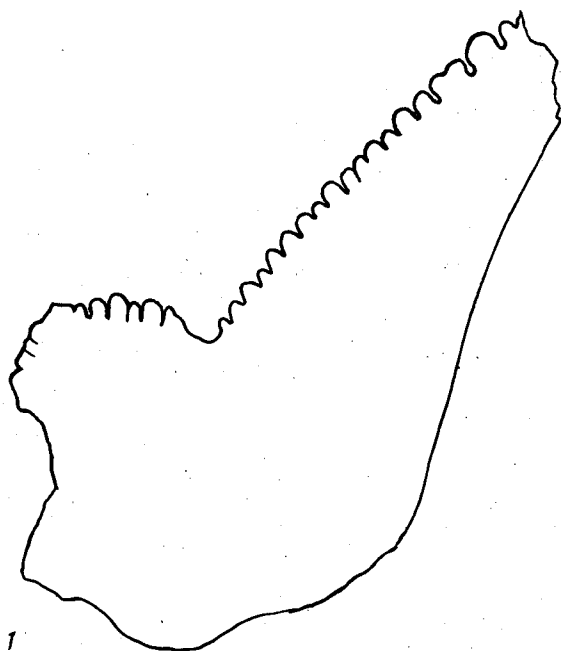


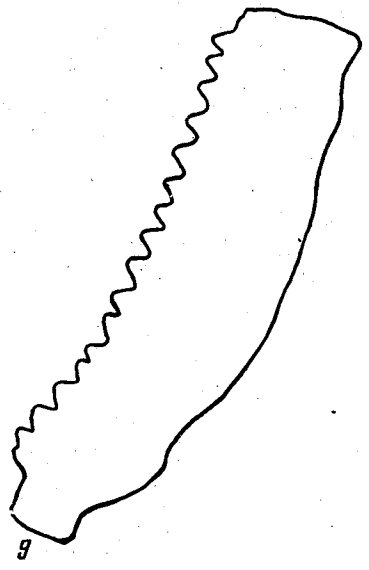
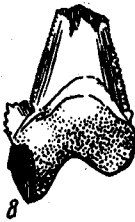
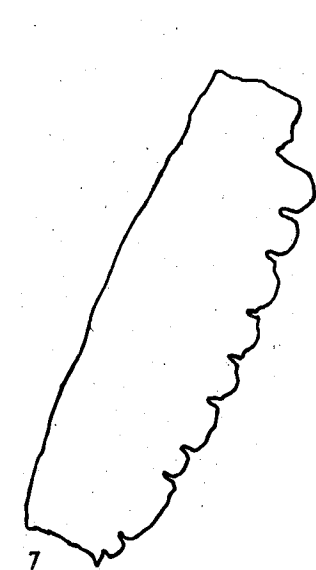
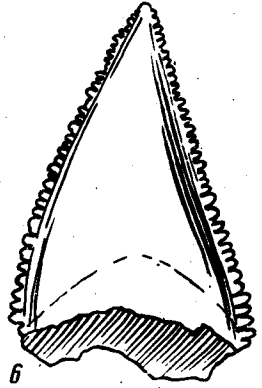
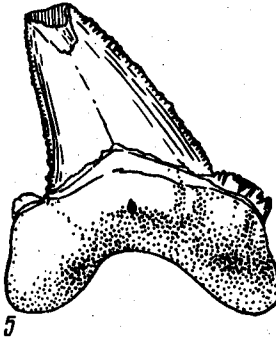
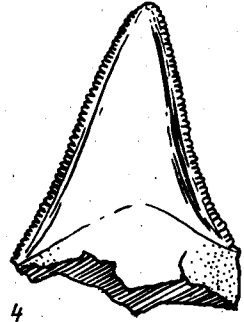
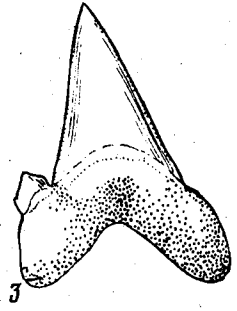
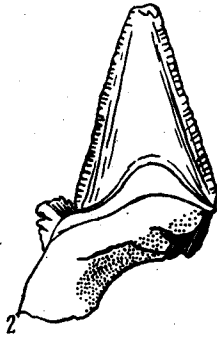
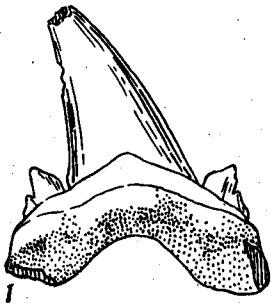
Таблица XIX

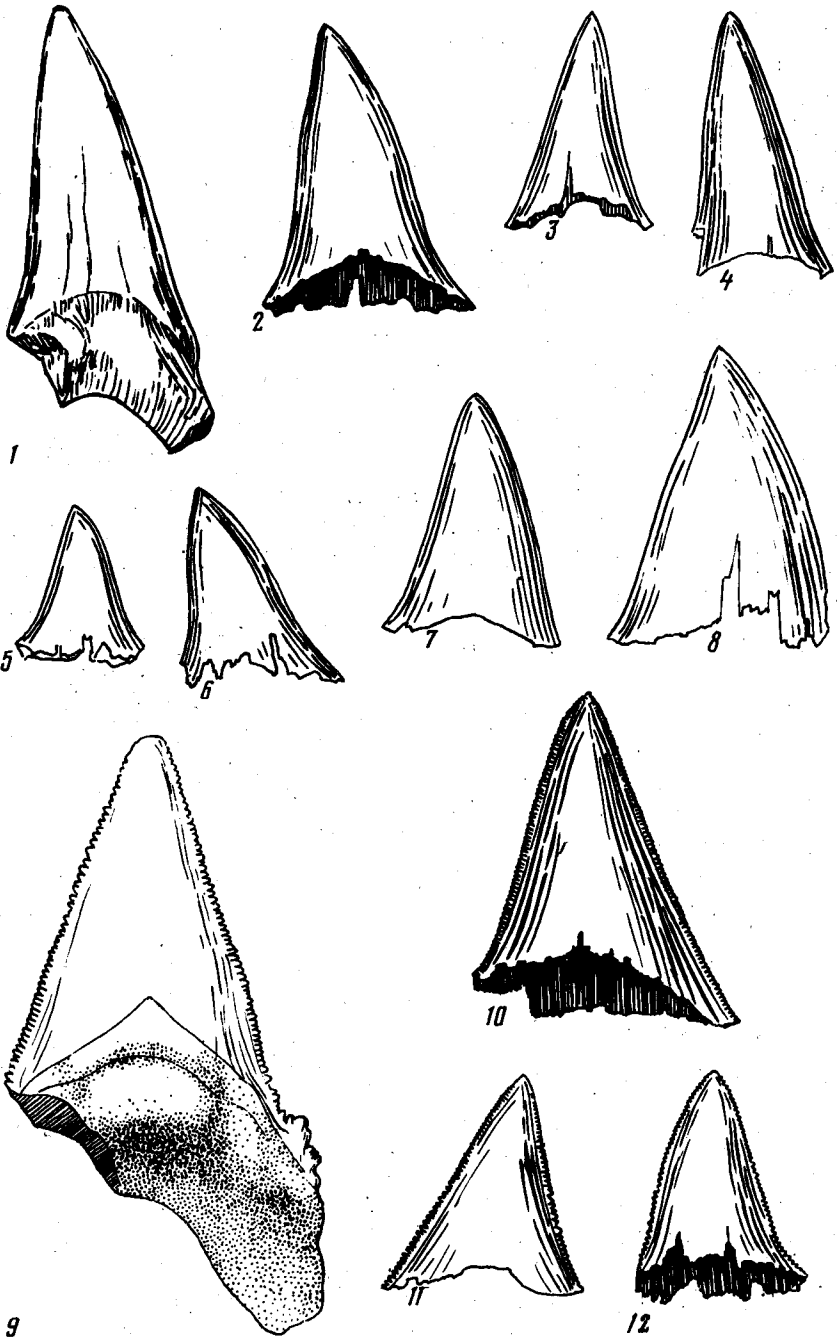


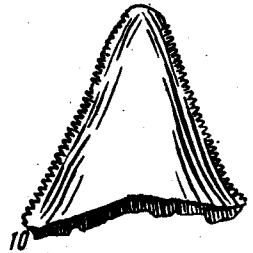
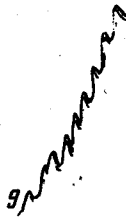
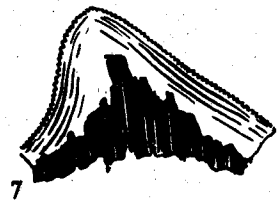
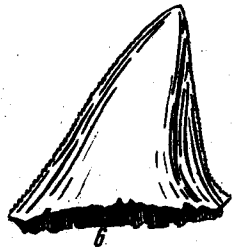
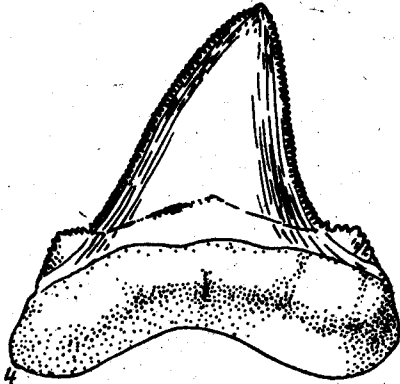
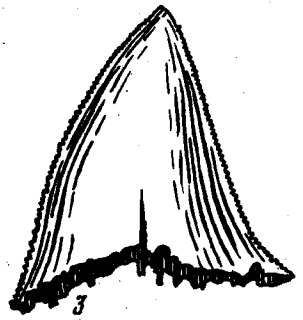
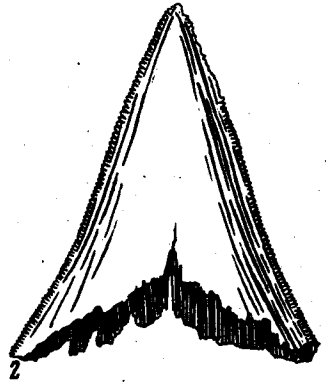
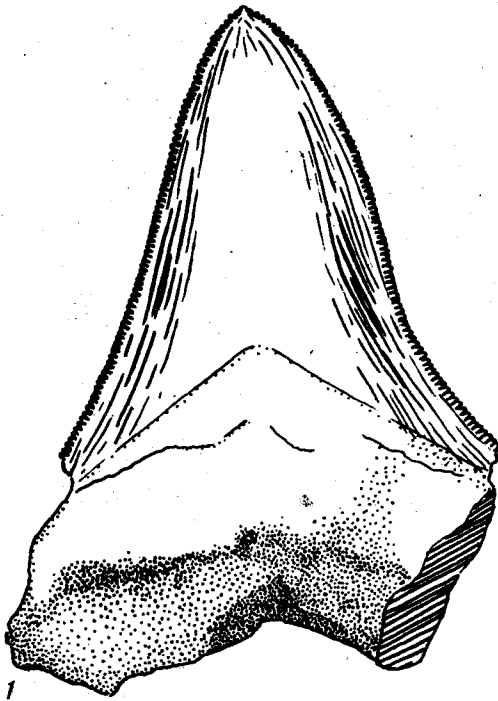


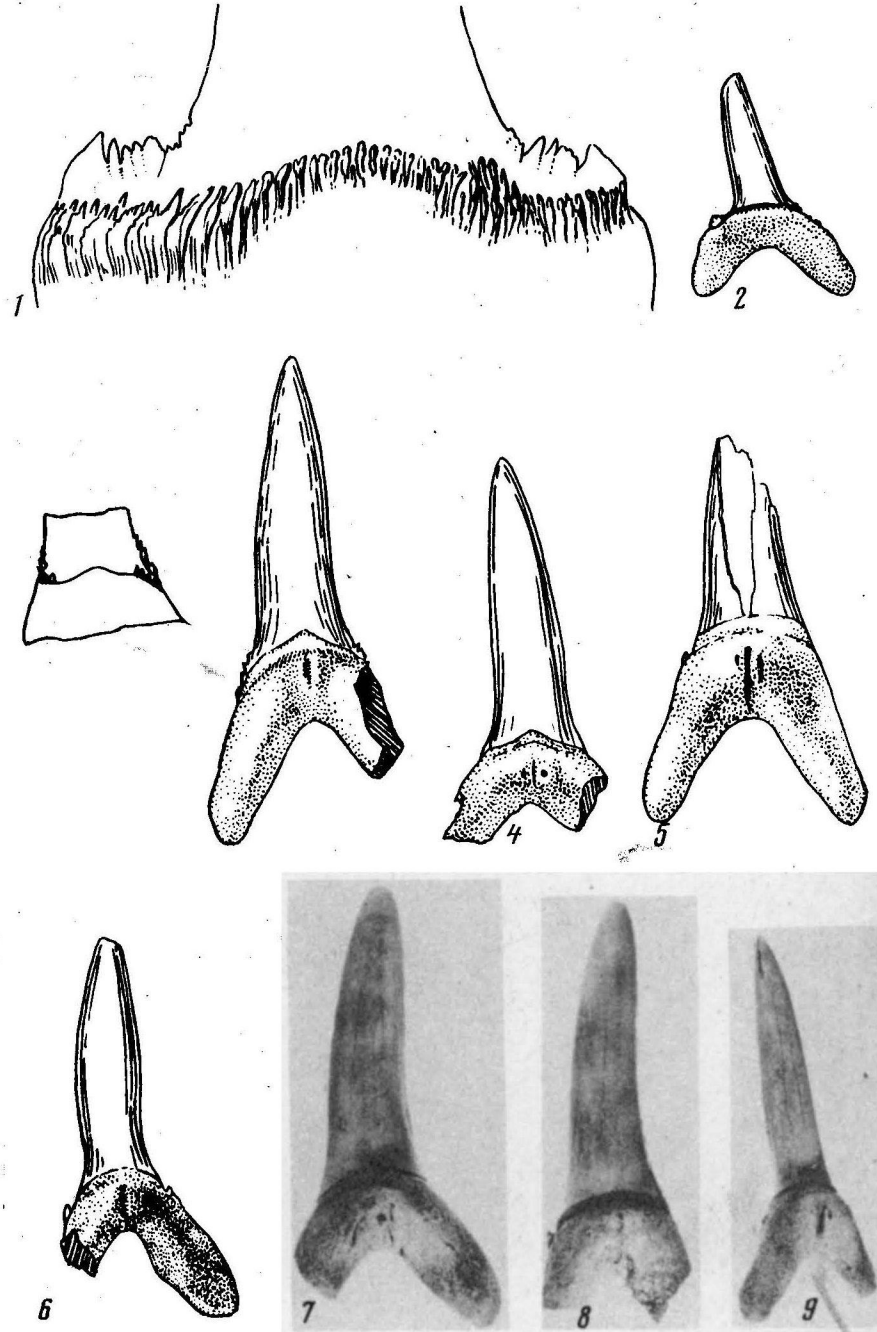


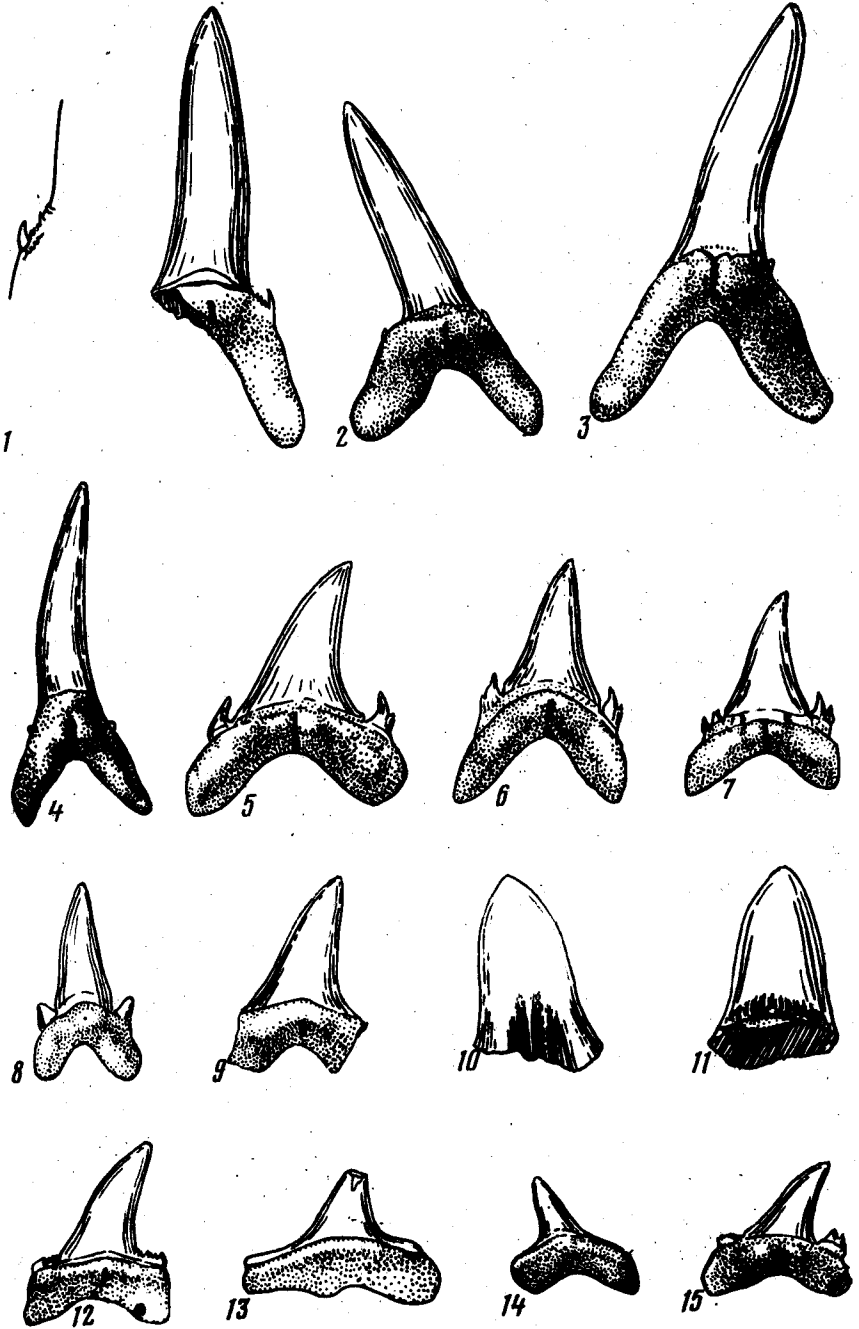


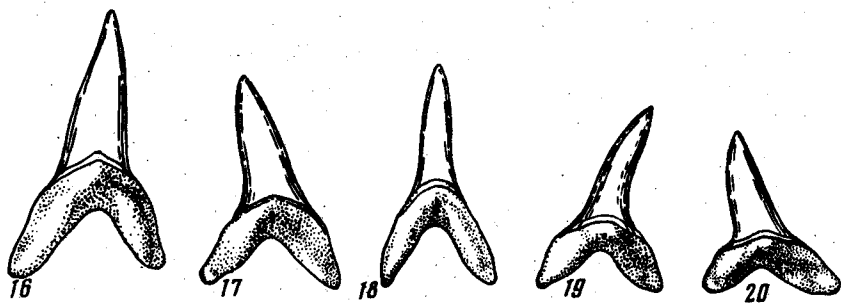
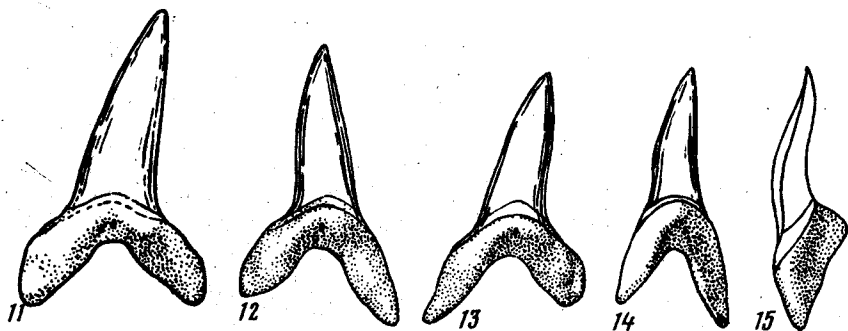
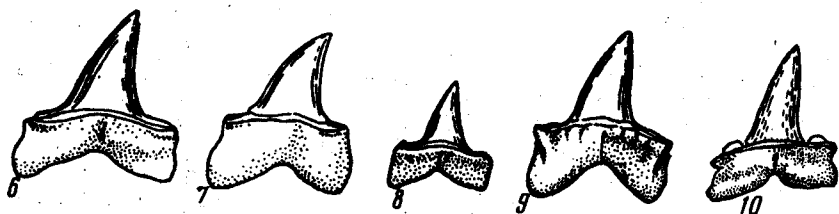
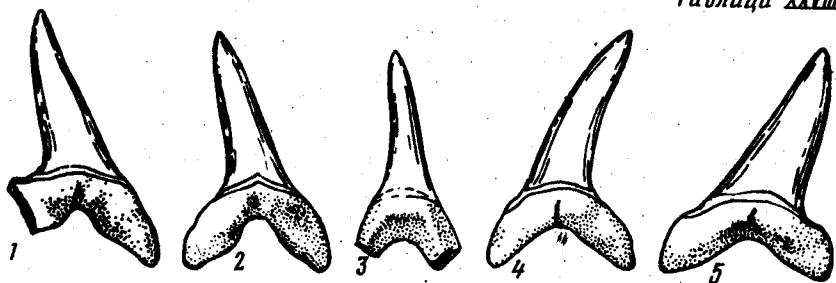


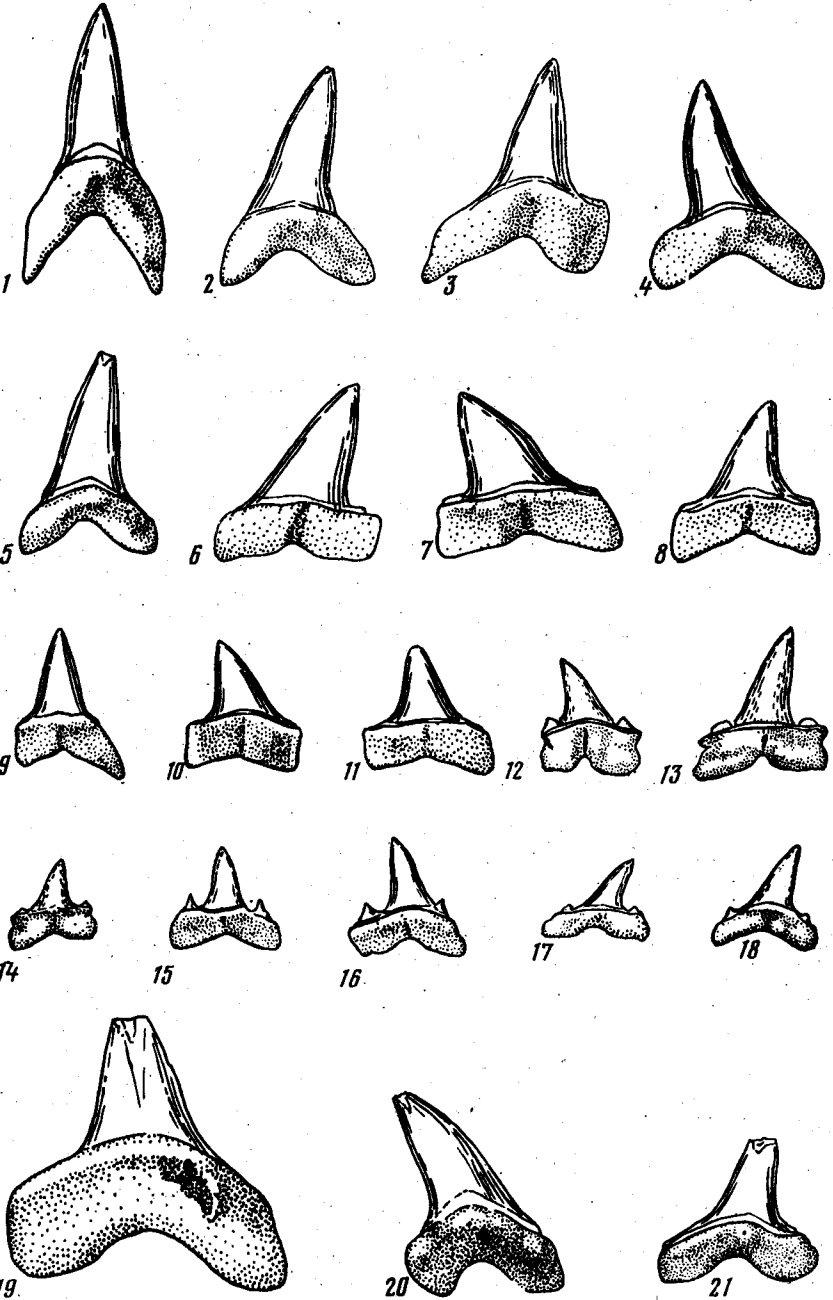


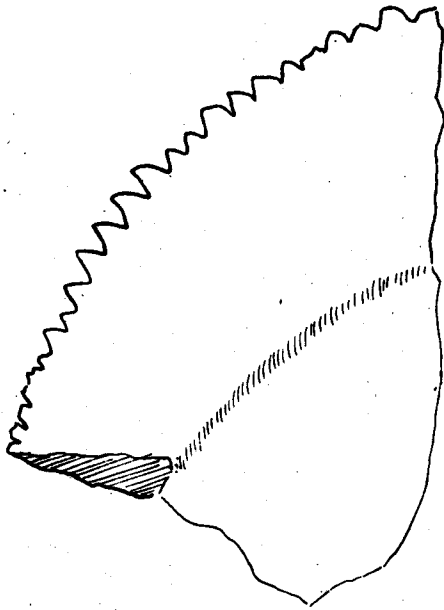




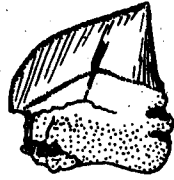




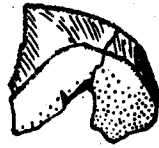




1



2



3



4



5



6



7



8



9



10



11



12



13



14



15



16



17



18



19



20



21



22



23



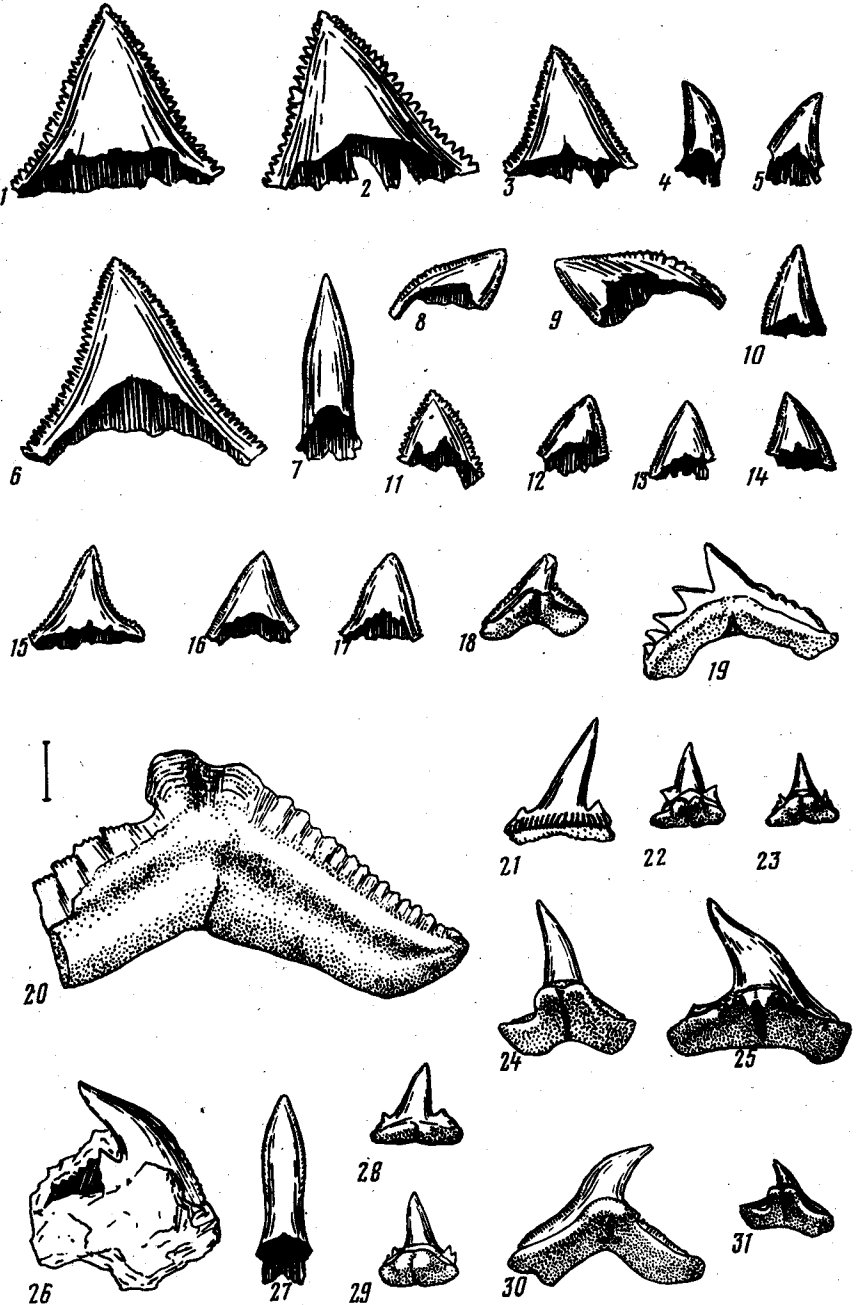
24

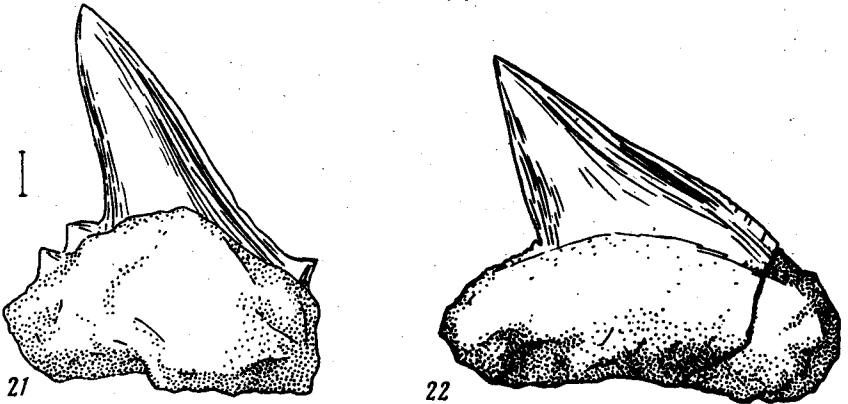
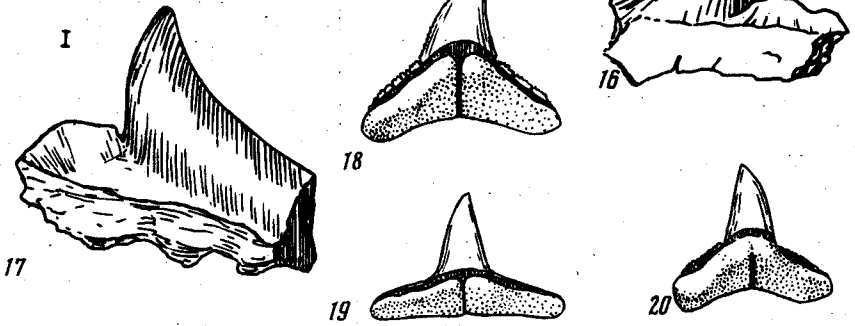
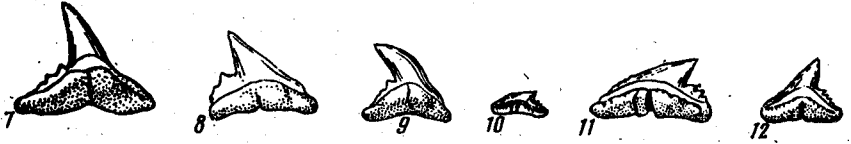


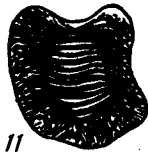
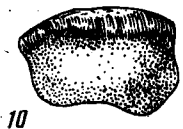
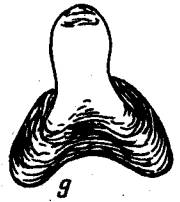
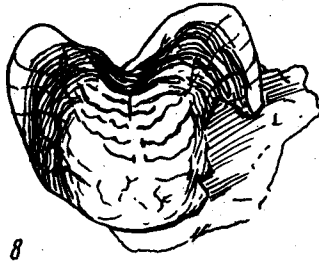
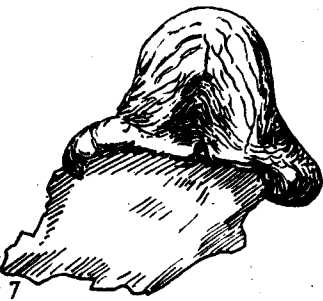
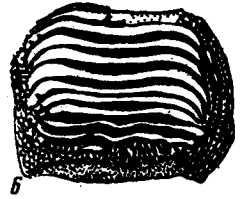
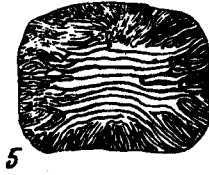
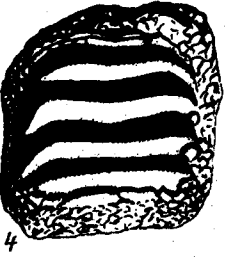
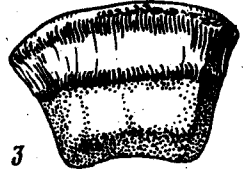
25



26







ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Таблица I

Фиг. 1. Череп *Carcharhinus longimanus* (Poeu) $\times 3/16$. Фиг. 2. Череп *Isurus oxyrinchus* Raf. 1, 2 – вид сверху, с. nas. – носовая капсула; p. ro. o. – processus orbitalis palatoquadrati

Таблица II

Фиг. 1. Череп *Carcharhinus longimanus* (Poeu) $\times 3/16$. Фиг. 2. Череп *Isurus oxyrinchus* Raf. $\times 3/12$. 1, 2 – вид сбоку, с. М. – Меккелев хрящ; n – носовое отверстие; p. ob. – processus orbitalis palatoquadrati; Pq. – palatoquadratum; pr. n. pq. – processus nasalis palatoquadrati; R. – rostrum. Другие обозначения такие же, как на табл. 1.

Таблица III

Фиг. I. Череп *Carcharhinus longimanus* (Poeu) $\times 1/5$. Фиг. II. Череп *Isurus oxyrinchus* Raf. $\times 4/15$. Обе фигуры – вид снизу, b. – basihyale; b. m. – bulbus mandibularis; hd. – hyoideum; Hm. – hyomandibulare; hyp. – hypophyale. Остальные обозначения такие же, как на табл. I и II

Таблица IV

Фиг. 1. Череп *Carcharhinus longimanus* (Poeu) $\times 1/4$. Фиг. 2. Череп *Isurus oxyrinchus* Raf. $\times 1/3$. 1, 2 – вид спереди

Таблица V

Фиг. 1. Череп *Carcharhinus longimanus* (Poeu) $\times 1/5$. Фиг. 2. Череп *Isurus oxyrinchus* Raf. $\times 4/15$. 1, 2 – вид сзади. Обозначения такие же, как на табл. III.

Таблица VI

Микростроение зубов. Фиг. 1. *Pseudoheterodontus* sp. Фиг. 2. *Cretaspis* ex gr. *gigas* (Woodw.). Фиг. 3. *Cretoxyrhina denticulata* Gl. Фиг. 4–7. *Myliobatis toliaricus* Ag. Фиг. 5. *Rhinoptera studeri* Ag. Фиг. 6. *Odontaspis aralensis* Gl. Все фигуры увеличены. Шлиф фиг. 4 – продольный, все другие поперечные. Фиг. 6б – шлиф в поляризованном свете.

Таблица VII

Фиг. 1. Верхняя челюсть *Aetobatis* sp., средний эоцен, Симферополь, вид сверху. Фиг. 2–13. Зубы различных *Myliobatidae*. Фиг. 2–8. Боковые шевроны. Фиг. 9–13. Средние шевроны, $\times 9/10$.

Таблица VIII

Фиг. 1. Верхняя челюсть *Aetobatus* sp. Тот же экземпляр, что и на табл. VII. Фиг. 1. Вид снизу, $\times 1$. Фиг. 2–4. *Onchosaurus* sp. Фиг. 2, 3. Зуб, $\times 1$. Фиг. 4.

Ростральный зуб, $\times 1$, кампан, Алымтау, Казахстан. Фиг. 5. *Rhinobatus* sp., Средний эоцен Мугуджар. Вид сверху $\times 5$. Фиг. 6. Зуб ската, Сеноман Саратова $\times 6$. Фиг. 7. Ростральный зуб *Pristis lathamii* Gal., Андарак, Средняя Азия, $\times 1$. Фиг. 8, 9. *Aetobatis* sp., сумсарский ярус Средней Азии, $\times 1,8$

Таблица IX

Фиг. 1. *Procarcharodon auriculatus* (Bl.), средний эоцен Кавказа. Фиг. 2. *Procarcharodon angustidens* (Ag.) верхний эоцен, Северное Приаралье. Фиг. 3-6. *Procarcharodon subseratus* (Ag.), средний эоцен Прикаспия. Фиг. 6-8. *Otodus minor* Ler., палеоцен Камышина. 1-6. $\times 9/10$.

Таблица X

Фиг. 1. *Procarcharodon subseratus* (Ag.), средний эоцен бассейн р. Эмбы. Фиг. 2. *Cosmopolitodus trigonodon* (Ag.), дно Индийского океана. Фиг. 3, 4. *Carcharodon carcharias* (L.), дно Тихого океана. Фиг. 5. *Megaselachus megalodon* (Ag.), дно Индийского океана. Фиг. 6. *Lamiostoma gracilis* (Le Non), Мангышлак, средний олигоцен. Фиг. 7. *Ceromyxina denticulata* Gl., Саратов, сеноман. Фиг. 8. *Paraisurus macrohiza* (Pictet et Camp.), альб Мангышлака. Фиг. 9. То же, альб Волгоградской обл. Фиг. 10, 11. *Alopias latidens* Ler., средний олигоцен Мангышлака. Фиг. 12. *Cretalamna borealis* (Priem). Саратовская обл., кампан. Фиг. 1 и 8, $\times 1,8$, остальные - $\times 0,9$.

Таблица XI

Фиг. 1-3, 5. *Megaselachus megalodon* (Ag.), дно Тихого океана. Фиг. 4. *Procarcharodon turgidus* (Ag.), Приаралье, средний олигоцен. 1-5 - $\times 0,9$.

Таблица XII

Фиг. 1-7. *Palaeoanacorax intermedius* Gl. sp. nova. Голотип (фиг. 11), ИГГД, № 2396/56¹, Мангышлак, район горы Аксыртау, подошва верхнего турона. Фиг. 8-15. *Anacorax kaupii* (Ag.), нижний кампан Западного Казахстана. Фиг. 16-18. *Palaeoanacorax ramiricus* Gl., Таджикистан, нижний турон. Фиг. 19-28. *Anacorax santonicus* Gl. et Zelezko sp. nova., верхний сантон Западного Казахстана. Фото 33-37. *Eoxyphodolamia mangislakensis* sp. nova. Голотип (фиг. 33), ИГГД, № 2936/Мангышлак, датский ярус. Фиг. 1-8, 29-37 - $\times 2$, остальные фигуры - $\times 0,9$

Таблица XIII

Фиг. 1. *Isurus oxyrinchus* Raf., дно Тихого океана. Фиг. 2 - *Isuropsis glaucus* (M. et H.) дно Тихого океана. Фиг. 4, 5, 7-13. *Lamiostoma* ex gr. *gracilis* (Le Non), верхний олигоцен Мангышлака. Фиг. 8. *Xyphodolamia eosaeana* (Woodw.), средний эоцен Прикаспия. Фиг. 14. *Paraanacorax obruchevi* sp. nova., верхний кампан Алымтау. Фиг. 15. *Anacorax pristodoptus* (Ag.), маастрихт Крыма. Фиг. 16. *Scapanorhynchus armenicus* Gl., верхний кампан, Алымтау. Фиг. 17. *Mitsukurina owstoni* Jord., дно Тихого океана. Фиг. 18. *Palaeoanacorax volgensis* Gl., сеноман Нижней Банновки Саратовской обл. Фиг. 19, 20, 23, 24. *Ptychocorax aulaticus* Gl. et Istch. sp. nova., коньяк Средней Азии. Фиг. 24, 27. *Ptychocorax hybodontoides* sp. nova. Голотип (фиг. 24), ИГГД, № 2936/234¹. У оз. Султан-Санджар, Узбекская ССР. Фиг. 22. Симфозный зуб *Cretaspis* ex gr. *gigas* (Woodw.), кампан Кайнера. Фиг. 25-26. *Pseudocorax affinis* (Ag.), верхний кампан Прикаспия. Фиг. 6, 19-21 - $\times 1,8$, остальные - $\times 0,9$.

Таблица XIV

Фиг. 1-8. *Odontaspis baigubeki* Gl., верхний олигоцен Приаралья. Фиг. 9-11. *Odontaspis aralensis* Gl., средний олигоцен Приаралья. Фиг. 12, 13, 15, 16. *Agaloselachus agespensis* Gl., нижний миоцен Приаралья, $\times 0,9$

Таблица XV

Различные типы зубов ортодонтов. Фиг. 1-5. Зубы *Synechodus dispar* (Reuss), сеноман окрестностей г. Саратова. Фиг. 6-10, 13-35. Различные представители акул семейства *Carcharhinidae* из различных местонахождений. Фиг. 11, 12. Зубы *Scyliorhinus* sp., средний эоцен Примугоджарья. Фиг. 1-11 - 1,8, фиг. 12 - 2,7; фиг. 13, 14 1,8; фиг. 15-19, 24, 25, 27-29, 30, 32 - $\times 0,9$; фиг. 20-23; 26, 31, 33-35 - $\times 1,8$

Таблица XVI

Различные типы зубов ортодонтов. Фиг. 1, 2 - *Notidanus loozi* Vinc., камышинская свита окрестностей г. Камышина - $\times 1$. Фиг. 3. *Notidanus microdon* Ag., чалджинская свита, Туркмения - $\times 3$. Фиг. 4. *Gyropleurodus canaliculatus* (Egerton), сеноман окрестностей г. Саратова - $\times 7$. Фиг. 5. *Notidanus primigenius* Ag., шорымская свита Мангышлака - $\times 2$. Фиг. 6. *Notidanus serratissimus* Ag., адаевская свита Мангышлака - $\times 1$. Фиг. 7, 8. *Echinorhinus* sp., адаевская свита Мангышлака - $\times 2$. Фиг. 9. *Pseudoheterodontus* sp., сеноман Прикаспия - $\times 1$. Фиг. 10-12. *Squalus* sp., разные местонахождения. Фиг. 10, 11 - $\times 2$; фиг. 12 - $\times 1$. Фиг. 13. *Dalatias* sp., чалджинская свита, Туркмения - $\times 3$. Фиг. 14-16. *Squatina* sp., разные местонахождения - $\times 3$. Фиг. 17. *Somniosus microcephalus* (Bl. et Schn.) - современный - $\times 2$. Фиг. 18-23. Зубы разных представителей скатов семейства *Myllobatidae*

Таблица XVII

Фиг. 1. *Pseudoheterodontus* sp., кампан Алымтау. Фиг. 2. *Polyacrodus illingworthi* (Dixon). Фиг. 3. *Hybodus* sp., сантон Средней Азии. Фиг. 4 - *Meristodon* sp., кампан Кайнара. Фиг. 5 - *Pseudoisurus macrorhizus* (Cope), сеноман Саратова. Фиг. 6. *Agaloselachus agespensis* Gl., нижний миоцен Кызылкума. Фиг. 7. *Striatolamia rossica* (Jaek.), нижний олигоцен Мангышлака. Фиг. 8. *Palaearthacodus recurvus* (Traut.), сеноман Саратова. Фиг. 9. *Euchlaodus lundgreni* (Davis), датский ярус Поволжья. Фиг. 10, 11. *Cretaspis ex gr. gigas* (Woodw.). Фиг. 12. *Lamna ditropis*. Дно Тихого океана. Фиг. 13. *Palaeosarcharodon orientalis* (Sinz.), палеоцен Камышина. Фиг. 14. *Pseudoisurus tomosus* Gl., сеноман Саратова. Фиг. 15а,б. *Palaeohypotodus lerichei* Gl., палеоцен Камышина. Фиг. 16б. *Jaekelotodus trigonalis* (Jaek.), верхний эоцен Мангышлака. Фиг. 17. *Anatodus benedeni* (Le Non), дно Тихого океана. 1-18 - $\times 1$

Таблица XVIII

Фиг. 1-13, 17-20. *Scapanorhynchus raphidon* (Ag.), р. Тык-Бутак, Мугоджары, кампан $\times 2$. Фиг. 11-16, 21, 22. *Alopias latidens* Ler. Боздаг Мангышлак, верхний эоцен, аманкизилитская свита, $\times 1$. Фиг. 23-30. *Alopias latidens* Ler., верхний эоцен, шорымская свита, Мангышлак, колодец Усак

Таблица XIX

Фиг. 1-3. *Eostriatolamia angustides* (Reuss), турон Мангышлака, $\times 2$. Фиг. 4, 5. *Macrorhizodus acuminatus*, кампан Актюбинской обл., $\times 1$. Фиг. 6-8. *Scapanorhynchus armenicus* Gl., маастрихт Армении. Фиг. 6, 7, $\times 2$. Фиг. 8, $\times 1$.

Фиг. 9–10. *Scapanorhynchus raphiodon* (Ag.), кампан, Каймар, $\times 2$. Фиг. 11. *Striatolamia* ex gr. *striata*, Мангышлак, датский ярус, $\times 1$. Фиг. 12–14. *Eostriarolamia venusta* (Ler.), $\times 2$, кампан Актюбинской обл. Фиг. 15, 16. *Scapanorhynchus darvasicus* Gl., турон Хушекат, Средняя Азия, $\times 2$

Таблица XX

Фиг. 1–4, 6–21. *Eostriatolamia venusta* (Ler.), Кампан Мугоджар, $\times 2$. Фиг. 5. *Eostriatolamia gracilis* (Ag.), альб Волгоградской обл., $\times 3$. Фиг. 22, 23. *Pseudoisurus macrohiza* (Cope), сеноман Саратова, $\times 1$

Таблица XXI

Фиг. 1–5. *Cretolamna borealis* (Priem), кампан Кызылкума. Фиг. 6–21. *Cretolamna appendiculata* (Ag.), сеноман Саратова. Фиг. 22–24. *Otodus minor* Ler., палеоцен Камышина. 1–24 – $\times 1$

Таблица XXII

Фиг. 1. Зазубренный край коронки зуба *Procarcharodon auriculatus* (Bl.). Фиг. 2–6. *Procarcharodon turgidus* (Ag.), средний олигоцен Мангышлака. Фиг. 3. *Procarcharodon auriculatus* (Bl.), Прикаспий, средний эоцен. Фиг. 4. *Otodus obliquus* Ag., нижний эоцен Средней Азии. Фиг. 5. Зазубренный край коронки зуба *Procarcharodon turgidus* (Ag.). Фиг. 1–5 – увеличены. Фиг. 2–4, 6 – $\times 0,9$

Таблица XXIII

Фиг. 1, 3. *Procarcharodon subserratus* (Ag.), Средний эоцен Прикаспия. Фиг. 2, 4–8. *Procarcharodon auriculatus* (Bl.), средний эоцен Мангышлака. Фиг. 7, 9. Края коронок зубов у *Procarcharodon auriculatus* (Bl.). Фиг. 7, 9. Увеличены, остальные $\times 0,9$

Таблица XXIV

Фиг. 1. *Cosmopolitodus xiphodon* (Ag.), средний миоцен Львовской обл. Фиг. 2–7. *Cosmopolitodus hastalis* (Ag.), дно Тихого океана. Фиг. 8. *Cosmopolitodus trigonodon* (Ag.), дно Тихого океана. Фиг. 9. *Procarcharodon turgidus* (Ag.), средний олигоцен Мангышлака. Фиг. 10. *Megaselachus megalodon*, дно Тихого океана. Фиг. 11, 12. *Sarcharodon carcharis* (L.), дно Тихого океана. 1–12, $\times 0,9$

Таблица XXV

Фиг. 1. *Megaselachus produstus* (Ag.), средний миоцен Львовской обл. Фиг. 2, 3, 5–7, 9, 10. *Charcharodon carcharias* (L.), дно Тихого океана. Фиг. 4. *Procarcharodon turgidus* (Ag.), средний олигоцен Мангышлака. Фиг. 9. Край коронки зуба *Carchathinus longimanus* (Poeu). Фиг. 8 и 9 – увеличены. Остальные $\times 0,9$

Таблица XXVI

Фиг. 1–9. *Cretaspis* ex gr. *gigas* (Woodw.). Фиг. 1 – увеличена, остальные – $\times 1$. Фиг. 1–4, 12. *Cretaspis* ex gr. *gigas* (Woodw.), сантон Примугоджарья. Фиг. 5–7, 15. *Jaekelotodus trigonalis* (Jaek.), Мангышлак, нижний олигоцен. Фиг. 8. *Cretolamna appendiculata* (Ag.), сантон Прикаспия. Фиг. 9. *Lamna* sp., нижний миоцен Таджикистана. Фиг. 10, 11. *Pseudoisurus silcatus* (Gein.), Кызылкум, кампан. Фиг. 13, 14 – *Cretoxyrhina mantelli* (Ag.), каман Мугоджар. 1–14 – $\times 1$

Таблица XXVIII

Фиг. 1–20. *Lamiostoma gracilis* (Le Hon), Мангышлак, олигоцен – $\times 0,9$

Таблица XXIX

Фиг. 1–11. *Macrohizodus falcatus* (Rog.), Мангышлак, нижний олигоцен.
Фиг. 12–18. *Lamiostoma gracilis* (Le Hon), средний олигоцен Мангышлака.
Фиг. 19–21. *Cretosyrhina mantelli* (Ag.), кампан Мугоджар. 1–21 – $\times 0,9$

Таблица XXX

Фиг. 1, 2. *Anasorex pristodontus* (Ag.), край коронки зуба. Фиг. 2, 3. *Anasorex pristodontus* (Ag.), верхний маастрихт. Фиг. 2. Крым. Фиг. 3. Туаркыр.
4–10. *Anasorex kaupi* (Ag.), кампан, Тык-бутак, Мугоджары. Фиг. 11, 12. *Microanasorex praejangaensis* sp. nova. Голотип, ИГГД, № 2936/150¹. (Фиг. 11). Тык-бутак, Мугоджары. Фиг. 13–19. *Paranasorex obruschevi* sp. nova. Голотип, ИГГД, № 2936/269¹, (Фиг. 13), гора Алматау, близ Ташкента, юг Казахской ССР, кампан. Фиг. 20–22, 26. *Ptychosorex aulaticus* Gl. et Istch, sp. nova. Голотип (фиг. 20), ИГГД, № 2936/381¹, колодец Аулят, Узбекская ССР, коньяк. Фиг. 23, 24. *Anasorex santonicus* Gl. et Zelezko sp. nova. Голотип (фиг. 23) ИГГД, № 2936/109¹, р. Сугур-Сай, Актыбинская обл., верхний сантон. Фиг. 25. *Squalisorex sagisicus* sp. nova. Голотип, ИГГД, № 2936/бассейн р. Сагиз, Прикаспий, коньяк. Фиг. 1–14 – увеличены. Фиг. 2–13, 15–20, 23–25 – $\times 0,9$; фиг. 21, 22, 26 – $\times 1,8$

Таблица XXXI

Различные типы зубов ородонтов. Фиг. 1–17, 28. Зубы разных видов акул семейства *Carcharhinidae*, со дна Тихого океана. Фиг. 18. *Galeorhinus* sp., эоцен Мангышлака. Фиг. 19. "*Sorex jaekeli*", нижний кампан, р. Тык-бутак, Примугоджарье: Фиг. 20. *Galeocерdo* sp., сумсарский ярус Средней Азии. Фиг. 21–23, 28, 29. Зубы *Scyliorhinus*, разных местонахождений. Фиг. 24, 25, 30, 31. *Physodon* sp., Мангышлак, адаевская свита. Фиг. 26. *Galeocерdo aduncus* Ag., сумсарский ярус Средней Азии. Фиг. 1–3, 6, 7, 19, 21–25, 27–30 – $\times 2$. Фиг. 4, 5, 8–18, 26, 31 – $\times 1$

Таблица XXXII

Различные типы зубов ородонтов. Фиг. 1–15. Зубы *Galeorhinus* sp. разных местонахождений палеогена Западного Казахстана и Средней Азии. Фиг. 16, 17, 21, 22. Зубы *Scoliodon* sp. из сумсарского яруса Средней Азии. Фиг. 18–20. Зубы *Hyporhion acanthodon* Leg. из Карагинской свиты Мангышлака. Фиг. 1–3, 10 – $\times 1$. Фиг. 4–9, 11–15, 18–20 – $\times 2$. Фиг. 16, 17, 21, 22 – сильно увеличены.

Таблица XXXIII

Фиг. 1–13. Зубы акул рода *Ptychodus*. Фиг. 14–16. Зубы *Polyacrodus brabanticus* Leg., кампан Примугоджарья. Фиг. 1–13 – $\times 0,9$. Фиг. 14–16 – $\times 1,8$

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	7
СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ОРТОДОНТОВ И ОСТЕОДОНТОВ	11
Признаки прогрессивности акул	11
Краткая характеристика ламноидных акул	12
Череп и челюсти	14
Прочие особенности морфологии ламноидных акул	41
Выводы	50
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗУБОВ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ	51
Макроскопическое строение зубов ламноидных акул	51
Соподчинение признаков и характер их изменений в эволюции	67
Морфологические типы зубов ламноидных акул	79
Метод морфометрического описания видов	85
Схема описания видов	89
Выводы	93
ОПИСАНИЕ ВИДОВ	95
Семейство <i>Apsacoracidae</i>	95
Краткие описания новых видов и родов ламноидных акул, не относящихся к семейству <i>Apsacoracidae</i>	117
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ	121
Эволюция семейства <i>Apsacoracidae</i>	121
Основные закономерности эволюции ламноидных акул	135
Выводы	143
ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЯ АКУЛ	144
Особенности распространения современных, палеогеновых и неогеновых акул	144
Местонахождение ископаемых акул на территории СССР	155
Особенности распространения акул в морях мелового периода в пределах СССР	157
Выводы	177
СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АКУЛ	178
Проблема датского и монского ярусов	178
Распределение акул по векам мелового периода	181
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	183
ЛИТЕРАТУРА	186
ФОТОТАБЛИЦЫ	209
ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ	242

Леонид Сергеевич Гликман

**ЭВОЛЮЦИЯ МЕЛОВЫХ И КАЙНОЗОЙСКИХ
ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ**

*Утверждено к печати
Институтом биологии моря
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Е.К. Исаев*

Художник *Е.Н. Волков*

Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*

Технический редактор *Н.А. Посканная*

Корректор *Г.И. Сурова*

ИБ № 17375

Подписано к печати 27.10.80. Т – 14089
Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная № 1
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15,5. Уч.-изд.л. 18,7
Тираж 550 экз. Тип. зак. 1692. Цена 2р. 90к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

2 р. 90 к.

