



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2024. Т. 24, вып. 4. С. 286–293

Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences, 2024, vol. 24, iss. 4, pp. 286–293

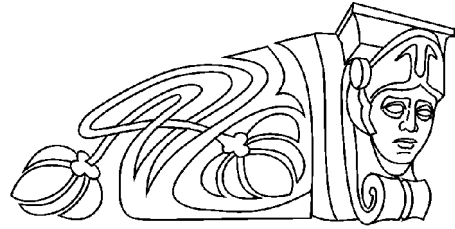
<https://geo.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1819-7663-2024-24-4-286-293>, EDN: VТАКХW

Научная статья

УДК 597.315.1(470.44)|622.64|

О находке зуба многожаберной акулы (Neoselachii, Hexanchidae) в верхнем мелу Саратовского Поволжья



Е. В. Попов[✉], В. А. Лопырев, В. Б. Сельцер

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

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

Лопырев Владимир Алексеевич, аспирант кафедры исторической геологии и палеонтологии, otodus.obliquus@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3077-2795>

Сельцер Владимир Борухович, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры общей геологии и полезных ископаемых, seltservb@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0302-4222>

Аннотация. Описывается находка зуба многожаберной акулы *Hexanchus microdon* (Ag., 1835) в карсунской свите карьера «Красный Октябрь» (г. Вольск, Саратовское Правобережье). На основании сопутствующего комплекса фораминифер стратиграфическое положение находки установлено как нижний маастрихт, зона бентосных фораминифер LC20 *Falsoplanulina multipunctata*. Вычислено, что размер особи описываемого вида акулы *H. microdon* составлял 153–166 см. Это первая находка вида в регионе и в верхнемеловых отложениях Русской плиты, расширяющая его палеобиогеографический ареал.

Ключевые слова: Neoselachii, Hexanchidae, *Hexanchus microdon*, зуб, верхний мел, маастрихтский ярус, Саратовское Поволжье

Благодарности. Авторы благодарны И. П. Рябову (геологический факультет Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского) за обработку образца на микрофауну и первичную идентификацию комплекса, В. Н. Беньямовскому за определение сопутствующего комплекса фораминифер в 2016 году, позволившего точно датировать экземпляр СГУ 155/102; Ф. А. Триколиди (Институт Карпинского, г. Санкт-Петербург) – за ценные замечания по содержанию статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-05-000828-а).

Для цитирования: Попов Е. В., Лопырев В. А., Сельцер В. Б. О находке зуба многожаберной акулы (Neoselachii, Hexanchidae) в верхнем мелу Саратовского Поволжья // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2024. Т. 24, вып. 4. С. 286–293. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2024-24-4-286-293>, EDN: VТАКХW

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

Article

On a record of cow shark' tooth (Neoselachii, Hexanchidae) from the Upper Cretaceous of Saratov Volga region

Е. В. Попов[✉], В. А. Лопырев, В. Б. Сельцер

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

Evgeny V. Popov, elasmus74@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2229-0179>

Vladimir A. Lopyrev, otodus.obliquus@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3077-2795>

Vladimir B. Seltzer, seltservb@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0302-4222>

Abstract. The discovery of a tooth of the cow shark *Hexanchus microdon* (Ag., 1835) from carbonate deposits of the Karsun Formation in the 'Krasny Oktyabr' quarry (Volsk, Saratov Volga River Right Bank) is described. Based on the associated foraminifera complex, the stratigraphic position of the find was determined as Lower Maastrichtian, benthic foraminifera LC20 *Falsoplanulina multipunctata* Zone. It was calculated that the individual size of the described shark species *H. microdon* was 153–166 cm. This is the first record of the species in the region and in the Upper Cretaceous deposits of Russian Plate, which expands the paleobiogeographic range of the species.

Keywords: Neoselachii, Hexanchidae, *Hexanchus microdon*, tooth, Upper Cretaceous, Maastrichtian, Saratov Volga River Right Bank

Acknowledgments. The authors are grateful to Ilya P. Ryabov (Geological Faculty, Saratov State University) for processing the sample for microfauna and primary identification of the complex; Vladimir N. Benyamovsky for determining the accompanying foraminifera complex in 2016, which made it possible to accurately date the specimen SSU 155/102; Philip A. Trikolidi (Karpinsky Institute, St. Petersburg) for valuable remarks on the paper. The research was funded by Russian Foundation for Basic Research (RFBR) (project No. 14-05-000828-a).



For citation: Popov E. V., Lopyrev V. A., Seltzer V. B. On a record of cow shark' tooth (*Neoselachii*, *Hexanchidae*) from the Upper Cretaceous of Saratov Volga region. *Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences*, 2024, vol. 24, iss. 4, pp. 286–293 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2024-24-4-286-293>, EDN: VTAQXW

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

Введение

Современные многожаберные акулы (*Hexanchidae*) – небольшое семейство (3 рода и 4 вида¹) эласмобранхий, обитающих кругло-светно, но преимущественно на значительных глубинах в условиях континентальных и островных шельфов и склонов [1]; среди них встречаются довольно крупные формы – до 4.7 м в длину (*Hexanchus griseus*) [2]. В ископаемом состоянии их остатки, как и остатки других эласмобранхий, представлены преимущественно отдельными зубами, известными в геологической летописи начиная с синемюрского века ранней юры [3]. Очень редкие скелетные остатки гексанхид известны из верхнеюрских литографских известняков Баварии [4, 5] и верхнего мела Ливана [6, 7].

В России из отложений меловой системы зубы акул семейства *Hexanchidae* известны из некоторых удаленных друг от друга местонахождений: они обнаружены в Крыму [8, 9], где в настоящее время наиболее полно изучены [10, 11], а также на Сахалине [12]. В меловых отложениях эпиконтинентальных морей на Русской плите находки зубов многожаберных акул очень редки. Они представлены единичными экземплярами *Gladioserratus magnus* из верхнего сеномана Саратовской области [13, 14]. Ранее из сеномана этого региона также указывались находки зубов «*Notidanus* ex gr. *microdon*» [15], но они не были описаны и изображены, поэтому подтвердить определения невозможно. В связи с этим вызывает интерес находка зуба многожаберной акулы, принадлежащего роду *Hexanchus*, сделанная в 2015 г. в одном из цементных карьеров г. Вольска при палеонтолого-стратиграфических исследованиях, проводимых геологами Саратовского государственного университета (СГУ). Зуб хранится в коллекции Регионального музея Землеведения СГУ.

Материал и местонахождение

Описываемый зуб (экз. СГУ 155/102) был найден при ручном сборе фоссилий беспозвоночных из меловых пород в верхней части второго технологического уступа заброшенного цементного карьера «Красный Октябрь» (N 55 град. 01'09.22"; E 47 град. 19'42.20") в г. Вольске Саратовской области (рис. 1, сост. по: [16]). Этот карьер – одно из известных палеонтологических местонахождений в Саратовском Правобережье, где вскрывается карбонатный разрез интервала туронского-маастрихтского ярусов общей мощно-

стью более 70 м [17]. Разрез хорошо изучен [17–19]: здесь выделены отложения верхнемеловых банновской (турон), вольской (коньяк), сенгилеевской и терешкинской (кампан), карсунской и радищевской (маастрихт) свит [17]. Наибольшую мощность имеют отложения карсунской свиты (50.7 м), которые обнажаются на большей, верхней части карьера и охватывают 3 технологических яруса (уступа) карьера (V–VII). В отложениях этой свиты (рис. 2, слой 8) и был обнаружен описываемый зуб. В слое кроме зуба также были найдены аммониты: *Hoploscaphites constrictus* (Sowerby) и *Acanthoscaphites tridens* (Кнер), характерные для нижнего маастрихта.



Рис. 1. Обзорные схемы расположения карьера «Красный Октябрь»: а – административное положение г. Вольска (север Саратовского правобережья); б – расположение четырех карьеров в окрестностях г. Вольска. Карьер «Красный Октябрь» отмечен красной звездой (сост. по: [16]) (цвет онлайн)

Дополнительно обоснование возраста описываемого зуба акулы было сделано на основе изучения сопутствующей микрофауны. С образца мела, содержащего зуб, был срезан кусок породы и обработан по одной из методик выделения фораминифер – сплавления породы с глауберовой солью [21] (в качестве реагента использован

¹Иногда род *Hepranchias* с одним современным видом выделяется в отдельное семейство [3].

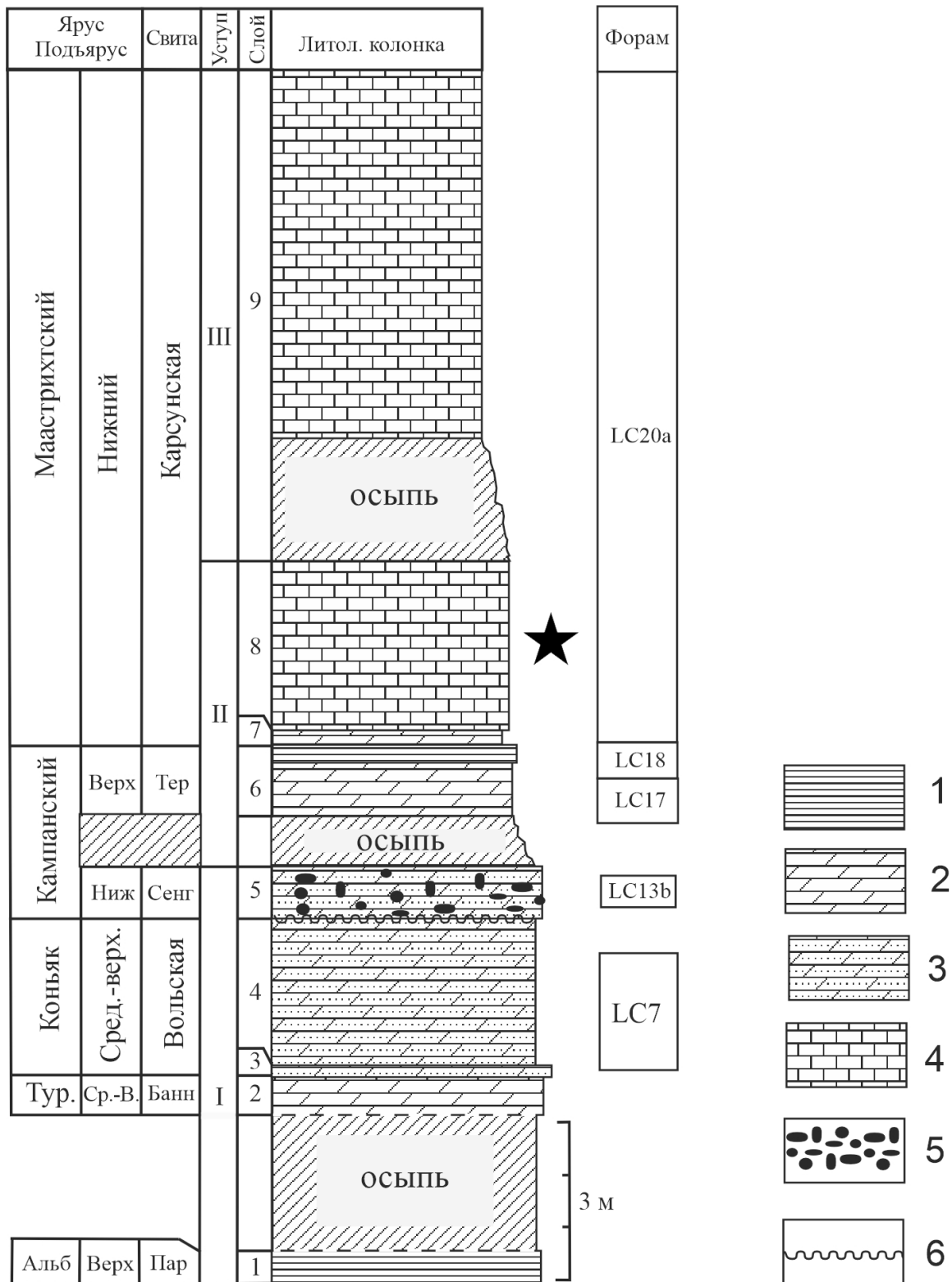


Рис. 2. Обобщённая литолого-стратиграфическая колонка верхней части разреза «Красный Октябрь» (сост. по: [17]) и стратиграфическое положение (звезда) описываемого зуба многожаберной акулы *Hexanchus microdon* (Agassiz, 1835) (экз. СГУ 155/102); Условные обозначения: 1 – глина; 2 – мергель; 3 – песчаный мергель; 4 – мел; 5 – желваки фосфоритов; 6 – поверхность размыва/твёрдое дно. Сокращения: Банн – банновская свита; Пар – пармоновская свита; Сенг – сенгилеевская свита; Тер – терешкинская свита; Форам – зоны по бентосным фораминиферам [20]



тиосульфат натрия). Материал по фораминиферам был определен В. Н. Беньямовским (ГИН РАН, г. Москва) как содержащий обедненный зональный комплекс нижнемаастрихтской зоны LC20 *Falsoplanulina multipunctata* (по [20]): *Lenticulina velascoensis* White, 1928, *Dentalina* sp., *Eponides* sp., *Stensioeina pommerana* Brotzen, 1936, *Cibicoides voltzianus* (d'Orbigny, 1840), *Cibicoides involutus* (Reuss, 1851), *Cibicoides bembix* (Marsson, 1878), *Gavelinella pertusa* (Marsson, 1878), *Brotzenella taylorensis* (Carsey, 1926), *Falsoplanulina multipunctata* (Bandy, 1951), *Coryphostoma incrassatum* (Reuss, 1851), *Coryphostoma crassum* (Vasilenko et. Myatlyuk, 1947), *Bolivinoidea miliaris* Hiltebrandt & Koch, 1950. Кроме фораминифер, микрофаунистическая проба содержала обломки створок раковин *Ostracoda*.

Зуб был дополнительно отпрепарирован механически иглами, а также с помощью бор-машины Proxxon Micromot FBS 240/E (Proxxon, Германия) и сфотографирован с использованием фотокамеры Nikon D5100 с макро-объективом Nikon Micro Nikkor 60 мм (Nikon, Япония) методом послойной съемки.

Систематическая часть

Система ископаемых эласмобранхий приводится по А. Каппетте [3]. Описательная терминология и система измерений зубов – по Ф. А. Триколиди [10, 11]: для ориентировки зуба при измерениях применяется усреднённая линия основания коронки – прямая, проведенная между границей коронки и корня с мезиальной стороны и границей коронки и корня с дистальной стороны. Замеры высоты корня и коронки, а также углов наклона зубцов проводились относительно этой линии, ориентированной горизонтально.

Класс Chondrichthyes Huxley, 1880
Подкласс Elasmobranchii Bonaparte, 1838
Когорта Euselachii Hay, 1902
Подкогорта Neoselachii Compagno, 1977
Отряд Hexanchiformes Buen, 1926
Подотряд Hexanchoides Garman, 1913
Семейство Hexanchidae Gray, 1851

Род *Hexanchus* Rafinesque, 1810
Hexanchus microdon (Agassiz, 1835)
1835–1843 *Notidanus microdon* – Agassiz: 1835, p. 3, pl. 27, fig. 1; 1843, p. 221, pl. 36, fig. 1–2.
1886 *Notidanus microdon* Ag. – Woodward: p. 213, pl. VI, fig. 10–15.
1890 *Notidanus microdon* Ag. – Davis: p. 380, pl. 38, fig. 4–7.
1894 *Notidanus microdon* Ag. – Woodward: p. 192, pl. V, fig. 7–8.
1902 *Notidanus microdon* Ag. – Leriche: p. 102, pl. III, fig. 1–2.
1912 *Notidanus microdon* Ag. – Woodward: p. 222, pl. XLVII, fig. 1–6.
1952 *Notidanus (Hexanchus?) microdon* Ag. – Arambourg: p. 40, pl. 1, fig. 1–55.

1977 *Notidanus (Hexanchus?) microdon* Ag. – Herman: p. 98, pl. 3, fig. 7.
1995 *Hexanchus* spp. – Siverson: p. 3, fig. 2D–F.
1996 *Hexanchus microdon* (Ag.) – Case: p. 3, pl. 1, fig. 3–4.
1996 *Hexanchus* sp. – Case: p. 3, pl. 1, fig. 1–2, 5.
2014 *Hexanchus microdon* (Ag.) – Adolfsen & Ward: p. 596, fig. 2S–Y.
2015 *Hexanchus microdon* (Ag.) – Adolfsen & Ward: p. 316, fig. 2H–I.
2021 *Hexanchus microdon* (Ag.) – Cappetta, Morrison & Adnet: p. 10, fig. 8A–Q.

Материал: экз. СГУ 155/102, нижний левый боковой зуб; карьер «Красный Октябрь», г. Вольск, Вольский район, Саратовская область; зона бентосных фораминифер LC20, карсунская свита, нижний маастрихт, верхний мел. Сборы В. Б. Сельцера, 2015 г.

Описание: Нижний левый боковой зуб с частично утраченным мезиально-базальным краем корня (рис. 3). Ширина зуба (TW) – 20 мм, высота (TH) – 9.5 мм. При этом на высоту коронки (H) приходится 4.5 мм, а на высоту корня (h) – 5 мм (реальная высота корня могла быть несколько больше, так как его крайняя мезио-базальная часть отсутствует и промер проводился по самой широкой сохранившейся части).

Коронка состоит из главной вершины с мезиальной зазубренностью и дистальных зубцов. Главная вершина относительно невысокая, наклонена дистально под углом 43° относительно усредненной линии основания коронки. Её мезиальный режущий край дугообразно выпуклый, дистальный – практически прямой. На мезиальном крае имеется зазубренность, занимающая около половины его длины. Зазубренность неравномерная по размеру, всего насчитывается 9 зубчиков, большинство из них хорошо развитые, низкие, загнутые дистально, но есть и редкие мелкие.

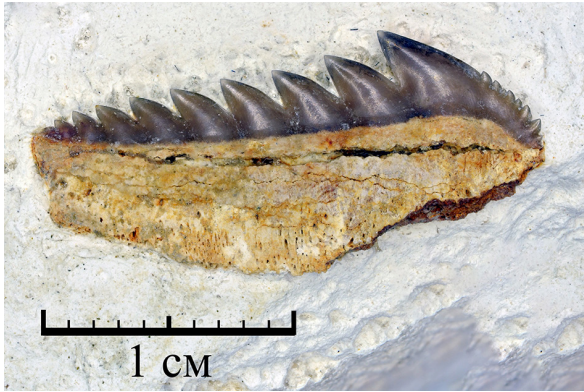
Имеется 8 нормально развитых дистальных зубцов и еще один последний (девятый), редуцированный до низкого «гребешка». Остальные 8 зубцов сходны по морфологии, хорошо развитые, постепенно уменьшаются в размере в дистальном направлении. Угол наклона дистальных зубцов остается относительно постоянным, составляя 39–41° (у большинства зубцов 40°). Их мезиальный режущий край отчетливо дугообразно выпуклый, дистальный – от практически прямого на первых зубцах до слабо выпуклого на наиболее дистальных (кроме последнего, слабовыраженного).

Главная вершина и зубцы слабо выпуклые с лабиальной стороны (лингвальная закрыта породой). Граница коронки и корня лабиально в целом имеет дугообразную форму, выгнутую в апикальном направлении; при этом наиболее выпуклая часть этой дуги располагается под главной вершиной, мезиально граница коронки и корня спускается круто, а дистально – очень полого.

Корень лабио-лингвально уплощенный, в своей сохранившейся части относительно невысокий



(и исходя из пропорций сохранившейся части корня, вряд ли был значительно выше). Высота корня плавно уменьшается в дистальном направлении. Васкуляризация корня представлена многочисленными эллипсоидными питательными отверстиями и щелевидными каналами, расположенными вертикально; все эти элементы преимущественно расположены в нижней половине корня.



а



б

Рис. 3. Зуб многожаберной акулы *Hexanchus microdon* (Agassiz, 1835), экз. СГУ 155/102; верхний мел, нижний маастрихт, карсунская свита; карьер «Красный Октябрь», г. Вольск, Саратовская область: а – общий вид зуба на куске мела; б – деталь строения мезиальной части коронки (увеличено) (цвет онлайн)

Размеры, мм ² :	TW	TH	H	h
Экз. СГУ 155/102	20	9.5	4.5	5

Сравнение: В верхнемеловых отложениях отмечается [3] присутствие всего двух видов рода *Hexanchus*: *Hexanchus microdon* (Agassiz, 1835) и *Hexanchus gracilis* (Davis, 1887). При

этом диагностика ископаемых видов затрудняется, с одной стороны, довольно консервативной морфологией зубов, а с другой стороны, – еще недостаточно изученной онтогенетической и половой изменчивостью, проявляющейся в вариации развитости мезиальной зазубренности, главной вершины и количества дистальных зубцов [22, 23]. Как правило, в качестве отличительных признаков указанных двух видов использовалось максимальное количество дистальных зубцов (для нижних боковых зубов до 10 у *H. microdon*, до 6 у *H. gracilis*) [24, 25], а также отсутствие мезиальной зазубренности у *H. gracilis* [6]. Дополнительно указывалось на большие размеры и лучшую развитость главной вершины у *H. microdon* [24]. Эти признаки, как известно к настоящему времени благодаря изучению зубов современных представителей рода [22], меняются в зависимости от возраста или пола акулы. Было выдвинуто предположение, что *H. gracilis* является, таким образом, младшим синонимом *H. microdon* [23, 25], а отличия между ними связаны с возрастной и половой гетеродонтностью. Мы придерживаемся этого предположения до получения новых данных и проведения полноценной ревизии. Независимо от этого, описываемый образец из г. Вольска хорошо соотносится с *H. microdon* и по количеству дистальных зубцов (8) и по своим крупным размерам (ширина зуба 20 мм). К сожалению, сведения о размерах зубов *H. gracilis* немногочисленны, даже несмотря на то, что размер иногда использовался в качестве их отличительной особенности от *H. microdon* [24]. Нижние зубы голотипа из сантона Ливана, согласно описанию, достигают около 7.62 мм [6]. По нашим данным, ширина наиболее крупных нижнебоковых зубов еще одного образца *H. gracilis* из того же местонахождения составляет 6–7 мм (замерена по фотографии, сделанной первым автором с образца в Национальном Музее Естественной истории, Париж), но изменчивость этой характеристики между особями все еще слабо изучена.

Кроме описанных выше видов, в верхнем мелу (кампане) Восточной Азии (о. Сахалин и Япония) также отмечались находки представителей рода *Hexanchus*, определенные как *Hexanchus* sp., *H. microdon* или *H. cf. microdon* [12, 26, 27]. От зуба из маастрихта г. Вольска и в целом от вида *H. microdon* зубы восточноазиатских представителей рода отличаются по своим пропорциям – они более короткие, а их корни более высокие. Возможно, имеет смысл их обособить в отдельную группу, на что указывают некоторые авторы [12].

Замечания. Номинальный вид *Notidanus microdon* Agassiz, 1835 был описан по трем нижнечелюстным зубам из верхнего мела Англии, без более точной стратиграфической и географической привязки [28, 29]; изображения типовой

²Ширина зуба (TW), высота зуба (TH), высота коронки (H), высота корня (h).



серии довольно плохого качества и, по всей видимости, не очень точны. В связи с этим в последнее время указывается на необходимость изучения новых образцов более хорошей сохранности для более точного понимания морфологических особенностей вида [30], с чем можно полностью согласиться. Тем не менее, после описания вида были опубликованы дополнительные изображения образцов из мела Англии [31, 32], и к *H. microdon* стали относить почти все зубы этого рода из верхнего мела-палеоцена (а в Северной Африке – вплоть до нижнего эоцена) [24, 33–36]. Это название употребляется и в современных работах [23, 2, 30], хотя справедливо указывается на широкий стратиграфический интервал распространения этого вида и необходимость его ревизии [25, 30]. Не исключено, что в результате ревизии будет установлено наличие нескольких видов *Hexanchus* в мелу, и объединение их на настоящий момент в вид *H. microdon* в определенной мере условно.

Распространение: верхний мел-нижний палеоцен (датский ярус) Западной Европы [23–25, 31–34], верхний мел (кампанский ярус) – нижний палеоцен (датский ярус) Северной Америки [30, 36], верхний мел (маастрихтский ярус) – нижний эоцен (ипрский ярус) Северной Африки [35]; маастрихт Саратовского Поволжья.

Обсуждение

Благодаря исследованиям зубов современных представителей рода *Hexanchus* [22] к настоящему времени известна значительная гетеродонтность, характерная для этих акул. Появление таких данных позволяет палеоихтиологам делать определенные выводы и относительно ископаемого материала. Так, оказалось что эоценовые виды *H. agassizi* Cappetta, 1976, *H. collinsonae* Ward, 1979 и *H. hookeri* Ward, 1979, описывавшиеся как принадлежащие двум разным группам («гризиформной» – с менее выраженной главной вершиной и мезиальной зазубренностью, и «витулиформной» – с более выраженной главной вершиной и мезиальной зазубренностью) являются синонимами. В действительности их морфологические различия связаны с онтогенетической изменчивостью и укладываются в рамки вариабельности одного вида [22]. Позднее, на основании данных об изменчивости зубов современных гексанхусов, было высказано предположение о синонимии *H. microdon* и *H. gracilis* [23, 25].

Перечислим основные признаки, по которым проявляется вариативность морфологии нижних, наиболее характерных и хорошо известных в палеонтологической летописи зубов *Hexanchus*, согласно [22].

1. Размер (в первую очередь – ширина) зубов. Этот фактор закономерно коррелирует с размером акулы, а при рассмотрении разных видов и родов многожаберных акул – также с количеством зубов

в челюсти, т. е. отражает расширение челюсти при росте в зависимости от зубной формулы. У *H. microdon* различие в ширине нижних боковых зубов также значительное: от 9–10 мм [30] до максимального размера около 23 мм [23]. Описываемый в данной работе зуб из маастрихта г. Вольска (шириной 20 мм), таким образом, близок к максимальному размеру.

2. Количество зубцов возрастает с увеличением размеров акулы. Этот показатель рассматривается [22] как наиболее оптимально подходящий для вычисления предположительной длины тела акулы, исходя из отношения количества зубцов на единицу ширины зуба. На нижних боковых зубах *H. microdon* количество дистальных зубцов достигает от 5–6 на наиболее мелких зубах [30] до 9–10 у самых крупных и широких зубов [23, 35]. Зубы типовой серии этого вида [28, 29], судя по оригинальным изображениям, насчитывают от 4 до 5 дистальных зубцов, а дополнительные материалы из верхнего мела Англии, приведенные Вудвордом [31], – 5–9 зубцов. Таким образом, образец из г. Вольска характеризуется довольно большим количеством дистальных зубцов (8).

3. Развитость высокой главной вершины по сравнению с дистальными зубцами и ее мезиальной зазубренности связана со зрелостью акулы и увеличением ее размеров. Самцы *Hexanchus* достигают зрелости раньше самок (при меньшей длине), соответственно, развитая главная вершина с мезиальной зазубренностью у них может появляться раньше (на меньших по размеру зубах). Для большинства изображенных зубов *H. microdon* характерно наличие мезиальной зазубренности [23–25, 28, 29, 31–33]. При этом главная вершина у *H. microdon* может быть как удлинненной, так и менее выраженной по высоте – скорее всего, это связано с положением зубов в челюсти или с полом акулы. В то же время мелкие зубы, отнесенные к этому виду [30], лишены мезиальной зазубренности, либо она слабо выражена.

Таким образом, зуб *H. microdon*, описываемый в данной работе, принадлежит зрелой и довольно крупной особи, видимо, достигавший размеров, близких к максимальным для данного вида. Это можно дополнительно показать расчетами примерного размера акулы, используя известные для современных акул рода *Hexanchus* отношения между количественными параметрами зубов и размером особи [22, 37].

Как уже указывалось выше, существует корреляция между шириной нижних боковых зубов (TW) *Hexanchus* и длиной акулы (SL). Для современного *H. nakamurai* (вида, наиболее морфологически близкого с *H. microdon* [25]) она определяется формулой: $SL \text{ (см)} = 65.1 \times TW \text{ (см)} + 23.1$ [Adnet, 2006].

Исходя из этой формулы, длина *Hexanchus* из маастрихта г. Вольска с зубом шириной 2 см предположительно должна составлять 153.3 см. Учитывая максимальную известную ширину зуба



H. microdon (2.3 см [23]), максимальный размер этой акулы должен составлять 172.8 см, что несомненно больше вольского гексанхида. Однако применение описанной формулы для ископаемых гексанхид довольно условно, так как ширина зуба зависит не только от длины акулы, но и от количества зубов (неизвестного для ископаемых форм).

Существует и другая, более оптимальная для современных и ископаемых гексанхусов формула, не зависящая от количества зубов и, соответственно, от конкретного вида [37]. Она отражает взаимосвязь длины тела акулы (SL) и отношения (R) количества вершин к ширине зуба в см (в данной формуле также используются нижние боковые зубы):

$$SL \text{ (см)} = 1847.86 \times (R)^{-1.6},$$

где R – количество вершин (включая главную вершину и дистальные зубцы)/ширина зуба (TW) (см) [22, 37]. Для зуба из г. Вольска с 9 нормально развитыми вершинами $R = 4.5$, рассчитанная длина акулы составляла соответственно около 166.5 см. В то же время размер *H. microdon* с зубом максимальной ширины 2.3 см, 11 вершинами, R около 4.783, достигал около 151 см.

Заключение

Описан зуб многожаберной акулы *Hexanchus* из карсунской свиты (маастрихтский ярус, зона бентосных фораминифер LC20) карьера «Красный Октябрь» у г. Вольска, Саратовской области. Он представляет собой первую находку рода в маастрихте Поволжья и Русской плиты в целом и первую достоверную и подробно описанную находку рода в верхнем мелу этой территории. Данный зуб отнесен к виду *H. microdon* (Ag., 1835), единственному в позднем мелу, для которого характерны отмеченные на вольском образце относительно крупные размеры (ширина зуба 2 см) и большое количество дистальных зубцов (8 штук). Тем не менее, данный широко цитируемый вид с весьма широким стратиграфическим распространением и недостаточно изученным типовым материалом требует ревизии, и пока она не проведена, такое видовое определение в некоторой степени условно.

Распознавание ископаемых видов рода *Hexanchus* затрудняется также значительной гетеродонтностью (в том числе онтогенетической), характерной для их зубной системы. С учетом данных о гетеродонтности современных представителей рода предположено, что описываемый зуб принадлежал зрелой, довольно крупной особи, размер которой оценивается разными методами около 153–166 см (последнее число может считаться более достоверным).

В целом с учетом вариабельности зубов современных *Hexanchus* изучение палеонтологического материала лучше проводить на основании крупных выборок зубов, однако такое возможно далеко

не всегда, особенно учитывая относительную редкость находок данного рода. Таким образом, и единичные находки представляют интерес и должны быть подробно описаны и, насколько это возможно, проанализированы.

Библиографический список

1. Нельсон Д. С. Рыбы мировой фауны : пер. 4-го перераб. англ. изд. / предисловие и толковый словарь Н. Г. Богуцкой, А. М. Насеки, А. С. Герда. М. : Книжный дом «Либроком», 2009. 880 с. EDN: QKSLQX
2. Compagno L. J. V. FAO species catalogue. Sharks of the world an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date // FAO Fisheries Synopsis. 1984. № 125, Vol. 4. 249 p.
3. Cappetta H. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. Munich : Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2012. 512 p.
4. Kriwet J., Klug S. Late Jurassic selachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from southern Germany: Re-evaluation on taxonomy and diversity // Zitteliana. 2004. Vol. 44. P. 67–95. <https://doi.org/10.5282/ubm/epub.11945>
5. Villalobos-Segura E., Stumpf S., Türtscher J., Jambura P. L., Begat A., López-Romero F. A., Fischer J., Kriwet J. A Synoptic Review of the Cartilaginous Fishes (Chondrichthyes: Holocephali, Elasmobranchii) from the Upper Jurassic Konservat-Lagerstätten of Southern Germany: Taxonomy, Diversity, and Faunal Relationships // Diversity. 2023. Vol. 15. P. 1–70. <https://doi.org/10.3390/d15030386>, EDN: WAQEPG
6. Davis J. W. The fossil fishes of the chalk of Mount Lebanon, in Syria // Scientific Transactions of the Royal Dublin Society. 1887. Series 2, vol. 3. P. 457–636.
7. Cappetta H. Les Sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. I. Requins // Palaeontographica, Abt. A. 1980. Vol. 168, № 1–4. P. 69–148.
8. Найдин Д. П., Алексеев А. С. Разрез отложений сеноманского яруса междуречья Качи и Бодрака (Крым) // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. 1980. Вып. 4. С. 11–25.
9. Новиков И. В., Златински В. Д., Энгельман Ф. О находках меловых и палеоценовых позвоночных в восточной части Бахчисарайского района (Крым) // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. 1987. Вып. 1. С. 109–110.
10. Триколиди Ф. А. Гребнезубые акулы (Hexanchiformes) из меловых отложений Крыма // Труды Зоологического института РАН. 2014. Т. 318, № 1. С. 76–97. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2014.318.1.76>, EDN: SAMAEF
11. Триколиди Ф. А. Эласмобранхии мела и нижнего палеоцена Крыма : дис. ... канд. геол.-минерал. наук. СПб., 2022. 194 с. EDN: DVGKPT
12. Триколиди Ф. А., Назаркин М. В. Новые данные по зубам гребнезубых акул (Hexanchiformes) из меловых отложений острова Сахалин (Россия) // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320, № 1. С. 66–70. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2016.320.1.66>, EDN: VSLYYB



13. Бирюков А. В. О стратиграфическом значении элазмобранхий (*Chondrichthyes*, *Elasmobranchii*) в сеномане Правобережного Поволжья // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2018. Т. 18, вып. 1. С. 27–40. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2018-18-1-27-40>, EDN: YPCDUJ
14. Бирюков А. В. Элазмобранхий сеномана Поволжья: разнообразие, палеобиогеография и стратиграфическое значение : дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Саратов, 2023. 350 с.
15. Гликман Л. С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М. : Наука, 1980. 248 с.
16. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 200 000. Серия Средневолжская. Лист N-38-XXXVI (Балаково). Объяснительная записка / сост. С. М. Демченко, С. П. Мельникова, Т. Б. Орлова. СПб. : Изд-во С.-Петерб. картфабрики ВСЕГЕИ, 2001. 67 с.
17. Олферьев А. Г., Сельцер В. Б., Алексеев А. С., Амон Э. О., Беньямовский В. Н., Иванов А. В., Овечкина М. Н., Харитонов В. М. Верхнемеловые отложения севера Саратовской области. Статья 3. Биостратиграфическое расчленение разреза карьера «Красный октябрь» на южной окраине г. Вольска // Бюл. МОИП, отд. Геол. 2014. Т. 89, вып. 6. С. 45–76.
18. Сельцер В. Б., Иванов А. В. Атлас поздне меловых аммонитов Саратовского Поволжья. М. : Книжный дом «Университет», 2010. 152 с. EDN: QKTCKR
19. Первушов Е. М., Сельцер В. Б., Калякин Е. А., Мусатов В. А., Ермохина Л. И., Ильинский Е. И., Лопырев В. А., Романов Н. С., Худяков Д. В., Воронков И. Р. Фаунистический комплекс пограничных интервалов маастрихта – палеоцена Вольской впадины // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2019. Т. 19, вып. 2. С. 109–126. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2019-19-2-109-126>, EDN: CEKWPA
20. Беньямовский В. Н. Схема инфразонального биостратиграфического расчленения верхнего мела Восточно-Европейской провинции по бентосным фораминиферам. Статья 2. Сантон – маастрихт // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2008. Т. 16, № 5. С. 62–74.
21. Воронкова Е. А. Обзор методик извлечения известковых микрофоссилий из пород различного литологического состава // Недра Поволжья и Прикаспия. 2008. № 71. С. 6–15.
22. Adnet S. Biometric analysis of the teeth of fossil and Recent hexanchid sharks and its taxonomic implications // Acta Palaeontologica Polonica. 2006. Vol. 51, № 3. P. 477–488.
23. Adolfssen J., Ward D. J. Crossing the boundary: An elasmobranch fauna from Stevns Klint, Denmark // Palaeontology. 2014. Vol. 57, № 3. P. 591–629. <https://doi.org/10.1111/pala.12079>, EDN: SRKLYT
24. Herman J. Les Sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale // Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique. 1977. № 15. P. 1–401.
25. Adolfssen J., Ward D. J. Neoselachians from the Danian (Early Paleocene) of Denmark // Acta Palaeontologica Polonica. 2015. Vol. 60, № 2. P. 313–338. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0123>
26. Uyeno T. On Cretaceous and Tertiary Fish Remains from the Hidaka and Yubari Districts in Hokkaido, Japan // Memoirs of the National Science Museum. 1972. Vol. 5. P. 223–225.
27. Uyeno T., Minakawa T., Matsukawa M. Upper Cretaceous Elasmobranchs from Matsuyama, Ehime Prefecture, Japan // Bulletin of the National Science Museum, Ser. C. 1981. Vol. 7, № 2. P. 81–87.
28. Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles, 5th livraison. Neuchâtel, 1835.
29. Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles, 15th and 16th livraisons. Neuchâtel, 1843.
30. Cappetta H., Morrison K., Adnet S. A shark fauna from the Campanian of Hornby Island, British Columbia, Canada: An insight into the diversity of Cretaceous deep-water assemblages // Historical Biology. 2021. Vol. 33, № 8. P. 1121–1182. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1681421>, EDN: EYBZDP
31. Woodward A. S. On the palaeontology of the selachian genus *Notidanus* Cuvier // Geological Magazine. 1886. Vol. 3, № 6. P. 253–259.
32. Woodward A. S. Notes on the sharks' teeth from British Cretaceous formations // Proceedings of the Geologists' Association. 1894. Vol. 13, № 6. P. 190–200. [https://doi.org/10.1016/S0016-7878\(94\)80009-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7878(94)80009-4)
33. Davis J. W. On the fossil fish of the Cretaceous formations of Scandinavia // Scientific Transactions of the Royal Dublin Society. 1890. Series 2, vol. 4. P. 363–434.
34. Leriche M. Révision de la faune ichthyologique des terrains créacés du Nord de la France // Annales de la Société Géologique du Nord. 1902. Vol. 31. P. 87–154.
35. Arambourg C. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie) // Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc. 1952. № 92. P. 1–372.
36. Case G. R. A new selachian fauna from the Lower Hornestown Formation (Early Paleocene/Montian) of Monmouth County, New Jersey // Palaeontographica, Abt. A. 1996. Vol. 242, № 1–3. P. 1–14.
37. Adnet S., Martin R. A. Increase of body size in sixgill sharks with change in diet as a possible background of their evolution // Historical Biology. 2007. Vol. 19, № 4. P. 279–289. <https://doi.org/10.1080/08912960701194461>, EDN: MLQWCB

Поступила в редакцию 11.07.2024; одобрена после рецензирования 06.09.2024; принята к публикации 27.09.2024; опубликована 29.11.2024

The article was submitted 11.07.2024; approved after reviewing 06.09.2024; accepted for publication 27.09.2024; published 29.11.2024