

УДК 567.332:551.781.43(470.54+571.11)

STRIATOLAMIA TCHELKARNURENSIS GLICKMAN (ELASMOBRANCHII: LAMNIFORMES), САМЫЙ МОЛОДОЙ ВАЛИДНЫЙ ВИД РОДА STRIATOLAMIA

© 2021 г. Т. П. Малышкина*

Институт геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН, Екатеринбург, Россия

*e-mail: prionace@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.11.2019 г.

После доработки 18.02.2020 г.

Принята к публикации 14.05.2020 г.

Изучение в коллекции Государственного Дарвиновского музея голотипа считавшегося невалидным вида *Striatolamia tchelnurensis* Glickman, 1964 (Lamniformes: Carchariidae), описанного из чеганской свиты Южного Тургая и содержащего более 30 изолированных зубов от одной особи, делает необходимым признать вид валидным. Морфологические характеристики зубов *S. tchelnurensis* как терминального таксона рода, вымершего в позднем эоцене, соответствуют эволюционным тенденциям рода — увеличению размеров зубов и усилению их режущей функции за счет изменения формы коронки и корня. В статье приводится переописание вида в соответствии с требованиями “Международного кодекса зоологической номенклатуры”.

Ключевые слова: *Striatolamia tchelnurensis*, зубы акул, Carchariidae, чеганская свита, эоцен, Тургайский прогиб, эволюция зубной системы, систематика

DOI: 10.31857/S0031031X21020082

ВВЕДЕНИЕ

Зубы акул рода *Striatolamia* часто встречаются в отложениях мелководных и прибрежных фаций палеоцена и эоцена по всему миру; они отмечены в Северной Африке, Северной Америке, Западной Европе, Украине, Причерноморье, Поволжье, Зауралье, Казахстане, Средней Азии, Китае, Антарктиде (Case et al., 1996; Малышкина, 2004; Kriwet, 2005; Удовиченко, 2009; Cappetta, 2012; Малышкина и др., 2013; Malyshkina, Ward, 2016; Trif et al., 2019 и др.). Наиболее многочисленны остатки стриатоламий в комплексах нижнего и низов среднего эоцена; в верхах среднего эоцена встречаемость *Striatolamia* падает; в низах верхнего эоцена род отмечается крайне редко, после чего он окончательно исчезает из палеонтологической летописи. Значительная эволюционная изменчивость и широкое географическое распространение рода делают его удобным объектом для решения задач биостратиграфии, но систематика его разработана недостаточно и требует ревизии.

Род *Striatolamia* был основан Л.С. Гликманом (1964, с. 102) на типовом виде *Otodus macrota* Agassiz, 1843. В составе рода описано до девяти номинальных таксонов: палеоцен — *S. cederstroemi* Siverson, 1995, *S. whitei* (Arambourg, 1952), *S. striata* (Winkler, 1874); эоцен — *S. rossica* (Jaekel, 1895), *S. elegans* (Agassiz, 1843), *S. macrota* (Agassiz,

1843), *S. sibirica* Zhelezko in Zhelezko et Kozlov, 1999, *S. tchelnurensis* Glickman, 1964. По устойчивейшей научной практике в настоящее время все эоценовые находки относят к виду *S. macrota* (Cappetta, 2012).

Наряду с выделением диагоназа рода, Гликман (1964, с. 124) описал новый вид, *S. tchelnurensis*, из “позднего эоцена” Тургайского прогиба, по найденным геологами Л.В. Мироновой и В.А. Броневым на плато Челкар-Нура (Шалкар-Нура) в отложениях чеганской свиты остаткам акулы. Голотип, хранящийся в Государственном Дарвиновском музее (ГДМ), содержит разрозненные позвонки, фрагменты кальцинированного хряща и более 30 отдельных зубов от одной особи. Формального описания вида Гликманом сделано не было, сопроводительные иллюстрации были выполнены на недостаточном уровне, вследствие чего вид в мировой научной практике был практически забыт, и лишь дважды упомянут в синонимике *S. macrota* (Железко, Козлов, 1999; Cappetta, 2006). Недавнее переизучение голотипа *S. tchelnurensis* выявило его четкие отличия от других видов в общем эволюционном тренде рода. Цель данной работы — переописание вида *S. tchelnurensis* Glickman, 1964 в соответствии с требованиями “Международного кодекса зоологической номенклатуры” (2004).

нему тонгру, или “зоне турителл” по Н.В. Овечкину (1962), т.е., приабону.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

Образцы были собраны сотрудниками Тургайской геологической партии Л.В. Мироновой и В.А. Броневым в 50-х гг. XX века в обрывах гор Челкарнура, в южной части Тургайского прогиба (Гликман, 1964), и хранятся в ГДМ с коллекционными номерами КП ОФ 8057/92–8057/211. Все образцы принадлежат одной особи – это более 30 разрозненных зубов, отдельные позвонки и фрагменты кальцифицированного хряща (табл. 1, рис. 2, а, б). Зубы были сфотографированы без напыления фотокамерой Canon EOS с макрообъективом Canon Macro Lens EF-S 60 mm 1:2.8 USM.

Определение позиции зубов в челюсти проводилось с использованием реконструкции зубных рядов *Striatolamia macrota*, выполненной С. Каннингемом (Cunningham, 2000).

Межвидовой сравнительный анализ зубов акул рода *Striatolamia* проводился путем визуального сравнения, а также методом наложения контуров зубов одинакового местоположения в челюсти, приведенных к одной высоте.

При описании зубов использовалась стандартная терминология (Applegate, 1965; Cappetta, 2012). Традиционная система группы (Cappetta, 2012) пересматривается, что обсуждается ниже.

Благодарю А.И. Клюкину и Е.М. Байкину (Москва) за возможность изучения коллекции ГДМ; Т.В. Шевченко и В.Л. Стефанского (Киев) за консультации по современной стратиграфии Украины; А.В. Лаврова (Москва) за предоставление фотоаппаратуры; Ф.А. Триколиди (С.-Петербург), М.П. Покровского, В.В. Черных (Екатеринбург) и Д. Ворда (Лондон) за помощь в работе над статьей, А.Ф. Банникова (Москва) и Е.В. Попова (Саратов) за ценные замечания в ходе рецензирования, позволившие улучшить рукопись.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

О Т Р Я Д LAMNIFORMES

СЕМЕЙСТВО CARCHARIIDAE JORDAN ET GILBERT, 1883

Под *Striatolamia* Glickman, 1964

Типовой вид – *Otodus macrotus* Agassiz, 1843, средний эоцен Франции.

З а м е ч а н и я. Зубы, принадлежащие палеоценовым представителям рода, описаны М. Леричем (Leriche, 1902). Гликман классифицировал род *Striatolamia* в составе семейства *Odontaspidae* Müller et Henle, 1839, что долгое время было неоспоримым (Cappetta, 1987). Задолго до этого Э. Уайт (White, 1931), изучавший детали строения зубных систем ряда акул отряда *Lamniformes*,

Таблица 1. Список зубов *Striatolamia tchelnurensis* в коллекции КП ОФ 8057, ГДМ (голотип)

Номер в коллекции	Положение в челюсти	Примечание
Верхняя челюсть		
8057/108	1-й передний	поврежден
8057/97 8057/100	2-й передний	поврежден
8057/95	3-й передний	
8057/94 8057/109 8057/119 8057/125	боковой	поврежден поврежден
8057/99 8057/111 8057/116 8057/119 8057/124 8057/127 8057/128	боковой дистальной серии	поврежден коронка коронка поврежден поврежден поврежден поврежден
8057/122 8057/?	боковой самых дистальных серий	поврежден поврежден
Нижняя челюсть		
8057/93 8057/101 8057/102	1-й передний	поврежден поврежден
8057/92	2-й передний	поврежден
8057/107 8057/135	3-й передний	коронка поврежден
8057/105 8057/106 8057/114 8057/115 8057/136	передний неопределимой позиции	коронка коронка коронка коронка поврежден
8057/96	боковой	
8057/104 8057/110	боковой неопределимой позиции	поврежден коронка

причислил *S. striata* к роду *Synodontaspis* (Carcharias), принадлежащему семейству *Odontaspidae*. Реконструкция зубных рядов *S. macrota* на основании сравнения их с озублением современного вида *Carcharias taurus* показывает очевидное морфологическое и функциональное сходство зубных систем родов *Striatolamia* и *Carcharias* (Cunningham, 2000).

М. Сиверсон (Siverson, 1995) предположил происхождение рода *Striatolamia* в позднем мелу от общего предка с родом *Anomotodon* (семейство *Mitsukurinidae*). А. Каппетта и Д. Нольф (Cappetta,

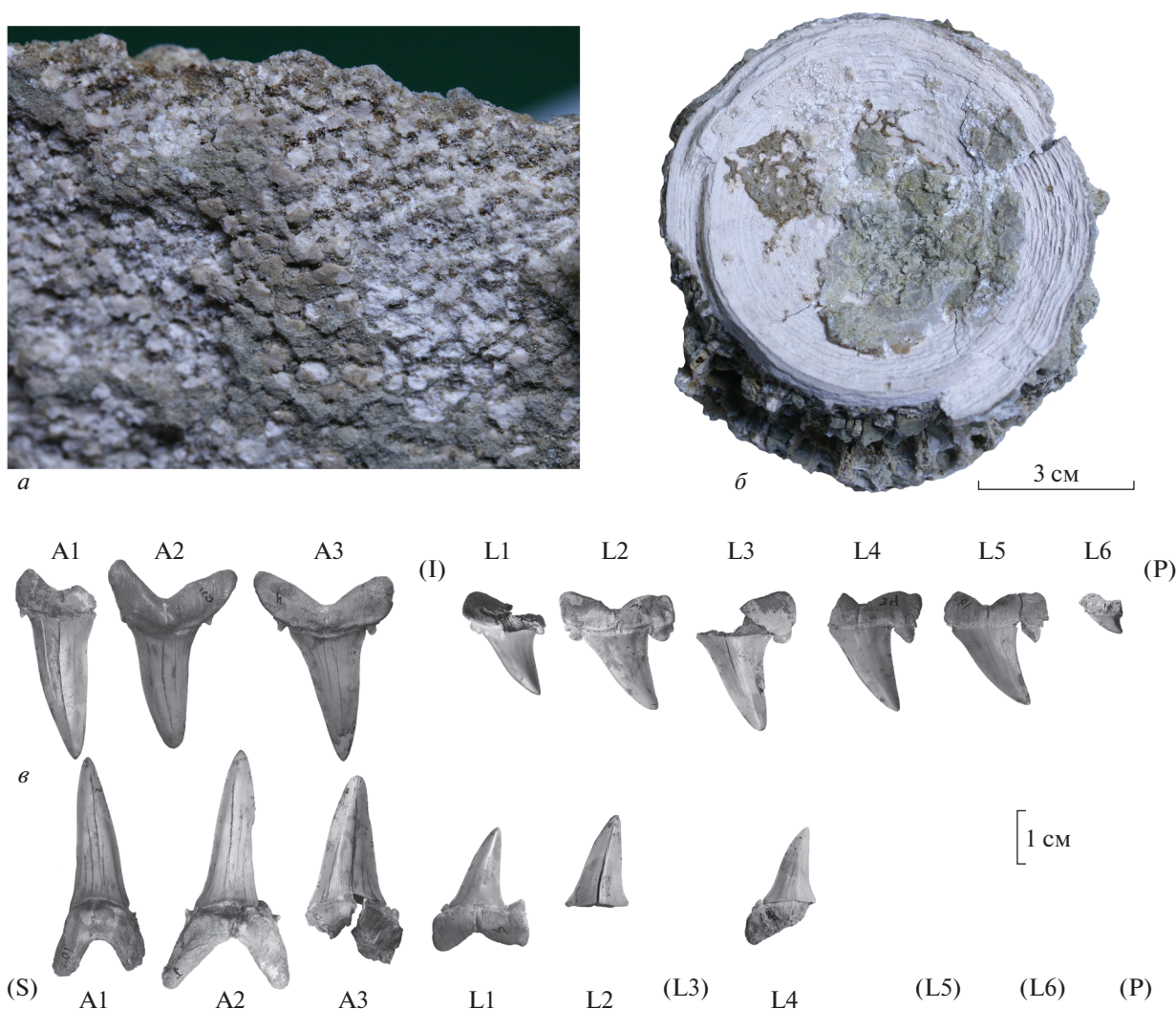


Рис. 2. *Striatolamia tchelkarnurensis* Glickman из колл. ГДМ КП ОФ 8057: *a* – фрагмент хряща; *b* – позвонок; *v* – реконструкция зубных рядов верхней и нижней челюстей на основе имеющихся зубов: S – симфизный зуб, A1–A3 – зубы передних серий, L1–L6 – зубы боковых серий, P – зубы задних серий. Отсутствующие позиции взяты в скобки.

Nolf, 2005) поддержали принадлежность *Striatolamia* к семейству Mitsukurinidae, и в настоящее время эта точка зрения получила довольно широкое распространение (Cappetta, 2012). Однако мы не придерживаемся данного взгляда, что основано в том числе и на генетических данных. Молекулярно-генетические исследования (Naylor et al., 1997, 2012; Martin et al., 2002; Human et al., 2006; Vélez-Zuazo, Agnarsson, 2011) свидетельствуют о том, что современные виды рода *Odontaspis* [*O. ferox* (Risso, 1810) и *O. noronhai* (Maul, 1955)] имеют отдаленное родство с современным представителем рода *Carcharias* (*C. taurus* Rafinesque, 1810), а значит, семейство *Odontaspidae* полифилетично. Ряд исследователей (Adolfssen, Ward, 2013; Stone, Shimada, 2019) предлагают разделить семейство *Odontaspidae*, восстановив семейство *Carchariidae* Jordan et Gilbert, 1883; в дан-

ной работе мы, вслед за Я. Адолфсеном и Д. Вордом (Adolfssen, Ward, 2013) помещаем род *Striatolamia* в семейство *Carchariidae*, отделяя его от *Odontaspidae* sensu stricto.

Striatolamia tchelkarnurensis Glickman, 1964

Табл. IX, X (см. вклейку)

Striatolamia tchelkarnurensis: Гликман, 1964, с. 124, табл. XI, фиг. 1–8, 14; табл. XII, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п – ГДМ колл. № КП ОФ 8057, разрозненные челюстные зубы от одной особи; Казахстан, Актюбинская обл., горы Челкарнур; эоцен, поздний бартон или приабон, верхняя часть чеганской свиты (табл. IX, X).

О п и с а н и е (рис. 2). Гликман (1964, с. 124) писал: “Зубы характеризуются предельной для *Striatolamia* величиной, максимально расширенными

коронками, внутренняя сторона которых несет уже лишь рудиментарную ребристость, столь характерную для зубов представителей этого рода”.

На основании изучения зубов голотипа описание Гликмана может быть расширено. Ламнообразные акулы с крупными зубами (передние зубы до 7 см в высоту). Коронки зубов робустные. Режущий край прямой, не заходит на лабиальную сторону коронки и достигает ее основания. Коронки передних зубов верхней челюсти в профиль не имеют S-образного изгиба, коронки передних зубов нижней челюсти имеют очень слабый S-образный изгиб. Зубы боковых серий имеют мезио-дистально широкие, лабио-лингвально уплощенные коронки и тесно примыкающие к ним крупные добавочные вершины, часто треугольной формы и с дополнительными зубчиками в основании, как у наружного края, так и между главной и добавочной вершинами. Корень у боковых зубов верхней челюсти расширен мезио-дистально.

Описание отдельных зубов. Верхнечелюстные зубы передних серий (табл. IX, фиг. 1–4) крупные, в высоту до 7 см. Коронки мощные. Режущие края всегда достигают основания коронки и не заходят на лабиальную поверхность коронки. Центральный бугорок развит в средней степени, питающая борозда неглубокая, начинается на верхушке бугорка с центрального питающего отверстия. Лабиальная поверхность коронки слегка выпуклая (табл. IX, фиг. 1а, 3а), при взгляде в профиль прямая (табл. IX, фиг. 1б, 2б, 3б, 4б). Лингвальная поверхность выпуклая. Энамеллоид гладкий на лабиальной стороне и слегка орнаментирован легкой вертикальной штриховкой в нижней половине на лингвальной стороне.

Первый верхний зуб передней серии 8057/108 (табл. IX, фиг. 1) имеет крепкую, почти вертикальную коронку и корень с короткими, узко поставленными ветвями (дистальная ветвь сломана). Режущие края хорошо развиты, у нижнего края коронки тонкие, достигают основания коронки. Мезиальная добавочная вершина маленькая, треугольная, не соединена с главной вершиной. Дистальная сломана.

Второй верхний зуб передней серии 8057/97 и 8057/100 (табл. IX, фиг. 2, 4) имеет наклоненную дистально в верхней половине коронку, которая более плоская и сильнее расширена в нижней части, чем у первого переднего зуба. Ветви корня широко расставлены, дистальная длиннее и направлена более горизонтально; проксимальная короче и почти вертикальная, так что мезиальные края коронки и корня образуют почти прямую линию. Режущие края хорошо развиты по всей длине и достигают нижнего края коронки. Добавочные вершины треугольные и расположены у нижнего края коронки у 8057/100; у 8057/97 сломаны.

Третий верхний зуб передней серии 8057/95 (табл. IX, фиг. 3) имеет наклоненную дистально коронку с вертикально направленной верхней частью, и широко расставленные ветви корня, среди которых мезиальная значительно уже и длиннее. Коронка довольно плоская; лабиальная поверхность коронки слегка выпуклая, прямая в профиль, лингвальная поверхность выпуклая, режущие края достигают основания коронки. Добавочные вершины небольшие, с закругленными верхушками, расположены близко к главной вершине, но отделены от нее промежутком. Энамеллоид на лингвальной стороне коронки имеет легкую вертикальную штриховку.

Зубы нижней челюсти передних серий (табл. IX, фиг. 5–9) имеют легкий лабио-лингвальный S-образный изгиб. Энамеллоид на лингвальной стороне коронки в нижней трети покрыт очень легкой вертикальной штриховкой. Центральный бугорок развит в средней степени; питающая борозда неглубокая, начинается на верхушке бугорка, в верхней ее части расположено центральное питающее отверстие.

Первый нижний зуб передней серии 8057/93, 8057/101 и 8057/102 (табл. IX, фиг. 5, 7, 9) имеет наибольший S-образный изгиб коронки и выступающий центральный бугорок при взгляде сбоку. Режущие края немного не достигают нижнего края коронки. Ветви корня короткие, с закругленными концами, расставлены не широко.

Второй нижний зуб передней серии 8057/92 (табл. IX, фиг. 6) имеет прямую коронку, немного наклоненную к углу челюсти, слегка расширяющуюся у основания при лабиальном взгляде. В профиль S-образный изгиб очень слабо выражен. Лабиальная поверхность коронки немного выпуклая, лингвальная выпуклая. Лингвальная орнаментация энамелоида присутствует в нижней трети коронки, слабо выражена. Режущие края достигают основания коронки, не выходят на лабиальную поверхность. Добавочные вершины маленькие, треугольные, отделены от главной вершины. Центральный бугорок выражен в средней степени. Ветви корня длинные, закругленные на концах, широко расставлены.

Третий нижний зуб передней серии 8057/135 (табл. IX, фиг. 8) очень своеобразный, по характеристикам отдельных признаков представляет переходную форму между передними и боковыми зубами: довольно широкая коронка и короткие ветви корня сближают данный зуб с боковыми зубами, но значительная лабио-лингвальная толщина коронки, а также небольшой размер и форма добавочной вершины говорят о том, что зуб занимал переднюю позицию. Коронка мощная, S-образный изгиб и центральный бугорок наименее выражен среди всех передних зубов. Лабиальная поверхность коронки слегка выпуклая, линг-

вальная выпукла в меньшей степени, чем у зубов, расположенных проксимальнее в зубном ряду. Режущий край достигает основания коронки. Дистальная ветвь корня широкая и короткая, мезиальная сломана. Дистальная добавочная вершина маленькая, с закругленной верхушкой, лабио-лингвально уплощенная, имеет выраженный режущий край; примыкает к главной вершине, спускаясь по корню ниже ее основания; мезиальная добавочная вершина сломана.

Зубы боковых серий (табл. X) заметно отличаются от передних широкими коронками и короткими ветвями корня.

Зубы боковых серий верхней челюсти (табл. X, фиг. 3–6, 8). Коронка имеет главную и добавочные вершины. Главная вершина наклонена и слегка изогнута в сторону угла пасти, лабио-лингвально уплощена, степень выпуклости лингвальной и лабиальной сторон может быть почти равной у некоторых зубов. Режущие края почти прямые, благодаря чему форма главной вершины практически треугольная. Орнаментация эмали на лингвальной поверхности коронки присутствует в виде слабой вертикальной штриховки в нижней половине высоты. Лабиальная поверхность гладкая, либо несет несколько неглубоких вертикальных борозд в нижней трети высоты (табл. X, фиг. 3, 5). Добавочные вершины близко посажены к главной вершине, по одной с каждой стороны от нее. Мезиальная добавочная вершина может быть мельче дистальной (табл. X, фиг. 6). Добавочные вершины имеют различную форму. Часто они треугольные (табл. X, фиг. 3, 5), округлые (табл. X, фиг. 4, 6), а также могут раздваиваться (табл. X, фиг. 8). У основания добавочных вершин могут присутствовать небольшие зубцы, расположенные как между главной и добавочной вершиной, так и дистально (табл. X, фиг. 3, 5, 6). Корень боковых зубов верхней челюсти невысокий, расширен мезио-дистально, выступает за наружные края добавочных вершин; лабио-лингвально уплощен. Ветви корня округлые, короткие, арка невысокая и широкая, по контуру промежуточная между U- и V-образной. Гребни корня и центральный бугорок слабо выражены, питающая борозда неглубокая и неширокая, центральное питающее отверстие небольшое. Каннингем (Cunningham, 2000) указывает, что у *S. macrota* зубы верхних боковых серий имеют более длинную мезиальную ветвь корня (на материале из лондонской глины ипрского возраста). Данный признак не может быть в полной мере прослежен у *S. tchelkarnurensis*, так как сохранность некоторых зубов неполная; у зуба 8057/94 (табл. X, фиг. 6) ветви разной формы, но одной длины.

Боковые зубы нижней челюсти (табл. X, фиг. 1, 2, 7) отличаются от верхнечелюстных меньшим размером, меньшим дистальным наклоном главной вершины, меньшей шириной коронки и корня, более выпуклым центральным бугорком и гребнями корня. Режущие края коронки сильнее изогнуты, вследствие чего очертания коронки более изящные, чем у боковых зубов верхней челюсти. S-образный изгиб почти отсутствует. Добавочные вершины также имеют изменчивую форму, от треугольной, как у зуба одной из первых боковых серий (табл. X, фиг. 7), до раздвоенной у боковых зубов более дистальных серий (табл. X, фиг. 1, 2). Небольшие зубцы в основании добавочных вершин также могут присутствовать (табл. X, фиг. 7). Корень в меньшей степени расширен мезио-дистально, по сравнению с боковыми зубами верхней челюсти, лабио-лингвально уплощен; ветви корня округлые.

С р а в н е н и е. Зубы *S. tchelkarnurensis* можно дифференцировать от других позднепалеоценовых и эоценовых видов *Striatolamia* по ряду признаков (для сравнения везде взяты зубы одинакового местоположения в челюсти, принадлежавшие взрослым особям). От всех видов своего рода *S. tchelkarnurensis* отличается третьим передним зубом нижней челюсти (8057/135, табл. IX, фиг. 8), отчасти напоминающим боковой зуб сравнительно широкой и толстой коронкой и широкими и короткими ветвями корня. У остальных видов данный зуб имеет все признаки зубов передних позиций.

От *S. macrota*, циркумглобально распространенного в ранне- и среднеэоценовых отложениях, *S. tchelkarnurensis* отличается следующими признаками. Передние зубы *S. tchelkarnurensis* более мощные, прямые, S-образный изгиб проявлен в меньшей степени; режущие края более прямые, поскольку коронка не имеет сужения в средней части; режущий край на передних зубах *S. tchelkarnurensis* всегда достигает основания коронки (табл. IX), исключая 1-й нижний передний зуб (табл. IX, фиг. 5, 7, 9), тогда как у зубов *S. macrota* всех передних серий режущий край заметно не достигает основания коронки (Железко, Козлов, 1999; Trif et al., 2019): ср. 2-й передний зуб верхней челюсти (Trif et al., 2019, рис. 5.5–7') с аналогичным, изображенным на табл. IX, фиг. 2 и 4 настоящей статьи. Орнаментация лингвальной поверхности коронки более тонкая и легкая. Боковые зубы *S. tchelkarnurensis* отличаются от зубов *S. macrota* наличием более крупных и острых добавочных вершин. Они часто имеют форму почти равносторонних треугольников, тогда как у зубов *S. macrota* добавочные вершины, даже если имеют треугольную форму (в основном у молодых особей), то заметно ниже по высоте. В основном

добавочные вершины боковых зубов *S. macrota* имеют закругленную вершину. Дополнительные зубцы у основания добавочных вершин встречаются очень редко у зубов *S. macrota*, и они не так хорошо развиты, как у зубов *S. tchelkarnurensis*. Дигнатическая гетеродонтия у *S. tchelkarnurensis* менее выражена, чем у *S. macrota*. Для зубов во всех положениях отношение высоты коронки к ее ширине у *S. macrota* больше, чем у *S. tchelkarnurensis*. Корень у верхних боковых зубов *S. tchelkarnurensis* мезио-дистально значительно шире, чем у *S. macrota*.

Зубы *S. striata* из палеоценовых отложений Евразии и Америки намного мельче зубов *S. tchelkarnurensis*, более тонкие и имеют более резкую лингвальную орнаментацию энамелоида. У боковых зубов *S. striata* дигнатическая гетеродонтия выражена сильнее, чем у *S. tchelkarnurensis*. Коронки боковых зубов *S. striata* расширяются от вершины к основанию неравномерно, имея узкую верхнюю часть и расширенную нижнюю, тогда как у *S. tchelkarnurensis* коронки равномерно расширены. Добавочные вершины на боковых зубах *S. striata* расположены очень близко к главной вершине, у *S. macrota* они разделены промежуток, а у *S. tchelkarnurensis* вновь сближены.

Зубы взрослых особей *S. sibirica* из среднего эоцена Зауралья в отличие от таковых *S. tchelkarnurensis* более грацильные и характеризуются сильнее изогнутыми режущими краями, по сравнению с прямыми режущими краями *S. tchelkarnurensis*. Коронки боковых зубов у *S. sibirica* более тонкие при взгляде с лабиальной стороны, отношение высоты коронки к ее ширине у основания больше, добавочные вершины посажены тесно к главной вершине. Некоторое сходство этих видов в зубных характеристиках заключается в том, что боковые зубы *S. sibirica* имеют довольно высокий процент добавочных вершин в форме равностороннего треугольника. Но корень у верхних боковых зубов *S. tchelkarnurensis* мезио-дистально значительно шире, чем у *S. sibirica*.

Зубы “*S. elegans*” из раннего эоцена Европы и Средней Азии меньше по размеру, чем у *S. tchelkarnurensis*, значительно тоньше и грациознее, с меньшими, более низкими добавочными вершинами и более выраженной орнаментацией энамелоида на лингвальной стороне коронки. Режущий край на передних зубах “*S. elegans*” заканчивается значительно выше основания коронки, тогда как у *S. tchelkarnurensis* он достигает корня.

Зубы *S. macrota* var. *rossica* из бартонских отложений Украины, обладая широкими и крепкими коронками, на первый взгляд, наиболее схожи с *S. tchelkarnurensis*. Главное их различие состоит в том, что у верхних боковых зубов *S. tchelkarnuren-*

sis корни под добавочными вершинами сильнее расширены мезио-дистально. Наряду с меньшей шириной корня, у верхних боковых зубов *S. macrota* var. *rossica* относительно меньший размер добавочных вершин. Таксон *S. macrota* var. *rossica* обсуждается ниже.

Материал. Более 30 отдельных зубов, позвонки и фрагменты хряща от одной особи (табл. 1; рис. 2, а, б) из местонахождения Челкар-Нура.

ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Striatolamia* включает в себя несколько видов средне- и крупноразмерных акул, обитавших в зоне шельфа, начиная со второй половины палеоцена, и ставших доминантами в прибрежных сообществах хрящевых рыб в раннем и среднем эоцене. Чаще всего в литературе упоминается вид *S. macrota*. Вероятно, это связано со значительной продолжительностью людетского века, около 8 млн лет (Ogg et al., 2016), а также потому, что к данному таксону относят довольно разнородные морфотипы, часть из которых может принадлежать другим видам. Верхняя граница существования рода дискуссионна, по разным мнениям, род исчез в бартоне (Cappetta, 1987) или в приабоне (Железко, Козлов, 1999; Удовиченко, 2008; Cappetta, 2012). Сообщения о находках зубов *Striatolamia* в олигоцене (Йекель, 1895), вероятно, связаны с устаревшими стратиграфическими данными.

Как было показано выше, вмещающие *S. tchelkarnurensis* отложения Челкарнуры не могут быть датированы древнее зоны NP17 по наннопланктону, что соответствует верхней части бартона или приабону. Наиболее близкой к *S. tchelkarnurensis* формой, как по признакам зубной системы, так и по времени существования, можно считать *S. macrota* var. *rossica*, поэтому следует остановиться на ней подробнее. Данную форму, отличавшуюся от вида *S. macrota* более крепкими коронками и более крупными добавочными вершинами, описал О. Йекель как *Odontaspis macrota* var. *rossica*, из “нижнеолигоценовых” глауконитовых песков окрестностей Днепропетровска (Йекель, 1895, табл. I, фиг. 8–17). Гликман (1964) возвел эту форму в ранг вида *Striatolamia rossica* (Jaekel), с тремя подвидами в стратиграфическом интервале бартон–приабон: *S. g. prima* (тип происходит из аманкизилитской свиты Мангышлака), *S. g. usakensis* (тип из “рыбной свиты”, или средней части шорымской свиты Мангышлака, ранний или средний бартон) и *S. g. rossica* из адаевской свиты Мангышлака, приабон. В.И. Железко (Железко, Козлов, 1999) перевел подвиды Гликмана в разряд “стадий”, согласно своей оригинальной биостратиграфической концепции. В качестве эталона для *S. macrota* стадия *rossica* им

был выбран зуб, изображенный Йекелем (1895, табл. I, фиг. 17), из слоя глауконитовых песков, вскрытых в ложе р. Днепр у г. Днепропетровск (ранее Екатеринослав) при строительстве железнодорожного моста в 1892 г. Отложения были вскрыты единожды и очень локально, в месте погружения кессона № 10; больше подобные отложения нигде не встречались. В данном слое В.А. Домгером была собрана и Н.А. Соколовым изучена коллекция из 21 вида моллюсков (Соколов, 1894); тогда же было найдено несколько зубов акул, причисленных Йекелем (1895) к трем таксонам: *Odontaspis macrota* var. *rossica* Jkl., *Carcharodon sokolowi* Jkl., *Hypotodus trigonalis* Jkl. (роды *Striatolamia*, *Otodus*, *Jaekelotodus* соответственно, согласно современной систематике). Железко полагал (Железко, Козлов, 1999), что данный слой глауконитовых песков относится к позднеэоценовым мандриковским слоям, но ни Домгер, ни Соколов не отождествляли глауконитовые пески и мандриковские слои (Соколов, 1894). Соколов (1894), описывавший малакофауну, коррелировал глауконитовые пески с латдорфскими песками Германии (поздний эоцен). Недавнее переизучение коллекции Домгера (Удовиченко, 2009; Стефанский и др., 2011) свидетельствует о более древнем, чем у мандриковских слоев, возрасте песков кессона № 10. Согласно этим исследованиям, возраст комплексов из мандриковских слоев соответствует зонам NP19—основание NP20 ОСШ по наннопланктону (приабон), а из глауконитовых песков — NP17—NP18 (поздний бартон—ранний приабон). Возраст бартон—ранний приабон подтверждается и присутствием в сборах Домгера зубов акулы *Otodus sokolowi* (Jaekel, 1895). Также высказывалось мнение о более молодом возрасте песков относительно мандриковских слоев (Березовский, 2013).

Важно заметить, что зубы, изображенные Йекелем (1895, табл. II) как ?*O. macrota* var. *rossica*, происходят из окрестностей г. Градижска. Н.И. Удовиченко (2004, 2006) установил, что эти зубы были перемыты в четвертичные отложения из киевской свиты, датируемой Т.С. Рябоконт (2002) на основании анализа комплексов фораминифер лютетом или ранним бартоном. Данные зубы не несут характерных для *O. macrota* var. *rossica* черт.

Типовая серия *O. macrota* var. *rossica* была помещена в ЦНИГР музей (ВСЕГЕИ, С. Петербург) и была утеряна. Из всех описанных Йекелем (1895) экземпляров на сегодняшний день в коллекции сохранилось лишь два зуба ?*O. macrota* var. *rossica* (Йекель, 1895, табл. II, фиг. 8 и 10) из окрестностей Градижска, являющихся, как было показано выше, перемытыми в четвертичные отложения из киевской свиты и справедливо отне-

сенных самим Йекелем к *O. macrota* var. *rossica* под знаком вопроса. Поэтому, принимая во внимание факт недоступности типового нахождения (пески из кессона № 10) для переизучения, вид *S. rossica* должен быть признан *nomen dubium*.

S. sibirica Zhelezko (Железко, Козлов, 1999) был описан из чеганской свиты в Северном Тургае (местонахождение Качар, голотип и паратипы) и из тавдинской свиты Южного Зауралья (местонахождение Курган, паратип). Вмещающие отложения были датированы приабомом, что делало *S. sibirica* самым молодым видом рода (Объяснительная записка..., 1997; Железко, Козлов, 1999). Однако последующие исследования по диноцистам показали, что чеганская свита в разрезе Качар имеет более древний возраст, очевидно, лютет (Васильева, 2014а, б, 2015). Зубы с аналогичными *S. sibirica* признаками были описаны А. Роговичем (1860, табл. V, фиг. 1—23) из голубых мергелей в окрестностях Киева, которые ныне относятся к киевской свите и датируются лютетом—ранним бартоном (Рябоконт, 2002). Вопрос о валидности вида *S. sibirica* требует дополнительных исследований.

Реконструкция зубной системы. Восстановление зубных рядов верхней и нижней челюстей *S. tchelnurensis* проводилось с использованием реконструкции зубной системы *S. macrota*, выполненной Каннингемом (Cunningham, 2000) на основании сравнения зубов *S. macrota* с современным представителем семейства, *Carcharias taurus*. С. Апплегейт (Applegate, 1965), изучив 12 челюстей *C. taurus*, указывает на внутривидовое различие в количестве зубов боковых и задних местоположений и приводит следующую зубную формулу с количественными вариациями:

A3 I1 L6-8 P6-19

S1 A3 L5-6 P4-14

В коллекции ГДМ КП ОФ 8057 отсутствуют зубы симфизной, интермедиальной и всех задних позиций (см. табл. 1). Многие зубы представлены только коронками, что не позволило точно определить их положение в челюсти и восстановить зубные ряды максимально полно. Получившаяся реконструкция представлена на рис. 2, в.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

S. tchelnurensis является самым молодым видом рода. Эволюционные тенденции линии *Striatolamia*, начиная с эоцена, шли по пути усиления режущей функции зубов, что проявлялось в постепенном лабио-лингвальном уплощении зубов боковых серий, расширении коронок вместе с увеличением ширины и высоты добавочных

вершин у зубов боковых серий, в сближении до-
бавочных вершин с главной и формировании в
результате почти непрерывного общего режущего
края. Возможно, что обособление *S. tchelnarensis*
было связано с изолированностью бассейна
Тургайского пролива в позднем эоцене.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беньямовский В.Н., Васильева О.Н., Левина А.П., Про-
нин В.Г. Палеоген Южного Зауралья. Статья I. Палео-
ген в южной части Тургайского прогиба // Изв. ВУЗов.
Геол. и разведка. 1993. № 6. С. 22–37.
- Березовский А.А. Возраст глауконитовых песков Дне-
пропетровска // Збірн. наук. праць Інст. геол. наук
НАН України. 2013. Т. 6. Вип. 1. С. 128–130.
- Васильева О.Н. Эоценовые последовательности дино-
цист в Южном Тургае // Ежегодник-2013. Екатеринбу-
рг: УрО РАН, 2014а. С. 15–26 (Тр. ИГГ УрО РАН.
Т. 161).
- Васильева О.Н. Зональная последовательность дино-
цист эоцена южной части Тургайского прогиба (Чел-
карская впадина, Казахстан) // Литосфера. 2014б. № 6.
С. 132–140.
- Васильева О.Н. О возрасте тавдинской свиты в Тургай-
ском прогибе // Ежегодник-2014. Екатеринбург: УрО
РАН, 2015. С. 8–20 (Тр. ИГГ УрО РАН. Т. 162).
- Гликман Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое
значение. М.—Л., 1964. 229 с.
- Железко В.И. О развитии зубного аппарата пелагиче-
ских акул рода *Hispidaspis* Sokolov, 1978 (по материа-
лам из отложений среднего и верхнего мела Средней
Азии и Казахстана) // Материалы по стратиграфии и
палеонтологии Урала. № 4. Екатеринбург: УрО РАН,
2000. С. 128–135.
- Железко В.И., Козлов В.А. Эласмобранхии и биострати-
графия палеогена Зауралья и Средней Азии // Матери-
алы по стратиграфии и палеонтологии Урала. № 3.
Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С. 1–324.
- Йекель О. Нижнетретичные селяхии Южной России //
Тр. Геол. ком-та. 1895. Т. 9. № 4. С. 1–25.
- Малышкина Т.П., Гонсалес-Барба Р., Банников А.Ф. На-
ходки зубов эласмобранхий в бартоне Северного Кав-
каза (Россия) и Крыма (Украина) // Палеонтол. журн.
2013. № 1. С. 76–80.
- Международный кодекс зоологической номенклату-
ры. Изд. четвертое. М.: Тов-во научн. изданий КМК,
2004. 224 с.
- Овечкин Н.В. Биостратиграфия палеогеновых отложе-
ний Тургайского прогиба и Северного Приаралья //
Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1962. Т. 77. 170 с.
- Рогович А. Об ископаемых рыбах губерний Киевского
учебного округа. Палеонтология, часть систематиче-
ская. Киев, 1860. 87 с.
- Рябоконт Т.С. Биостратиграфия опорного разреза ки-
евской свиты (средний эоцен) Днепровско-Донецкой
впадины по данным изучения фораминифер // Геол.-
минерал. вісн. 2002. № 2(8). С. 39–50.
- Соколов Н.А. Фауна нижнеолигоценовых отложений
окрестностей Екатеринослава. I. Фауна глауконито-
вых песков Екатеринославского железнодорожного
моста // Тр. Геол. ком-та. 1894. Т. 9. № 3. С. 1–136.
- Стефанский В.Л., Удовиченко Н.И., Стефанский М.В.,
Братишко А.В. О литологическом составе и стратигра-
фическом объеме мандриковских слоев г. Днепропет-
ровска // Проблеми стратиграфії і кореляції фанеро-
зойських відкладів України. Матер. XXXIII сес. Пале-
онтол. тов-ва НАН України. Київ: ІГН НАНУ, 2011.
С. 74–75.
- Стратиграфические схемы Урала (мезозой, кайнозой).
Матер. IV Уральского межведомственного стратигра-
фического совещания (Свердловск, 20 апреля 1990 г.).
Екатеринбург: Межведомственный стратигр. комитет
России; АООТ “Уральская геологосъемочная экспе-
диция”, 1997.
- Удовиченко Н.И. О переотложенных зубах акул из рай-
она Градижска Полтавской области // Проблеми стра-
тиграфії фанерозою України. Київ, 2004. С. 141–143.
- Удовиченко Н.И. Зубы акул из отложений киевского
региона района Градижска // Проблеми палеонто-
логії та біостратиграфії протерозою і фанерозою
України: Зб. наук. пр. ІГН НАН України. Київ, 2006.
С. 201–208.
- Удовиченко М.И. Эласмобранхии мандриковских верств
Днепропетровска. 1. *Squatiniformes*, *Heterodontiformes*,
Orectolobiformes, *Lamniformes* // Палеонтол. зб. № 41.
Львів: ЛНУ, 2009. С. 27–36.
- Adolfsson J.S., Ward D.J. Neoselachians from the Danian
(Early Paleocene) of Denmark // *Acta Palaeontol. Pol.*
2013. V. 60. № 2. P. 313–338.
- Agassiz L.J.R. Recherches sur les Poissons Fossiles. T. 3.
Neuchâtel, 1833–1844. 390 p.
- Applegate S.P. Tooth terminology and variation in sharks
with special reference to the sand shark, *Carcharias taurus*
Rafinesque // *Contrib. in Sci. Los Angeles Cty Museum.*
1965. № 86. 18 p.
- Arambourg C. Les Vertebres Fossiles des Gisements de
Phosphates (Maroc–Algerie–Tunisie) // *Notes Mém.*
Serv. Mines Carte Géol. Maroc. 1952. V. 92. 372 p.
- Baut J.-P., Genault B. Contribution à l'étude des Elasmobran-
ches du Thanetien (Paléocène) du Bassin de Paris. 1.
Découverte d'une faune d'Elasmobranches dans la partie
supérieure des Sables de Bracheux (Thanetien, Paléocène)
des régions de Compiègne (Oise) et de Montdidier (Som-
me) // *Belg. Geol. Surv. Prof. Pap.* 1995. № 278. P. 185–
260.
- Casier E. La Faune Ichthyologique de l'Ypresien de la Bel-
gique // *Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg.* 1946. № 104.
267 p.
- Cappetta H. Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic
Elasmobranchii. Stuttgart, 1987. 193 p. (Handbook of Pa-
leoichthyology. V. 3B).
- Cappetta H. Elasmobranchii Post-Triadici (Index spe-
cierum et generum). Leiden: Backhuys Publ., 2006. 142 p.

- Cappetta H.* Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. München, 2012. 512 p. (Handbook of Paleoichthyology. V. 3E. Chondrichthyes / Ed. Schultze H.P.).
- Cappetta H., Nolf D.* Révision de quelques Odontaspidae (Neoselachii: Lamniformes) du Paléocène et de l'Éocène du Bassin de la Mer du Nord // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre. 2005. V. 75. P. 237–266.
- Case G.R., Udovichenko N.I., Nessov L.A. et al.* A Middle Eocene selachian fauna from the White Mountain Formation of the Kizylkum Desert, Uzbekistan, C.I.S. // Palaeontogr. Abt. A. 1996. Bd 242. Lfg. 4–6. P. 99–126.
- Cunningham S.B.* A comparison of isolated teeth of early Eocene *Striatolamia macrota* (Chondrichthyes, Lamniformes), with those of a Recent sand shark, *Carcharias taurus* // Tertiary Res. 2000. V. 20. № 1–4. P. 17–31.
- Human B.A., Owen E.P., Compagno L.J.V., Harley E.H.* Testing morphologically based phylogenetic theories within the cartilaginous fishes with molecular data, with special reference to the catshark family (Chondrichthyes; Scyliorhinidae) and the interrelationships within them // Mol. Phylog. Evol. 2006. V. 39. P. 384–391.
- Kriwet J.* Additions to the Eocene selachian fauna of Antarctica with comments on Antarctic selachian diversity // J. Vertebr. Paleontol. 2005. V. 25. № 1. P. 1–7.
- Leriche M.* Les poissons paléocènes de la Belgique // Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. 1902. V. 22. P. 1–48.
- Malyshkina T.P., Ward D.J.* The Turanian Basin in the Eocene: the new data on the fossil sharks and rays from the Kyzylkum desert (Uzbekistan) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2016. V. 320. № 1. P. 50–65.
- Martin A.P., Pardini A.T., Noble L.R., Jones C.S.* Conservation of a dinucleotide simple sequence repeat locus in sharks // Mol. Phylog. Evol. 2002. V. 23. P. 205–213.
- Müller J., Henle J.* Systematische Beschreibung der plagiosomen. Berlin: Veit & Co., 1838–1841. P. 1–38 (1838), p. 39–102 (1840), p. 103–200 (1841).
- Naylor G.J.P., Caira J.N., Ensen K.J. et al.* A DNA sequence-based approach to the identification of shark and ray species and its implications for global elasmobranch diversity and parasitology // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2012. V. 367. P. 1–262.
- Naylor G.J.P., Martin A.P., Mattison E., Brown W.M.* The inter-relationships of lamniform sharks: Testing phylogenetic hypotheses with sequenced data // Molecular Systematics of Fishes / Eds. Kocher T.D., Stepien C. N.Y.: Acad. Press, 1997. P. 199–218.
- Ogg J.C., Ogg G., Gradstein F.* The Concise Geologic Time Scale. Amsterdam: Elsevier, 2016. 240 p.
- Reinecke T., Englehard P.* The selachian fauna from the Geschiebe of the Lower Selandian Basal Conglomerate in the Danish Subbasin // Erratica. Wankendorf. 1997. V. 2. P. 3–45.
- Siverson M.* Revision of the Danian cow sharks, sand tiger sharks, and goblin sharks (Hexanchidae, Odontaspidae, and Mitsukurinidae) from Southern Sweden // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 1. P. 1–12.
- Trif N., Codrea V., Arghius A.* A fish fauna from the lowermost Bartonian of the Transylvanian Basin, Romania // Palaeontol. Electron. 2019. 22.3.56. P. 1–29. <https://doi.org/10.26879/909>
- Vélez-Zuazo X., Agnarsson I.* Shark tales: A molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes) // Mol. Phylog. Evol. 2011. V. 58. P. 207–217.
- Ward D.J.* The distribution of cartilaginous fish, turtles, birds and mammals in the British Palaeogene // Tertiary Res. 1980. V. 3. № 1. P. 1–21.
- Ward D.J., Wiest R.* A checklist of Palaeocene and Eocene sharks and rays (Chondrichthyes) from the Pamunkey Group, Maryland and Virginia, USA // Tertiary Res. 1990. V. 12. № 2. P. 81–88.
- Welton B.J., Zinsmeister W.J.* Eocene neoselachians from the La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula // Contrib. in Sci. Los Angeles Cty Mus. 1980. № 329. P. 1–10.
- White E.I.* From the Thanet Sands to the Basement Bed of the London Clay // The Vertebrate Faunas of the English Eocene. V. 1. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1931. P. 1–123.
- Winkler T.C.* Memoire sur des dents de poissons du terrain bruxellien // Arch. Mus. Teyler. Haarlem. 1874. V. 3. P. 295–304.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–9. *Striatolamia tchelnurensis* Glickman, зубы передних серий, голотип колл. ГДМ КП ОФ 8057: 1–4 – зубы верхней челюсти (а – лабиальный вид, б – вид сбоку, в – лингвальный вид): 1 – 8057/108, 1-й передний зуб; 2 – 8057/97, 2-й передний зуб; 3 – 8057/95, 3-й передний зуб; 4 – 8057/100, 2-й передний зуб; 5–9 – зубы нижней челюсти (а – лабиальный вид, б – лингвальный вид, в – вид сбоку): 5 – 8057/101, 1-й передний зуб; 6 – 8057/92, 2-й передний зуб; 7 – 8057/93, 1-й передний зуб; 8 – 8057/135, 3-й передний зуб; 9 – 8057/102, 1-й передний зуб.

Масштабная линия универсальна для всех фигур.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–8. *Striatolamia tchelnurensis* Glickman, зубы боковых серий, голотип колл. ГДМ КП ОФ 8057 (а – лабиальный вид, б – вид сбоку, в – лингвальный вид, г – увеличенные фрагменты зубов): 1 – 8057/104, зуб нижней челюсти дистальной серии; 2 – 8057/124, зуб нижней челюсти дистальной серии; 3 – 8057/125, зуб верхней челюсти; 4 – 8057/119, зуб верхней челюсти; 5 – 8057/109, зуб верхней челюсти; 6 – 8057/94, зуб верхней челюсти; 7 – 8057/96, зуб нижней челюсти; 8 – 8057/122, задний зуб верхней челюсти.

Масштабная линия универсальна для фиг. а и в; фиг. б и г изображены без масштаба.

***Striatolamia tchelnurensis* Glickman (Elasmobranchii: Lamniformes),
the Youngest Valid *Striatolamia* Species**

T. P. Malyshkina

Studying the holotype of the considered non-valid species *Striatolamia tchelnurensis* Glickman, 1964 (Lamniformes: Odontaspidae), described from the Chegan Formation of the South Turgay (West Kazakhstan) and containing more than 30 isolated teeth from one individual, makes it necessary to recognize the species as valid. *S. tchelnurensis*, a terminal taxon of a genus that died out in the late Eocene. Morphologic characters of the *S. tchelnurensis* correspond to the evolutionary trend of the genus—an increase in the size of teeth and an increase in their cutting function due to a change in the shape of the crown and root. The article provides a redescription of the species in accordance with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature (2004).

Keywords: *Striatolamia tchelnurensis*, shark teeth, Carchariidae, Chegan formation, Eocene, Turan basin, dental evolution, systematic

Таблица IX

