



УДК 567.3:591.431.4:551.763(477.75)

ГРЕБНЕЗУБЫЕ АКУЛЫ (HEXANCHIFORMES) ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КРЫМА

Ф.А. Триколиди

Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Средний пр., 74, 199106, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: mtetradi@mail.ru

РЕЗЮМЕ

В статье описываются зубы 5 видов акул семейств Hexanchidae и Crassodontidae из меловых отложений юго-западного Крыма: *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* (Thies, 1983) (гора Большой Кермен, нижний готерив), *Pachyhexanchus pockrandti* (Ward et Thies, 1987) (гора Большой Кермен, нижний готерив), *Notidanodon* aff. *lanceolatus* (Woodward, 1886) (гора Белая, верхний мел, нижний – средний сеноман), *N. cf. lanceolatus* (окрестности пос. Марьино, средний апт) и *N. dentatus* (Woodward, 1886) (гора Кременная, нижний сеноман). Зуб *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* по морфологии близок к *Crassodontidanus wiedenrothi* из юрских отложений Германии. *Pachyhexanchus pockrandti* является второй находкой этого вида в тетическом регионе. Представители *Notidanodon* aff. *lanceolatus* резко отличаются от остальных видов этого рода по морфологии зубов; этот таксон, по-видимому, является предковой формой для акул семейства Heptranchidae.

Ключевые слова: акулы, зубы, Крым, мел, Crassodontidae, Hexanchidae

COW SHARKS (HEXANCHIFORMES) FROM THE CRETACEOUS DEPOSITS OF THE CRIMEA

F.A. Trikolidi

A.P. Karpinsky Russian Geological Research Institute, Sredniy Pr. 74, 199106 Saint Petersburg, Russia; e-mail: mtetradi@mail.ru

ABSTRACT

This paper presents descriptions of five species of sharks of the families Hexanchidae and Crassodontidae from the Cretaceous deposits of South-West Crimea: *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* (Thies, 1983) (Bolshoy Kermen Mountain, lower Hauterivian), *Pachyhexanchus pockrandti* (Ward et Thies, 1987) (Bolshoy Kermen Mountain, lower Hauterivian), *Notidanodon* aff. *lanceolatus* (Woodward, 1886) (Belaya Mountain, lower – middle Cenomanian), *N. cf. lanceolatus* (near Maryino Village, middle Aptian), and *N. dentatus* (Woodward, 1886) (Kremennaya Mountain, lower Cenomanian). The tooth of *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* is close in morphology to those of *C. wiedenrothi* from the Jurassic of Germany. *Pachyhexanchus pockrandti* is the second record of this species in the Tethys region. Representatives of *Notidanodon* aff. *lanceolatus* are sharply different from other species of this genus in tooth morphology; this taxon is, likely, an ancestral form for the family Heptranchidae.

Key words: sharks, teeth, Crimea, Cretaceous, Crassodontidae, Hexanchidae

ВВЕДЕНИЕ

Акулы семейства Hexanchidae Gray, 1851 из меловых отложений Крыма изучались различными исследователями. Гликман [Glikman] (1980) отмечает присутствие зубов акул рода “*Notidanus*” Cuvier 1817 в готерив-барремских разрезах бассейна р. Кача. Найдин и Алексеев [Naidin and Alexeev] (1980) среди органических остатков, обнаруженных в разрезах сеномана междуречья Кача – Бодрак, перечисляют различные зубы акул, в том числе “*Notidanus*” *microdon* Agassiz 1843 (определение В.И. Железко). Об этих же находках упоминают Новиков и др. [Novikov et al.] (1987). Позднее Алексеев [Alexeev] (1989), описывая комплекс органических остатков из отложений разреза горы Сельбухра, также указывает на присутствие зубов акул этого вида. Автором найдены зубы акул родов *Pachyhexanchus* и “*Paranotidanus*” в нижнеготеривских отложениях района долины р. Бодрак (Триколиди [Trikolidi] 2008).

Данная статья посвящена описанию новых находок акул семейств Hexanchidae и Crassodontidae из меловых отложений Крыма.

Сокращения учреждений. МКОУГГИ – Музей Крымского отделения Украинского государственного геологического института (Симферополь, Украина); КОУГГИ – Крымское отделение Украинского государственного геологического института (Симферополь, Украина); СПбГУ – Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург); ПСМКДИГ СПбГУ – Палеонтолого-стратиграфический музей кафедры динамической и исторической геологии Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург); ВСЕГЕИ – Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского (Санкт-Петербург); ЗИН – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описанный в настоящей статье материал происходит из различных стратиграфических уровней меловых разрезов долины р. Бодрак (Bodrak) и пос. Марьино (Maryino) (Крым) (Рис. 1).

Образец *Notidanodon dentatus* (Woodward, 1886) был найден автором в 1999 г. в мергелистых глауконитовых песчаниках основания разреза

сеномана г. Кременной (Kremennaya) в долине р. Бодрак. Зуб представлен двумя фрагментами с несохранным корнем. Зубы *Pachyhexanchus pocrandti* (Ward et Thies, 1987) и *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* (Thies, 1983) найдены в 2002 г. в известняках и песчаниках готеривского возраста, бронирующих гору Большой Кермен (Kermen) в долине р. Бодрак. Один зуб и отпечаток *Notidanodon* aff. *lanceolatus* обнаружены студентами СПбГУ в разрезе г. Белой (Belaya) (бассейн р. Бодрак): А.Н. Мухачевым – в 2002 г. и Ф.В. Яшеневым и О.М. Чижовой – в 2005 г. Эти находки были любезно переданы автору В.В. Аркадьевым (СПбГУ). В 2008 г. сотрудник Крымского отделения УГГИ А.И. Тищенко нашел один зуб *Notidanodon* cf. *lanceolatus* (Woodward, 1886) в карьере кирпичного завода окрестностей пос. Марьино и любезно предоставил его для изучения.

При поисках зубов использовали два способа. Первый заключается в тщательном просмотре поверхности пород вдоль обнажений и на открытых площадках, которые образуют толщи. Второй – это достаточно продолжительное по времени раскалывание блоков породы из одного слоя, при этом также тщательно просматривается поверхность скола. Зубы извлекали различными способами: из известняков – с помощью молотка и мелкого зубила, иногда – шила с заточенным (плоским) с одной стороны концом; из песчаников – в основном с помощью шила. Измерения зубов производили штангенциркулем и транспортиром. Фотографировали зубы фотоаппаратом Pentax DS (объектив 100 мм) при подсветке через фильтры. Изображение образцов осуществляли на основе фотографий и с использованием бинокля с визуальной насадкой.

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Используемая в статье терминология зубов взята из работ Кэмп (Kemp 1978), Варда (Ward 1979), Варда и Тиса (Ward and Thies 1987), Лонга и др. (Long et al. 1993) с некоторыми дополнениями. В качестве такого дополнения автором введен в употребление термин «апикальная линия» – AL, под которым понимается линия, соединяющая вершины всех зубцов зуба, включая зубцы мезиальной зазубренности (Рис. 2). Автор считает, что для некоторых видов характерно свое очертание апикальной линии. Этот признак в неявной фор-

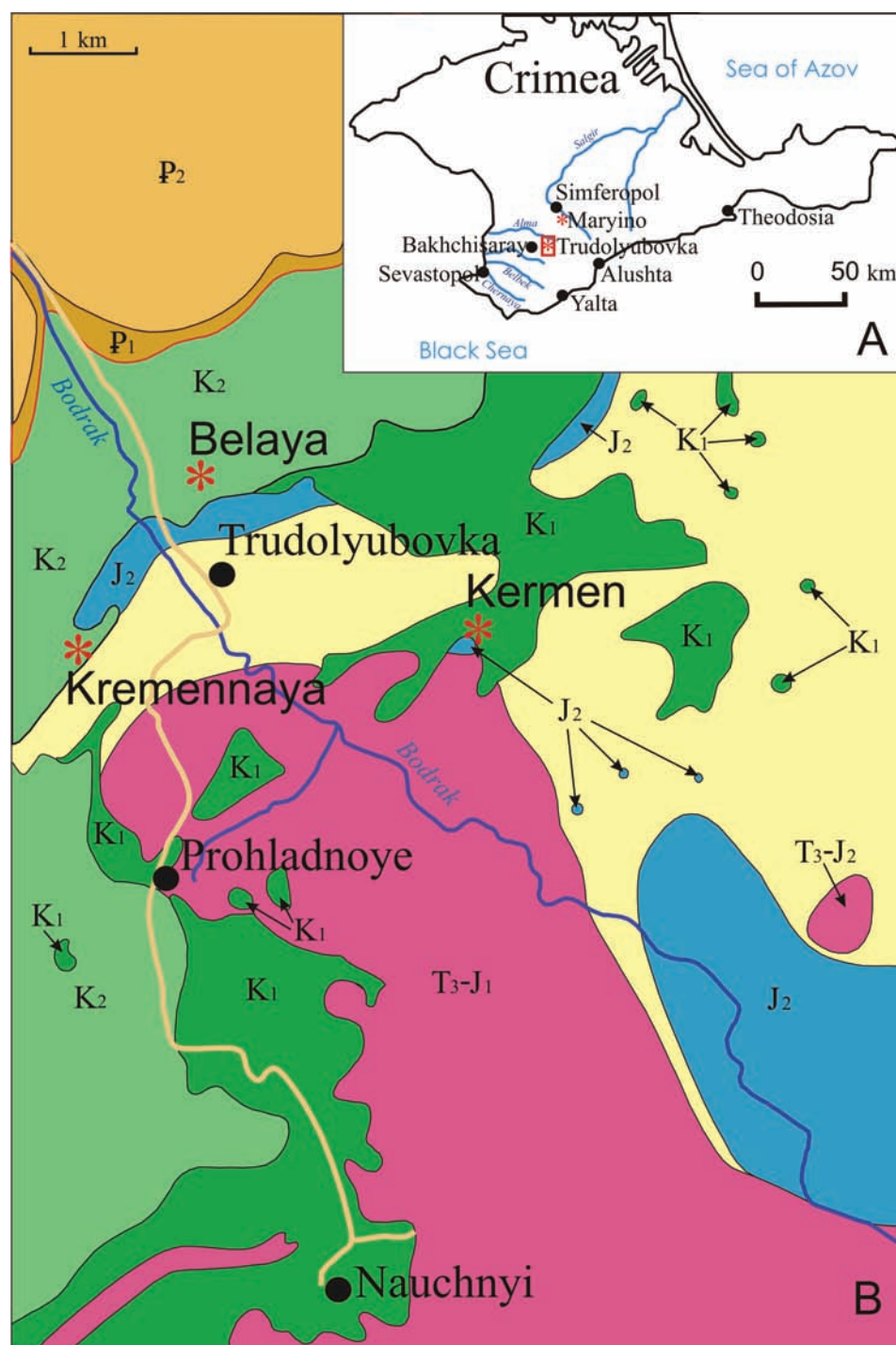


Рис. 1. Географическое положение местонахождений: А – карта Крыма и районы, в которых был обнаружен палеонтологический материал (Марьино, Трудовлюбовка); В – геологическая карта бассейна реки Бодрак в районе поселка Трудовлюбовка (по В.В. Юдину [Yudin 2009], схематично); положение разрезов гор Белая, Кермен и Кременная обозначены звездочками.

Fig. 1. Geographic position of localities: А – map of the Crimea and the areas where paleontological material was discovered (Maryino, Trudolyubovka); В – geological map of the Bodrak River basin near Trudolyubovka village [after V.V. Yudin (2009), schematically]; positions of sections of mountains Belaya, Kermen and Kremennaya are shown with asterisks.

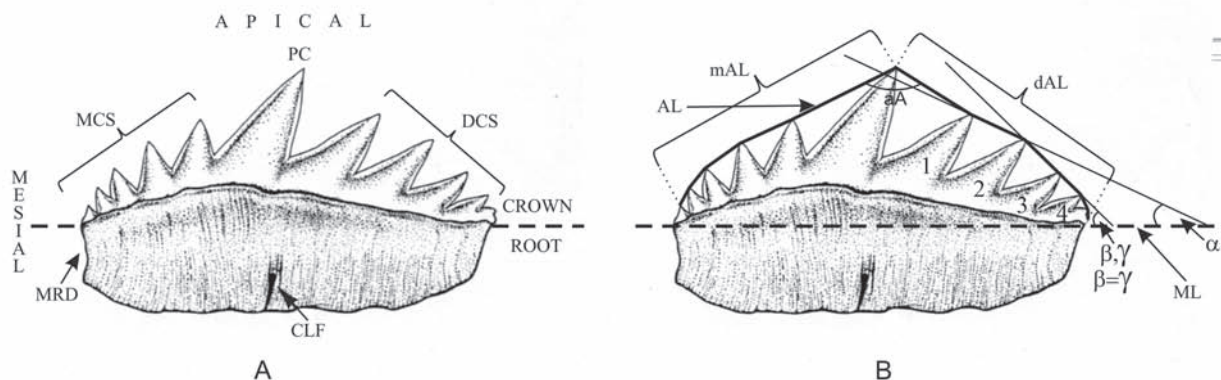


Рис. 2. Изображение зубов с терминологией, использованной в данной статье (по Long et al. (1993) с дополнениями). А: MRD – мезиальная депрессия, MCS – мезиальные зубцы, PC – главная вершина, DCS – дистальные зубцы, CLF – центральное питающее отверстие. В: ML – усредненная линия основания коронки, AP – апикальная линия, mAL – мезиальная часть апикальной линии, dAL – дистальная часть апикальной линии, aA – апикальный угол, (1, 2, 3, 4) – нумерация дистальных зубцов, (α , β , γ) – углы (см. объяснение в тексте).

Fig. 2. Images of teeth with the terminology used in this paper [taken from Long et al. (1993), with additions]. A – MRD – mesial root depression, MCS – mesial cusplets, PC – principal cusp, DCS – distal cusplets, CLF – central lingual foramen; B – ML – median line of crown base, AP – apical line, mAL – mesial part of apical line, dAL – distal part of apical line, aA – apical angle, (1,2,3,4) – distal cusplets numbering, (α , β , γ) – angles (see text for explanation).

ме используется многими исследователями, например, как относительное превышение главной вершины над дистальными зубцами. Апикальная линия позволяет визуализировать словесные описания и использовать ее при сравнении. Она имеет три основных элемента: мезиальную часть – mAL, дистальную часть – dAL и апикальный угол – aA (Рис. 2В). Усредненной линией основания коронки (ML) называется линия, проведенная через две точки: первая на границе коронки и корня с мезиальной стороны, вторая на границе коронки и корня с дистальной стороны. Закрепленная подобным образом линия располагается горизонтально. Такая ориентировка зуба и терминология элементов приводят к единообразию, независимо от очертаний линии основания коронки, которая не всегда бывает прямой. Именно так она показана на изображении в работе Лонга и др. (Long et al. 1993), хотя при этом никак не названа (Рис. 2А). В данной работе приводятся измерения углов относительно линии ML. Углом α называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины первых двух дистальных зубцов. Углом β называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины второго и третьего дистальных зубцов. Углом γ называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины третьего и четвертого дистальных зуб-

цов. Углом δ называется угол между линией ML и линией, проведенной через вершины четвертого и пятого дистальных зубцов (Рис. 2В). Способ нумерации зубцов зуба заимствован из работы Велтона (Welton 1974).

Симфизными зубами в данной статье называются зубы верхней челюсти, расположенные в пределах симфиза у акул отряда Hexanchiformes Buen, 1926. У акул семейства Hexanchidae это, чаще всего, – первые два зуба с каждой стороны относительно средней линии, по которой проходит сагиттальная плоскость. Следует заметить, что в настоящий момент не существует единой терминологии для зубов, как расположенных на симфизе, так и растущих на челюсти на некотором удалении от симфиза. По-видимому, это связано с различным пониманием термина «симфиз». Например, некоторые специалисты под этим термином понимают линию нулевой размерности (среднюю линию); другие считают, что это – соединительный элемент (хрящ-связка), который соединяет симфизные поверхности костей либо хрящей. Учитывая разночтения среди специалистов в понимании данного термина, необходимо дать ему конкретное определение. В данной работе симфизом называется **хрящ-связка**, соединяющий симфизные поверхности костей либо хрящей (Наумов и Карташев [Naumov and Kartashov] 1979: 32).

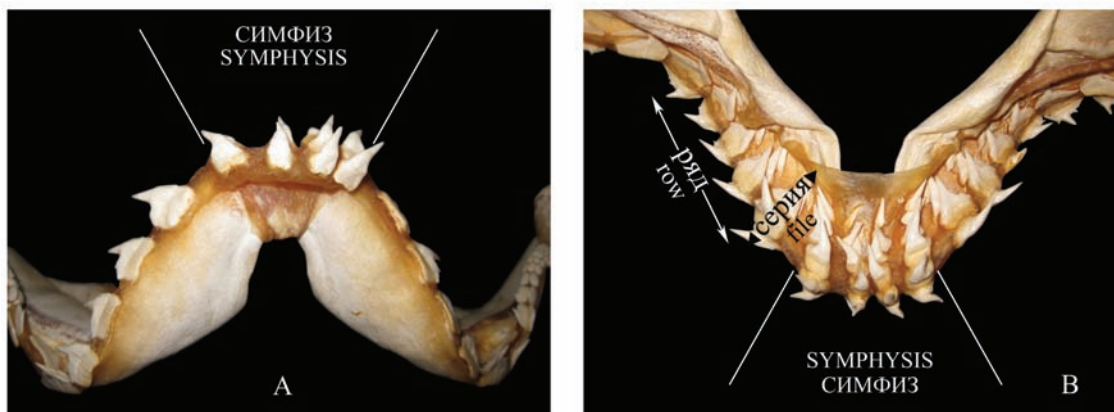


Рис. 3. Верхняя челюсть современного *Hexanchus vitulus*: А – вид с дорсальной стороны; В – вид с вентральной стороны. На изображении (А) хорошо видно, что симфизная область представлена хрящом-связкой трапецевидной формы, на котором расположены четыре серии зубов. Термины «ряд» и «серия» использованы по Л. С. Гликману [Glikman] (1964a, b).

Fig. 3. Upper jaw of the modern *Hexanchus vitulus*: А – dorsal view; В – ventral view. The image (А) clearly shows that the symphyseal area is represented by a bonding cartilage of trapezoid shape, which bears four files of teeth. The terms “row” and “file” – “series” are used after L.S. Glikman (1964a, b).

Хрящ соединяет симфизные поверхности по средней линии и, в некоторых случаях, может обладать шириной в несколько сантиметров, представляя собой слабо подвижный сустав, что можно наблюдать у некоторых особей акул *Hexanchus vitulus* Springer et Waller 1969 (Рис. 3), поэтому анатомически все элементы, расположенные в пределах этого сустава, правильнее называть симфизными, независимо от их количества и расположения относительно средней линии. Некоторые исследователи для подобных зубов применяют термин «парасимфизные», учитывая их расположение относительно средней линии, поэтому следует дать определение и этому термину.

Термин «парасимфизный» впервые был введен Капеттой (Cappetta 1986), который дал подробное определение данному термину годом позже (Cappetta 1987), исходя из исследований Лериша (Leriche 1905) и Эппгейта (Applegate 1965b). Приведем его определение: «In the lower jaw, near the symphysis, one can observe a reduced tooth, with the root distorted and asymmetric and which has been called symphyseal by both authors mentioned above; as this tooth is not on the symphysis, but beside it, I prefer to call it parasymphysial; the term symphyseal then refers to unpaired teeth astride the symphysis» (Cappetta 1987: 13). При этом Капетта (Cappetta 1987: 13), как и годом ранее (Cappetta 1986: 60), изображает озубление *Synodontaspis taurus*

(Rafinesque, 1810) и обозначает «парасимфизные» зубы аббревиатурой Pas. Из данного определения видно, что «парасимфизными» называются **парные, ассиметричные** зубы, растущие на **челюсти** рядом с симфизом. Симфизными же называются зубы **непарные**, растущие на симфизе и образующие одну серию, через которую проходит сагиттальная плоскость. Из этого определения непонятно, как называть **парные** зубы, растущие на симфизе, при условии, если под термином «симфиз» понимается хрящ-связка. Непарные симфизные зубы, расположенные по средней линии, образующие одну серию (то, что у Капетты называется «симфизным»), в некоторых работах были выделены из всей совокупности симфизных зубов и назывались медиальными или медианными, и в зубной формуле обозначались символом М (Applegate 1965b; Applegate 1978; Ward and Thies 1987; Рис. 4). Введение термина «медианный» и символа М в зубную формулу представ-

P(6-13) - A - L(5-6) - S(1-2) + S(1-2) - A-L(5-6) - P(6-13)
P(4-12) - A-L(5-6) - M1 - A-L(5-6) - P(4-12)

Рис. 4. Зубная формула гексанхид [по Ward and Thies (1987)]. Обозначения: S – симфизные, A–L – передние-боковые, P – задние, M – медианный.

Fig. 4. Dental formula of Hexanchidae [after Ward and Thies (1987)]. Designations: S – symphyseal, A–L – antero-lateral, P – posterior, M – median.

ляется верным, так как в данном случае символ М делает ее (формулу) более конкретной, где сразу выделяются зубы, образующие одну серию, через которую проходит сагиттальная плоскость.

В своем справочнике по зубам хрящевых рыб Капетта (Cappetta 2012) продолжает именовать медианные зубы собственно симфизными, используя для подобных зубов символ S. Из этого можно сделать вывод, что Капетта понимает термин «симфиз» как линию (плоскость), совпадающую со средней линией, что является узким пониманием термина. Другую позицию в отношении терминологии занял Кэмп (Kemp 1978), широко понимая термин «медианный». Следуя логике Кэмп, если зубы, растущие на симфизе, называются медианными, то соответственно верхние первые серии зубов гексанхид тоже должны называться медианными, так как они растут на симфизе. В связи с этим Кэмп ввел в зубную формулу символ М для верхних симфизных зубов, образующих четыре серии. Соответственно в формуле, которую он приводит, верхние симфизные зубы *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) обозначаются как (М4). С данной крайней позицией нельзя согласиться, ведь термин «медианный» напрямую связан с сагиттальной плоскостью, обозначая **непарную** серию зубов, хотя, судя по всему, термин «симфиз» Кэмп понимает точно так же, как и автор данной статьи.

Из вышесказанного становится понятным сомнение в отношении терминологии симфизных зубов в статье Варда и Тиса (Ward and Thies 1987). Несмотря на то, что верхние передние зубы гексанхид эти авторы называют «симфизными» и обозначают их в формуле символом S, в скобках они предлагают называть подобные зубы «парасимфизными». В таком случае логичнее ввести аббревиатуру Pas вместо символа S в зубную формулу, предложенную Капетой для обозначения парасимфизных зубов (Cappetta 1986, 1987, 2012). Действительно, в некоторых случаях хрящевая связка, на которой растут серии первых верхних зубов гексанхид, может надвигаться с области симфиза на челюсть и создавать впечатление, что зубы растут по обе стороны от симфиза на **челюсти**, но эти зубы все растут не на **челюсти**, а на **хрящах-связках**, единых с теми, которые образуют симфиз (Рис. 3). Употребление термина «парасимфизный», наряду с использованием символа (S) – «симфизный», для этих же зубов в зубной

формуле в одной и той же научной работе создает неопределенность в понимании обоих терминов.

Следует сказать несколько слов по поводу употребления терминов «серия» и «ряд». В отечественной литературе (Гликман [Glikman] 1964b : 28–29, рис. 17, 18; и др. работы) под термином «ряд» понимается последовательность зубов, расположенных вдоль челюсти (мезиально-дистальное направление), а то, что зубы образуют перпендикулярно ряду (лабиально-лингвальное направление), называют «серией». В некоторых зарубежных работах авторами принята противоположная терминология: последовательность зубов вдоль челюсти (мезиально-дистальное направление) называют «series», а то, что зубы образуют перпендикулярно «series» (охватывая или соприкасаясь корнями друг друга в лабиально-лингвальном направлении) называют «row» (Welton and Farish 1993: 13–14; Shimada 2002: 41; и др.). Капетта справедливо критикует искаженное понимание термина «tooth row» в работах Шимады, предлагая называть это термином «file», который был введен Леришем, а то, что называется «tooth series», предлагает называть «row» (Cappetta 2012: 10). Критика Капетты вполне логична, ведь у всех позвоночных животных термином «зубной ряд» («tooth row») называют расположение зубов вдоль челюсти (мезиально-дистальное направление). Некоторые отечественные авторы употребляют термин «ряд» для того, что в отечественной терминологии принято считать «серией», используя при этом прямой перевод термина «row» из работы Велтона и Фериша (Welton and Farish 1993) с английского на русский язык. Автор данной статьи придерживается терминологии, предложенной Гликманом [Glikman] (1964a, b): «ряд» («row») – последовательность зубов, расположенных вдоль челюсти (мезиально-дистальное направление), «серия» («file») – то, что зубы образуют перпендикулярно ряду, охватывая или соприкасаясь корнями друг с другом (лабиально-лингвальное направление) (Рис. 5).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ НАХОДОК

Разрез сеноманских отложений горы Кременная (левый борт долины р. Бодрак) является на территории горного Крыма одним из наиболее полных для данного интервала. Разрез начинается

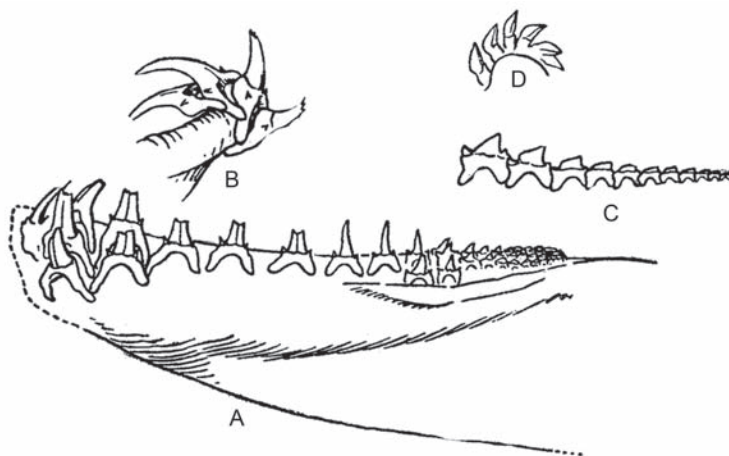


Рис. 5. Изображение из работы Л.С. Гликмана (Glikman 1964b), в котором объясняется принятая им терминология: А – озубление нижней челюсти; В – серия передних зубов; С – ряд задних зубов; D – серия задних зубов.

Fig. 5. Image from the work by L.S. Glikman (1964b), which explains the terminology accepted by him: A – dentition of the lower jaw; B – file (series) of anterior teeth; C – row of posterior teeth; D – file (series) of posterior teeth.

ся глауконитовыми песчаниками, которые выше постепенно переходят в глауконитовый песчаный мергель, а затем – в плотные серые мергели. Зуб *Notidanodon dentatus* был обнаружен в глауконитовых песчаниках в пачке, где они переходят в глауконитовый песчаный мергель. Данная часть разреза (по Найдину и Алексееву [Naidin and Alexeev] 1980) является нижней пачкой нижнего сеномана, из которой были описаны аммониты (*Puzosia planulata*, *Schloenbachia* sp.), двустворчатые моллюски (*Inoceramus crippsi crippsi*), ринхолиты, брахиоподы и др. (Рис. 6А).

Разрез горы Большой Кермен (правый борт долины р. Бодрак) сложен биогермными известняками, которые с размывом перекрываются пачкой переслаивания слабо сцементированных песчаников и известняков. Один зуб *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi* был найден в кровле биогермных известняков, два экземпляра *Pachyhexanchus pocrandti* происходят из кровли пачки переслаивания песчаников с известняками. Обе отмеченные части разреза относятся к зоне *Lyticoceras nodosoplicatum* нижнего готерива (Барабошкин [Baraboshkin] 1997; Yanin 2004) (Рис. 6В).

Разрез горы Белая расположен в правом борту долины р. Бодрак. Точное положение находки *Notidanodon* aff. *lanceolatus* в разрезе студентами не указано, но мы имеем обломки пород, содержащие зуб и отпечаток зуба, представленные серыми мергелями. Такие породы встречаются в интервале от пачки II до пачки V включительно (по Найдину и Алексееву [Naidin and Alexeev] 1980). Из этого интервала описаны аммониты (*Mesogaudryceras leptonema*, *Scaphites equalis*, *Puzosia planulata*, *Mantelliceras* sp. и др.), двустворчатые моллюски

(*Inoceramus crippsi hoppenstedtensis*, *Pseudolimea elongata* и др.). Соответственно возраст может быть определен как ранне – среднесеноманский (Найдин и Алексеев [Naidin and Alexeev] 1980) (Рис. 6С).

Карьер кирпичного завода, в котором были обнаружены зубы различных акул, в том числе и *Notidanodon* cf. *lanceolatus*, располагается в пределах поселка Марьино. Разрез в данном месте представлен в основании глинистыми известняками нижнего баррема, которые с размывом перекрываются темно-серыми глинами среднего апта. В глинах, непосредственно выше контакта с известняками, найдены аммониты *Colombiceras* sp., указывающие на среднеаптский возраст вмещающих пород (Друщиц и др. [Drushitz et al.] 1981). Зуб был найден в основании глин на контакте с известняками. Возраст находки определяется как среднеаптский (Рис. 6Д).

СИСТЕМАТИКА

Класс Chondrichthyes Huxley, 1880

Подкласс Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Когорта Euselachii Hay, 1902

Подкогорта Neoselachii Compagno, 1977

Отряд Hexanchiformes Buen, 1926

Семейство Crassodontidanidae Kriwet et Klug, 2011

Замечания. При выделении нового родового таксона *Crassodontidanus* Kriwet et Klug, 2011, являющегося типовым для нового семейства, Кривет и Клюг (Kriwet and Klug 2011) использовали

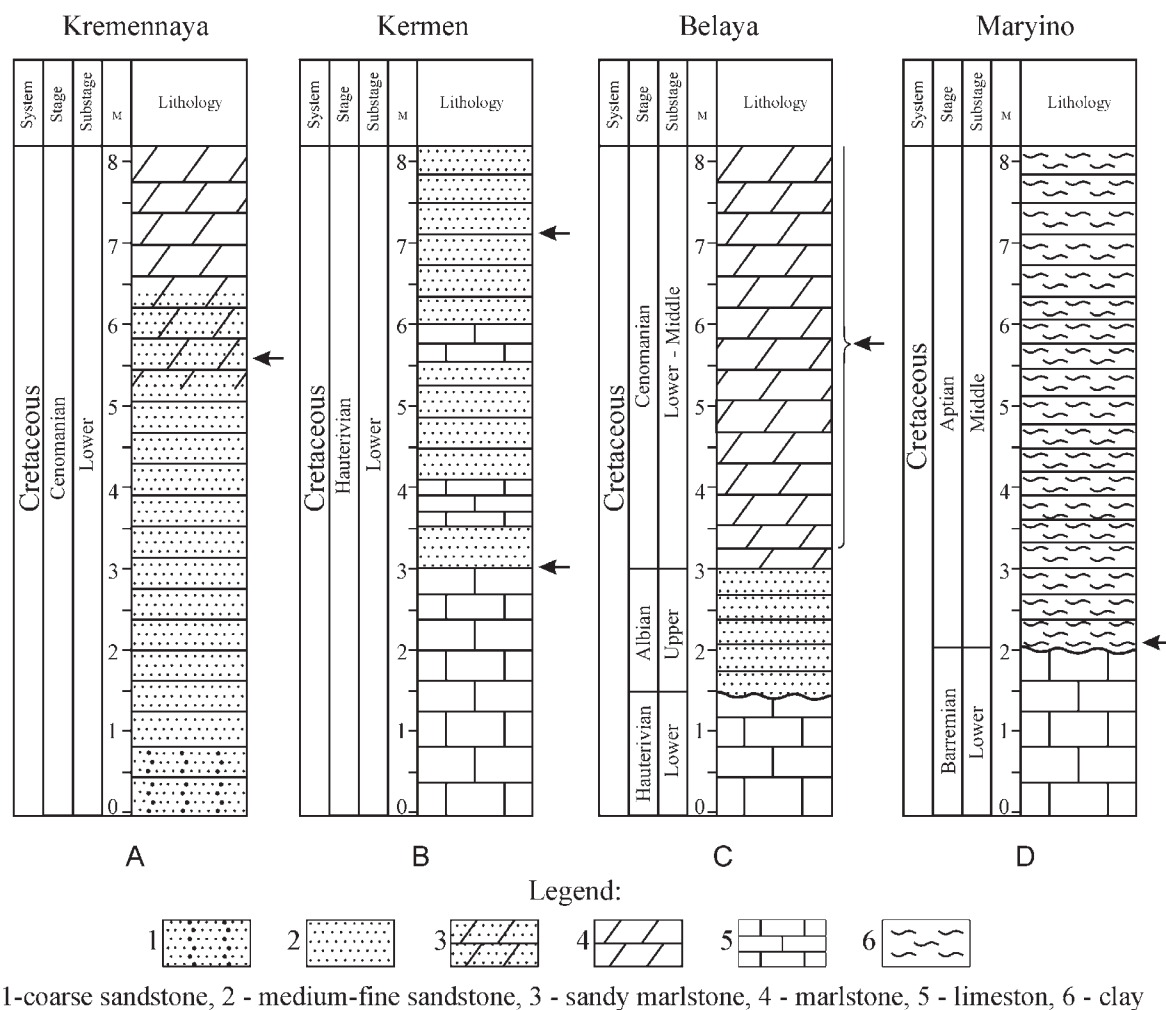


Рис. 6. Разрезы меловых отложений Крыма. Стрелками отмечены находки зубов акул.

Fig. 6. Sections of the Crimean Cretaceous deposits. Finding of shark teeth are marked by arrows.

греческие и латинские слова, однако авторы для названия своего нового семейства Crassonotidae Kriwet et Klug, 2011 выбрали произвольную основу, что противоречит МКЗН [International Code of Zoological Nomenclature] (2000). На основании статей 11 (пункт 11.7) и 29 (пункты 29.1–29.3) название Crassonotidae должно быть заменено на Crassodontidae.

Под *Crassodontidanus* Kriwet et Klug, 2011

Типовой вид. *Notidanus serratus* Fraas, 1855

Диагноз. Зубы с хорошо развитыми зубцами. Мезиальный режущий край в основании главной вершины имеет зазубренность, которая характе-

ризуется сравнительно мелкими зубцами. Имеется до семи дистальных зубцов, уменьшающихся в размере в дистальном направлении. Корень относительно толстый и может быть высоким с лабиальной и лингвальной сторон.

Crassodontidanus aff. *wiedenrothi* (Thies, 1983) (Рис. 7)

Hexanchus? wiedenrothi: Thies 1983: 19, pl. 3, fig. 1.
Paranotidanus sp.: Триколиди 2008: 175, фиг. 3.

Голотип. Верхнебоковой зуб (Thies 1983: pl. 3, fig. 1), Gretenberg, Германия, нижняя юра, плинсбахский ярус.



Рис. 7. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/30, *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi*, верхнебоковой зуб: А – вид с лингвальной стороны; В – вид с лабиальной стороны. Масштабная линейка = 0.5 см.

Fig. 7. PSMDHG 374/30, *Crassodontidanus* aff. *wiedenrothi*, upper lateral tooth: A – lingual view; B – labial view. Scale bar = 0.5 cm.

Материал. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 30, верхнебоковой зуб; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Большой Кермен, нижний мел, нижний готерив.

Описание. Вершины зуба наклонены дистально. Главная вершина наклонена под углом 51° и имеет зазубренность в основании режущей кромки с мезиальной стороны, которая не достигает половины высоты коронки. Зазубренность представлена двумя зубчиками. Характерной особенностью зазубренности является выгнутость в мезиально-базальном направлении дистальной режущей кромки зубчиков. Мезиальная режущая кромка зубчиков более чем в два раза длиннее дистальной. Мезиальная и дистальная стороны режущих кромок главной вершины прямые. Имеются четыре дистальных зубца, два первых из которых значительно превышают по размерам последние. Угол наклона дистальных зубцов меняется от 43° до 30° . Режущая кромка двух первых дистальных зубцов с мезиальной стороны имеет слабый прогиб в дистальном направлении, дистальная режущая кромка прямая или дугообразно выгнута в дистальном направлении. Режущие кромки двух последних дистальных зубцов прямые, либо слабо выпуклые. С лингвальной стороны зубцы коронки имеют выпуклую форму, с лабиальной –

все плоские. Судя по сохранившимся элементам, корень относительно нетолстый, с базальной стороны прямой. С лингвальной стороны в верхней части корня имеется ряд упорядоченных вертикальных питательных отверстий, расположенных параллельно основанию коронки (Рис. 7).

Сравнение. Данный экземпляр отличается от вида *Crassodontidanus wiedenrothi* (Thies, 1983) короткой зазубренностью с мезиальной стороны режущей кромки главной вершины, не достигающей половины её высоты; а также почти прямым с базальной стороны и гораздо менее высоким корнем. У *C. aff. wiedenrothi* зубцы мезиальной зазубренности образуют острый кончик с мезиально-базальным прогибом, что у *C. wiedenrothi* слабо выражено. От *C. serratus* (Fraas, 1885) отличается характером мезиальной зазубренности и морфологией зубцов зуба. Важным отличием является наличие выгнутости в мезиально-базальном направлении дистальной режущей кромки зубчиков мезиальной зазубренности, что не наблюдается у *Crassodontidanus serratus*. Также у *C. serratus* мезиальная зазубренность представлена либо гребешковидными зубцами, либо зубцами, вершинки которых направлены мезиально, в то время как у описанного экземпляра зубцы мезиальной зазубренности имеют мезиальный режущий край,

практически параллельный мезиальному режущему краю главной вершины с вершинкой, направленной дистально, что не наблюдается у *C. serratus*.

Замечания. Описываемый экземпляр ранее автор относил к роду *Paranotidanus*, однако правомерность употребления названия *Paranotidanus* до сих пор обсуждается различными зарубежными авторами. Род *Paranotidanus* был выделен Вардом и Тисом, и без выделения типового вида в него были включены юрские зубы *Notidanus serratus* Graas 1885 и *Hexanchus? wiedenrothi* и зубы, представленные только небольшими фрагментами: *Notidanus amalthei* Oppel 1854 и *Notidanus contrarius* Munster 1843 (Ward and Thies 1987). Капетта, критикуя статью Варда и Тиса, отмечает, что род *Paranotidanus* не имеет диагноза и типового вида, в связи с чем это название не должно употребляться (Cappetta 1990). Однако Андервуд и Вард (Underwood and Ward 2004) указывают, что диагнозом рода можно считать фразу в статье Уорда и Тиса (Ward and Thies 1987: 93): «The following species differ from *Notidanoides* in having serrations on the base of the mesial cutting edge of the principal cusp». Вид отличается от *Notidanoides* наличием зазубренности в основании мезиальной режущей кромки главной вершины, и в качестве типового вида предлагают первое из отмеченных в статье видовое название *Notidanus serratus*. Кривет и Клюг (Kriwet and Klug 2004) сочли фразу, использованную Вардом и Тисом в качестве диагноза, недействительной, ссылаясь на параграфы 10, 11 и 15 МКЗН (2000), и отнесли название *Paranotidanus* к *nomen nudum*, с чем, конечно же, нельзя согласиться, так как данные параграфы не относятся к описанной ситуации. В своей статье Кривет и Клюг (Kriwet and Klug 2011) повторили все то, что они писали по поводу правомерности употребления названия *Paranotidanus* в 2004 году. Они опять упомянули, что не был указан голотип и нет диагноза рода в первоначальной статье Варда и Тиса (Ward and Thies 1987). В связи с этим следует сказать, что для выделения нового рода голотип совершенно не нужен, об этом четко говорится в статье 42 (пункт 42.3) МКЗН (2000). Но даже если согласиться с Андервудом и Вардом в том, что диагноз для рода имеется, то указание на типовой вид, как отмечал Капетта, все-таки в первоначальной статье Варда и Тиса отсутствует (Cappetta 1990), и поэтому, в соответствии с МКЗН [International Code of Zoological

Nomenclature] (2000: пункт 13.3) родовое название *Paranotidanus* является невалидным.

Распространение. Нижний готерив Крыма.

Семейство Hexanchidae Gray, 1851

Род *Pachyhexanchus* Cappetta, 1990

Типовой вид. *Notidanoides pockrandti* Ward et Thies, 1987.

Диагноз. Виды рода характеризуются достаточно крупными зубами, до 25 мм в ширину. Вершины хорошо развиты, в количестве 3–4, из которых 2–3 дистальные, которые иногда могут быть значительно ниже главной вершины. В основании режущей кромки главной вершины с мезиальной стороны отсутствует зазубренность. Корень относительно толстый и имеет валикообразный выступ с лингвальной стороны.

Pachyhexanchus pockrandti (Ward et Thies, 1987) (Рис. 8, 9)

Notidanoides pockrandti: Ward and Thies 1987: 95, pl. 1, figs 1, 2.

Eonotidanus sp.: Cappetta 1987: 46, fig. 47.

Pachyhexanchus pockrandti: Cappetta 1990: 48, fig. 10.

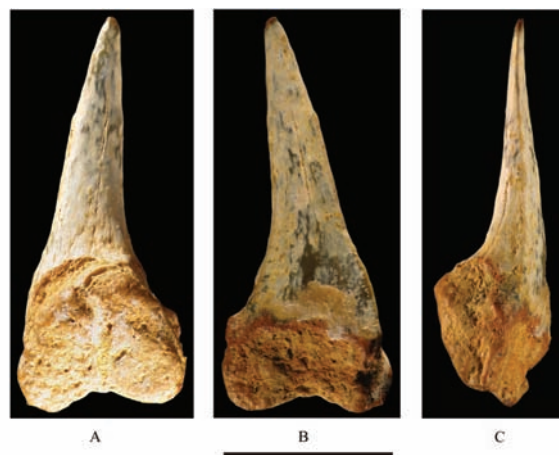


Рис. 8. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/31, *Pachyhexanchus pockrandti*, симфизный зуб: А – вид с лингвальной стороны; В – вид с лабиальной стороны; С – с дистальной стороны. Масштабная линейка = 0.5 см.

Fig. 8. PSMDHG 374/31, *Pachyhexanchus pockrandti*, symphyseal tooth: A – lingual view; B – labial view; C – distal view. Scale bar = 0.5 cm.

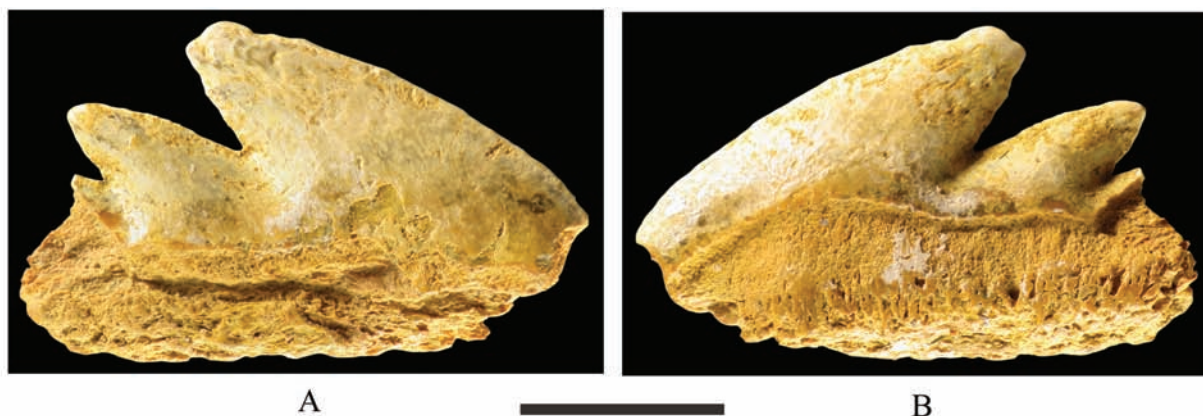


Рис. 9. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 32, *Pachyhexanchus pockrandti*, нижнебоковой зуб: А – вид с лабиальной стороны; В – вид с лингвальной стороны. Масштабная линейка = 0.5 см.

Fig. 9. PSMDHG 374/32, *Pachyhexanchus pockrandti*, lower lateral tooth: A – labial view; B – lingual view. Scale bar = 0.5 cm.

Pachyhexanchus pockrandti: Триколиди 2008: 175, фиг. 1, 2.

Pachyhexanchus pockrandti: Cappetta 2012: 97, fig. 85C–E.

Голотип. GPH 1985 I 1, верхний зуб (Ward and Thies 1987: pl. 1, fig.1); Engelbostel, Германия; нижний мел, нижний готерив.

Паратипы. GPH 1985 I 2, GPH 1985 I 3, GPH 1985 I 4, нижние зубы; Engelbostel, Германия; нижний мел, нижний готерив.

Материал. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 31, симфизный зуб; ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 32 нижнебоковой зуб; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Большой Кермен, нижний мел, нижний готерив.

Описание. Верхний симфизный зуб имеет только главную вершину, слегка смещенную в мезиальном направлении относительно корня (Рис. 8А, В). На лабиальной поверхности нижней половины коронки имеется валикообразный выступ, расположенный в центральной её части в базально-апикальном направлениях (Рис. 8С). Коронка слегка наклонена дистально. Основание коронки выдаётся над корнем в лабиальном направлении. С мезиальной стороны на режущей кромке зуба имеется гребень, поднимающийся на треть высоты коронки от её основания (Рис. 8В). Корень массивный, невысокий, с внутренней стороны поднимается на треть высоты зуба (Рис. 8А), а с внешней стороны – на четверть (Рис. 8В). С лингвальной стороны корень имеет плоскую поверхность, расположенную под углом 30° к средней

линии коронки (кромки режущей поверхности) (Рис. 8С). На лабиальной стороне в центральной части корня имеется углубление (Рис. 8В). Высота зуба – 1.2 см.

Нижнебоковой зуб с мезиальной, дистальной и базальной сторон слегка обломан (Рис. 9). Главная вершина наклонена дистально под углом $\sim 40^\circ$ к средней линии основания коронки. Её мезиальный режущий край изгибается дугообразно и не имеет зазубренностей, дистальный край режущей поверхности почти прямой. Первый дистальный зубец имеет наклон $\sim 30^\circ$, при этом мезиальный и дистальный края его режущих поверхностей дугообразно изогнуты. Судя по сохранившейся мезиальной части режущей кромки второго дистального зубца, угол его наклона был $\sim 22^\circ$. Зубцы коронки выпуклы с лингвальной стороны, лабиальная их поверхность почти плоская. Основание коронки представляет волнистую линию, изгибающуюся в апикальном направлении в средних частях как главной вершины, так и первого дистального зубца (Рис. 9В). Корень, судя по сохранившейся части, был относительно толстым; имеется валикообразный выступ с лингвальной стороны, который протягивается параллельно основанию коронки. На валике имеются многочисленные питательные отверстия и каналы, расположенные вертикально (Рис. 9В). Учитывая морфологию сохранившихся элементов зуба, можно сказать, что длина его не превышала 1.5 см, а количество дистальных зубцов – не более трёх.

Состав. Род *Pachyhexanchus* включает один вид *P. pockrandti*.

Замечания. В своей работе Капетта (Cappetta 2006) к данному роду относит еще и вид "*Notidanus*" *nikitini* Zonov et Chabakov, 1935, однако у автора данной статьи в этом отношении возникают некоторые сомнения. У вида *Notidanus nikitini* не описана морфология корня, и его толщину невозможно наблюдать из-за отсутствия изображения с мезиальной и дистальной сторон, в то время как относительная толщина корня в отношении вида к тому или иному роду является определяющей. Если включать данный вид в род *Pachyhexanchus*, то необходимо внести дополнения в диагноз рода, так как вид *Notidanus nikitini* характеризуется наличием зазубренности в основании режущей кромки с мезиальной стороны главной вершины зуба, в то время как отсутствие зазубренности одна из характерных особенностей рода *Pachyhexanchus*. По всей видимости, "*Notidanus*" *nikitini* до момента появления дополнительного материала, который позволит выяснить морфологию их корня, следует относить к роду *Crassodontidanus*, который характеризуется присутствием зазубренности с мезиальной стороны режущей кромки главной вершины.

Распространение. Нижний готерив Крыма и Германии; готерив Франции.

Род *Notidanodon* Cappetta, 1975

Типовой вид. *Notidanus pectinatus* Agassiz, 1843.

Диагноз. Зубы с хорошо развитыми зубцами. Нижние зубы имеют от 5 до 8 (?10) дистальных зубцов. Хорошо развита мезиальная зазубренность, состоящая из отдельно расположенных относительно крупных зубцов.

Notidanodon dentatus (Woodward, 1886)

(Рис. 10, 11)

Notidanus dentatus: Woodward 1886: 214, pl. VI, fig. 18 (non fig. 17).

Notidanus dentatus: Woodward 1889: 159.

?*Notidanodon pectinatus* (Agassiz): Cione and Medina 1987: 82, pl. 1, figs a, b, c.

?*Notidanodon dentatus* (Woodward): Richter and Ward 1990: 75, fig. 6–d.

Notidanodon dentatus: Kriwet et al. 2006: 88, fig. 2–c.

Котип. Нижнебоковой (5-й или 6-й) зуб [Woodward 1886: 214, pl. VI, figs 18 (не fig. 17)], Новая Зеландия; верхний мел.

Материал. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 34, два фрагмента нижнебокового (5-й или 6-й) зуба ювенильной особи; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Кременная, верхний мел, нижний сеноман.

Описание. Зуб имеет разрушенный корень, длина которого полностью не сохранилась, однако сохранившихся элементов достаточно для реконструкции зуба с приблизительной реконструкцией корня (Рис. 10). На части зуба (Рис. 11В), изображенной с лингвальной стороны, хорошо видны главная вершина зуба и мезиальная зазубренность в виде двух сохранившихся зубцов. Углы наклона зубцов по отношению к усредненной линии основания коронки изменяются от 38° до 68°. Мезиальный режущий край мезиальных зубцов выгнут в мезиальном направлении, дистальные режущие края их почти прямые. Угол наклона главной вершины – 32°. Мезиальный режущий край главной вершины слегка выгнут в мезиальном направлении, дистальный режущий край выгнут в дистальном направлении. Часть зуба (Рис. 11А), изображена с лабиальной стороны, на которой видны сохранившиеся дистальные зубцы и отпечаток главной вершины зуба. Наклон дистальных вершин относительно усредненной линии основания коронки меняется от 28° до 37°, а размер зубцов уменьшается в дистальном направлении. Дистальная часть апикальной линии (dAL) в средней своей части представляет собой прямую, наклоненную под углом 30° ($\alpha=\beta=\gamma\approx 30^\circ$) к средней линии основания коронки (ML). Все

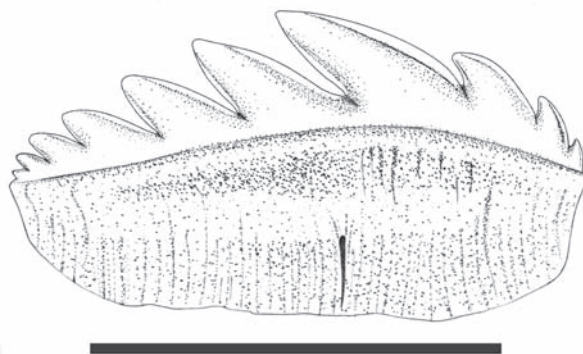


Рис. 10. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/34, *Notidanodon dentatus*, реконструкция нижнебокового зуба. Масштабная линейка = 1 см.

Fig. 10. PSMDHG 374/ 34, *Notidanodon dentatus*, reconstruction of lower lateral tooth. Scale bar = 1 cm.



Рис. 11. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/34, *Notidanodon dentatus*, два фрагмента нижнебокового зуба: А – дистальная часть зуба с лабиальной стороны; В – мезиальная часть зуба с лингвальной стороны. Масштабная линейка = 1 см.

Fig. 11. PSMDHG № 374/ 34, *Notidanodon dentatus*, two fragments of lower lateral tooth: А – distal part of the tooth in labial view; В – mesial part of the tooth in lingual view. Scale bar = 1 cm.

дистальные зубцы имеют выпуклые в мезиальном направлении мезиальные режущие края, а в дистальном направлении – дистальные режущие края. С лингвальной стороны зубцы зуба выпуклые, с лабиальной – почти плоские.

Длина зуба по реконструкции (Рис. 10) составляет приблизительно 1.4 см.

Сравнение. От близкого вида *N. pectinatus* (Agassiz, 1843) отличается характером мезиальной зазубренности. У *N. pectinatus* мезиальная зазубренность относительно больше, и первый зубец мезиальной зазубренности по размерам сопоставим с первым дистальным зубцом. У *N. dentatus* первый мезиальной зубец всегда меньше первого дистального зубца. Кроме этого, *N. dentatus* отличается от *N. pectinatus* большими, чем высота коронки, размерами корня, меньшим количеством дистальных зубцов и меньшим углом наклона главной вершины на нижнебоковых зубах (хотя по последним двум признакам *N. pectinatus* и *N. dentatus* могут пересекаться). От *N. lanceolatus* (Woodward, 1886) отличается относительно большими размерами мезиальной зазубренности и меньшим углом наклона главной вершины на нижнебоковых зубах (по этим признакам *N. lanceolatus* и *N. dentatus* могут совпадать). Кроме того, *N. dentatus* отличается от *N. lanceolatus* большими, чем высота коронки, размерами корня, в то

время как у *N. lanceolatus* высота корня не превышает высоты коронки.

Замечания. Вид *Notidanodon dentatus* был выделен Вудвордом (Woodward 1886), который достаточно подробно описал морфологию этих зубов, указав, что основной особенностью их являются хорошо развитые зубцы мезиальной зазубренности, и сравнил их с *Notidanodon pectinatus*, отметив, что последние имеют гораздо меньшие размеры и большее количество дистальных зубцов. Вард (Ward 1979) рассматривал *Notidanodon pectinatus* как старший синоним *N. dentatus*, считая, что различия в размерах этих двух форм легко объясняются возрастными изменениями. Позже Вард и Тис (Ward and Thies 1987) отмечали, что в связи с последними находками *N. dentatus* (Cione and Medina 1987) и новыми данными по морфологии следует считать названные выше меловые виды, а также *N. lanceolatus*, самостоятельными. Эти авторы также считали, что палеогеновые *N. "dentatus"* следует относить к виду *Notidanodon loozi* (Vincent, 1876). Сион и Медина (Cione and Medina 1987) объединили виды *N. dentatus* и *N. lanceolatus* с *N. pectinatus*, считая различия между этими формами либо возрастными, либо половыми. С этим, на наш взгляд, нельзя согласиться, так как морфологические различия между этими видами отчетливы. Позже Кривет и др. (Kriwet et

al. 2006: 88) пишут: «Here, we follow Cione (1996) in regarding *N. pectinatus* as a nomen dubium and *N. dentatus* as valid». С этим нельзя согласиться, так как современное состояние изученности рода *Notidanodon* показывает, что *Notidanodon pectinatus* обладает четкими признаками, отличающими его от всех остальных видов рода. Описанный в работе Агассица (Agassiz 1843) экземпляр этого вида имеет невысокий корень, что, вероятно, свидетельствует о его неполной сформированности. Скорее всего, зуб располагался во втором или третьем нерабочем ряду, являясь боковым зубом. Такой вывод можно сделать, сравнив расположение зубов и относительную высоту их корня у современного *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) (Kemp 1978; личная коллекция автора). Выделяя *Notidanus pectinatus*, Агассиц отмечал, что данный вид из коллекции Мантеля «...отличается от *Notidanus microdon* своей необычной мезиальной зазубренностью, которая характеризуется сильно развитыми зубцами, и нет никакого смысла идентифицировать этот зуб как *Notidanus microdon* только на том основании, что оба вида были обнаружены в одних и тех же отложениях» (Agassiz 1843: 221–222; перевод наш). Вудворд (Woodward 1886), несмотря на одинаковые размеры, также отличал *N. pectinatus* от *N. microdon*, указывая на очень развитые зубцы мезиальной зазубренности *N. pectinatus*. Позже (Woodward 1889) он пересмотрел свои взгляды и стал рассматривать *N. pectinatus* как младший синоним *N. microdon* (хотя и под вопросом). Однако в последующих работах (Woodward 1894, 1912) он снова рассматривал *N. pectinatus* как самостоятельный вид, по всей видимости, на основании морфологии его мезиальной

зазубренности. Из всего вышеизложенного видно, что вопрос о меловых видах рода *Notidanodon* является дискуссионным и еще окончательно не решенным.

Распространение. Сеноман Крыма, верхний мел Новой Зеландии, верхний мел (сантон-кампан) Антарктиды.

***Notidanodon cf. lanceolatus* (Woodward, 1886)**
(Рис. 12)

Notidanus lanceolatus: Woodward 1886: 214, pl. 6, fig. 16.

Notidanus lanceolatus: Woodward 1889: 160.

Notidanodon lanceolatus (Woodward): Ward and Thies 1987: 96, pl. 1, figs 3–7; pl. 2, figs 1–5.

Notidanodon lanceolatus (Woodward): Long et al. 1993: 656, 657, figs 3, 4.

Голотип. P.1227 (British Museum (NH)), верхний зуб (Woodward 1886: 214, pl. 6, fig. 16); Кембриджшир, Англия; нижний мел, средний-верхний альб.

Материал. МКОУГТИ 441, верхнебоковой зуб; Крым, Симферопольский район, окрестности пос. Марьино, нижний мел, средний апт.

Описание. Имеется верхнебоковой зуб левой челюсти, от корня сохранилась только верхняя часть с лингвальной стороны (Рис. 12В). Мезиальная зазубренность представлена тремя зубцами, угол наклона которых меняется от 52° до 85°. Мезиальные и дистальные кромки зубцов слегка выпуклые. Первый мезиальный зубец имеет с мезиальной стороны режущей кромки гребень, выдающийся в мезиальном направлении. Главная



Рис. 12. МКОУГТИ 441, *Notidanodon cf. lanceolatus*, верхнебоковой зуб: А – вид с лабиальной стороны; В – вид с лингвальной стороны. Масштабная линейка = 0.5 см.

Fig. 12. MCUSGI 441, *Notidanodon cf. lanceolatus*, upper lateral tooth: А – labial view; В – lingual view. Scale bar = 0.5 cm.

вершина зуба превышает дистальные зубцы на одну треть своей высоты. Ее мезиальный край слегка прогибается в дистальном направлении, дистальный режущий край выпуклый также в дистальном направлении. Угол наклона главной вершины к средней линии основания коронки составляет 47° . Дистальные вершины представлены пятью зубцами. Первый мезиальный зубец превышает половину высоты первого дистального зубца и по ширине намного уступает последнему. Дистальная часть апикальной линии (dAL) представляет собой прямую, наклоненную под углом 26° ($\alpha=\beta=26^\circ$) к средней линии основания коронки (ML). Мезиальные режущие кромки первых четырех дистальных зубцов слегка прогибаются в дистальном направлении, дистальные режущие кромки – почти прямые. Угол наклона зубцов меняется от 45° до 53° . Последний дистальный зубец имеет наклон 47° с почти прямыми мезиальной и дистальной режущими кромками. Лабиальная поверхность зубцов менее выпуклая, чем лингвальная. На лингвальной поверхности зуба в основании коронки имеется четко выраженная ребристость по всему краю зуба (Рис. 12В). На сохранившейся части корня имеется ряд упорядоченных питательных отверстий, расположенных параллельно основанию коронки (Рис. 12В).

Сравнение. От близкого вида *Notidanodon dentatus* отличается относительно меньшим размером мезиальной зазубренности (по этому признаку *N. lanceolatus* и *N. dentatus* могут быть сходны). Также *N. lanceolatus* отличается от *N. dentatus* меньшей высотой корня относительно высоты коронки. У *N. lanceolatus* высота корня не превышает высоты коронки. *Notidanodon lanceolatus* отличается от *N. dentatus* большим углом наклона главной вершины на боковых зубах (по этому признаку *N. lanceolatus* и *N. dentatus* могут быть сходны). От *N. pectinatus* отличается меньшим количеством дистальных зубцов (по этому признаку *N. lanceolatus* и *N. pectinatus* могут совпадать) и относительно меньшими размерами мезиальной зазубренности, у которой первый мезиальный зубец значительно меньше первого дистального зубца. У *N. pectinatus* первый мезиальный зубец по размерам сопоставим с первым дистальным зубцом.

Распространение. Нижний мел, средний апт Крыма, готерив – альб Германии и Англии, поздний апт Северной Америки.

Notidanodon aff. lanceolatus (Woodward, 1886)
(Рис. 13, 14)

Материал. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 33, нижнебоковой (2-й или 3-й) зуб; ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/ 35, отпечаток нижнего (5-й или 6-й) заднебокового зуба; юго-западный Крым, бассейн р. Бодрак, гора Белая, верхний мел, нижний – средний сеноман.

Описание. Имеются две находки. Одна представлена почти полным зубом, вторая – отпечатком. Нижнебоковой зуб (Рис. 13А, 14) практически полностью сохранился, кроме первого, пятого и шестого дистальных зубцов. Мезиальная зазубренность состоит из четырех зубцов с углами наклона от 56° до 90° . Мезиальный режущий край зубцов слегка выпуклый, дистальный край – практически прямой. Главная вершина имеет наклон 51° . Ее мезиальный режущий край слегка выпуклый в мезиальном направлении, дистальный край – прямой. Первый дистальный зубец обломан, но, судя по остальным дистальным зубцам, можно сказать, что превышения главной вершины над ним практически не было, либо оно было незначительным. Особенностью данного экземпляра являются одинаковые размеры второго, третьего и четвертого дистальных зубцов. Вероятнее всего, судя по ширине сохранившейся части первого дистального зубца, он был почти такого же размера, как и последующие. Первый мезиальный зубец (если его сравнивать со вторым дистальным зубцом) превышает половину высоты первого дистального зубца и по ширине незначительно уступает последнему. Четвертый дистальный зубец отличается от первых незначительным изменением угла наклона. Углы наклона первых четырех дистальных вершин меняются от 44° до $\sim 51^\circ$. Судя по сохранившимся элементам пятого и шестого зубца, углы их наклона были $\sim 40^\circ$ и $\sim 38^\circ$. Основание коронки зуба представляет собой симметричную, выпуклую в апикальном направлении линию. Корень зуба также симметричен и имеет одинаковые депрессии с дистальной и мезиальной сторон. Базальная часть корня прямая; высота его относительно средней линии основания коронки одинаковая как с мезиальной, так и с дистальной стороны. Самым важным признаком является то, что дистальная часть апикальной линии (dAL) на промежутке второго и третьего дистальных зубцов практически

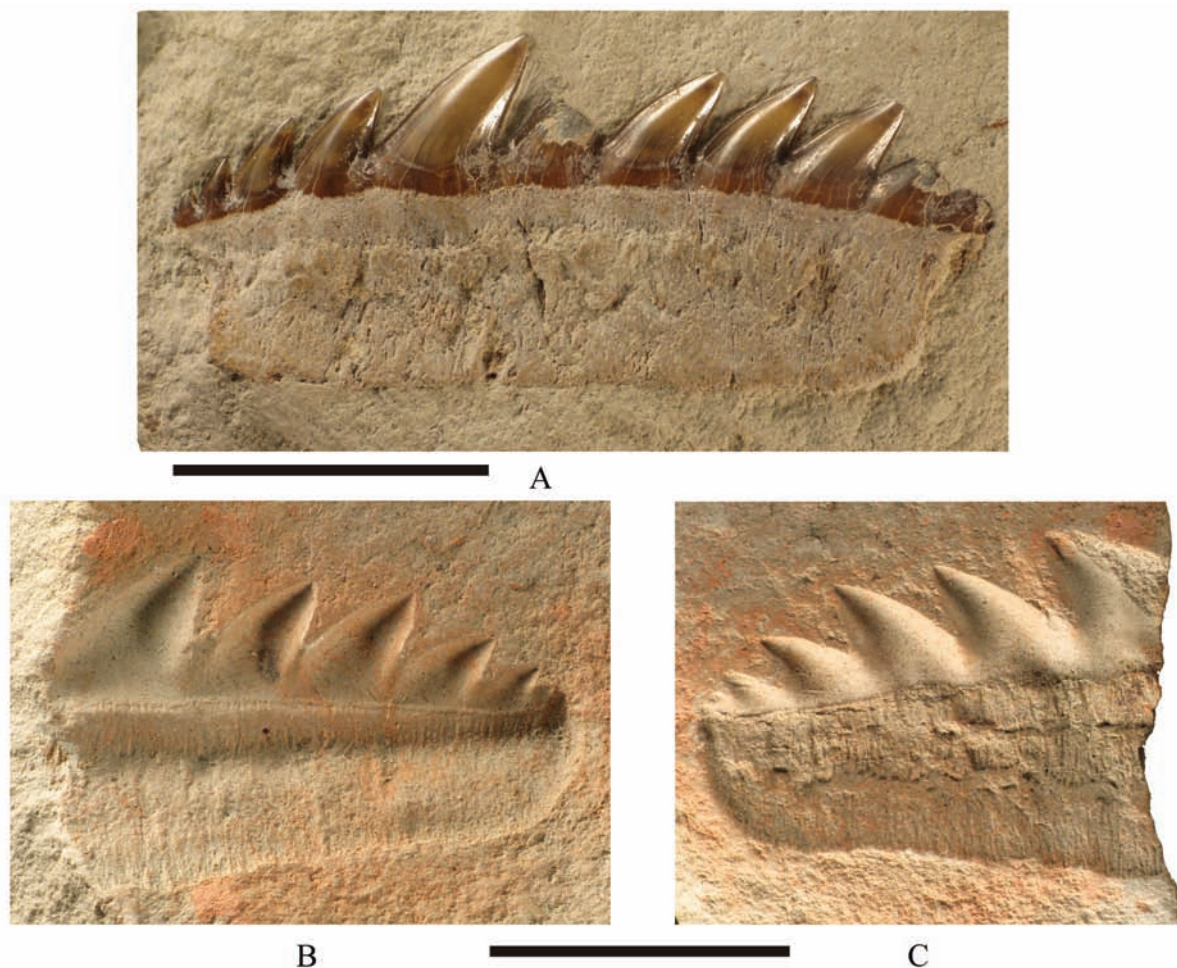


Рис. 13. А – ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/33, *Notidanodon* aff. *lanceolatus* нижнебоковой зуб (2-й или 3-й): А – вид с лабиальной стороны; В – С – ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/35, *Notidanodon* aff. *lanceolatus* отпечаток нижнего заднебокового зуба (5-й или 6-й): В – вид с лингвальной стороны; С – вид с лабиальной стороны. Масштабная линейка = 1 см.

Fig. 13. А – PSMDHG 374/33, *Notidanodon* aff. *lanceolatus*, lower lateral tooth (2nd or 3rd): А – labial view; В – С – PSMDHG 374/35, *Notidanodon* aff. *lanceolatus*, imprint of lower lateral tooth (5th or 6th): В – lingual view; С – labial view. Scale bar = 1 cm.

горизонтальна и составляет угол $\alpha(?) = \beta \approx 1.5^\circ - 2^\circ$, т.е. практически параллельна средней линии основания коронки (ML). Можно предположить, что на этой линии находилась вершина первого дистального зубца.

Имеется отпечаток заднебокового зуба (Рис. 13В, С). Мезиальная часть отпечатка не сохранилась. Угол наклона главной вершины приблизительно был равен 52° . Мезиальный режущий край главной вершины слегка выпуклый, дистальный – прямой. Превышение главной вершины над первым дистальным зубцом незначительное. Имеются пять дистальных вершин, угол на-

клона которых меняется от 37° до 48° . Первый дистальный зубец не отличается по величине от второго дистального зубца, уменьшение начинается с третьего зубца по пятый. Высота корня от дистального края к мезиальному резко увеличивается, что свидетельствует о заднем положении зуба. Дистальная часть апикальной линии (dAL) на участке между первым и вторым дистальными зубцами образует со средней линией основания коронки (ML) угол не более чем 5° .

Сравнение. От *Notidanodon lanceolatus* данная форма отличается одинаковыми первыми дистальными вершинами. У *N. lanceolatus* дисталь-

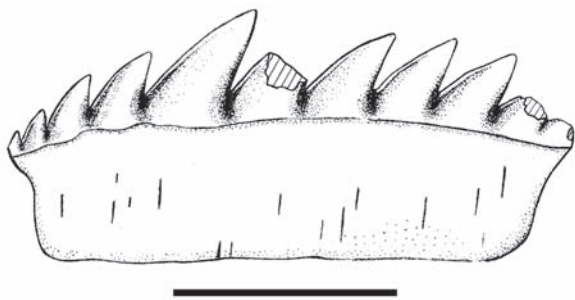


Рис. 14. ПСМКДИГ (СПбГУ) 374/33, *Notidanodon* aff. *lanceolatus*, нижнебоковой зуб (2-й или 3-й) с лабиальной стороны. Масштабная линейка = 1 см.

Fig. 14. PSMDHG 374/33, *Notidanodon* aff. *lanceolatus*, lower lateral tooth (2nd or 3rd), labial view. Scale bar = 1 cm.

ные вершины заметно уменьшаются в размере в дистальном направлении. Этот же признак отличает *N. aff. lanceolatus* от *N. dentatus*, у которого дистальные вершины также резко уменьшаются в размере в дистальном направлении. От *N. pectinatus* отличается тем, что первый мезиальный зубец заметно меньше второго дистального зубца, а значит, и первого дистального зубца, который не сохранился. У *N. pectinatus* первый мезиальный и первый дистальный зубцы одинаковы по размеру. Кроме того у *N. pectinatus* дистальные зубцы заметно уменьшаются в размере в дистальном направлении, что не наблюдается у *N. aff. lanceolatus*. Мезиальная зазубренность *N. aff. lanceolatus* по степени развития сближает описываемую форму с *N. dentatus* (Woodward 1886). У *N. aff. lanceolatus* дистальная часть апикальной линии (dAL) хотя бы на одном отрезке (достоверно – на промежутке между вторым и третьим зубцами) приобретает почти горизонтальный вид, в то время как у остальных видов рода эта линия всегда наклонена под острым углом к средней линии основания коронки (ML).

Замечания. В статье Гранда и Чаттаржи (Grande and Chattarjee 1987) описаны зубы *Notidanodon* sp. из верхнемеловых отложений одного из островов района Антарктиды (Антарктический полуостров). Форма *N. aff. lanceolatus* по своим морфологическим признакам наиболее близка к этим зубам. Нижнебоковые зубы *Notidanodon* sp. и описываемой формы имеют одинаковые первые дистальные вершины. В статье Эпплгейта (Applegate 1965a) верхнемеловые зубы, описанные как *Notorhynchus pectinatus*, имеют близкие

по размерам первые дистальные зубцы. Однако у *Notidanodon* sp. и *Notorhynchus pectinatus* дистальная часть апикальной линии (dAL) ни на одном из своих участков не приобретает почти горизонтальный вид, но наклонена под острым углом (α равен не менее 11°). Есть все основания для выделения этих форм в особый вид, отличающий его как от *N. aff. lanceolatus*, так и от остальных видов рода *Notidanodon*.

Следует обратить внимание на то, что у зубов акул рода *Heptranchias* Rafinesque, 1810 дистальная часть апикальной линии (dAL) на большинстве нижнебоковых зубов имеет значительный по размерам участок, почти параллельный средней линии основания коронки (ML). Только на некоторых зубах эта линия может образовывать острый угол с линией основания коронки, который образован в мезиальном направлении (т.е. дистальные зубцы могут увеличиваться в дистальном направлении) в отличие от видов акул рода *Notidanodon*, у которых углы α и β образованы с дистальной стороны. По описанным признакам зубы акул *N. aff. lanceolatus* очень похожи на зубы рода *Heptranchias*. По всей видимости, *N. aff. lanceolatus* является предковой формой для акул семейства Heptranchidae, поэтому, на основании сильно развитых зубцов мезиальной зазубренности было бы правильнее рассматривать род *Notidanodon* в составе семейства Heptranchidae. У *Heptranchias* отношение величины первого мезиального зубца к первому дистальному сопоставимо с таковым у *Notidanodon*. Взгляды на отнесение рода *Notidanodon* к семейству Heptranchidae не являются новыми: Мэйси и Вольфрам (Maisey and Wolfram 1984) рассматривали морфологию зубов рода *Notidanodon* как разновидность *Heptranchias*. Автор данной статьи не придерживается такой позиции, считая оба рода самостоятельными, однако в свете новых данных суть идеи Мэйси и Вольфрама о близости этих родов кажется вполне логичной и правильной.

Попробуем рассмотреть изменение ряда морфологических признаков, который ведет от наиболее вероятной предковой формы рода *Notidanodon* к *Heptranchias*. Скорее всего, такими формами являются виды *N. dentatus* или *N. lanceolatus*. Попробуем проследить изменение формы апикальной линии AL во времени. Наиболее характерной ее частью является дистальная часть (dAL). Рассмотрим изменение углов α , β и γ .

Для объективности выбираем зубы, занимающие приблизительно одинаковое положение в челюсти, и такие, у которых рассматриваемые углы были бы наименьшими (Рис. 15). Таким образом, можно проследить не пределы изменения этих углов у каждого вида, а наметить тренд изменений. Напомним, что «*Notorhynchus pectinatus*» Applegate, 1965a в данной статье рассматривается как самостоятельный вид рода *Notidanodon*.

Из изображения (Рис. 15) видно, что в эволюционном развитии все углы α , β и γ уменьшались. Графически это выражается в том, что дистальная часть апикальной линии (dAL) выполаживается [Рис. 15(1–4)]. У *N. aff. lanceolatus* угол β , который, возможно, равен α (т.к. первый дистальный зубец не сохранился), сопоставим с таковым у *Heptranchias howellii*. По своим морфологическим признакам апикальная линия *N. aff. lanceolatus* ближе к линии *Heptranchias*, чем к *Notidanodon*. Также следует отметить, что скорость эволюционных преобразований была достаточно высокой. Изменения угла β от 38° до 1.5° – 2° у видов рода *Notidanodon* произошли за время от готерива (*N. lanceolatus*) до сеномана (*N. aff. lanceolatus*) (Рис. 15), в то время как близкие значения у *Heptranchias howellii* (угол $\alpha \approx 1.5^\circ$) наблюдаются в палеогене. По всей видимости, за время от сеномана до начала палеогена происходили изменения не только размеров животных, но и формы основания коронки зубов и размеров мезиальной зазубренности. Вероятно, в позднем мелу – раннем палеогене следует ожидать нахождение форм с относительно уменьшенными размерами мезиальной зазубренности (редуцированными) и с приблизительно такой же дистальной частью апикальной линии (dAL), как у *N. aff. lanceolatus*. Также следует обратить внимание на то, что у видов *Heptranchias howellii* (Reed, 1946) и *Heptranchias perlo* (Bonnaterre, 1788) угол α или $\alpha = \beta$ переходит через значение 0° и доходит не менее чем до -5° , т. е. продолжает изменение в том же направлении.

Распространение. Верхний мел, нижний – средний сеноман Крыма.

ОБСУЖДЕНИЕ

Зуб *Crassodontidanus aff. wiedenrothi* не может быть отнесен к роду *Welcommia* Cappetta, 1990. У зубов *Welcommia* отсутствует зазубренность

в основании режущей кромки с мезиальной стороны, и корень имеет базу с валикообразным выступом с лингвальной стороны, делающую его относительно толстым. Данные признаки рода *Welcommia* отсутствуют у экземпляра из Крыма. Зуб *Crassodontidanus aff. wiedenrothi* имеет относительно тонкий корень, что можно наблюдать на сохранившихся элементах экземпляра. Этот признак, наряду с зазубренностью, представленной двумя зубцами, делает его наиболее близким к виду *Crassodontidanus wiedenrothi*, описанному по одному зубу.

Следует сказать несколько слов по поводу отнесения симфизного зуба (Рис. 8) к виду *Pachyhexanchus pockrandti*. Как боковой зуб (Рис. 9), так и симфизный были обнаружены вместе в одном слое. Тот факт, что за все время полевых работ, начиная с 1998 года, в этих отложениях не были обнаружены зубы других гексанхид, дает основание предположить, что оба зуба могут относиться к одному виду *P. pockrandti*.

В отношении объемов видов рода *Notidanodon* у специалистов нет единого мнения. Некоторые из них все меловые виды сводят в синонимы одного вида *Notidanodon pectinatus*, считая все различия между ними половыми, либо возрастными. Однако известных на сегодняшний день данных о половом и возрастном диморфизме по современным акулам отряда Неханчиформес недостаточно для однозначного решения этой проблемы. Единственное, что можно сказать точно, – речь идет не об очень резком изменении морфологических признаков, а лишь о степени их выраженности. Это, в свою очередь, скорее, подтверждает валидность меловых видов рода *Notidanodon*.

В данной статье предлагается рассматривать род *Notidanodon* (а не *Notorynchus*) в качестве предкового таксона для рода *Heptranchias*. В пользу этого можно высказать два аргумента. Первым является то, что признак мезиальной зазубренности у рода *Notidanodon* является наиболее диагностичным. Следовательно, если рассматривать отношение первого мезиального зубца к первому дистальному у рода *Heptranchias*, мы увидим, что оно совпадает с таковым у рода *Notidanodon* и никак не коррелирует с этим признаком у рода *Notorynchus* Ayres, 1855. Вторым важным аргументом является нахождение в верхнем мелу Крыма зубов с одинаковыми дистальными зубцами, относящимися к роду *Notidanodon*, и с прибли-

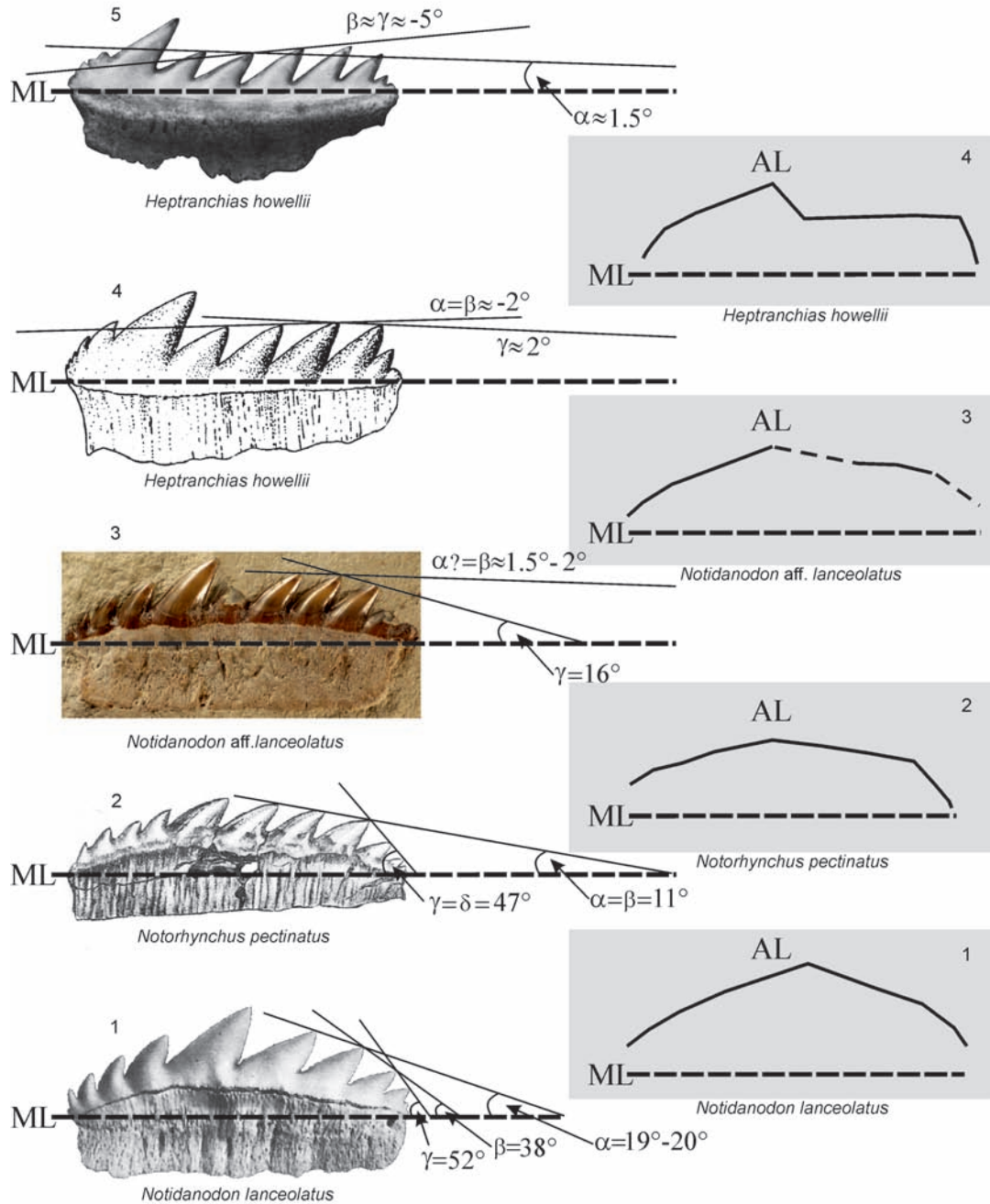


Рис. 15. Иллюстрация, показывающая почти непрерывный эволюционный ряд, ведущий от линии «*dentatus-lanceolatus*» рода *Notidanodon* к роду *Heptanchias*. Углы α , β и γ в этом ряду постепенно уменьшаются. Рисунки апикальных линий AL (1–4) – изменение угла – хорошо показывают изменение положения дистальной части апикальной линии dAL. На каждом участке линии зубы, расположенные ниже, могут рассматриваться как предковые формы. В рисунке использованы изображения из работ: 1 – Ward and Thies 1987; 2 – Applegate 1965a; 4 – Welton 1974; 5 – Cappetta 1981.

Fig. 15. Illustration showing an almost continuous evolutionary row leading from “*dentatus-lanceolatus*” line of the *Notidanodon* genus to the *Heptanchias* genus. Angles α , β , and γ gradually reduce in this row. Figures of apical lines AL (1–4) – angle change – well show the change in position of the distal part of the apical line dAL. At each line part, the teeth situated below may be regarded as ancestral forms. In the picture images from listed below articles were used: 1 – Ward and Thies 1987; 2 – Applegate 1965a; 4 – Welton 1974; 5 – Cappetta 1981.

зительно таким же очертанием дистальной части апикальной линии, как у *Heptranchias*. Данные факты свидетельствуют в пользу подтверждения филогенетической связи родов *Notidanodon* и *Heptranchias*.

Весь описанный в работе материал, за исключением *Notidanodon* cf. *lanceolatus*, является новым для территории постсоветского пространства. Этот факт свидетельствует о важности проведения целенаправленных поисков остатков хрящевых рыб в меловых отложениях Крыма. Потенциальным регионом для поиска остатков хрящевых рыб мелового возраста на территории России может являться Кавказ. Основное внимание нужно уделить поиску в нижнемеловых (доальбских) отложениях, так как именно из них известно меньше всего находок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен своим руководителям Т.Н. Богдановой (ФГУП «ВСЕГЕИ», Санкт-Петербург) и А.О. Аверьянову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за прочтение рукописи статьи, конструктивные критические замечания и правки. Хочется поблагодарить Д. Варда (D. Ward, Earth Sciences, Natural History Museum, London, UK) за замечания по систематической части статьи. Благодарю Т.П. Малышкину (Институт геологии и геохимии УрО РАН, Екатеринбург) и анонимного рецензента за замечания технического характера, которые также были учтены.

ЛИТЕРАТУРА

- Adnet S. 2006.** Biometric analysis of the teeth of fossil and Recent hexanchid sharks and its taxonomic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, **51**(3): 477–488.
- Alexeev A.S. 1989.** Cretaceous System. In: O.A. Mozarovich, V.S. Mileev (Eds). Geological structure of the Kacha uplift in the Crimean Mountains. Moscow University Press, Moscow: 123–158. [In Russian].
- Applegate S.P. 1965a.** A confirmation of the validity of *Notorhynchus pectinatus*; the second record of this upper cretaceous cowshark. *Bulletin Southern California Academy Sciences*, **64**(3): 122–126.
- Applegate S.P. 1965b.** Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias Taurus* Rafinesque. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum*, **86**: 1–18.
- Applegate S.P. 1978.** Phyletic Studies; Part I; Tiger Sharks. *Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Instituto de Geologia*, **2**(1): 55–64.
- Agassiz L. 1833–44.** Recherches sur les poisons fossiles. Neuchatel, Vol. 3, 390 p.
- Baraboshkin E.J. 1997.** New data on stratigraphy of the Hauterivian in the Kacha – Bodrak interfluvium. In: E.E. Milanovsky (Ed.). The works of Crimean geological scientific research centre after prof. A.A. Bogdanov, 1. Essays on the geology of the Crimea. MSU Press, Moscow: 27–53. [In Russian].
- Bass A.J., D'Aubrey J.D. and Kistnasamy N. 1975.** Sharks of the East coast of southern Africa. V. The families Hexanchidae, Chlamydoselachidae, Heterodontidae, Pristiophoridae and Squatinidae. *Investigational Report Oceanographic Research Institute*, **43**: 1–50.
- Cappetta H. 1975.** Selaciens et Holocephale du Gargasien de la region de Gargas (Vaucluse). *Geologie Mediterranee*, **2**(3): 115–134.
- Cappetta H. 1986.** Types dentaires adaptatifs chez les selaciens actuels et post-paleozoiques. *Palaeovertebrata*, **16**(2): 57–76.
- Cappetta H. 1987.** Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: H.P. Schultze (Ed.) Handbook of Paleichthyology. Vol. 3B. Chondrichthyes II. Stuttgart, 193 p.
- Cappetta H. 1990.** Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Cretace inferieur du Sud de la France. *Palaeovertebrata*, **20**(1): 33–54.
- Cappetta H. 2006.** Elasmobranchii Post-Triadici (Index specierum et generum). Fossilum Catalogus I: Animalia. 142. Leiden, 472 p.
- Cappetta H. 2012.** Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. In Handbook of Paleichthyology, Chondrichthyes. H.-P. Schultze Edit., Vol. 3E, Munchen, 512 p.
- Cione A.L. and Medina F.A. 1987.** A record of *Notidanodon pectinatus* (Chondrichthyes, Hexanchiformes) in the Upper Cretaceous of the Antarctic Peninsula. *Mesozoic Research*, **1**(2): 79–88.
- Davis J.W. 1890.** On the Fossil Fish of the Cretaceous Formation of Scandinavia. *Scientific Transactions of the Royal Dublin Society*, Series. 2, **4**(6): 363–434.
- Drushitz V.V., Mikhailova I.A. and Nerodenko V.M. 1981.** Zonal subdivision of the Aptian deposits in South-west Crimea. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Geological department*, **56**(1): 95–103. [In Russian].
- Glikman L.S. 1964a.** Elasmobranchii subclass. Squaloid. In: D.V. Obruchev (Ed.). Fundamentals of paleontology. Agnatha and fishes. Nauka, Moscow: 196–237. [In Russian].
- Glikman L.S. 1964b.** Sharks of the Paleogene and their stratigraphic significance. Nauka, Leningrad, 229 p. [In Russian].
- Glikman L.S. 1980.** Evolution of the Cretaceous and Cenozoic lamnoid sharks. Nauka, Moscow, 246 p. [In Russian].
- Grande L. and Chattarjee S. 1987.** New Cretaceous fish fossils from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontology*, **30**(4): 829–837.

- Herman J., Hovestadt-Euler M. and Hovestadt D.C. 1987.** Part A: № 1. Order: Hexanchiformes. Family: Hexanchidae. Commissural teeth. In: M. Stehmann (Ed.). Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodurites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Bruxelles (*Bulletin de L'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique*, 57): 43–56.
- International Code of Zoological Nomenclature, 4th edition. 2000.** The International Trust for Zoological Nomenclature, Saint Petersburg, 221 p.
- Kemp N.R. 1978.** Detailed comparisons of the dentitions of extant Hexanchid sharks and Tertiary Hexanchid teeth from South Australia and Victoria, Australia (Selachii: Hexanchidae). *Memoirs of the National Museum of Victoria*, 39: 61–83.
- Kriwet J. and Klug S. 2004.** Late Jurassic selachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from southern Germany: Re-evaluation on taxonomy and diversity. *Zitteliana*, 44: 67–95.
- Kriwet J. and Klug S. 2011.** A new Jurassic cow shark (Chondrichthyes, Hexanchiformes) with comments on Jurassic hexanchiform systematics. *Swiss Journal of Geoscience*, 104(1): 107–14.
- Kriwet J., Lirio J.M., Nuñez H.J., Puecat E. and Lecuyer C. 2006.** Late Cretaceous Antarctic fish diversity. *Geological Society, London, Special Publications*, 258: 83–100.
- Leriche M. 1905.** Les poissons tertiaires de la Belgique. II. Les poissons eocenes. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 3(3): 49–228.
- Long D.J., Murphy M.A. and Rodda P.U. 1993.** A new world occurrence of *Notidanodon lanceolatus* (Chondrichthyes, Hexanchidae) and comments on hexanchid sharks evolution. *Journal of Paleontology*, 67(4): 655–659.
- Maisey J.G. 1986.** The Upper Jurassic hexanchoid elasmobranch *Notidanoides* n. g. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 172(1): 83–106.
- Maisey J.G. and Wolfram K.E. 1984.** “*Notidanus*”. In: N. Eldregge and S. Stanley (Eds.). *Living Fossils*. New York, Berlin, Tokyo: 170–180.
- Naidin D.P. and Alexeev A.S. 1980.** Section of the Cenomanian stage of the Kacha – Bodrak interfluvium (the Crimea). *News of higher educational institutions. Geology and exploring*, 4: 11–25. [In Russian].
- Naumov N.P. and Kartashov N.N. 1979.** Vertebrate zoology. Part 2. Higher school, Moscow, 272 p. [In Russian].
- Novikov I.V., Zlatinski V.D. and Engelman F. 1987.** On findings of Cretaceous and Paleocene vertebrates in the eastern part of Bakhchisarai area (the Crimea). *News of higher educational institutions. Geology and exploring*, 1: 109–110. [In Russian].
- Rafinesque C.S. 1810.** Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove specie di animali e piante della Sicilia. Palermo, 105 p.
- Richter M. and Ward D.J. 1990.** Fish remains from the Santa Marta Formation (Late Cretaceous) of James Ross Island, Antarctica. *Antarctic Science*, 2(1): 67–76.
- Schweizer R. 1964.** Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken. *Palaeontographica* Abt. A, 123(1–3): 58–110.
- Shimada K. 2002.** Dental homologies in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Journal of Morphology*, 251: 38–72.
- Siverson M. 1995.** Revision of the Danian cow sharks, sand tiger sharks, and goblin sharks (Hexanchidae, Odontaspidae, and Mitsukurinidae) from Southern Sweden. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(1): 1–12.
- Thies D.T. 1983.** Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England (Jurassic Neoselachians from Germany and S-England). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 58: 1–116.
- Thies D.T. 1987.** Paleocology of Lower Cretaceous cow sharks (Neoselachii, Hexanchiformes). *Palaeontologische Zeitschrift*, 61: 133–140.
- Trikolidi F.A. 2008.** The remains of chondrichtian fish Hexanchidae from the Lower Cretaceous in the Crimea. Materials of 4th All-Russian Meeting: The Cretaceous system in Russia and the near abroad: problems of stratigraphy and paleogeography (19–23 September 2008, Novosibirsk). Siberian branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk: 174–176. [In Russian].
- Underwood C.J. and Ward D.J. 2004.** Neoselachian sharks and rays from the British Bathonian (Middle Jurassic). *Palaeontology*, 47(3): 447–501.
- Ward D.J. 1979.** Additions to the fish fauna of the English Paleogene. 3. A review of the Hexanchid sharks with a description of four new species. *Tertiary Research*, 2(3): 111–129.
- Ward D.J. and Thies D. 1987.** Hexanchid sharks teeth (Neoselachii, Vertebrata) from the Lower Cretaceous of Germany and England. *Mesozoic Research*, 1(2): 89–106.
- Welton B.J. 1974.** *Heptranchias howellii* (Reed, 1946), (Selachii: Hexanchidae) in the Eocene of the United States and British Columbia. *Paleobioscience*, 117: 1–15.
- Welton B.J. and Farish R.F. 1993.** The Collector's Guide to Fossil Sharks and Rays from the Cretaceous of Texas. 204 p.
- Woodward A.S. 1886.** On the palaeontology of the genus *Notidanus* Cuvier. *Geological Magazine*, 3(3): 205–217; 253–259.
- Woodward A.S. 1889.** Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History) Part 1. London, 474 p.
- Woodward A.S. 1894.** Notes on the Sharks teeth from British Cretaceous Formation. *Proceedings Geologists Association*, 13(6): 190–200.
- Woodward A.S. 1911.** Fossil fishes of the English Chalk, Part 6. *The Palaeontographical Society*, London: 185–224.

- Woodward A.S. 1912.** Fossil fishes of the English Chalk, Part 7. *The Palaeontographical Society*, London, 225–264.
- Yanin B.T. 2004.** Early Cretaceous trigoniids of the Crimea. *Paleontological Journal*, **38**(6): 563–652.
- Yudin V.V. 2009.** Geological map and sections of the Crimean Mountains, piedmont of Crimea. Scale 1: 200000. Scientific and production center “Soyuzkarta”, Simferopol. [In Russian].
- Zonov N.T. and Chabakov A.V. 1935.** Sharks from the Jurassic of the Moscow basin. *Proceedings of the Central Geological and Prospecting Institute*, **34**: 1–16. [In Russian].

Представлена 25 мая 2013; принята 13 февраля 2014.