

На правах рукописи

ПОПОВ Евгений Валериевич

**МЕЛОВЫЕ И ПАЛЕОЦЕНОВЫЕ ХИМЕРОВЫЕ
РЫБЫ (HOLOSERNALI, CHIMAEROIDEI)
ЮГА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

**(морфология, система, стратиграфическое
распространение)**

25.00.02 — Палеонтология и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Саратов — 2004

Работа выполнена на кафедре исторической геологии и палеонтологии Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского

Научные руководители: доктор геолого-минералогических наук, профессор Очев В. Г. (СГУ);
доктор биологических наук *Сычевская Е. К.* (ПИН РАН, Москва).

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, член-корреспондент РАН *Воробьева Э. И.* (ИПЭЭ РАН, Москва)
доктор геолого-минералогических наук, профессор *Миних М. Г.* (СГУ)

Ведущая организация: Геологический институт РАН, Москва

Защита состоится "28" мая 2004 г. в 14.00 часов на заседании Диссертационного совета Д 212. 243. 08 в Саратовском государственном университете им. Н. Г. Чернышевского в аудитории 53 первого учебного корпуса по адресу: 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83, СГУ, геологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского.

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью организации, просим направлять по адресу: 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83, СГУ, геологический факультет, Ученому секретарю Диссертационного совета Д 212.243.08 *Г. В. Кулевой*.

Автореферат диссертации разослан "_____" апреля 2004 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
доктор геолого-минералогических наук



Г. В. Кулева

Актуальность исследований. Химеры подотряда *Chimaeroidei* – небольшая группа хрящевых рыб. В их анатомии как бы смешаны признаки хрящевых и костных рыб, что наряду с их необычным обликом получило отражение в названии первого описанного в этой группе рода (*Chimaera* Linnaeus, 1758) – впоследствии распространенном на всю группу. В современных океанах, преимущественно на больших глубинах, обитает всего 33 вида химер, классифицированных в 3 семейства и 6 родов (Didier, 1995). В юрских, меловых и палеогеновых эпиконтинентальных морях мира эти рыбы были распространены географически шире и систематически были более разнообразны. В геологической летописи (нижняя юра – современность) их остатки представлены отдельными зубными пластинами или фрагментами зубного аппарата, головными шипами (лобные класперы) и шипами спинного плавника (ихтиодорулиты), редкими отпечатками яйцевых капсул и чрезвычайно редкими находками скелетов (Stahl, 1999; и др.). Ввиду такой выборочности остатков система группы строится в основном на морфологии зубных пластин. Большинство работ по химерам ограничивается лишь описанием отдельных таксонов, без углубленного анализа морфологии и изменчивости зубных пластин и зубного аппарата в целом. Это затрудняло понимание эволюции и филогении химер и привело к мнению о стратиграфической бесперспективности их остатков. Между тем накопленный к настоящему моменту материал позволяет по-иному взглянуть на проблему и существенно пересмотреть морфологию, систему и историю развития *Chimaeroidei*, а также экологию группы и ее стратиграфическое значение.

Цель работы. Изучение систематического разнообразия химеровых рыб подотряда *Chimaeroidei* в мелу и палеоцене юга Европейской России; выяснение особенностей морфологии их зубного аппарата (включая выявление диагностически значимых черт и анализ изменчивости); исследование стратиграфического распространения таксонов.

Основные задачи: (1) изучение меловых и палеоценовых разрезов Поволжья и юга Центральной России (Белгородская область), с целью выявления в них остатков химер и сбора дополнительного серийного материала; (2) обобщение накопленных данных о местонахождениях остатков химер в Поволжье; (3) детальное изучение морфологии зубных пластин химер; (4) унификация описательной терминологии, используемой ранее для этих скелетных остатков и введение новых терминов; (5) разработка методики изучения зубного аппарата химер с учетом основных проявлений его возрастной и индивидуальной изменчивости; (6) анализ таксономического значения отдельных признаков; (7) систематическое определение исследованного материала, включая ревизию ряда известных таксонов и описание новых; (8) анализ стратиграфического распространения отдельных таксонов, выявление их биостратиграфической ценности и возможностей использования для целей региональной стратиграфии и корреляции; (9) выявление этапности истории группы в региональном и глобальном аспектах; (10) реконструкция вероятных филогенетических взаимоотношений внутри подотряда *Chimaeroidei*; уточнение системы подотряда; (11) изучение особенностей палеоэкологии; (12) изучение закономерностей захоронения остатков химер.

Научная новизна: (1) разработана и впервые широко использована методика построения онтогенетических рядов для выявления возрастных изменений и индивидуальной изменчивости зубных пластин химер с использованием разработанного автором коэффициента «выбранной ширины». Выявлены основные закономерности возрастных изменений. Детально изучена морфология зубного аппарата мел-палеоценовых химер Поволжья и юга Центральной России; (2) обобщены данные по возрастным изменениям и индивидуальной изменчивости зубного аппарата для многих таксонов, что способствовало уточнению их объема и систематического положения; (3) впервые установлено таксономическое разнообразие химер из меловых и палеоценовых от-

ложений Поволжья и юга Центральной России с выделением новых таксонов: 1 семейства, 1 рода и 7 видов; (4) впервые предложена система подотряда Chimaeroidei, базирующаяся на комплексном изучении морфологии и возрастных изменений отдельных зубных пластин и всего зубного аппарата, а также на данных по анатомии современных представителей группы; (5) предложено (в соавторстве) выделение серии местных стратиграфических подразделений для верхнемеловых отложений Поволжья. Некоторые виды химер предложены в качестве руководящих для «слоев с фауной» и включены в состав соответствующих возрастных комплексов органических остатков; (6) установлено, что в эволюции химер существенную роль играл педоморфоз.

Теоретическое и практическое значение. В теоретическом плане проведенные исследования значительно расширяют представления о таксономическом разнообразии ихтиофауны мела-палеоцена Поволжья и юга Центральной России (Белгородская область), в первую очередь для интервала альб (нижний мел) – танет (палеоцен). Выявление автором закономерностей возрастных изменений и индивидуальной изменчивости зубных пластин вместе с разработкой для них диагностических критериев создают надежную основу для таксономической ревизии материалов по ископаемым химерам, хранящихся в музеях разных стран мира. Открытие широкого распространения в эволюции химер педоморфоза и параллелизмов позволяет использовать группу как объект изучения этих эволюционных явлений среди рыб.

В практическом плане результаты нашли применение при биостратиграфических исследованиях и при создании местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений Поволжья. Результаты исследования могут быть также использованы в университетских курсах по палеонтологии, зоологии и биоэкологии.

Исходные материалы и личный вклад автора. Работа выполнена на кафедре исторической геологии и палеонтологии Саратовского государственного университета. В диссертации использован материал из коллекций СГУ, большая часть которого была собрана автором в течение последних 16 лет, а также любезно предоставленные для изучения или переданные в дар находки коллег-геологов, краеведов, коллекционеров-любителей и юных геологов. Дополнительно были изучены коллекции остатков химер, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН (г. Москва), Музее естественной истории Москвы и центральных регионов России отдела палеонтологии МосГорСЮН, Центральном научно-исследовательском геолого-разведочного музея (г. Санкт-Петербург), Британском Музее Естественной Истории (Лондон), Музее Оксфордского Университета (Оксфорд, Великобритания) и Волгоградском краеведческом музее, а также материалы частных коллекций. Кроме того, были просмотрены челюстные материалы по современным химерам в Зоологическом Музее СГУ, Зоологическом Институте РАН (Санкт-Петербург), а также челюсти современных химер *Hydrolagus colliei*, любезно переданные для изучения Американским Музеем Естественной Истории (Нью-Йорк, США) и лично Доминик Дидье (Филадельфия, США). В целом, автором было изучено более 5000 экз. зубных пластин химер, их головные и плавниковые шипы.

Объем и структура работы. Диссертация общим объемом 440 страниц состоит из введения, 8 глав, заключения, списка литературы и 3 приложений. Список литературы содержит 171 отечественных и 169 зарубежных источников. Приложения включают: (1) список из 57 местонахождений остатков химер на юге Европейской России, с комментариями; (2) список 145 сокращений морфологических терминов и их английских эквивалентов; (3) 31 палеонтологическая таблица (всего – 530 фотографий) и объяснения к ним. Работа иллюстрирована 83 рисунками и 7 текстовыми таблицами. Структура автореферата соответствует структуре диссертации.

Защищаемые положения.

1. Систематическое разнообразие химеровых рыб подотряда Chimaeroidei из мелопалеоцена юга Европейской России включает: 2 надсемейства, 4 семейства (одно выделено автором: *Ischyodidae* fam. nov.), 11 родов (1 выделен автором: *Wardodus* gen. nov.), 22 вида (7 выделено автором: *Callorhinchus lomonossovi* sp. nov. (верх. альб), *Ischyodus nessovi* sp. nov. (верх. альб – ниж. сеноман), *Ischyodus volgensis* sp. nov. (маастрихт), *Wardodus kokhani* gen. et sp. nov. (верх. альб – ниж. сеноман), *Amylodon karamysh* Aver. et Popov, 1995 (кампан), *Edaphodon eolucifer* Popov et Yarkov, 2001 (маастрихт), *Belgorodon itiliensis* sp. nov. [даний]), а так же 8 видов, относимых к родам *Callorhinchus* (1), *Ischyodus* (1), *Elasmodus* (1), *Wardodus* (1), *Edaphodon* (1 вид), *Harriotta* (3), рассматриваемых пока в открытой номенклатуре. Кроме того, одна форма (*Ischyodidae* gen. et sp. indet.) имеет неясное родовое положение.

2. Мел-палеоценовая история подотряда Chimaeroidei в пределах юга Европейской России включает два этапа: альб-сеноманский и сантон-палеоценовый. Уточнение стратиграфического распространения таксонов в этом возрастном интервале выявило следующие закономерности: а) максимальное богатство альб-сеноманского комплекса, включающего роды *Edaphodon*, *Ischyodus*, *Callorhinchus*, *Brachymylus*, *Elasmodectes*, *Lebediodon*, *Belgorodon*, *Elasmodus*, *Wardodus* gen. nov., б) исчезновение в сеномане *Brachymylus*, *Lebediodon*, *Belgorodon*, в туроне – *Elasmodectes*, и появление в кампане рода *Amylodon*; в) рубеж верхнего мелопалеоцена показывает изменения лишь на видовом уровне; в этом интервале возможно выделение «слоев с *Ischyodus latus*» (средний – верхний сеноман), «слоев с *Ischyodus bifurcatus*» (кампан) и «слоев с *Ischyodus dolloi*» (даний – зеландий); г) некоторые виды (*Elasmodectes kiprijanoffi*, *E. mantelli*, *Edaphodon eolucifer*, и др.) использованы для палеонтологического обоснования (в составе характерных комплексов органических остатков) местной стратиграфической схемы.

3. Наиболее полное обоснование системы подотряда Chimaeroidei должно учитывать данные, касающиеся как строения всего зубного аппарата, так и отдельных зубных пластин (их общей морфологии, структуры ткани и возрастных изменений). На этой основе предлагается следующий ревизованный состав подотряда:

Надсемейство *Callorhynchoidea* Garman, 1901 в составе сем. *Callorhynchidae* Garman, 1901 с родами *Callorhinchus* Lacepede, 1798, *Brachymylus* Woodward, 1892, *Pachymylus* Woodward, 1892, *Paracallodus* gen. nov., ? *Eomanodon* Ward & Duffin, 1989, ? *Bathyteristes* Duffin, 1995.

Надсемейство *Chimaeroidea* Bonaparte, 1831 в составе 4 семейств: сем. *Ischyodidae* fam. nov. с родами: *Ischyodus* Egerton, 1843, *Elasmodus* Egerton, 1843, *Amylodon* Storms, 1894, *Wardodus* gen. nov., *Lebediodon* Nessov & Averianov, 1996, *Harpiodon* gen. nov., *Elasmodectes* Newton, 1878, ? *Ptyctoptichion* Lees, 1986, ? *Paredaphodon* Casier, 1966; сем. *Edaphodontidae* Owen, 1846 с родами: *Edaphodon* Buckland, 1838, *Leptomylus* Cope, 1869; сем. *Rhinochimaeridae* Garman, 1901 (подсем. *Rhinochimaerinae* Didier, 1995: *Rhinochimaera* Garman, 1901; подсем. *Harriottinae* Gill, 1898: *Harriotta* Goode et Bean, 1895, *Neoharriotta* Bigelow et Schroeder, 1950, *Belgorodon* Nessov et Averianov, 1996; сем. *Chimaeridae* Bonaparte, 1831 с родами *Chimaera* Linnaeus, 1758 и *Hydrolagus* Gill, 1862.

Роды *Ganodus* Agassiz, 1843 и *Dardasodus* Averianov, 1991 сведены с синонимиию рода *Ischyodus*, а *Stoilodon* Nessov & Averianov, 1996 – в синонимиию рода *Elasmodectes*. Существенно пересмотрен объем родов *Ischyodus*, *Edaphodon*, *Brachymylus* и ряда видов, а также семейственное положение некоторых родов.

4. В морфогенезе родов *Ischyodus* и *Edaphodon* в мелу-палеоцене прослеживается

ся периодическая смена направления развития специфических особенностей зубного аппарата во времени. Наиболее существенные морфологические изменения выявлены для мандибулярных пластин и связаны с расширением или локализацией окклюзивных триторов; для зубного аппарата в целом характерны переходы от более «дробящего» к «разламывающему» типам, что отражает изменения стратегии питания рыб – переход от более твердой пищи к более мягкой и наоборот. В зубном аппарате ископаемых и эдафодонов однотипные морфологические изменения происходили асинхронно, что, вероятно, снижало пищевую конкуренцию одновозрастных видов этих родов.

5. Выделяются 3 основных уровня организации зубного аппарата химероидей: примитивный «дробящий» (*Callorhinchus*), «разламывающий» (*Eomanodon*, многие виды рода *Ischyodus*) и режущий (*Rhynchimaera*, *Amylodon*). Общей эволюционной тенденцией является переход от первого ко второму и третьему уровням, хотя у представителей многих родов имелось сочетание всех трех типов, и в течение мезо-кайнозоя появлялись формы, обладающие каждым из них.

6. В эволюции подотряда впервые установлено широкое проявление педоморфоза.

Апробация работы. Основные результаты работы докладывались автором на Международной конференции студентов и аспирантов и молодых ученых «Ленинские горы – 94», «Ленинские горы – 95» и «Ломоносов – 98» (Москва, 1994, 1995, 1998); Международной конференции студентов «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 1995); 4-ом Международном симпозиуме по проекту IGCP 350 в Нандзине (Китай, 1996); на 5-ом Международном Меловом Симпозиуме во Фрайберге (Германия, 1996); на Первом Международном научном симпозиуме «Молодежь и проблемы геологии» в рамках Международного научного Конгресса студентов и молодых исследователей «Молодежь и наука – взгляд в новое тысячелетие» (Томск, 1997); на Международной научной конференции «Геология и минеральные ресурсы юго-востока Русской плиты» (Саратов, 1998); на 5-й Европейской рабочей группе по палеонтологии позвоночных в Карлсруэ (Германия, 2000); на Первом Международном Палеонтологическом Конгрессе в Сиднее (Австралия, 2002); на Международном Обручевском Симпозиуме (Москва, 2001); на 42, 43 и 46 сессиях Российского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 1996, 1997, 2000); на Всероссийской научной конференции «Проблемы изучения биосферы» (Саратов, 1998); на заседании секции палеонтологии МОИП (Москва, 1994); на Всероссийской научной конференции «Геология Русс. плиты и сопредельных территорий на рубеже веков» (Саратов, 2000); а так же на отчетных научных конференциях геологического факультета и НИИ Геологии СГУ «Геологические науки» в 1996, 1997 и 1998 годах.

Публикации. По теме диссертации автором опубликована 21 печатная работа (10 статей, 11 тезисов докладов).

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность дгмн, проф. **В. Г. Очеву** (СГУ) и дбн Е. К. Сычевской (ПИН РАН) за научное руководство данной работой и огромную поддержку, оказанную при ее написании. Неоценимая помощь в сборе материала, ценные советы и замечания были получены от дгмн., проф. Е. М. Первушова (СГУ), кгмн., доц. М. С. Архангельского, кгмн, проф. А. В. Иванова. Многочисленные консультации и ценные советы были также получены от кбн **Л. С. Гликмана**, дбн А. О. Аверьянова (ЗИН РАН), дбн М. А. Шишкина (ПИН РАН), кбн О. А. Лебедева, доктора К. Даффина и Д. Уорда (Англия), докторов **Б. Сталь** и Д. Дидье-Дагит (США), Д. и М. Ховестада (Голландия). Разные аспекты стратиграфии юры-палеоцена Европейской России обсуждались с кгмн В. В. Миттой (ПИН РАН), А. Г. Олферьевым, Р. Р. Габдуллиным (МГУ), А. В. Ивановым и В. М. Харитоновым (НИИГео СГУ), дгмн Е. М. Первушовым (СГУ), кгмн Л. И. Ермохиной, В. А. Мусатовым (НВ НИИГГ).

Неоценимую помощь в проведении полевых работ и камеральной обработке собранного материала любезно оказывала Е. Б. Разумовская (СГЭ ФГУГП «Волгагеология»). Полевые работы 1997–98 гг. в пределах Волгоградской области проходили благодаря поддержке к/н А. А. Яркова (ВГИ ВГУ) и к/мн В. А. Мусатова (НВ НИИГГ); при работе на территории Стойленского карьера в 1994–1999 гг. была неоценима организационная поддержка В. В. Кохана (г. Старый Оскол).

Многие редкие находки остатков химер были сделаны и любезно предоставлены для изучения и описания Е. М. Первушовым (СГУ), В. Г. Очевым, А. В. Ивановым, А. М. Бишевым, М. С. Архангельским, В. Б. Сельцером, Д. В. Федоровым (Саратов), В. В. Горшковым, Д. С. Худяковым, Н. Н. Ильиным, А. В. Бирюковым, Д. А. Шепталой, А. С. Лапкиным, Д. В. Жегловым, В. Грзиковским, В. В. Бреховым (г. Вольск), К. Шаповаловым (г. Москва), В. И. Железко (Екатеринбург), В. А. Козловым и Т. П. Малышкиной, К. Э. Мартенсом (СПб), А. А. Ярковым (Волгоград), А. С. Пасько (Камышин), а также многими и многими другими. Всем названным выше коллегам еще раз выражаю свою огромную признательность. Хочу выразить особую благодарность моей маме, Галине Ивановне Поповой за многолетнюю бескорыстную поддержку моих научных начинаний. Работа имела финансовую поддержку от Международной Соросовской программы Образования в Области Точных Наук (1997, 1998), Динамического Международного общества (США, 1997), гранта РФФИ (1998) и двух грантов PaISIRP (США, 1997, 2002).

Глава 1. История изучения химеровых рыб в России и СНГ

В истории изучения химер России и бывшего СССР можно выделить три этапа. На первый этап (вторая половина XIX века) приходятся первые сообщения об остатках этих рыб из отложений мела и палеогена рассматриваемой территории, включающие первые сведения о находках химер в Поволжье (Синцов, 1872) и на Украине (Рогович, 1860). Второй этап (1905 г. – начало 80-х гг. XX века) характеризуется возрастанием интереса к изучению химер, хотя количество публикаций относительно невелико (Боголюбов, 1912; Dalinkavicius, 1935; Зонов, 1932, 1938; Хозацкий, 1949; Гликман, 1953; Эйхгорн, 1968; Вялов, 1971; и др.). Интенсивно изучаются яйцевые капсулы химер, известные в широком стратиграфическом диапазоне – от верхнего триаса до верхнего мела (Воронец, 1952; Вахрамеев, Пушаровский, 1954; Тест и др., 1962; Обручев, 1964, 1966; Возин, 1968). К этому времени относится издание крупной сводки «Основы палеонтологии. Беспчелюстные, рыбы», где были ревизованы сведения об остатках химер с территории бывшего СССР (Обручев, 1964). На третьем этапе, начавшемся с 1980 г. наблюдается неуклонный рост числа публикаций, посвященных ископаемым химерам (Несов, Удовиченко, 1984; Несов, Мертинене, 1986; Несов, 1988; Приземлин, 1988; Несов, Ярков, 1989, 1993; Ефимов, Ярков, 1993; Несов, Аверьянов, 1996а; Ярков, Несов, 2000; и др.). Ревизуются известные и описываются новые таксоны. Число новых видов и родов (24), описанных за это время вчетверо превышает число таковых за всю предыдущую историю изучения подотряда (Несов и др., 1988; Аверьянов, 1991а, 1991б, 1992; Аверьянов, Гликман, 1994; Averianov, Popov, 1995; Несов, Аверьянов, 1996б; Аверьянов и др., 1999; Аверьянов, 2001; Попов, Ярков, 2001; Попов, 2003). В самое последнее время появились работы, связанные с анализом палеоэкологии, филогении и эволюции группы, ее биостратиграфического значения. В главе приводится краткая характеристика всех опубликованных (40) работ и дается критический обзор таксономических результатов. Автор начал изучать химер с начала 90-х годов. Результаты этих исследований обобщены в настоящей работе.

Глава 2. Материал и методика исследований

2.1 Характеристика материала. Материал для работы собирался в течение последних 16 лет и происходит из 57 местонахождений (келловей-танет) юга Европейской России. Основная часть, описанного и изображенного материала, хранится в коллекциях СГУ № 154, 155, 160, 300 (общий объем – около 2200 зубных пластин, 100 головных и 50 плавниковых шипов); в колл. ПИН РАН (Москва) № 4735 (2 пластины); в Волгоградском краеведческом музее, колл. ВОКМ № 30900 (около 30 пластин); в Музее Естественной Истории в Лондоне (BMNH P57041). Дополнительно было изучено, в общей сложности, еще около 3000 экз. из колл. ПИН РАН (№ 4735, 2877), МосГорСЮН, ЗИН РАН (СПб), ЦНИГР-музея (СПб) [колл. № 12963, 12757, 12868, 12719], Музея Естественной Истории в Лондоне и музея Оксфордского Университета, материалы из Западного Казахстана, переданные В. И. Железко и В. А. Козловым (г. Екатеринбург), а также из частных коллекций: Дэвида Уорда (Англия), А. А. Яркова (Волгоград), К. Шаповалова (Москва), и других. В целом было изучено более 5000 экз. зубных пластин.

Изучены также черепные и челюстные материалы по современным химерам (сухие и спиртовые препараты) из коллекций: Зоомузея биофака СГУ, ЗИН РАН, Музея Естественной Истории в Лондоне, частной коллекции Д. Уорда (Англия). Четыре комплекта озубления *Hydrolagus colliei* были любезно предоставлены для изучения Департаментом Ихтиологии Американского Музея Естественной Истории (Нью-Йорк, США), а также серия препаратов – доктором Доминик Дидье (Филадельфия, США).

В изученном ископаемом материале доминируют зубные пластины. Более редки – головные шипы (лобные класперы), часть из которых ассоциирована с зубными пластинами. Из-за крайне низкой диагностической ценности, головные и спинные шипы в диссертации не анализировались.

Проводились стандартные полевые исследования, включая сбор остатков химер по обычной для морских позвоночных методике (поверхностный сбор, просеивание / промывка породы на ситах и др.). Препарирование материала велось иглами или переносной бор-машиной БЭПБ-06; изучение – с использованием налобной лупы или оптических бинокляров МБС-1 и 10. Для многих форм изучалось поперечное сечение зубной пластины (лингвальный профиль) – как естественный, так и реконструируемый по морфологическим особенностям поверхностей других структур. Исследование и последующее определение таксономической принадлежности зубных пластин проводилось методом сравнительно-морфологического анализа с использованием литературных данных и сравнительных материалов.

2.2. Методика изучения онтогенетических серий. Возрастные изменения изучались значительно шире, чем в предыдущих исследованиях (Newton, 1878; Dean, 1906; Hussakof, 1912; Ward & McNamara, 1977; Ward & Grande, 1990). Использование этого подхода позволило выявить случаи внутривидовой изменчивости. При его применении использовалась оригинальная методика контроля положения зубных пластин в серии, основанная на специальном промере – «коэффициенте выбранной ширины», измеряемого для разных по положению пластин (Km, Kp, Kv) большинства родов химер, исключая некоторых каллоринхид, исхиодид и химерид (Попов, 1996, 1999). Также использовались промеры медио-дистальной длины образца (L), его максимальной ширины (w), высоты симфизного края (h) и толщины пластины (tp).

2.3. Методика реконструкции зубных аппаратов. Выделено три типа реконструкций озубления (Попов, 2000): (1) реконструкция «открытой пасти», (2) сагиттальный или парасагиттальный разрезы; и (3) реконструкция прикуса (окклюзии) зубных пластин в аппарате. Последний тип, широко использованный в работе, является наиболее информа-

тивным и позволяет эффективно реконструировать зубной аппарат конкретного вида по разрозненным зубным пластинам. В разделе описана методика реконструкции прикуса.

2.4. Методика установления принадлежности изолированных зубных пластин к зубному аппарату конкретного вида. Правильная идентификация типа пластин и их полного набора для каждого вида базируется на выявлении коррелятивных признаков разных пластин с учетом всех доступных данных по морфологии вида и рода в каждом конкретном случае. Разработка методики и ее применение способствовало успешной ревизии некоторых родов и видов.

Глава 3. Стратиграфическое распространение остатков химеровых рыб

3.1. Правобережное Нижнее и Среднее Поволжье (восточное и юго-восточное крылье Воронежской антеклизы, Волго-Уральская антеклиза). Меловые отложения широко распространены в пределах рассматриваемой территории и имеют длительную историю изучения (с XVIII века). До последнего времени стратификация верхнемеловых отложений была основана на непосредственном выделении здесь ярусов МСШ и подъярусного и зонального расчленения. В конце 90-х годов XX века коллектив авторов под руководством А. Г. Олферьева осуществил разработку местной верхнемеловой схемы для Среднего и Нижнего Поволжья. Из рассматриваемых в составе схемы местных свит – меловатская, банновская, вольская, можжевеловая, мезинолапшиновская, рыбушкинская, пудовкинская, ардымская, сердобская, лохская, николаевская и карамышская свиты были предложены Е. М. Первушовым (СГУ), А. В. Ивановым и диссертантом. Диссертантом выполнено палеонтологическое обоснование схемы в части хрящевых рыб. Подготовленная региональная стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы была принята на Межведомственном стратиграфическом совещании в январе 2002 года и утверждена МСК 2 февраля 2002 года. Ниже рассматриваются стратиграфические подразделения, из которых известны находки остатков химер.

Меловая система. Нижний отдел. На территории Среднего Поволжья в нижнемеловых отложениях остатки химер пока не найдены. В Нижнем Поволжье имеется единственная находка (*Chimaeroidei* gen. indet.), приуроченная к моисеевской толще ранне-среднеальбского возраста.

Верхний отдел. Сенманскому ярусу в местной схеме соответствуют никольская толща, полпинская и меловатская свиты. Остатки химер известны лишь из последней. *Меловатская свита* подразделяется на три подсвиты, условно сопоставляемые с подъярусным делением (Иванов, 1995). Свита представлена преимущественно песками и алевритами, часто с линзами и прослоями фосфоритов; мощностью до 49 м. Отложения охарактеризованы остатками губок, моллюсков, эламобранхий, рептилий и др. Остатки химер происходят из 24 разрезов всех трех подсвит; наиболее массовые находки относятся к верхней подсвите. Определены виды: *Callorhynchus lomonosovi* sp. nov., *Ischyodus latus*, *Elasmodus sinzovi*, *Elasmodectes kiprijanoffi*, *Wardodus* sp., *Edaphodon sedgwicki*, *Harriotta* sp. 1.

Туронскому ярусу в регионе соответствуют октябрьская, гулюшевская и банновская свиты. Остатки химер известны лишь из *банновской* свиты. Она представлена мелом и мергелями с характерным ритмичным переслаиванием разностей; мощностью до 25 м. В основании – песчанистый мергель с фосфоритами, часто образующими горизонт. Отложения охарактеризованы фораминиферами, двустворчатыми и головоногими моллюсками. Из 7 разрезов свиты известны редкие находки зубных пластин и плавниковых шипов химер. Все они происходят из базального фосфоритового горизонта, содержащего в основном переотложенные остатки сенманского возраста.

ста. Определены: *Ischyodus* sp., *Elasmodus* sp., *Elasmodectes* sp., *Edaphodon* sp., Chimaeroidei gen. indet.

Коньякскому ярусу в регионе соответствуют сурская и вольская свиты, борисоглебская и кувайская толщи. Остатки химер известны только из *вольской* свиты. Она представлена мергелями с поверхностями «твердого дна», часто кремнеземистыми и плитчатыми, мощностью до 43 м. Возраст обоснован находками микрофауны, иноцерамов, аммонитов, белемнитов и морских ежей. Предположительно к данной свите (Вольск – Большевик) относится находка совмещенной пары мандибулярных зубных пластин одной особи химеры *Edaphodon sedgwicki*.

Сантонскому ярусу в регионе соответствуют можжевелоовражная, кирсановская, кирзятская, мезинолапшиновская, соколовская и потьминская свиты. Остатки химер известны лишь из нижнесантонских кирсановской и *можжевелоовражной* свит. Последняя сложена чередующимися мелоподобными и кремнеземистыми мергелями мощностью до 90 м. Возраст обоснован находками фораминифер, радиолярий и иноцерамов. В базальном «глубоком горизонте» встречаются губки, моллюски, элasmобранхии и др. фауна. Отсюда же (2 разреза) известны редкие остатки химер: *Elasmodus* sp., *Edaphodon mantelli*, Chimaeroidei gen. indet. *Кирсановская* свита представлена преимущественно неравномерно глинистыми трепелами и опоками. В основании – «глубокий» горизонт – песок разнозернистый с фосфоритами и, обычно, с многочисленными губками и остатками хрящевых рыб. Латерально свита, очевидно, меняет состав и в некоторых пензенских разрезах (Красная Горка, Кикино, Мочалейка) сложена преимущественно песчано-глинистыми породами. Мощность свиты – до 30 м. Возраст обоснован находками фораминифер, радиолярий, двустворками (в т. ч. иноцерамы), аммонитами и белемнитами. Из трех разрезов свиты определены химеры: *Callorhinchus* sp., *Ischyodus* sp., *Elasmodus sinzovi*, *Edaphodon* cf. *E. sedgwicki*, *Harriotta* sp. 1, Chimaeroidei gen. indet.

Кампанскому ярусу в регионе соответствуют: пудовкинская, рыбушкинская, сенгилеевская, зарянская, ардымская, сливатская, налитовская и терешкинская свиты. Остатки химер известны из ниже-верхнекампанских пудовкинской и рыбушкинской свит. *Пудовкинская свита* сложена чередующимися кремнеземистыми мергелями и кремнистыми глинами, в подошве – кварц-глауконитовый песчаник с фосфоритами; мощность свиты – 8–80 м. Свита охарактеризована фораминиферами, двустворками, белемнитами и позвоночными (элasmобранхии, рептилии, птицы). Из 4 разрезов (Саратовская и Волгоградская обл.) определены: *Ischyodus bifurcatus*, *Edaphodon* sp. 1, *Harriotta* sp. 2, *Amylodon* sp., Chimaeroidei gen. indet. *Рыбушкинская свита* представлены песками и песчаниками, в подошве – плита глауконито-кварцевого кремнистого песчаника с фосфоритами, зубами элasmобранхий, остатками морских рептилий; мощностью до 30 м. Свита охарактеризована белемнитами, двустворками, аммонитами, губками и фораминиферами, элasmобранхиями. Из 5 разрезов свиты (Саратовская и Пензенская обл.) известны химеры: *Ischyodus bifurcatus*, *Elasmodus* sp. 1, *Amylodon karamysh*, *Edaphodon* sp. 1.

Маастрихтскому ярусу в регионе соответствуют береславская, лохская, мокшанская, сердобская, карсунская, карамышская, иссинская, баландинская, радищевская, нерлейская и николаевская свиты. Остатки химер известны лишь из *береславской* свиты. Она представлена алевритами и алевролитами, постепенно переходящими вверх по разрезу в пески, местами – с прослоями опокovidных и карбонатных глин, мергелей и песчаников; мощностью – 26–70 м. Возраст обоснован фораминиферами, двустворками и белемнитами. Из низов свиты на местонахождении Полунино – Лысая гора (Волгоградская обл.) собраны фрагменты зубных пластин химер Chimaeroidei gen. indet. Кроме того, к береславской свиты следует относить остатки, найденные в

переотложенном состоянии, в базальном горизонте и вышележащих слоях палеоценового возраста.

Палеогеновая система. В диссертации за основу взята уточненная схема палеогена Нижнего Поволжья, утвержденная МСК в январе 2000 года (Постановления МСК, 2001). Изученные остатки химер ограничены палеоценом. **Палеоценовый отдел.** На территории Среднего Поволжья в палеоценовых отложениях остатки химер пока не найдены. В Нижнем Поволжье находки приурочены как к нижнему, так и к верхнему палеоценоу Волгоградской области.

Нижний подотдел. Датский ярус. Длительное время присутствие отложений этого возраста в регионе ставилось под сомнение (Курлаев, Ахлестина, 1988; Коробков, 1949; Мусатов, 1996; и др.). Новые данные и, прежде всего, находки хрящевых рыб, позволили подтвердить датский возраст развитых в Нижнем Поволжье березовских слоев (Попов, 1996, Ярков, Попов, 1998а, б). *Березовские слои* сложены кварцево-глауконитовыми песками (местами, в средней части – алевритами), мощностью – до 15 м. В подошве присутствует сильно сцементированный фосфоритовый горизонт, мощностью до 0,3 м, содержащий остатки верхнемеловых позвоночных (рыб, рептилий). Из базального горизонта диссертантом и А. А. Ярковым собран комплекс маастрихтских позвоночных, а из нижней (4–5 м) конденсированной части разреза (Ярков, Попов, 1998а, б) собраны и определены датские эласмобранхии, включающие виды: *Carcharias gracilis* (Ag.), *Odontaspis spayeri* Dartevelle et Casier, *Otodus* sp., «*Sphenodus*» *lundgreni* (Davis), *Cretolamna arambourgi* (Cappetta et Case), *Notidanodon brotzeni* Siverson, *Palaeogaleus brivesi* (Arambourg) и др. Этот комплекс включает таксоны, известные из датских отложений Скандинавии (Davis, 1890, Siverson, 1995), Марокко (Arambourg, 1952; Noubhani, Cappetta, 1997) и Крыма (Гликман, 1980; Железко, Козлов, 1999). Близость описанного комплекса к комплексу эласмобранхий из средне-верхнедатских отложений карьера Limhamn в южной Швеции (Siverson, 1993, 1995) позволяет датировать вмещающие березовские отложения средним-верхним данием (нанопланктонные зоны NP3–4). Из базального горизонта свиты (3 разреза) определены маастрихтские *Ischyodus volgensis* sp. nov., *Edaphodon eolucifer*. В толще березовских отложений найдены характерные палеогеновые представители: *Ischyodus dolloi*, *Edaphodon* cf. *E. bucklandi*, а также *Harriotta itiliensis* sp. nov.

Верхний подотдел. Зеландскому ярусу в регионе соответствует *сызранская свита*. Она расчленяется на две подсвиты и сложена обычно опоками и опоковидными глинами, алевролитами с прослоями песчаников и песков; мощностью – 30–130 м. Свита охарактеризована нанопланктоном и моллюсками. На Волго-Донском междуречье разрез свиты значительно сокращается, опесчанивается и содержит гравийно-галечниковые горизонты (Леонов, 1961). Из 5 разрезов нижнесызранской подсвиты собраны остатки эламобранхий, а также химер: *Ischyodus dolloi*, *Ischyodus* cf. *I. williamsae*, *Elasmodus* cf. *E. hunteri*, *Edaphodon* cf. *E. bucklandi*, *Harriotta* sp. 3. Встречены также переотложенные из береславской свиты и березовской слоев зубные пластины *Ischyodus volgensis* sp. nov., *Ischyodus* cf. *I. dolloi*, *Elasmodus* sp.

Танетскому ярусу в регионе соответствуют саратовская и камышинская свиты. Химеры встречены в саратовской свите и нижней подсвите камышинской свиты. *Саратовская свита* представлена песками, местами с гравийно-галечниковыми прослоями, содержащими зубы рыб. В нижней части разреза встречены линзовидные стяжения песчаника («каравай») с обильной макрофауной. Мощность – 20–40 м. Свита охарактеризована нанопланктоном и моллюсками. Зубные пластины химер *Ischyodus* sp. встречены в разрезе Камышин–1. *Камышинская свита* расчленяется на две подсвиты и представлена глинами, алевролитами и песками; мощностью – 58–75 м. В подошве нижнекамышинской подсвиты залегает песчаная гравийно-галечниковая пачка с зу-

бами акул и скатов, преимущественно переотложенных из более древних отложений. Возраст свиты дискуссионный (танет-ипр). По последним данным (флора, диноцисты) она датируется верхним палеоценом; остатки эласмобранхий указывают на танет (Железко, 1995; Железко, Козлов, 1999). В одном разрезе (Береславка) встречены остатки химер, переотложенные из кампана-маастрихта (*Ischyodus bifurcatus* и *I. volgensis* sp. nov.) и зelandия (*Ischyodus dolloi*, *Ischyodus* cf. *I. williamsae*). В последнем случае не исключена субсинхронность некоторых остатков вмещающему горизонту.

3.2. Юг Центральной России (Павловский свод и восточная часть Белгородской моноклинали Воронежской антеклизы). К данному региону приурочено два местонахождения с многочисленными остатками химер – карьеры Стойленского и Лебединского ГОКов (Белгородская обл.).

Меловая система. Нижний отдел. Остатки позвоночных и, в их числе, химер, приурочены к альбскому ярусу. **Альбскому ярусу** в регионе соответствуют гаврилковская, парамоновская и людиновская свиты. Остатки химер происходят из **людиновской свиты**. В разрезе Стойленского и Лебединского карьеров она представлена толщей песка, мощностью около 15 м, мелко-среднезернистого, в нижней части сильно биотурбированного, в кровле – с тонким и местами линзовидным фосфоритовым прослоем. Беспозвоночные практически отсутствуют: не in situ обнаружен верхнеальбский аммонит *Mortoniceras inflatum* (Габдуллин, 2002). В верхней части свиты встречен альбский комплекс эласмобранхий, включающий вид *Paraisurus macrorhiza* (Pictet et Campiche). Из этого же интервала, для обоих карьеров известны находки (in situ) плавниковых шипов и зубных пластин химер: *Ischyodus gubkini*, *I. nessovi* sp. nov., *Elasmodus rossicus*, *Lebediodon oskolensis*, *Elasmodectes kiprijanoffi*, *Belgorodon bogolubovi*.

Верхний отдел. Остатки химер относятся к сеноманскому и туронскому ярусам. Сеноманский ярус рассматривается в составе полпинской и дятьковской свит. Остатки химер приурочены к полпинской свите. **Полпинская свита** в разрезе карьеров представлена пачкой ритмичного переслаивания песчаников, мощностью – 5,5–6 м. В кровле – «фосфоритовая плита» (северский остеолит). Из верхней части пачки известны находки белемнитов *Præactinocamax primus*, подтверждающие присутствие верхов нижнего и среднего подъяруса сеномана. В разрезе (in situ) встречены химеры: *Brachymylus borealis*, *Ischyodus nessovi* sp. nov., *Ischyodus gubkini*, *Lebediodon oskolensis*, *Elasmodectes kiprijanoffi*, *Wardodus kokhani* gen. et sp. nov., *Belgorodon bogolubovi*.

Большая часть изученного материала имеет смешанный характер и происходит с отвалов обоих карьеров. Процентное соотношение определенных видов (из 1685 мандибулярных пластин, определимых до вида) следующее: *Callorhinchus lomonosovi* sp. nov. – 0,2%; *Brachymylus borealis* – 1,4%; *Ischyodus gubkini* – 19%; *Ischyodus nessovi* sp. nov. – 55%; *Elasmodus rossicus* – 1,1%, *Wardodus kokhani* gen. et sp. nov. – 1,1%; *Lebediodon oskolensis*, 1996 – 7%; *Elasmodectes kiprijanoffi* – 5,4% (включая «*Stoilonodon aenigma*» – 0,3%); *Edaphodon sedgwickii* – 2%; *Belgorodon bogolubovi* – 7,8%. Кроме того, на отвалах Стойленского карьера встречена пластина химеры *Elasmodus sinzovi*, которая, судя по характеру фосфатизации, может происходить из «фосфоритовой плиты».

Особенности стратиграфического распространения выявленных видов и родов химер с изученных территорий представлены на рис. 1.

3.3. Стратиграфическое значение остатков химеровых рыб. Роль хрящевых рыб, в том числе – химер существенно возрастает в тех случаях, когда для решения задач биостратиграфии меловых и палеоценовых отложений не могут быть привлечены другие фаунистические группы. Особенности стратиграфического распространения некоторых видов химер позволили использовать их для выделения вспомогательных био-

стратиграфических подразделений в ранге «слоев с фауной» на территории Поволжья. Для верхнемеловых отложений были выделены: слои с *Ischyodus latus* (средний – верхний сеноман) и *I. bifurcatus* (верхи нижнего-низы верхнего кампана). Эти слои достаточно хорошо идентифицируются в терригенных отложениях следующих свит: *Ischyodus latus* – в меловатской; *I. bifurcatus* – в рыбушкинской и пудовкинской. Указанные интервалы датированы на основании находок фауны беспозвоночных (моллюски, губки) и корреляционных построений. Для палеоцена возможно выделение слоев с *Ischyodus dolloi* (даний – зеландий), приуроченных к березовским слоям и нижне-сызранской подсвите. Кроме того, ряд таксонов химер включен в состав комплексов органических остатков, характерных для отдельных стратиграфических подразделений верхнего мела Нижнего и Среднего Поволжья. Для верхнего альба-сеномана – *Elasmodectes kiprijanoffi*, для среднего и верхнего сеномана – *Ischyodus latus*, для верхнего сеномана – *Callorhinchus lomonosovi* sp. nov., *Edaphodon sedgwicki*, *Elasmodus sinzovi*; для нижнего сантона – *Edaphodon mantelli*; для верхней части нижнего – нижней части верхнего кампана – *Ischyodus bifurcatus*, *Amylodon karamysh*; для маастрихта – *Ischyodus volgensis* и *Edaphodon eolucifer*.

Глава 4. Морфология зубного аппарата химеровых рыб

4.1. Морфология зубных пластин. До работ автора (Попов, 1999) детальные морфо-функциональные исследования не проводились. Проведена унификация описательной терминологии, введено около 40 новых терминов (отмечены *). Зубной аппарат химер включает 3 симметричные пары зубных пластин: две пары в верхней (передние верхнечелюстные – сошниковые; задние верхнечелюстные – небные) и одна – в нижней челюсти (мандибулярные). От хряща они часто отделены характерным уступом («нисходящая пластинка»).

Каждая зубная пластина состоит из массы *трабекулярного дентина* (Didier, 1995) с более плотным привоверхностным слоем («*трубчатый дентин*»; Denison, 1974), перекрытым на поверхности *компактной глянцевой тканью* (Duffin, 1995, 1996 и др.; также = «костеподобная твердая ткань», *энамеллоид* или *витродентин* у различных авторов). Лингвально, в зоне роста формируется *полость пульпы*. В трабекулярном дентине располагаются тела гиперминерализованной (плеромин; = ортотрабекулин) ткани разной структуры (васкулярный, компактный плеромин, и др.) и формы поперечного сечения, которые формируют на функциональной поверхности пластины плотные участки (триторы; = терки, = зубы, у ранних авторов).

В разделе рассмотрена морфофункциональная структура отдельных зубных пластин химер (общие и частные признаки для пластин разного положения): терминология краев, поверхностей и направлений основана на рекомендациях К. Паттерсона (Patterson, 1992); терминология триторов дана по Ньютоном (Newton, 1878); терминология плеромина – по Т. Орвигу (Orvig, 1985); во всех случаях – с изменениями.

Термины поверхностей и краев пластин: оральная и аборальная части пластины; поверхности: окклюзивная (прикуса, вкл. стирания и нестертую часть; у сошниковых пластин включая уступ стирания* и центральную площадку*), лингвальная, базальная, лабиальная, симфизная (две последние могут включать фасетки стирания*; симфизную площадку*), парабазальная* (у сошниковых пластин); края: лабиальный, лингвальный (включая лингво-базальный*, лингво-окклюзивный*), симфизный (включая базисимфизный*, симфиз-окклюзивный*); углы: медиальный и дистальный; направления: медиальное, дистальное, лабиальное*, лингвальное*, латеральное*, симфизное*.

Термины плеромина триторов: некомпактный плеромин* — компактный (поперечно-пластинчатый плеромин*, диагонально-пластинчатый плеромин*) — васкулярный

[ряд в направлении увеличения прочности и более поздней закладки каждого типа в онтогенезе]. Лингвальная закладка – непрерывная или дискретная.

Термины триторов: лабиальный* и лингвальный* этажи триторов, наружные (передне-, задне-), внутренние (передне-, задне-), срединные (передне-*, задне-*; включая наружную* и внутреннюю* ветви, вырезку*), симфизный, дополнительные, псевдо- симфизный* и внутренний*; триторная серия* (включая название по соответствующему положению): триторная нить*, триторное поле*; триторные «почки»* (пульсирующая закладка); шишечки с плеромином*, и др.

Другие термины: нисходящая пластинка (симфизная и латеральная; обе – обычно в разной степени редуцированы); лабиальные, симфизные* и лингвальные вырезки; выемки* стирания, пост-окклюзивные выемки*, «триторные» валики*, симфизный триторный уступ*, борозды базальной поверхности (включая дисто-базальную борозду*), дисто-базальный уступ*, линии нарастания, базальная порфорация* (включая поле базальной перфорации*), клюв; медиальное тело* и дистальное крыло (у небных пластин); базальный карман* (у небных пластин); шишечки без плеромина; центральные наетки (у сошниковых пластин); и др.

4.2. Корреляция признаков разных по положению зубных пластин. Форма и структура разных пластин увязываются друг с другом и (1) соответствуют функциональным особенностям как всего зубного аппарата, так и его отдельных секторов, (2) способствуют равномерному стиранию пластин. Основные корреляционные принципы: 1) сходная массивность или утонченность зубных пластин; 2) размеры мандибулярных пластин одной особи > небных > сошниковых пластин; 3) сходная степень и направление редукции нисходящей пластины; 4) соответствие типа плеромина контактирующих триторов разных пластин; 5) соответствие функциональной формы перекрывающихся триторов или их ветвей; 6) соответствие (перекрытие или чередование) нетриторных структур с нетриторными, или с триторами. В каждом случае ассоциация проводилась с привлечением всех доступных данных по морфологии зубного аппарата этого или близких видов.

4.3. Полное озубление. В реконструкции перекрытия (окклюзии) зубных пластин выделено 3 сектора (клюва, лингвальный и лабиальный). На территории каждого сектора триторы чередуются и размещаются определенным образом, осуществляя функцию грубого дробления, тонкого дробления (разламывания) или резания. При контакте перекрывающихся триторов возможно совпадение их расположения или смещение (полное или частичное) относительно друг друга, соответствие (полное, неполное) или полное несоответствие формы триторов и структуры плеромина. Выделено 3 функциональных типа озубления: дробящий s. l. (*Callorhinchus*; примитивное состояние, более энергетически затратное); разламывающий (большинство химер; триторы чередуются) и режущий (или кусающий; специализированные роды: *Elasmodectes*, *Amylodon*, *Rhinochimaera* и др.). В зубном аппарате одного вида могут совмещаться все три функциональных типа перекрывающихся триторов; эволюция озубления видов рода обычно связана с интенсификацией и/или локализацией функций дробления/резания.

Глава 5. Систематическое описание материала и система подотряда Chimaeroidei

5.1. Систематическое описание материала. В системе описанных в диссертации таксонов для категорий подсемейство-вид пересмотрены диагнозы; для всех родов и видов с изученной территории приведены подробные описания, указан таксономический состав, даны сравнительные замечания, сведения о временном и просторанственном распространении. Для видов, кроме того, приведены данные о выделенных морфотипах, возрастных изменениях, индивидуальной изменчивости и список изученного мате-

риала. Во многих случаях ревизованы виды из других регионов. Система группы от подотряда и выше, принятая в настоящей работе, дана в соответствии с представлениями Б. Сталь (Stahl, 1999), надсемейственная группировка – по Д. Дидье (Didier, 1995).

Подотряд Chimaeroidei Patterson, 1965

Надсемейство Callorhynchoidea Garman, 1901

Семейство Callorhynchidae Garman, 1901

Род *Callorhynchus* Lacepede, 1798: (1) *Callorhynchus lomonosovi* Popov, sp. nov.; (2) *Callorhynchus* sp.

Род *Brachymylus* Woodward, 1892: (3) *Brachymylus borealis* (Nessov et Averianov, 1996b)

Род *Paracallodus* Popov, gen. nov.: (4) *Paracallodus wardi* Popov, sp. nov. (келловой Англии)

Род *Duffinodus* Popov, 2003: (5) *Duffinodus nikolaii* Popov, 2003 (верхний келловой Саратовской области)

Надсемейство Chimaeroidea Bonaparte, 1831

Семейство Ischyodidae fam. nov.

Род *Ischyodus* Egerton, 1843: (6) *Ischyodus gubkini* Nessov, 1988 ['1986']; (7) *Ischyodus nessovi* Popov sp. nov.; (8) *Ischyodus latus* Newton, 1878; (9) *Ischyodus* sp. 1; (10) *Ischyodus bifurcatus* Case, 1978; (11) *Ischyodus volgensis* Popov, sp. nov., (12) *Ischyodus dolloi* Leriche, 1902; (13) *Ischyodus* cf. *I. williamsae* Case, 1991.

Род *Elasmodus* Egerton, 1843: (14) *Elasmodus rossicus* Averianov, 1999; (15) *Elasmodus sinzovi* Averianov, 1994; (16) *Elasmodus* sp. 1; (17) *Elasmodus* cf. *E. hunteri* Egerton, 1843.

Род *Harpiodon* Popov, gen. nov.: (18) *Harpiodon unzhensis* Popov, sp. nov. (нижний келловой Костромской области).

Род *Wardodus* Popov, gen. nov.: (19) *Wardodus kokhani* Popov, sp. nov.; (20) *Wardodus* sp.;

Род *Lebediodon* (ex *Lebedidon*) Nessov & Averianov, 1996: (21) *Lebediodon oskolensis* Nessov et Averianov, 1996.

Род *Elasmodectes* Newton, 1878: (22). *Elasmodectes kiprijanoffi* (Nessov, 1988 ['1986']).

Род *Amylodon* Storms, 1894: (23). *Amylodon karamysh* Averianov et Popov, 1995;

(24) *Ischyodidae* gen. et sp. indet.;

Семейство Edaphodontidae Owen, 1846

Род *Edaphodon* Buckland, 1838: (25). *Edaphodon sedgwicki* Agassiz, 1843; (26). *Edaphodon* (*E. sedgwicki* Ag.) ad lib. *Ischyodus* (*I. gubkini* Nessov, 1988 ['1986'] vel *I. nessovi* sp. nov.); (27) *Edaphodon mantelli* (Buckland, 1835); (28) *Edaphodon* sp. 1; (29) *Edaphodon eolucifer* Popov et Yarkov, 2001; (30) *Edaphodon* cf. *E. bucklandi* Agassiz, 1838.

Семейство Rhinochimaeridae Garman, 1901;

Подсемейство Harriottinae Gill, 1898;

Род *Belgorodon* Nessov et Averianov, 1996: (31) *Belgorodon bogolubovi* (Nessov, 1988 ['1986']).

Род *Harriotta* Goode et Bean, 1895: (32) *Harriotta* sp. 1; (33) *Harriotta* sp. 2; (34) *Harriotta itiliensis* Popov, sp. nov.; (35) *Harriotta* sp. 3.

Подсемейство Rhinochimaerinae Garman, 1901.

Семейство Chimaeridae Bonaparte, 1831.

5.2. Система подотряда Chimaeroidei. В результате ревизии всех материалов и литературных данных оказалось возможным принять нижеследующую систему подотряда. Она существенно отличается от недавно предложенной системы подотряда для ископаемых химер (Stahl, 1999), но близка к системе современных химер, предложенной Д. Дидье (Didier, 1995).

Класс Holocephali Muller, 1834.

Подкласс Subterbranchialia Zangerl, 1979.

Отряд Chimaeriformes Patterson, 1965.

Подотряд Chimaeroidei Patterson, 1965.

Надсемейство Callorhynchoidea Garman, 1901.

Семейство *Callorhynchidae* Garman, 1901. Роды: *Callorhinchus* Lacepede, 1798 (ex Gronovius, 1763), *Brachymylus* Woodward, 1892 (= *Aletodus* Jaekel, 1901), *Pachymylus* Woodward, 1892, *Paracallodus* gen. nov., *Duffinodus* gen. nov., ? *Eomanodon* Ward & Duffin, 1989, ? *Bathyteristes* Duffin, 1995

Надсем. Chimaeroidea Bonaparte, 1831.

Сем. *Ischyodidae* fam. nov. Роды: *Ischyodus* Egerton, 1843, (= *Ganodus* Agassiz, 1843, = *Dardasodus* Averianov, 1991), *Elasmodus* Egerton, 1843 (= ? *Psaliodus* Egerton, 1843), *Amylodon* Storms, 1894, *Wardodus* gen. nov., *Lebediodon* Nessov & Averianov, 1996, *Harpiodon* gen. nov., *Elasmodectes* Newton, 1878, (= *Stoilodon* Nessov & Averianov, 1996), ? *Ptyctoptichion* Lees, 1986, ? *Paredaphodon* Casier, 1966.

Семейство *Edaphodontidae* Owen, 1846. Роды: *Edaphodon* Buckland, 1838 и *Leptomylus* Cope, 1869.

Семейство *Rhinochimaeridae* Garman, 1901.

Подсемейство *Rhinochimaerinae* Didier, 1995. Под: *Rhinochimaera* Garman, 1901.

Подсемейство *Harriottinae* Gill, 1898. Роды: *Harriotta* Goode et Bean, 1895, *Neoharriotta* Bigelow et Schroeder, 1950, *Belgorodon* Nessov et Averianov, 1996, ? *Kushmurunia* Averianov, 1999.

Семейство *Chimaeridae* Bonaparte, 1831. Роды: *Chimaera* Linnaeus, 1758, *Hydrolagus* Gill, 1862.

Глава 6. Возрастные изменения зубного аппарата и его изменчивость

6.1. Исторический обзор. Ранее вопросам возрастных изменений морфологии и внутривидовой изменчивости уделялось крайне мало внимания, что часто приводило к описаниям невалидных видов и родов. В разделе приводятся сведения о первых попытках описания и анализа этих явлений, как для ископаемых (Newton, 1878; Hussakof, 1912; Ward & Grande, 1989), так и для современных форм (Dean, 1906; Didier, Stahl, Zangerl, 1994; Giacomo & Perier, 1996).

6.2. Морфотипы. Выделены для видов родов: *Ischyodus* (6, 8: здесь и далее нумерация видов соответствует таковой в разделе 5.1), *Elasmodectes* (22), *Belgorodon* (31) и *Harriotta* (34). В большинстве случаев (исключая *Ischyodus gubkini*) морфотипы представляют пластины молодых и взрослых особей.

6.3. Характеристика возрастных изменений. Обобщены возрастные изменения для видов родов: *Brachymylus* (3), *Ischyodus* (6, 7, 8, 10, 11), *Elasmodus* (14, 15, 17), *Harpiodon* gen. nov. (18), *Elasmodectes* (22), *Edaphodon* (25, 26, 28), *Belgorodon* (31), *Harriotta* (34). Такие изменения могут быть связаны не только с увеличением размеров и в изменении формы пластины, но и с перераспределением триторов (появле-

ние, исчезновение, расширение, объединение или сегментация) и сменой плеромина (обычно в направлении увеличения его прочностных характеристик: некомпактный – компактный – васкулярный плеромин). Такие изменения наиболее резко выражены на пластинах *Belgorodon bogolubovi*.

6.4. Характеристика индивидуальной изменчивости. В разделе обобщена индивидуальная изменчивость, описанная для пластин видов следующих родов: *Callorhinchus* (1), *Brachymylus* (3), *Paracallodus* gen. nov. (4), *Ischyodus* (6, 7, 8, 10, 11, 13), *Elasmodus* (14, 15), *Wardodus* gen. nov. (19), *Lebediodon* (21), *Elasmodectes* (22), *Edaphodon* (25, 26, 28), *Belgorodon* (31), *Harriotta* (32, 34). В распределении триторов на пластинах некоторых видов (*Ischyodus gubkini*, *I. nessovi* sp. nov., *I. latus*, *Wardodus kokhani* gen. et sp. nov., *Harriotta* sp. 1) отмечены сильные аберрации.

6.5. Аномалии в развитии зубных пластин. Описаны 3 зубные пластины со следами аномального развития: две небные – *Ischyodus gubkini* и *Ischyodus nessovi* sp. nov. и одна мандибулярная – *Wardodus kokhani* gen. et sp. nov., из альба – сеномана Белгородской области (~ 0,075% от 4000 зубных пластин). Их аберрантная морфология интерпретирована как результат ненормального стирания пластин в результате недоразвития или механического повреждения перекрывающих пластин.

Глава 7. Филогения и эволюция химеровых рыб

7.1. Этапность развития сообществ химер в верхнем мелу – палеоцене юго-востока Русской плиты. Выделен альб-сеноманский (альб- ? коньякский) и сантон-палеоценовый этапы. Данные по турону-коньяку и, отчасти, по сантону сильно ограничены. Первый этап характеризуется максимальным родовым разнообразием и численностью химер: в Поволжье встречены роды: *Ischyodus*, *Edaphodon*, *Callorhinchus*, *Elasmodectes*, *Wardodus*, *Elasmodus*, *Harriotta*. С учетом данных по альбу-сеноману Белгородской области, родовой список для сеномана расширяется родами *Lebediodon*, *Brachymylus* и *Belgorodon*; альбский комплекс здесь идентичен сеноманскому. Сантон-палеоценовый этап в общем характеризуется меньшим разнообразием (*Ischyodus*, *Edaphodon*, *Amylodon*, *Elasmodus*, *Harriotta*) и доминированием представителей рода *Ischyodus*. Этот этап разделен на два подэтапа: сантон – маастрихтский и палеоценовый. В кампане наблюдается наибольший родовой состав химер: встречены 5 родов. В маастрихте родовой состав сужается до двух (*Ischyodus* и *Edaphodon*), причем представители обоих характеризуются наиболее крупными размерами. В палеоцене происходит смена видового (но не родового!) состава химер и отмечается наименьшая размерность их остатков.

7.2. Морфогенез зубных пластин у некоторых родов химер в мелу-палеоцене юга Европейской России. Схема морфологических преобразований у рода *Ischyodus* Egerton, 1843 основана на материале (около 1300 мандибулярных и 680 небных пластин) из мела-палеоцена юга Европейской России (в основном – Поволжья). Наиболее показательны изменения у мандибулярных пластин; небные пластины – более консервативны и у некоторых видов практически не различаются (рис. 2). Последовательность видов: *Ischyodus gubkini*, *I. nessovi* sp. nov., *I. latus*, *I. sp. 1.*, *I. bifurcatus* Case, 1978, *I. volgensis* sp. nov., *I. dolloi* и *I. cf. williamsae*, очевидно, составляет единую филетическую линию. Изменения морфологии триторов (слияние, разделение и сегментация) демонстрируют смену тенденций в морфогенезе, причем тенденции изменений мандибулярных пластин, наблюдаемые в альб-сеноманское время (бифуркация и максимальное расширение срединного тритора, до его объединения с внутренним), в (?) позднем сеномане – маастрихте меняются на противоположные (срединный тритор и его ветви сужаются и бифуркация исчезает). У небных пластин смена направления морфогенеза выражена слабее, но возврат признаков (дистальная сег-

ментация наружного тритора) синхронен по времени (позднемеловая эпоха) такому мандибулярных пластин. В итоге, в раннем палеоцене возникает вид (*I. dolloi*), морфологически сходный в строении небных и мандибулярных пластин с первым членом последовательности (*I. gubkini*; верхний альб). Предполагается, что морфогенетическая последовательность должна трассироваться в юру и неоген.

Проанализированные материалы по роду *Edaphodon* Buckland, 1835 из тех же отложений, позволили установить следующую морфогенетическую последовательность видов: *E. sedgwickii* (верхний альб – нижний сеноман Белгородской области, средний – верхний сеноман Поволжья), *E. mantelli* (нижний сантон Поволжья), *E. sp. 1* (кампан), *E. eolucifer* (маастрихт) и *Edaphodon* cf. *E. bucklandi* (даний, ? зеландий). Морфологические изменения в зубном аппарате эдафодонов затрагивали меньше триторных структур, чем у искиодусов, что может объясняться большей специализацией их зубного аппарата. Отмечается несовпадение направленности и цикличности эволюционных изменений в развитии мандибулярных пластин эдафодонов и искиодусов в позднемеловое – палеоценовое время (Попов, Иванов, 1996, Иванов, 1998). Так, например, искиодусы с узким срединным тритором мандибулярных пластин появлялись реже – в верхнем альбе – нижнем сеномане (*I. gubkini*) и в дании – зеландии (*I. dolloi*); сходные по этому признаку эдафодоны существовали в нижнем сантоне (*E. mantelli*) и маастрихте (*E. eolucifer*). Искиодусы и эдафодоны, имеющие морфологически сходные зубные пластины (особенно в распределении триторов), вероятно имели во многом сходные пищевые связи и отмеченное несовпадение эволюционных изменений могло способствовать снижению конкурентности одновременно существовавших представителей этих родов.

7.3. Замечания по эволюции некоторых таксонов. Древнейшие достоверные представители семейства *Callorhynchidae* Garman, 1901 известны из средней юры (байос). С учетом условно отнесенных к нему родов (*Bathyteristes*, *Eomanodon*) его распространение расширяется до ранней юры (плинсбах). В верхнем триасе (норий) Земли Франца Иосифа (Северный Ледовитый океан) встречены несколько мандибулярных зубных пластин «*Eomanodon*» sp. (колл. СГУ). В средней юре семейство переживало явный расцвет, имело наибольшее родовое разнообразие (5 родов) и часто доминировало в ориктокомплексах. В позднеюрское и раннемеловое время разнообразие сузилось до двух родов (*Callorhynchus*, *Brachymylus*); в мелу, видимо, оба рода уже являлись реликтовыми. С сеномане вымирает один из них и дальнейшая история семейства связана с единственным родом *Callorhynchus*. Возникновение семейства и всего подотряда *Chimaeroidei* должно относиться к триасу или даже к рубежу перми и триаса. Предками группы не должны рассматриваться другие химероформные рыб (*Chimaeriformes*, скорее всего, парафилетическая группа); более вероятна филогенетическая связь химероидей с примитивными акулами, имеющими множественные зубы (типа петалодонтид *Janassa*). Слоновые химеры рода *Callorhynchus* Lacerpede, 1798 наиболее примитивная группа в составе семейства *Callorhynchidae* и подотряда в целом. По архаичной морфологии – характер озуления сохраняется со средней юры, географическому распространению (только в Южном полушарии; последние находки в Северном полушарии ограничены нижним эоценом), систематическому составу (только 3 современных вида) род может считаться «живым ископаемым» (*sensu* Гиляров, 1985). Длительное существование рода могло быть связано с малой пищевой специализацией его представителей, вследствие универсального зубного аппарата. Находки ископаемых остатков в отложениях мелководных эпиконтинентальных морей в Северном полушарии соответствуют относительно мелководному образу жизни современных представителей рода в Южном полушарии, которые, видимо, являются оттесненными реликтами.

Эдафодонтиды (род *Edaphodon* Buckland, 1835) произошли в раннем мелу, возможно в апте или барреме от одного из широко распространенных представителей

рода *Ischyodus* (*I. thurmanni*, *I. gubkini* или другого близкого вида). По сравнению с предковыми исхиодусами, у эдафодонов существенно изменилась конструкция зубного аппарата и, очевидно, пищевая адаптация. Основные морфологические изменения (увеличение относительных размеров сошниковых и латеральное сжатие мандибулярных пластин) привели к появлению других диагностических признаков (дистально высокий симфиз и развитый «клюв» мандибулярных пластин; субтреугольная форма сошниковых и прямой симфизный край небных пластин). Конструкционные изменения привели к перераспределению триггеров на мандибулярных и небных пластинках, а также к редукции на обоих латеральной нисходящей пластинки. «Эдафодоновая» конструкция зубного аппарата (латерально сжатые мандибулярные пластины с длинными клювами и крупные сошниковые пластины) развилась также параллельно у среднеюрских калпоринхид (*Paracallodus wardi* gen. et sp. nov.).

Ранее объем семейства *Rhinochimaeridae* Garman, 1901 был необоснованно расширен за счет включения в него многих родов исхиодид с параллельно эволюционировавшим режущим зубным аппаратом (*Elasmodus*, *Elasmodectes*, *Lebediodon* и *Amylodon*). По новой классификации семейство включает только три ископаемых рода: *Harriotta* (средний сеноман – современность), *Belgorodon* (верхний альб – нижний сеноман) и (?) *Kushmurunia* (кампан). Происхождение белгородоносов и, соответственно, появление семейства относится к нижнему мелу (апту или альб) и связано с родом *Ischyodus*. В нижнем-среднем сеномане от рода *Belgorodon* в результате пedomорфоза обособился род *Harriotta*; к тому же семейству условно отнесен и род *Kushmurunia* Averianov, 1999 (кампан Казахстана). Относимые к *Harriotta* яйцевые капсулы из верхней юры (*H. stelcki*, *H. virei*), так же, как и капсулы из различных интервалов мезозоя, описанные в качестве видов современного рода *Rhinochimaera* (*R. caucasica*; нижний мел; *R. arenicola*, верхний мел; *R. farsensis*, nomen dubium; нижний триас) вряд ли относятся к ринохимеридам. Яйцевые капсулы с вытянутым рostrальным отделом (для вмещения длинных рostrальных хрящей эмбриона) могли параллельно развиваться у многих групп, включая вымерших исхиодид и эдафодонтид и других химероформных рыб. Достоверные зубные пластины *Rhinochimaera* Garman, 1901 в ископаемом состоянии не встречены. Предполагается, что появление этого рода может быть связано с неогеном. Сходное по специализации озубление развилось независимо у некоторых меловых и палеогеновых исхиодид (*Elasmodectes*, *Lebediodon*, *Amylodon*). Род *Harriotta* Goode et Bean, 1895 впервые зарегистрирован в среднем сеномане Саратовского Поволжья. К харриоттам также отнесено несколько кайнозойских видов (*Chimaera gosseleti* Winkler, 1880; ?= *Ch. rupeliensis* Storms, 1894; рюпель Бельгии). *Harriotta lehmani* Werdelin, 1986, описанная по отпечатку из сантона Ливана, демонстрирует вытянутые носовые хрящи и типичное для харриот озубление. Это свидетельствует о правильности ассоциации морфологически сходных зубных пластин с родом *Harriotta* и отнесения ископаемых представителей к семейству носатых химер.

Семейство *Chimaeridae* Bonaparte, 1831 представлено 2 современными родами со сравнительно большим количеством видов (Didier, 1995): *Chimaera* Linnaeus, 1758 (6 видов) и *Hydrolagus* Gill, 1862 (17 видов). Из семейства исключены все ископаемые роды и сильно уменьшено количество ископаемых видов рода *Chimaera*. Более или менее достоверен вид *Chimaera pliocenica* Woodward, 1891 из плиоцена Италии, а *Ch. seymourensis* Ward & Grande, 1991 из верхнего эоцена Антарктиды отнесен к роду условно. Предполагается, что семейство произошло от ринохимерид, близких к роду *Harriotta* в позднем палеогене, или более вероятно – в неогене. В зубном аппарате семейства *Chimaeridae*, по сравнению с предполагаемым предком, произошли как прогрессивные, так и пedomорфные изменения.

7.4. Филогения подотряда (триас – современность). Родовая динамика и вероят-

ные связи между всеми семействами и подсемействами химер, по результатам исследования, представлены на рис. 3. Филогения химер подотряда Chimaeroidei, предложенная на основе анализа строения их зубного аппарата, согласуется с данными о внешней краниальной морфологии. Современный каллоринх имеет морду с низким коротким ростом и «мотыгой» на конце. Позднеюрские исхиодиды (*Ischyodus*) «мотыгу» утратили, но сохранили короткий и низкий рост. У отделившихся в раннем мелу от основного ствола исхиодид харриотин рост удлинился и появился носатый экморфотип, демонстрируемый современными представителями. В позднем палеогене – неогене от харриотин происходят химериды, у которых рост укорачивается (в результате редукции носовых хрящей) и округляется. Такой ход событий подтверждается находкой aberrантной особи *Hydrolagus collei* с рудиментарным ростом. В это же время или позже (неоген, (?)) начало антропогена харриотины дали начало более специализированной носатой химере (*Rhinochimaera*), у которой рост смещен дорсально. Эволюция морды тесно связана с общей эволюцией зубного аппарата, поскольку на росте химер сильно развиты органы боковой линии (Didier, 1995), помогающие идентифицировать пищевые объекты.

7.5. Общие черты эволюции подотряда (триас – современность). «Центральные» роды семейств Chimaeroidei, представляющие формы с наиболее универсальным (*Ischyodus*, *Callorhinchus*, *Harriotta*) или умеренно специализированным (*Edaphodon*) зубным аппаратом, имеют длительную историю существования. От них происходили роды семейств с более короткой историей и с зубным аппаратом, более приспособленным к мелкому «разламыванию» и резанию. Исхиодиды по крайней мере трижды за свою историю дали химер с режущим зубным аппаратом (*Elasmodes*, бат – маастрихт; группировка *Wardodus* – *Lebediodon*, верхний альб – сеноман; *Amylodon*, кампан – рюпель). Отмечена общая направленность морфологической эволюции химер подотряда от примитивного «дробящего», к «разламывающему» и терминально, к «мелко-разламывающему» и режущему подтипам. Ограниченность специализаций (3 типа) зубного аппарата химер свидетельствует в пользу широко развитых в группе параллелизмов.

Другая черта эволюции озубления химер – редукция первичных структур (олигомеризация гомологичных структур). Наиболее показательной в этом плане является исчезновение нисходящей пластинки, представляющей рудимент альтернативных зубов. У предка каллоринхид предполагается зубной аппарат, содержащий, как минимум, 12 зубных пластин (4 – в нижней и 8 – в верхней челюстях). Отмечена слабая совместимость режущих тенденций в морфологической эволюции и сохранения нисходящих пластинок: всякое появление лабиальных трикторов сопровождалось утончением в этом месте или полным удалением участка нисходящей пластинки. Рудименты ее при этом обычно сохранялись и присутствовали в озублении в течении всего времени существования рода. Все значительные изменения в структуре нисходящей пластинки (и других коррелированных с ней структур) происходили скачкообразно, и модификация пластинки обычно маркирует появление нового рода; в родовой линии структура пластинки, как правило, не менялась. При сильной редукции пластинки, ее мелкие рудименты могут проявляться в озублении как индивидуальная aberrация (верхнемеловые *Edaphodon*, *Elasmodus*) достаточно долго.

В эволюции зубных систем химероидей отмечены неоднократные случаи педоморфоза, как на родовом, так и на семейственном уровнях (эволюция от харриотин к химеридам). Для родов такой тип преобразований отмечен как в ходе развития ринохимерид (предполагаемая эволюция *Belgorodon* в сторону *Harriotta*), так и в терминальной части развития отдельных родовых линий (эоцен-олигоценные представители рода *Elasmodus*). Педоморфоз при переходе от *Belgorodon* к *Harriotta* проявляется в полном выпадении «взрослой» (размерно и морфологически) стадии предкового рода.

Кроме современного рода *Callorhinchus* случаи оттеснения реликтовых форм в Южное полушарие отмечаются и для некоторых ископаемых представителей подотряда: последние исхиодусы («*Chimaera*» *anomala*, *Ischyodus sweeti*) «доживают» верхнем миоцене – нижнем плиоцене Австралии, а эласмодектесы – в маастрихте Антарктиды. Южное полушарие неоднократно являлось рефугиумом для представителей вымирающих линий химер.

Глава 8. Экология мел-палеогеновых химеровых рыб

Данные о питании, образе жизни и распространении современных химер неполны. Бентопелагические химериды (*Chimaera*, *Hydrolagus*) и ринохимериды (*Rhinochimaera*, *Harriotta*, *Neoharriotta*) встречаются на глубинах континентального склона (от 300–400 до 2500 м и более) в Атлантическом, Тихом и, реже – Индийском океанах. Из-за глубоководного размножения, данные о репродуктивной стратегии этих рыб и биологии их молоди очень скудны, до полного отсутствия для некоторых видов. Только некоторые виды рода *Hydrolagus* отмечаются на глубинах 50–300 м, где наиболее многочисленные из них (*H. colliei*) служат объектами промыслового лова. Каллоринхиды (род *Callorhinchus*) среди других химер характеризуются относительно «мелководным» шельфовым образом жизни, встречаясь исключительно в Южном полушарии (прибрежные воды Южной Африки, Австралии, Новой Зеландии) на глубинах, не превышающих 200 м. Во время весеннего нереста каллоринхи стаями поднимаются на мелководье (менее 10 м) – в районы крупных эстуариев и прибрежных песчаных заливов.

8.1. Экоморфологические группировки. Л. Компанья (Compañón, 1990) предлагая классификацию экоморфотипов (группировка по морфологическому облику с добавлением экологической компоненты) современных хрящевых рыб, отнес химер (в частности *Callorhinchus*) к химеробентосному экоморфотипу. Носатые химеры (как пример приводится *Harriotta*) объединяют в себе химеробентосный и глубоководный ринхобатический. Также все химеры отнесены к специализированной трофической группировке дуорофагов. Справедливо указана «первичность» химеробентосного экоморфотипа относительно ринхобатического. В разделе приведена критика химеробентосного экоморфотипа, который объединяет примитивных каллоринхид со специализированными химеридами (*Chimaera*, *Hydrolagus*).

8.2. Питание химер. В разделе суммированы данные о питании современных химер, которые признаны очень скудными, особенно для ринохимерид. В общем, в рационе химер входят раковинные моллюски, ракообразные, черви, иглокожие, рыба и др. Выводы о трофических отношениях ископаемых химер основаны на предположениях. Повреждения и царапины на костях меловых морских рептилий и птиц (Каменцев, 1995; Несов, Аверьянов, 1997; Ярков, Несов, 2000) связываемые с вероятным падальядением химер родов *Ischyodus*, *Elasmodus* и *Edaphodon* слабо обоснованы. Падальядение более вероятно для родов *Amylodon*, *Lebediodon* и *Elasmodectes*, с режущим зубным аппаратом. Но и в этом случае его возможности к «повреждению костей ихтиозавров» были ограничены, поскольку, в отличие от зубных систем эламобранхий, у химер не было смены зубов, и повреждения пластин приводили к искажению прикуса и угрозе жизни рыбы. Этим можно объяснить столь редкое нахождение аномальных зубных пластин химер в изученном материале (3 из 5000 пластин).

В условиях однообразности и скудности сопутствующих комплексов беспозвоночных (моллюски, ракообразные) в верхнемеловых отложениях Поволжья, сложно приписывать какие либо их группы к спектру питания того или иного рода химер. Интересные палеоэкологические данные может дать анализ многочисленных «спиральных» копролитов хрящевых рыб (Хозацкий, Вялов, 1984; Попов, 1993), часть которых мо-

жет принадлежать химерам. Ключом для их идентификации должны являться структура и содержимое (фрагменты раковин моллюсков, ракообразных, чешуя и позвонки мелких рыб и др.).

8.3. Роль химер в пищевых цепях хищников. Данные о роли химер в пищевых цепях хищников также редки. Остатки химер встречены в желудках акул (*Galeorhinus australis*, *Squalus acanthias*, *Somniosus microcephalus*, *Hexanchus griseus*, *Notothenchus cepedianus*, *Carcharodon carcharias*, *Echinorhinus cookei*, *Galeorhinus galeus*, и др.) и костистых рыб (*Hippoglossus stenolepis*, *Gadus* sp.) (Gorman, 1963; Nakatsu, 1957; Alverson & Stansby, 1963; Compagno, 1984; Ebert, 1991, 1994; и др.).

Для ископаемых химер известен, по крайней мере, один случай ассоциации фрагментированных остатков химеры (*Ischyodus avitus*) и более полных – акулы (*Paraorthacodus jurensis* (Schweizer, 1964)) из верхнеюрских литографских известняков южной Германии. Был сделан вывод, что акула охотилась на более мелких по размеру *I. avitus*, захватывая их в момент атаки за голову (Duffin, 1993).

В изученном диссертантом материале имеется одна мандибулярная пластина *Elasmodus rossicus*, базальная поверхность которой несет серию неглубоких (1–1,5 мм глубиной) отметин, объединенных в 6 групп и 4 дуги. Они интерпретированы как следы укусов костистой рыбы (? Enchodontidae), а их размещение на базальной поверхности пластины указывает на укусы, нанесенные на отделившуюся от черепа пластину.

8.4. Разделение жизненных стадий и вопрос о «гигантизме». Результаты исследования подтверждают, в целом, предположение (Эйхгорн, 1968), что мезозойские химеры обитали в мелководных эпиконтинентальных морях, и только в среднем- позднем кайнозое были отнесены на значительные глубины. Вместе с тем, предполагается, что мезозойские роды (многие виды родов *Ischyodus*, *Edaphodon*, и др.) могли вести относительно глубоководный образ жизни и подниматься на мелководье для размножения (стратегия, типичная для современных «живых ископаемых» рода *Callorhinchus*). Например, доминирование среди остатков исхиодусов Стойленского и Лебединского карьеров (верхний альб – нижний сеноман) пластин молодых особей *Ischyodus nessovi* sp. nov. (пластины взрослых особей – редки) и обратная ситуация для вида *I. gubkini* (число относительно крупных пластин более взрослых особей больше) должны свидетельствовать, что у первого вида было более четкое разделение жизненных стадий и взрослые особи обитали на большей глубине. Известные из Стойленского карьера гигантские пластины *Stoiodon aenigma* принадлежат взрослым особям «мелкого» вида *Elasmodectes kiprijanoffi* (Попов, 1998)]. Появление в ориктокомплексе пластин взрослых особей этого вида (более специализированных к резанию) и отсутствующих в сеномане Поволжья, свидетельствует о возможной пищевой адаптации к падалеядению (в комплексе много остатков морских позвоночных) и лучшим разделении жизненных стадий для вида в сеномане.

8.5. Изменение пищевой стратегии в онтогенезе. Изменения морфологии зубных пластин и прочностных характеристик зубного аппарата в онтогенезе некоторых химер (*Belgorodon bogolubovi*, *Ischyodus latus* и др.) позволяют высказать предположение об изменении в онтогенезе пищевой стратегии у некоторых видов. Наиболее ярко это выражено в онтогенезе озубления *Belgorodon bogolubovi*: происходит смена компактного плеромина на васкулярный на всех триторах лабиального этажа мандибулярной и небной пластин; пластины становятся более массивными и, очевидно, способными обрабатывать более прочные пищевые объекты. Выводы подтверждаются наблюдениями над морфо-функциональными изменениями озублений современных слоновых химер в связи со сменой рациона питания (Didier, Stahl, Zangerl, 1993; Giacomo & Perier, 1996).

8.6. «Конкурентное исключение». Принцип конкурентного исключения Гаузе применим к меловым и палеоценовым химерам юга Европейской России. В большинстве случаев в разновозрастных отложениях отсутствуют близкие виды одного рода, что противоречит выводам других авторов (Аверьянов, Гликман, 1994; Несов, Аверьянов, 1996а; и др.). Ориктокомплексы могут включать до 9 родов, но каждый род обычно представлен единственным видом (Поров, 1996). В исследованном материале имеется лишь три «исключения» и все они относятся к видам рода *Ischyodus* Egerton, 1843: (1) *Ischyodus gubkini* и *I. nessovi* sp. nov. (верхний альб – нижний сеноман Белгородской области); (2) *I. latus* и *I.* sp. 1 (верхний сеноман Саратовской области); (3) *I. dolloi* и *I. cf. williamsae* (зеландий Волгоградской области). В первом случае исключение обусловлено морфофункциональными различиями в строении зубного аппарата, в двух других – возможно, материал стратиграфически неоднороден или конспецифичен.

Применимость указанного принципа к химерам из других регионов и стратиграфических интервалов может позволить выделить комплексы, нуждающиеся в ревизии (например, сообщество батской формации Stonesfield Slate в Англии). Выполнение принципа Гаузе применительно к изученному материалу может свидетельствовать о верности выбора объема видовых признаков для изученных родов.

8.7. Космополитизм и широкое распространение. Первые находки ископаемых химер были отмечены в Западной Европе (Buckland, 1835). В глобальном масштабе они также связаны с Западной (нижняя юра – олигоцен) и Восточной Европой (в основном, Россия, Литва, Украина, средняя юра-палеоген), Азией (Казахстан, Узбекистан, мел, палеоген), Австралией (альб, палеоген, неоген), Северной Америкой (США; кампан, палеоцен) и побережьем Антарктиды (о. Симор, маастрихт, эоцен). Пока единичны находки остатков химер в Южной Америке (Stahl, 1999) и отсутствуют какие-либо сведения о химерах с территории Африки (исключая Марокко), Юго-Восточной и Центральной Азии.

Для некоторых меловых видов родов *Ischyodus* и *Edaphodon* установлено широкое (*Ischyodus latus*, *Edaphodon mantelli*) и космополитное (*Ischyodus bifurcatus*, *Ischyodus dolloi*, *Ischyodus thurmanni*, *Edaphodon sedgwicki*) распространение. В альбе и сеномане Средней Азии отмечается проникновение или, возможно, оттеснение другими более специализированными родами исхиодид родов *Ischyodus* и *Elasmodus* в солоноватоводные обстановки (Несов, 1997). Вымирание характерного для верхне-меловой эпохи рода *Elasmodus* объясняется с глобальным похолоданием и регрессией моря в конце эоцена – середине олигоцена: последний вид рода (*E. cheganicus*) обладал признаками педоморфного недоразвития в зубной системе. Начиная с этого времени, дальнейшая история химер и их биоразнообразия связаны с эволюцией новых, более специализированных групп (химериды, ринохимериды), обитающими на больших глубинах. В миоцене-плиоцене последние виды исхиодид и эдафодонтид («*Chimaera*» *anomala*, *Ischyodus mortoni*, *Edaphodon mirabilis*, «*E.*» *sweeti*) еще сохранялись в океанах южного полушария, видимо, уже как реликтовые рыбы.

8.8. Тафономические наблюдения. Рассмотрены стадии разрушения пластин и их основных структур; охарактеризована сохранность (от хорошей – до гальки и псевдоморфоз); возможна их длительная экспозиция на дне древнего водоема (серпулы на пластинах). Отмечено влияние на сохранность процессов переотложения и современного растворения. Пластины часто являются центрами образования песчано-известковых и фосфатных конкреций. Отмечен дисбаланс в представительности разных по положению в челюсти пластин в материале в целом, и для некоторых родов, связанный, вероятно, с выборочностью захоронения.

Заключение

1. В результате ревизии ископаемых химер подотряда Chimaeroidei в мелу-палеоцене юга Европейской России установлено присутствие 30 видов из 11 родов 5 семейств двух надсемейств, из которых 7 видов, 1 род и 1 семейство являются новыми.

2. Разработана морфология зубного аппарата химер, унифицированы и предложены новые описательные термины, разработана система реконструкции озубления по отдельным пластинам, выявлены корреляционные признаки пластин разного положения в зубном аппарате.

3. Уточнение стратиграфического распространения родов химер в мелу-палеоцене показывает максимальное богатство альб-сеноманского комплекса, включающего *Edaphodon*, *Ischyodus*, *Callorhynchus*, *Brachymylus*, *Elasmodectes*, *Lebediodon*, *Belgorodon*, *Elasmodus*, *Wardodus* gen. nov, исчезновение в сеномане *Brachymylus*, *Lebediodon*, *Belgorodon*, в туроне – *Elasmodectes*, появление в кампане рода *Amylodon*; рубеж верхнего мела-палеоцена был преодолен химерами с изменениями лишь на видовом уровне

4. Предложено (в соавторстве) выделение ряда местных стратиграфических подразделений в верхнемеловой региональной схеме. Для разрезов верхнего мела-палеоцена предложено выделение «слоев с *Ischyodus latus*» (средний – верхний сеноман), «слоев с *Ischyodus bifurcatus*» (кампан) и «слоев с *Ischyodus dolloi*» (даний – зеландий). Обоснована возможность использования химер как характерных элементов комплексов органических остатков сеномана, кампана и маастрихта.

5. Существенно пересмотрен состав подотряда Chimaeroidei, включающего надсемейство Callorhynchoidea Garman, 1901 в составе семейства Callorhynchidae Garman, 1901 (6 родов). Надсемейство Chimaeroidea Bonaparte, 1831 в составе 4 семейств: семейство Ischyodidae fam. nov. с 9 родами; семейство Edaphodontidae Owen, 1846 с 2 родами; семейство Rhinochimaeridae Garman, 1901 (монотипическое подсемейство Rhinochimaerinae Didier, 1995 и подсемейство Harriottinae Gill, 1898: с 4 родами); семейство Chimaeridae Bonaparte, 1831 с 2 родами. Роды *Ganodus* Agassiz, 1843 и *Dardasodus* Averianov, 1991 сведены в синонимию рода *Ischyodus*, а *Stoilodon* Nessov & Averianov, 1996 – в синонимию рода *Elasmodectes*. Существенно пересмотрен объем родов *Brachymylus*, *Ischyodus*, *Edaphodon* и родовое положение 12 видов.

6. В морфогенезе родов *Ischyodus* и *Edaphodon* в мелу-палеоцене прослеживается периодическая смена направления развития специфических особенностей зубного аппарата во времени. Наиболее существенные морфологические изменения выявлены для мандибулярных пластин и связаны с расширением или локализацией окклюзивных триторов; для зубного аппарата, в целом, характерны переходы от более «дробящего» к «разламывающему» типу, что отражает динамическое изменение стратегии питания рыб (переход от более твердой пищи к более мягкой и наоборот). В зубном аппарате исхиодусов и эдафодонов однотипные морфологические изменения происходили с временным смещением, что, вероятно, снижало пищевую конкуренцию одновозрастных видов этих родов. В эволюции зубных систем химероидей отмечены неоднократные случаи педоморфоза, как на родовом, так и на семейственном уровнях (эволюция от харриотин к химеридам). Для родов такой тип преобразований отмечен как в ходе развития ринохимерид (предполагаемая эволюция *Belgorodon* в сторону *Harriotta*), так и в терминальной части развития отдельных родовых линий (эоцен- олигоценевые представители рода *Elasmodus*). Педоморфоз при переходе от *Belgorodon* – к *Harriotta* проявляется в полном выпадении «взрослой» (размерно и морфологически) стадии предкового рода.

7. Выделяется 3 основных уровня организации зубного аппарата химероидей: примитивный «дробящий» (*Callorhinchus*), «разламывающий» (*Eomanodon*, многие виды рода *Ischyodus*) и режущий (*Rhinochimaera*, *Amylodon*). Общей эволюционной тенденцией является переход от первого ко второму и третьему уровням, хотя у представителей многих родов имелось сочетание всех трех типов, и в течение мезо-кайнозоя появлялись формы, обладающие каждым из них. 8. Новые данные позволяют считать временем возникновения группы триас или даже рубеж перми и триаса. Современное семейство риохимерид произошло в раннем мелу от одного из родов исхиодид; ныне процветающее семейство химерид сравнительно молодое, ответвилось, вероятно, от риохимерид рода *Harriotta*, в позднем палеогене или неогене.

9. На обширном материале детально проанализированы направления возрастных изменений и индивидуальной изменчивости зубного аппарата для всех описанных видов. Установлено, что в онтогенезе происходит не только увеличение размеров зубных пластин, но и существенная перестройка зубного аппарата с преобразованием его функционального типа. Недоучет этого явления, как и сильной внутривидовой изменчивости зубных пластин ранее неоднократно приводил к описанию многих видов и родов сомнительной валидности.

10. Этапность развития химер в мелу-палеоцене региона в общем соответствует этапности развития других групп морской биоты юго-востока Русской платформы. Выделяются альб-сеноманский (альб-? коньякский) и сантон-палеоценовый этапы; последний разделяется на два подэтапа: сантон-маастрихтский и палеоценовый. Первый этап характеризуется максимальным родовым разнообразием и численностью химер, второй – меньшим разнообразием и доминированием представителей рода *Ischyodus*.

11. Обобщены экологические и палеоэкологические данные по химерам подотряда *Chimaeroidei*; представлены результаты тафономических наблюдений.

12. Полученные результаты дают основу для дальнейшей ревизии химер с учетом материалов всех мировых коллекций.

Список публикаций по теме диссертации

1. Averianov A. O., **Попов Е. В.** A new species of chimaeroid fish from the Upper Cretaceous of the Saratov region, Russia // *Palaeontology*. London, 1995. Vol. 38. Part 3. P. 659–664.

2. **Попов Е. В.**, Иванов А. В. «Коллеблющиеся тенденции» в морфогенезе мел-палеоценовых исхиодусов (*Chimaeroidei*, *Edaphodontidae*) // «Геологические науки–96»: Сб. материалов научной конференции. Саратов: Изд-во Гос УНЦ «Колледж», 1996. С. 53–57.

3. **Попов Е. В.** Использование онтогенетических рядов при изучении зубных пластин мел-палеоценовых химеровых рыб // *Палеонтология на рубеже столетий* (к 80-летию Палеонтологического общества): Тез. докл. XLII сессии Палеонтол. об-ва РАН (29 января – 2 февраля 1996 г.). СПб, 1996. С. 69–70.

4. **Попов Е.** The Upper Cretaceous chimaeroid fishes from the Volga region: stratigraphical aspects of the research // *Abstracts of the 5th International Cretaceous Symposium*. Freiberg, Germany, 1996. P. 147.

5. **Попов Е. В.** Возрастная изменчивость зубных пластин химер и ее значение для таксономии // «Проблемы изучения биосферы»: Тез. докл. Всеросс. научн. конфер. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1996. С. 39–40.

6. Первушов Е. М., Иванов А. В., **Попов Е. В.** Средне- и поздне меловая биота юго-востока Европейской палеобиогеографической области // *Палеонтол. журн.*, 1997. № 3. С. 10–16.

7. **Попов Е. В.** Проблема видовых критериев для современных и древних химеровых

рыб (Chimaeriformes, Chimaeroidei) // Проблемы систематики и эволюции органического мира»: Тез. докл. 43 сессии Палеонтол. об-ва. СПб, 1997. С. 56–57.

8. Ярков А. А., **Попов Е. В.** Новая фауна хрящевых рыб из Березовских слоев (нижний палеоцен) Волгоградского Поволжья: предварительные данные // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Новая серия. Саратов: Изд-во Гос УНЦ «Колледж», 1998. Вып. 1. С. 59–65.

9. **Попов Е. В.** К вопросу о «гигантизме» некоторых ископаемых представителей химеровых рыб (Holocephali, Chimaeroidei) // «Геологические науки – 98»: Тез. докл. научн. конфер. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1998. С. 28–29.

10. Ярков А. А., **Попов Е. В.** Хрящевые рыбы из березовских слоев (нижний палеоцен) Волгоградского Поволжья и проблемы развития группы на рубеже мела-палеогена // «Геология и минеральные ресурсы юго-востока Русской платформы»: Тез. докл. междунард. научн. конф. Саратов: НВНИИГГ, 1998. С. 60–61.

11. Первушов Е. М., Иванов А. В., **Попов Е. В.** Этапы формирования средне- и поздне меловой биоты юго-востока Среднерусской провинции // Проблемы эволюции биосферы: Избр. труды Всеросс. науч. конфер. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1999. С. 59–63.

12. **Попов Е. В.** О находке зубной пластины крупной химеры *Edaphodon mantelli* (Buckland, 1835) в нижнем сантоне Саратовской области (Holocephali, Edaphodontidae) // Труды НИИГеологии СГУ. Нов. сер. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1999. Т. 1. С. 137–141.

13. **Попов Е. В.** Новые данные по морфологии зубных пластин химеровых рыб рода *Ischyodus* из мела и палеогена Центральной России и Поволжья // Даревский И. С., Аверьянов А. О. (ред.). Материалы по истории фауны Евразии, 1999. С. 67–82. (Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 277).

14. Первушов Е. М., Иванов А. В., **Попов Е. В.** Местная стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Правобережного Поволжья // Тр. НИИГео СГУ. Нов. сер. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1999. Т. 1. С. 85–94.

15. **Ропов Е. V.** The review of records of the elephant chimaeras remains (Holocephali, Callorhynchidae) from the Cretaceous of the European part of Russia // Матер. Международ. конфер. студ. и аспирант. по фундам. наукам «Ломоносов», М.: Изд-во МГУ, 1999. Вып. 3. С. 134–135.

16. **Попов Е. В.** О реконструкциях зубного аппарата химеровых рыб (Holocephali, Chimaeroidei) // «Геология Русс. плиты и сопредел. терр. на рубеже веков»: Матер. Всеросс. науч. конфер. (27–30 марта 2000 г., Саратов). Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж». 2000. С. 39–40.

17. **Ропов Е. V.** About the origin of the chimaeroid genus *Edaphodon* Buckland, 1838 (Holocephali, Chimaeroidei) // 5th European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Abstracts, June 27 – 1 July, 2000, Karlsruhe / Staatliches Mus. fur Naturkunde, georoiss: Abteilung, Karlsruhe. 2000. P. 63.

18. **Попов Е. В.**, Ярков А. А. Новый гигантский *Edaphodon* (Holocephali: Edaphodontidae) из березовских слоев (нижний палеоцен) Волгоградского Поволжья // Палеонтол. журн., 2001. № 2. С. 76–80.

19. **Ропов Е. V.** & Averianov A. V. Early Cretaceous holocephalans from Belgorod Province, Russia: the Mesozoic success of a Paleozoic group // «Obruchev Symposium Evolutionary Palaeoichthyology» (Moscow, 13–16 March 2001). Programme and Abstracts Volume. Moscow: Palaeontological Institute of the RAS. 2001. P. 41–42.

20. **Ропов Е. V.** A history of elephant fishes of the genus *Callorhynchus* Lacepede, 1798 (Holocephali, Chimaeroidei) // IPC2002, Geological Society of Australia, Abstracts 68. 2002. P. 261–262. Sydney.

21. **Попов Е. В.** Новый род слоновых химер (Holocephali: Callorhynchidae) из келловей Саратовского Поволжья, Россия // Палеонтол. журн., 2003. № 5. С. 59–66.

| Таксоны, регион | Callorhynchidae | | | Ischyrodidae fam. nov. | | | | | | | | | | | | | | | Edaphodontidae | | | | | Rhinochimaeridae | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|---------------------------------------|--------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------------|--|--|---------------------|------------------------------|----------------------------------|--------------------------|----------------------------|------------------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------------|--------------------------------------|--------------------------|--|------------------------|--|----------------------------|---------------------------|------------------------|----------------------------|--|------------------------------|------------------------|------------------------|--------------------------------------|------------------------|---|--|--|--|--|--|
| | <i>Callorhynchus tomossovi</i> sp. n. | <i>Callorhynchus</i> sp. | <i>Brachymylus borealis</i> | <i>Elasmodus rossicus</i> | <i>Elasmodus sinzovi</i> | <i>Elasmodus</i> sp. 1 | <i>Elasmodus</i> cf. <i>E. hunteri</i> | <i>Wardodus kokhani</i> gen. et sp. n. | <i>Wardodus</i> sp. | <i>Lebediodon oskolensis</i> | <i>Elasmodectes liprijanoffi</i> | <i>Amylodon karamysh</i> | <i>Ischyrodus gubktini</i> | <i>Ischyrodus nessovi</i> sp. nov. | <i>Ischyrodus latus</i> | <i>Ischyrodus</i> sp. 1 | <i>Ischyrodus bifurcatus</i> | <i>Ischyrodus volgensis</i> sp. nov. | <i>Ischyrodus dolloi</i> | <i>Ischyrodus</i> cf. <i>I. williamsae</i> | <i>Ischyrodus</i> spp. | <i>Ischyrodidae</i> gen. et sp. indet. | <i>Edaphodon sedgwicki</i> | <i>Edaphodon mantelli</i> | <i>Edaphodon</i> sp. 1 | <i>Edaphodon eolucifer</i> | <i>Edaphodon</i> cf. <i>E. bucklandi</i> | <i>Belgorodon bogolubovi</i> | <i>Harriotta</i> sp. 1 | <i>Harriotta</i> sp. 2 | <i>Harriotta itiliensis</i> sp. nov. | <i>Harriotta</i> sp. 3 | | | | | | |
| Индекс возраста | Ц | П | П | Ц | Ц | П | П | Ц | П | Ц | Ц | П | П | П | П | П | П | П | П | П | П | Ц | Ц | П | П | П | П | Ц | П | П | П | П | П | | | | | |
| P ₂ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | P ₁ | t | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | z | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| d | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| K ₂ | m | m ₂ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | m ₁ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | km | km ₂ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | km ₁ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | st | st ₂ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | st ₁ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | k | k ₁₋₃ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | t ₃ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | t ₂ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | s | t ₁ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| s ₃ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| s ₂ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| al | s ₁ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | al ₃ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | al ₂ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| K ₁ | al ₁ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | a | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | br | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | h | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | v | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | b | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Пунктир — предполагаемое распространение видов, недостаточно обоснованное материалом; знак вопроса — данные, недостаточно обоснованные стратиграфически; Ц — юг Центральной России (Белгородская область), П — Поволжье

Рис. 1. Стратиграфическое распространение видов химер в мелу-палеоцене юга Европейской России.

| Виды, регион | Род <i>Ischyodus</i> Egerton, 1843 | | | | | | | Левосторонние зубные пластины (окклюзивный вид) | | |
|-----------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------|------------------------|-----------------------------|-------------------------------------|-------------------------|---|---------------|--------|
| | <i>Ischyodus gubkini</i> | <i>Ischyodus nessoivi</i> sp. nov. | <i>Ischyodus latus</i> | <i>Ischyodus</i> sp. 1 | <i>Ischyodus bifurcatus</i> | <i>Ischyodus volgensis</i> sp. nov. | <i>Ischyodus dolloi</i> | <i>Ischyodus</i> cf. <i>I. williamsae</i> | Мандибулярные | Небные |
| Индекс возраста | Ц | Ц | П | П | П | П | П | П | | ? |
| | t | | | | | | | | | |
| P ₁ | z | | | | | | | | | |
| | d | | | | | | | | | |
| K ₂ | m | m ₂ | | | | | | | | |
| | | m ₁ | | | | | | | | |
| | km | km ₂ | | | | | | | | |
| | | km ₁ | | | | | | | | |
| | st | st ₂ | | | | | | | | ? |
| st ₁ | | | | | | | | | | |
| t | t ₃ | | | | | | | | | |
| | t ₂ | | | | | | | | | |
| | t ₁ | | | | | | | | | |
| s | s ₃ | | | | | | | | | |
| | s ₂ | | | | | | | | | |
| | s ₁ | | | | | | | | | |
| K ₁ | al | al ₃ | | | | | | | | |
| | | al ₂ | | | | | | | | |
| | | al ₁ | | | | | | | | |

Рис. 2. Стратиграфическое распространение видов рода *Ischyodus* в мелу-палеоцене юга Европейской России и морфогенетическая последовательность *I. gubkini* — *Ischyodus* cf. *I. williamsae*.

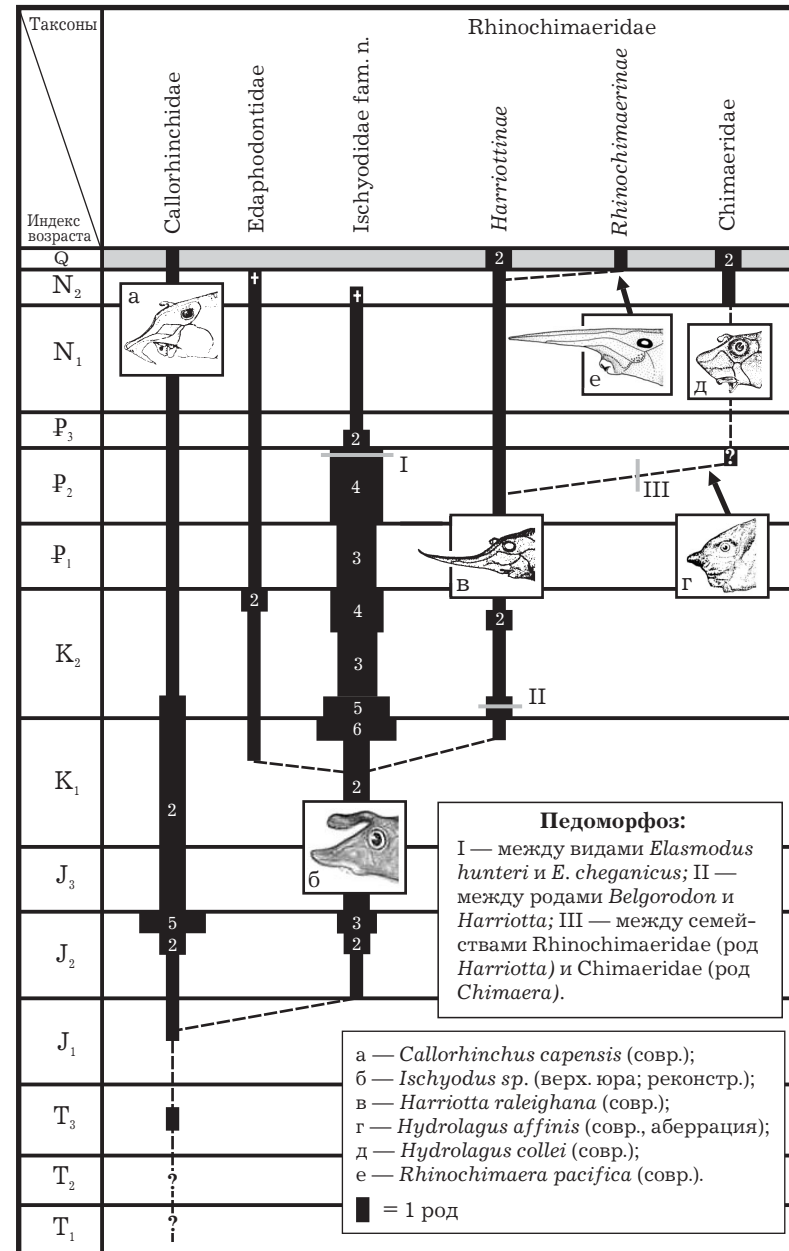


Рис. 3. Динамика родового объема, вероятные филогенетические взаимоотношения семейств/подсемейств химер подотряда Chimaeroidei, уровни педоморфоза и эволюция краниальных признаков.