

ПРАВИТЕЛЬСТВО РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт наук о Земле
Кафедра осадочной геологии

Направление 05.04.01 – «Геология»
(шифр образовательной программы ВМ.5515.2021)

Решетников Павел Александрович
Магистерская диссертация
Комплексы рыб из верхнедевонских отложений Башкирского
Южного Урала

Научный руководитель:
к.г.-м.н., доцент Иванов А. О.

Рецензент:
с.н.с. Евдокимова И.О.

Санкт-Петербург

2023

Введение

Девонские разрезы западного и восточного склонов Урала детально изучаются ещё с конца XIX века (например, Карпинский, 1885) и исследования продолжаются. Один из аспектов этих исследований – описание ихтиофауны, представленной диагностичными остатками рыб: зубов, чешуй, плавниковых шипов.

В последние десятилетия большое внимание приковано к установлению в разрезах Южного Урала точных границ ярусов и зональной последовательности, прежде всего конодонтовой и брахиоподовой. Но кроме шкал по группам беспозвоночных, существует ещё и зональная шкала по фебодонтидным хрящевым рыбам. После ревизии рода *Phoebodus* (Ginter, Ivanov, 1992) была предложена (Ginter, Ivanov, 1995, 2000) зональная шкала по этим рыбам, включавшая шесть зон для живетского, франского и фаменского ярусов. В 2021 году (Иванов, 2021) объем зон был уточнен в соответствие с новыми находками. Шкала опирается на принятую конодонтовую зональность, на границы зон.

Целью работы является:

1. Характеристика по рыбам девяти разрезов верхнего девона Южного Урала и оценка потенциала использования остатков хрящевых рыб для определения положения границы франского и фаменского ярусов ОСШ.

Задачи работы сводятся к следующему:

1. Определение видового состава и описание рыб из девяти разрезов верхнего девона Южного Урала
2. Установление границы франского и фаменского ярусов, детализация фебодонтидных зон в разрезах верхнего девона Южного Урала

3. Сопоставление полученных данных с известным зональным расчленением тех же разрезов по конодонтам

Актуальность работы обуславливается необходимостью применения фибодонтовой зональности в разрезах с обедненными комплексами ископаемых.

Материалы для исследования в виде мелкоразмерных остатков рыб, полученных из проб в девяти разрезах с известной конодонтовой зональностью. Коллекция собрана А.Н. Абрамовой, О.В. Артюшковой, А.О. Ивановым, В.Н. Пазухиным, Р.Ч. Тагариевой и предоставлена научным руководителем А.О. Ивановым. Исследование охватывает девять разрезов Южного Урала, 8 из которых расположены на западном склоне. Использованные в работе разрезы являются материалами О.В. Артюшковой и Р.Ч. Тагариевой (Институт геологии УНЦ РАН, Уфа).

Стратиграфия верхнего девона западного склона Южного Урала и описания разрезов

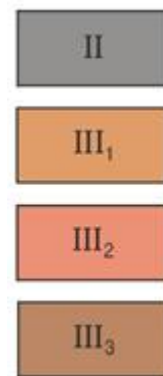
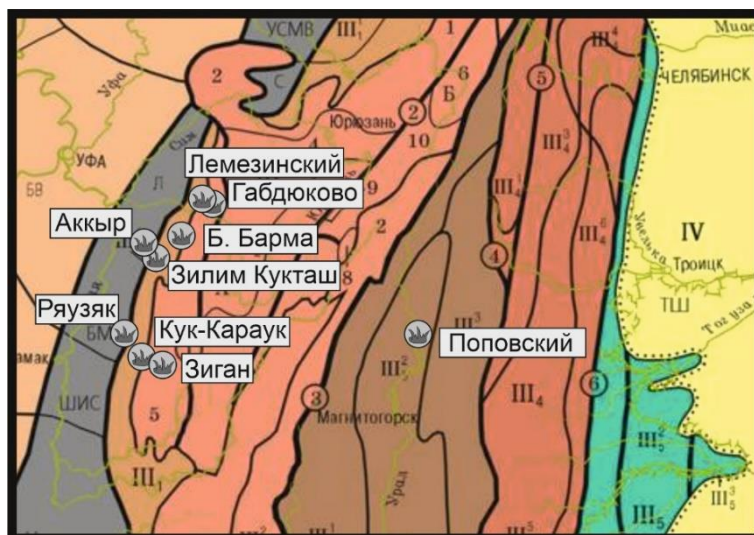
Общие замечания

В работу вошли мелкокоразмерные остатки, происходящие из девяти разрезов верхнего девона и нижнего карбона. Восемь из них находятся в Башкирии, на западном склоне Урала, один – в Челябинской области, на восточном склоне Урала (Рис. 1, 2). Изучались преимущественно остатки из верхнедевонских пород, но описаны и единичные ископаемые из нижнего карбона.



Рисунок 1.

Положение изучаемых разрезов на физической карте и на схеме тектонического районирования по ГГК-1000 N40 (41) от 2001 года



Условные обозначения: II – Предуральский краевой прогиб, III1 – Западно-Уральская мегазона внешней складчатости, III2 – Центрально-Уральская мегазона, III3 – Магнитогорская мегазона

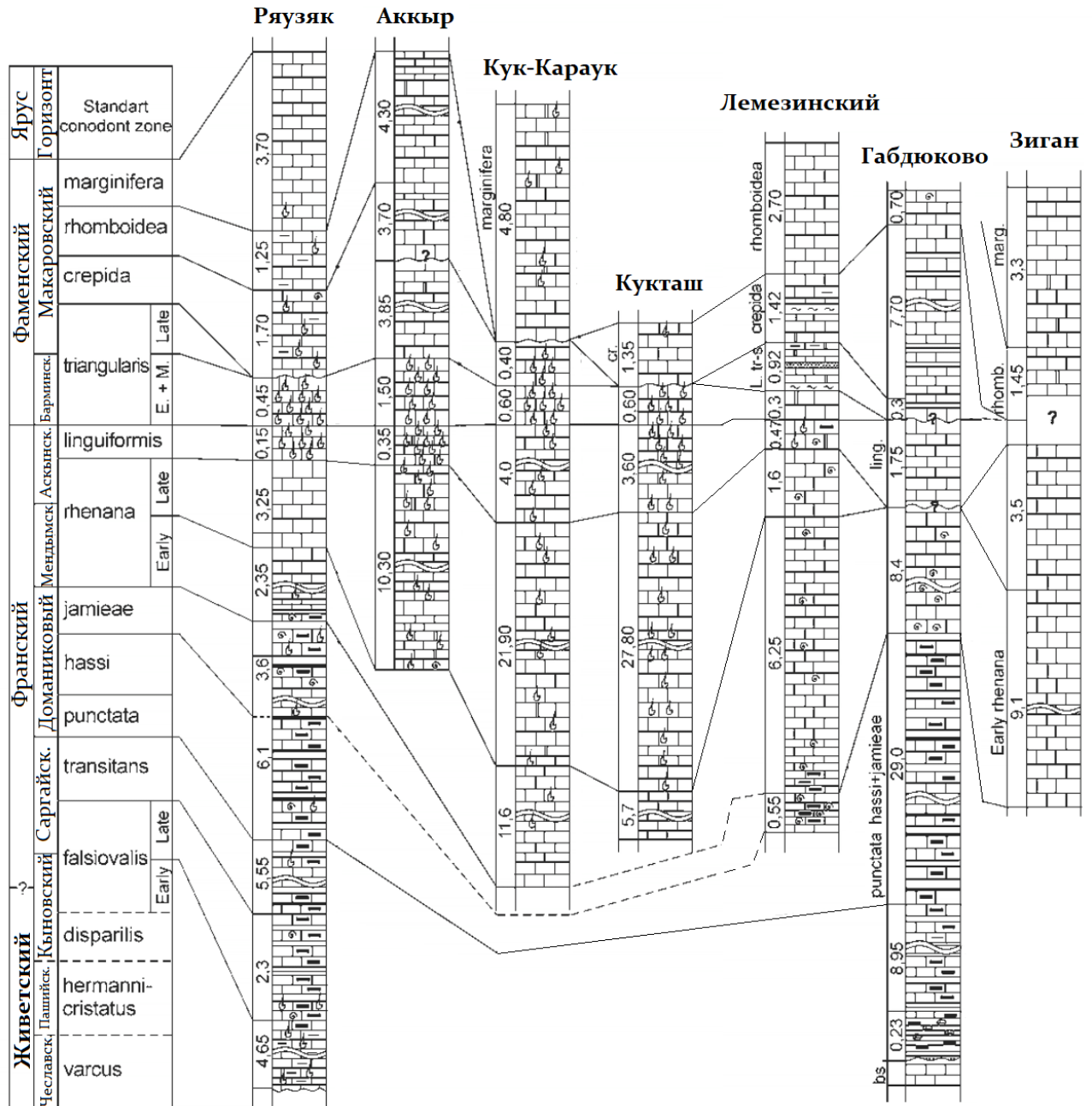


Рисунок 2. Субрегиональная схема стратиграфии девона Западного склона Урала и сопоставление разрезов верхнедевонских отложений (по Абрамова, 1999 и Артюшкова и др., 2011/ Artyushkova et al., 2011)

На западном склоне Южного Урала верхнедевонские отложения представлены франским и фаменским ярусами. Франским отложениям отвечают саргаевский, доманиковский, мендымский и аскынский горизонты. Фаменский ярус объединяет барминский, макаровский, мурзакаевский и кушелгинский горизонты (Artyushkova et al., 2011). (Рис. 3)

Обрабатываемые пробы были отобраны в период с 1991 по 2022 годы, вследствие чего в описаниях проб встречаются старые названия конодонтовых зон, что надо отдельно учитывать при атрибуции проб по разрезам. К сожалению, часть проб однозначно поместить в разрез уже не удаётся.

Изучаемые интервалы разрезов частично связаны с выходом на поверхность доманиковых и доманикоидных отложений. Интерес к изучению доманиковых (и доманикоидных) высокоуглеродистых пород связан с их аутигенной нефтеносностью. На сегодняшний день доманиковые отложения чаще всего рассматриваются не как стратиграфический термин, а как обобщающее понятие о высокоуглеродистой формации, распространённой на территории Волго-Уральского и Тимано-Печорского нефтегазоносных бассейнов. Формация эта охватывает стратиграфический диапазон от саргаевского горизонта (нижнефранский подъярус) до турнейского яруса, а в разрезах Башкирского Урала распространена от среднего франа до среднего фамена. Состав пород в доманикоидных интервалах башкирских разрезов представлен смешанными высокоуглеродистыми и карботнатными породами. Мощности интервалов с максимально высоким содержанием ОВ обычно не превышают 20–40 м, лишь в единичных случаях она возрастает до 60–80 м. Формирование доманиковых и доманикоидных отложений происходило в условиях эпиконтинентального моря, в пределах которого находились относительно глубоководные впадины, и периодически осушаемого мелководного шельфа, в периоды быстрой морской трансгрессии и максимально высокого стояния уровня моря. Глубоководные обстановки впадин унаследованно находились на месте более древних авлакогенов (Ступакова и др., 2015). По геохимическим параметрам органического вещества подтверждается, что доманиковые и доманикоидные отложения Тимано-Печорского и Волго-Уральского НГБ можно рассматривать как единую геохимическую систему. Разная степень зрелости и преобразованности ОВ отражает разную постседиментационную историю существования отложений отдельных внутришельфовых впадин. (Завьялова и др., 2018)

Глубины палеобассенов и их отражение в разрезах детально отслеживаются при изучении конодонтов. В позднедевонских отложениях Башкирского Урала преобладают представители родов *Palmatolepis*, *Polygnatus* и *Icriodus*, которые являются хорошими индикаторами глубин палеобассейна (Аристов, 1994; Кирилишина, Кононова, 2004): представители первого рода предпочитали более глубоководные участки, а второго и третьего – мелководные. (Тагариева, 2011)

Одновременно с впадинами на внешнем шельфе существовали и мелководно-морские условия, которые преобладали на древних выступах фундамента и на них локально были развиты брахиоподовые банки. Например, пограничный фран-фаменский интервал (верхняя часть аскынского горизонта и барминские слои) во многих карбонатных разрезах западного склона Урала представлен брахиоподовым ракушняком с варьирующей мощностью, не превышающей 2,1 м. Граница франа и фамена в таких разрезах литологически не выявляется и проводится только по смене комплексов конодонтов и брахиопод, а если быть точнее, то по одновременному появлению конодонтов *Palmatolepis triangularis* Sannemann и брахиопод *Parapugnax markovskii* (Yudina). (Тагариева, 2011) Для барминских слоёв характерен необычный состав брахиопод, содержащий вместе с фаменскими много франских форм (например, одни из последних представителей отрядов пентамерид и атрипид), которые здесь пережили событие массового вымирания и ненадолго сформировали реликтовое сообщество. Оно, впрочем, исчезло уже к концу барминского времени в связи с максимальным обмелением бассейна и перерывом в осадконакоплении. (Тагариева, Мизенс, 2015)

Нижний подъярус фаменского яруса (барминский и нижняя часть макаровского горизонта по конодонтам расчленен на зоны *triangularis* (3 подзоны), *serpida* (4 подзоны) и *rhomboidea* (2 подзоны) (Состояние изученности..., 2008). На западном склоне Южного Урала очень мало разрезов, где нижнефаменские отложения были бы представлены в полном объеме и только сверхдетальное изучение разрезов с использованием конодонтов дает

возможность определить их полноту, наличие или отсутствие перерывов и выполнить корректную корреляцию. (Тагариева, Артюшкова, 2020)

Разрез Поповский/Дзержинка (восточный склон Урала)

Материал происходит из двух проб, но обе они взяты в одном слое мощностью 3 м, в кушелгинском горизонте, в пределах одной конодонтовой зоны *postera* на расстоянии 0,5 м друг от друга по разрезу.

Разрез состоит из четырёх частей, расположенных локально в 5 км к югу от города Верхнеуральск, недалеко от поселка Дзержинка (Поповский) в пределах зоны, обычно именуемой Магнитогорской вулканической дугой - Магнитогорским мегасинклином. Разрез привлекает исследователей прежде всего в связи с поиском границы девона и карбона. Девон представлен в разрезе только отложениями фаменского яруса. Фаменско-турнейская карбонатная последовательность с разнообразными ископаемыми была сформирована в тектонически нестабильной среде, поверх отмирающей Магнитогорской вулканической дуги. Эта дуга как раз в позднем девоне столкнулась с пассивной окраиной Балтики (Brown et al., 2006), после чего на мощных дуговых вулканитах начал формироваться карбонатный шельф. Стоит отметить, что к западу (в современных координатах) от этого нового шельфа находился флишевый бассейн, аккумулирующий отложения с растущих аккреционных поднятий (Brown et al., 2006). Между карбонатными шельфовыми обстановками западного и восточного склонов Урала в тот момент находилась глубоководная область, которая не могла совсем не препятствовать миграциям животных, создавала предпосылки для существования эндемичных фаун. При наличии большего количества материалов, этот разрез был бы удобен для проверки стратиграфической значимости остатков рыб на межрегиональном уровне.

Возвращаясь к разрезу, то по одному из последних описаний (Gatovsky et al., 2017) имеющиеся остатки рыб происходят из слоя 7. Отложения верхнего фамена (кушелгинский+лытвинский горизонты) в целом сложены органогенно-обломочными известняками, выше которых в разрезе есть крупный перерыв в

осадконакоплении. Сам слой 7 мощностью 3 м представлен серым, тонкослоистым, железистым трещиноватым известняком, в котором выделяют следующие разности: 1. тонкослоистое переслаивание пелоидно-биокластического пакстоуна и микрослоев (толщиной 0,2–0,3 мм) аргиллита; 2. известняковая брекчия в основном из остатков водорослей и морских лилий; 3. перекристаллизованный мелкозернистый пакстоун с кальцисферами и большим количеством биокластов (Gatovsky et al., 2017).

Разрез Зилим-Кукташ

Материал происходит из трёх проб, которые взяты из пород аскынского горизонта. Первая проба происходит из средней части разреза горизонта, из конодонтовой зоны *ghepapa*, вторая взята в терминальной части разреза этой зоны (на 20 м выше по разрезу) и третья взята в пределах того же горизонта, но уже из средней части конодонтовой зоны *linguiformis* (на 2,35 м выше по разрезу от второй пробы).

Разрез находится на правом берегу реки Зилим в 5,2 км выше по течению от деревни Таш-Асты (вдоль русла около 10 км).

Несмотря на значительную мощность, разделяющую крайние пробы, разрез Зилим Кукташ удивительно однороден не только в этом интервале, но и на 10 м ниже и выше. Разрез представлен монотонной толщей известняков пелитоморфных и сгустковых, с фораминиферами и небольшим количеством биокластового материала. Вверх по разрезу количество обломков брахиопод увеличивается и к верхней границе аскынского горизонта известняки становятся ракушняками.

Разрез Большая Барма

Материал происходит из единственной пробы макаровского горизонта (конодонтовая зона *Lower crepida*).

Разрез находится на правом берегу р. Большая Барма (правый приток р. Аскын), в 1.3 км выше ее устья. Является стратотипом барминского горизонта.

Разрез мощностью около 30 м, обнаженный по бортам неглубокого оврага с непостоянно действующим родником (Тагариева, Мизенс, 2015). Разрез представляет собой стратотип барминского горизонта.

Конодонтовой зоне *serpida* соответствует слой 5, завершающий разрез. Это ракушняк брахиоподовый буровато-темно-серый неяснослоистый плотный интенсивно перекристаллизованный. Микроскопически это средне- и крупнобиокластовый грейнстоун, сложенный целыми и раздробленными раковинами брахиопод, фораминифер, обломками члеников криноидей, обрывками мшанок и водорослей. В небольшом количестве (5% площади шлифа) отмечаются пеллоиды. Мощность слоя 0.65 м. Комплекс конодонтов даже в отсутствие вида-индекса свидетельствуют об отношении известняков к конодонтовой зоне *Lower serpida* макаровского горизонта. (Тагариева, Мизенс, 2015) Формирование данных известняков и ракушняков происходило на отмелях-банках в открытом море (Маслов, 1959).

Разрез Габдюково

Материал происходит из единственной пробы макаровского горизонта (конодонтовая зона *Lower serpida*).

Разрез находится в обрыве правого берега реки Инзер примерно посередине между деревнями Габдюк/Габдюково и Зуяк/Зуяково, а именно в 3 км выше по течению от первой и в 4 км ниже по течению от второй.

Макаровский горизонт завершает этот разрез, его видимая мощность составляет 8,5 м, нижние 0,3 м из которых соответствуют конодонтовой зоне *Upper triangularis*, а имеющиеся остатки рыб происходят с уровня ещё на 0,3 м выше. По описаниям это слой №16, сложенный чередованием светло-серых тонкослоистых известняков и глинистых известняков, частью глинисто-углистых. Стоит заметить, что в разрезе установлен стратиграфический перерыв, охватывающий конодонтовые зоны *Lower* и *Middle triangularis*. (Artyushkova et al., 2011)

Разрез Рязяк

Материал происходит из большого количества проб, охватывающих доманиковй, мендымский, аскынский, барминский, макаровский, мурзакаевский, кушелгинский, лытвинский горизонты девона, а также малевский, упинский и кизеловский горизонты, датируемые турнейским ярусом нижнего карбона (Прил. 2, Рис. 6).

Разрез расположен на правом берегу р. Рязяк, в 5 км выше д. Саргаево, в Гафурийском районе Республики Башкортостан. Здесь, в начале широтного отрезка реки, выше мощного родника, вытекающего из-под скалы, обнажаются известняки, представляющие интервал от среднего девона до визейского яруса нижнего карбона. (Тагариева, Мизенс, 2015)

В основании разреза выходят на поверхность массивнослоистые органогенно-детритовые известняки живетского яруса. Выше по разрезу обнажаются породы кыновского горизонт, сложенный разнослоистыми пелитоморфными известняками, частью глинистыми, мощностью 3 м.

Разрез представляет собой стратотип саргаевского горизонта. Горизонт соответствует конодонтовой зоне *transitans* и сложен разнослоистыми известняками, в основном переслаиванием плотных серых пелитоморфных известняков и тонкослоистых черных керогеново-карбонатных пород. (Завьялова и др., 2018) Мощность отложений горизонта 3,5 м.

Доманиковй горизонт в разрезе имеет мощность около 9,5 м и соответствует конодонтовым зонам *punctata-hassi* (нижние примерно 5,6 м) и *jamieae*. В основании этой части разреза присутствует прослой темно-серых тентакулитовых известняков, насыщенных обломками раковин брахиопод. Остальная часть горизонта сложена равномерным ритмичным переслаиванием тонкослоистых, листоватых коричневатых и темно-серых керогеново-карбонатных пород и более толстоплитчатых темно-коричневых керогеново-карбонатно-кремнистых пород. Изредка встречаются прослои плотных темно-серых керогеново-кремнистых пород. (Завьялова и др., 2018)

Выше расположены отложения двух мендымского и аскынского горизонтов общей мощностью около 5,3 м. В основании этого интервала слой известняков тёмно-серых органогенных среднеплитчатых с маломощными прослоями углисто-глинистых сланцев. Мощность этого слоя 0,95 м и здесь мы видим последние доманикоидные литологические проявления. Выше следует слой известняков серых и светло-серых, плотных, средне- и толстоплитчатых, мощностью 2,20 м. Аскынская часть разреза представлена светло-серыми толстоплитчатыми массивными пелитоморфными известняками, в верхней части органогенными (брахиоподовые ракушняки). Мощность аскыньских отложений - 2,20 м. Все разности мендымско-аскынского интервала интенсивно кавернозны. (Завьялова и др., 2018; Маслов и др., 2019)

В районе границы франского и фаменского ярусов разрез маломощный и делится на 3 слоя:

Слой 1. Известняк желтовато-светло-серый неяснослоистый среднезернистый органогенно-полидетритовый. В шлифах порода представлена мелко-, средне- и крупнобиокластовым пакстоуном, сложенным в различной степени раздробленными остатками иглокожих, реже обломками раковин брахиопод и остракод. Мощность слоя 0.15 м. Слой охарактеризован комплексами конодонтов зоны *Upper ghenana* (нижние 0.12 м слоя) и зоны *linguiformis* аскынского горизонта франского яруса. (Тагариева, Мизенс, 2015)

Слой 2 (а и б). Ракушняк брахиоподовый серый неяснослоистый очень плотный. Под микроскопом средне- и крупнобиокластовый грейнстоун, сложенный плотно упакованными и перемешанными целыми и раздробленными раковинами брахиопод и остракод. Одновременно отмечаются единичные обломки члеников криноидей. Мощность 0.60 м. Франский интервал 2а – нижние 0.20 м слоя, соответствующие зоне *linguiformis*. Фаменский интервал 2б относится к барминскому горизонту и соответствует конодонтовым зонами *Lower* и *Middle triangularis*. (Тагариева, Мизенс, 2015; Тагариева, Артюшкова, 2020)

Слой 3. Известняк розовато- и буровато-светло-серый тонкослоистый среднезернистый обогащенный мелкораздробленным органическим материалом. В шлифах порода представлена средне- и крупнобиокластовым грейстоуном, сложенным главным образом остатками иглокожих, реже брахиопод. Мощность слоя 0,50 м. Слой соответствует зоне *Upper triangularis*. (Тагариева, Мизенс, 2015; Тагариева, Артюшкова, 2020)

Выше разрез надстраивается литологически идентичной толщиной известняков, которая соответствует конодонтовым зонами *Lower crepida* (0,05 м), *Upper crepida* (0,8 м), нерасчленёнными *Lower* и *Upper rhomboidea* (4,1 м), (Тагариева, Артюшкова, 2020) зонами *marginifera* (1 м, в пределах которого макаровский горизонт кончается и начинается мурзакаевский) и *trachytera* (0,5 м). Комплексы конодонтов зон *Middle* и *Uppermost crepida* не выявлены. Ещё выше залегает толща пелитовых разнослоистых известняков с небольшими содержаниями детрита. Она начинается кушелгинским горизонтом и последовательно соотносится с конодонтовыми зонами *postera* (2,8 м), *rugosa* (8,5 м), *jugosus* (1,8 м, в пределах которых кушелгинский горизонт сменяется литвинским) и *trigonicus* (2,8 м). Эта толща завершает девонскую часть разреза.

Турнейская часть разреза также представлена разнослоистыми известняками, в основании и кровле известняки в основном органично-обломочные, в средней части пелитоморфные и «сгустковые», частью битуминозные или дломитизированные.

Разрез Кук-Караук

Материал происходит из большого количества проб, охватывающих мендымский, аскынский, макаровский, кушелгинский горизонты девона. В этой последовательности пропущены барминский и мурзакаевский горизонты девона. (Прил. 2, Рис. 7)

Разрез (точнее его девон-карбоновая часть) расположен на правом берегу р. Сиказа, против устья руч. Кук-Караук, в 5 км восточнее с. Макарово. Начинается разрез с сотен метров отложений венда, завершающегося здесь

отложениями зиганской свиты мощностью 360 м. Зиганская свита перекрывается песчаниками эмского возраста и вышележащими отложениями среднего и верхнего девона. (Козлов и др., 1995)

Мендымский горизонт в разрезе представлен серыми и буровато-серыми битуминозными, часто доломитизированными известняками общей мощностью 11,60 м. Аскынский горизонт представлен светло-серыми, массивными, участками доломитизированными, органогенными известняками с прослоями брахиоподовых ракушнякав. Мощность отложений горизонта (без двух верхних слоёв) в разрезе достигает 25,7 м, из которых нижние 21,9 м соотносятся с конодонтовой зоной *Upper rhenana*, а верхние 3,6 м – зоной *linguiformis*. (Артюшкова и др., 2011; Маслов и др., 2019)

В районе границы франского и фаменского ярусов разрез маломощный и делится на 3 слоя:

Слой 1. Известняк желтовато-светло-серый неяснослоистый крупнозернистый органогенный с включениями кальцита и темноокрашенных битумов. В цементе и на поверхностях органических остатков наблюдаются примазки гидроокислов железа. Мощность слоя 0,20 м и он соответствует конодонтовой зоне *linguiformis*. (Тагариева, Мизенс, 2015)

Слой 2 (а и б). Ракушняк брахиоподовый светло-серый интенсивно перекристаллизованный, на пришлифовке видна слоистость, выраженная многократным чередованием прослоев светло-серого ракушняка и рыхлого детритового (с преобладанием члеников криноидей) известняка. Мощность слоя 0,70 м. Франская часть слоя (нижние 0,2 м) соотносится с конодонтовой зоной *linguiformis*, фаменская - зонами *Lower* и *Middle triangularis*. (Тагариева, Мизенс, 2015)

Слой 3. Известняк буровато-светло-серый неяснослоистый крупнозернистый органогенно-полидетритовый слабодолмитизированный. В шлифах порода представлена средне- и крупнобиокластовым грейнстоуном, сложенным главным образом обломками члеников криноидей и игл морских ежей, сильно проявлена перекристаллизация биокластов, гематитизация и

микротрещиноватость. Мощность слоя 0.35 м. Нижние 10 см соответствуют конодонтовой зоне *Upper triangularis*, а остальная часть – *Lower crepida*. (Тагариева, Мизенс, 2015; Тагариева, Артющкова, 2020)

Следующий слой в разрезе всё ещё относится к макаровскому горизонту, но соотносится уже с конодонтовой зоной *rhomboida*. Следовательно, в разрезе отсутствуют породы, соответствующие конодонтовым зонам *Middle*, *Upper* и *Uppermost crepida*. Слой представляет собой 0,1 м тонкослоистого известняка. (Тагариева, Артющкова, 2020)

Выше залегает 2 м органогенно-обломочного, частью доломитизированного известняка, который соотносится с конодонтовой зоной *Lower marginifera*. На них с перерывом ложатся породы кушелгинского горизонта. Это 18,8 м преимущественно пелетоморфных известняков с подчинённым количеством органогенно-обломочных разностей и в нижней трети частью доломитизированных. Эта часть разреза соответствует зоне *postera*. Из верхней части этого интервала происходят самые молодые имеющиеся материалы по этому разрезу.

Разрез Лемезинский

Материал происходит из 8 проб, охватывающих мендымский (конодонтовая зона *Lower rhenana*), аскынский (зона *linguiformis*), барминский (зоны *Lower* и *Middle triangularis*) и макаровский (зона *crepida*) горизонты (Прил. 2, Рис. 8).

Разрез Лемезинский расположен на левом берегу р. Инзер примерно в 4 км к север-северо-западу от деревни Габдюково напротив бывшего “французского Лемезинского завода” (Абрамова, 1999). Разрез начинается породами мендымского и заканчивается породами макаровского горизонта. (Тагариева, Мизенс, 2015; Маслов и др., 2019)

Слой 1. В основании разреза находится переслаивание черных тонкослоистых битуминозных органогенных известняков и черных углисто-

глинистых сланцев мощностью 0,65 м². Из этого интервала материала в работе нет.

Слой 2. Светлые толстоплитчатые и массивные пелитоморфные известняки мощностью 5,6 м. Оба этих слоя соответствуют конодонтовой зоне Lower rhenana.

Слой 3. Светло-серые толстоплитчатые известняки мощностью 1,6 м. Слой соотносится с зоной Upper rhenana и из этого интервала материала в работе нет.

Слой 4. Светло-серые тонкоплитчатые известняки, тонкоплитчатые коричневато-бурые доломиты и темно-серые битуминозные известняки мощностью 0,47 м. Слой соотносится с конодонтовой зоной linguiformis.

Слой 5. Начало фамена в этом разрезе не фиксируется заметной сменой литологического состава. В основании фамена переслаивание буровато-серых, серых и темно-серых тонкоплитчатых плотных иногда доломитизированных, часто окремненных пелитоморфных известняков с коричневато-бурыми мелкозернистыми песчаниками, алевролитами и песчанистыми глинами. Мощность слоя 0,31 м. Слой относится к барминскому времени, конодонтовым зонам Lower и Middle triangularis.

Слой 6. В основании макаровского горизонта в разрезе находятся буровато-серые, серые и темно-серые тонкоплитчатые иногда доломитизированные и окремненные пелитоморфные известняки, чередующиеся с коричневато-бурыми мелкозернистыми песчаниками, алевролитами и песчанистыми глинами. Мощность этого слоя 0,92 м, соотносится с конодонтовой зоной Upper triangularis.

Слой 7. Переслаивание разноплитчатых, частью глинистых известняков с тонкими прослоями глин. Мощность 1 м, соотносится с конодонтовой зоной crepida.

Слой 8. Известняки буровато-серые, светло-серые с розоватым оттенком среднеплитчатые, прослоями органогенные, мощностью 2,70 м. Нижние 0,40 м ещё соответствуют зоне crepida, и отсюда происходит самый молодой материал

из разреза в этой работе. Верхняя часть слоя соответствует конодонтовой зоне *rhomboidea*.

Разрез Аккыр

Материал происходит из четырёх проб, которые взяты из пород аскынского и макаровского горизонтов (Прил. 2, Рис. 9). Первые две пробы происходят из аскынского горизонта и отстоят по разрезу на 25 см, третья проба (макаровский горизонт, конодонтовая зона *sterida*) была взята примерно на 2,9 м выше по разрезу и последняя проба (макаровский горизонт, конодонтовая зона *rhomboidea*) взята ещё на 9,2 м выше по разрезу.

Разрез расположен на правом берегу р. Зилим, в устье руч. Большая Киндерля, в 6 км выше д. Ташасты, в Гафурийском районе Республики Башкортостан. Разрез также известен под названием “Большая Киндерля”. Литологически в разрезе обособлены 4 слоя. (Тагариева, Мизенс, 2015)

Слой 1. Известняк светло-серый неяснослоистый мелкозернистый плотный органогенно-полидетритовый. В шлифах пеллоидный средне- и крупнобиокластовый пакстоун, состоящий преимущественно из мелких тонких раковин остракод, однокамерных фораминифер, обломков члеников криноидей, фрагментов зеленых водорослей и раковин брахиопод. Мощность слоя 0.25 м. Слой соответствует конодонтовой зоне *Upper ghenana* аскынского горизонта франского яруса. (Тагариева, Мизенс, 2015)

Слой 2 (а и б). Ракушняк брахиоподовый серый плотный интенсивно перекристаллизованный микроскопически средне- и крупнобиокластовый пеллоидный грейнстоун. Органические остатки представлены главным образом раковинами брахиопод и остракод, редкими члениками криноидей и обрывками зеленых водорослей. Общая мощность слоя 2.1 м. Как и в разрезе Большая Барма, ракушняк расчленен на франский (2а) и фаменский (2б) интервалы. Интервал 2а: к франу отнесены нижние 0.60 м ракушняка в объеме конодонтовой зоны *Upper ghenana* (мощностью 0.25 м) и зоны *linguiformis* (мощностью 0.35 м). Интервал 2б: фаменский ракушняк мощностью 1,3 м соотносится с конодонтовыми зонами

Lower и Middle triangularis и соответствует барминскому горизонту. В этом интервале ракушняк светлее и характеризуется более плотным скоплением раковин брахиопод, практически полностью исчезает детрит раковин остракод и сокращается количество пеллоидов. Как и в разрезе Большая Барма, здесь присутствуют и франские и фаменские формы. (Тагариева, Мизенс, 2015; Тагариева, Артющкова, 2020)

Слой 3. Известняк буровато-светло-серый рыхлый органогенно-полидетритовый: шлам мелких члеников криноидей и целых и раздробленных раковин брахиопод. Мощность слоя 0,9 м. Слой соотносится с конодонтовой зоной Upper triangularis уже в пределах макаровского горизонта. (Тагариева, Мизенс, 2015; Тагариева, Артющкова, 2020)

Слой 4. Известняк голубовато-светло-серый пятнистый неяснослоистый среднезернистый плотный органогенно-полидетритовый участками доломитизированный. В шлифах – пеллоидный средне- и крупнобиокластовый грейнстоун. Немногочисленные биокласты представлены редкими обломками раковин брахиопод и члеников криноидей. (Тагариева, Мизенс, 2015) Слой завершает разрез. Мощность нижней части слоя с относительно небольшим количеством детрита 0.42 м, выше детрита становится заметно больше и мощность этой части слоя составляет по крайней мере 11,2 м. Нижние 7,3 м слоя, несмотря на отсутствие вида-индекса, по выделенному комплексу конодонтов сопоставляются с зоной *serpida* (Барсков и др., 1987; Ziegler, Sandberg, 1990; Schülke, 1995). Верхние 4,3 м разреза соотносятся с конодонтовой зоной *rhomboidea*. (Мизенс, 2012; Тагариева, Артющкова, 2020)

Разрез «Аккыр» привлекает пристальное внимание тем, что здесь в непрерывной палеонтологической последовательности наблюдаются изменения фауны брахиопод и конодонтов. По конодонтам здесь, в частности, проведён детальный анализ глубин палеобассейна в пограничных фран-фаменских пачках: с началом конодонтовой зоны *linguiformis* отмечается постепенное обмеление, достигшее максимума выше подошвы барминских слоёв в 0,03 м. В средней части зоны *triangularis* происходит небольшое углубление, но к концу

барминского времени восстановилось обмеление, достигшее к началу макаровского времени наибольшей степени. С основания зоны *stepida* прослеживается углубление бассейна. (Тагариева, 2011)

Разрез Зиган

Материал происходит из 8 проб мендымско-аскынского возраста (конодонтовые зоны Lower и Upper rhenana), а также есть два зуба из пробы из малевского горизонта турне (зона *duplicata*). (Прил. 2, Рис. 5)

Разрез Зиган расположен по правому склону оврага Абиюскан, впадающего справа в р. Зиган в 5 км западнее с. Гумерово. Начинается разрез с сотен метров венда, завершающегося здесь отложениями зиганской свиты (стратотип) мощностью 450 м. Зиганская свита перекрывается песчаниками эмского возраста и вышележащими отложениями девонского возраста. (Сергеева и др., 2021)

Мендымско-аскынский интервал разреза представлен пелитоморфными известняками с редкими биокластами (обычно в мендымской части и обычно обломки морских лилий). Разрез очень однороден, мощность отложений мендымского горизонта здесь 9,1 м, мощность аскынского – 3,5 м. Выше имеется стратиграфический перерыв, охвативший как франскую конодонтовую зону *linguiformis*, так и фаменскую *triangularis*. Проще говоря в разрезе нет того ракушняка, который находится на границе франа и фамена в нескольких других разрезах. (Кочеткова и др., 1988)

Разрез Зиган является стратотипом не только зиганской свиты венда, но и гумеровского горизонта раннего турне, а отложения малевского горизонта завершают разрез. Это слой №21, сложенный известняками участками органогенными, глинистыми, в верхней части неравномерно окремнелыми. В шлифах известняки — онколитовые, с микритовым или микритово-шламовым цементом. Мощность 1,6 м. (Пазухин и др., 2009)

Морфология зубов и экзоскелетных элементов рыб

Необходимо объяснить употребляемые при описаниях термины. Основная часть терминов нацелена на описание зубов, отдельным блоком вынесены термины, для описания других экзоскелетных элементов.

Направления, проекции и плоскости

Медиальная/Медианная плоскость – срединная плоскость, делящая объект как плоскость симметрии.

Сагиттальная плоскость – медиальная плоскость всего тела, разрез в плоскости симметрии тела.

Мезио-дистальное направление – направление от сагиттальной плоскости, от симфиза челюстей в каудальном направлении.

Мезиально – в направлении сагиттальной плоскости.

Дистально – направление от центра тела к терминальной части.

Латерально – боковое направление, направление от медиальной плоскости, чаще употребляется для вытянутых объектов.

Лингвально – направление во внутреннюю часть ротовой полости, в сторону языка.

Лабiallyно – направление во внешнюю сторону ротовой полости, в сторону губ.

Окклюзарно – направление в сторону рабочей части зуба.

Базально – направление в сторону десны, в сторону основания зуба.

Апикально – направление в сторону вершины элемента.

Положение в челюсти

Зубной ряд или функциональный ряд – ряд зубов от симфизы к месту сочленения челюстей, которые на данном этапе жизни напрямую участвуют в захвате и измельчении пищи.

Зубная серия – ростовые ряды зубов, расположенные поперек оси челюсти. Новые зубы которых с возрастом замещают выпадающие более старые зубы.

(Рис. 3 А). Кроме признаков износа, более молодые зубы часто крупнее более старых.

Симфиз – место соединения правой и левой ветвей челюсти.

Симфизный/симфизарный зуб – зуб, находящийся на симфизе.

Парасимфизный/парасимфизарный – зуб, расположенные вблизи симфиза, в передней части челюстей.

Боковые/латеральные зубы – зубы, находящиеся на боковых частях челюстей.

Элементы зубов

Основание – часть зуба, скрытая в мягких тканях, обеспечивающая фиксированное положение в челюсти ~~и оно~~ ~~средованно~~ ~~чувствительность~~ ~~и~~ ~~питание~~ ~~зуба~~.

Коронка – открытая часть, обеспечивающие выполнение главных функций зуба.

Сочленовные элементы – элементы основания зуба, обеспечивающие сочленение, связь зубов в серии.

Вершины – заострённые обособленные части коронки; основные вершины, если среди них есть дифференциация по размеру.

Дополнительные вершинки – меньшие из вершин, если среди них есть дифференциация по размеру.

Фебодонтный тип коронки – три главные вершины, центральная из которых по размеру либо такая же, либо незначительно ниже боковых. Между главными вершинами могут располагаться дополнительные вершинки. (Рис.3 А, Б)

Кладодонтный тип коронки – одна главная вершина и несколько субсимметрично расположенных боковых дополнительных вершинок. (Рис.3 В)

Диплодонтный тип коронки – высокие боковые и низкая центральная вершины.

Протакродонтный тип коронки – вершины сливаются базальными частями, но сохраняют отдельные субконические кончики. Выделяется одна центральная самая крупная вершина. (Рис. 3 Г)

Акродонтный тип коронки – вершины полностью сливаются и прослеживаются только по изменениям ширины базальной части коронки и по рёбрам рельефа.

Эуселяхийевый тип основания – основания без сочленовных элементов и равномерно пронизанное несколькими равновеликими отверстиями васкулярных каналов. (Рис. 3 Г)

Рёбра и рёбрышки – более или менее выраженные элементы скульптуры на поверхности коронки, обычно направлены вдоль оси вершин коронки.

Режущий кант – резкий перегиб в сечении коронки, обычно разделяет лингвальную и лабиальную поверхность.

Лабио-базальные отростки (базо-лабиальные выступы) или лабио-базальная впадина – сочленовные элементы на основании зуба.

Апикальный сочленовный бугорок – сочленовный элемент на окклюзарной стороне основания зуба.

Отверстия васкулярных каналов – входные/выходные отверстия каналов, в которых проходят сосуды, обеспечивающие функционирование тканей зуба. Открываются в основании (Рис. 4) и/или в шейке зуба.

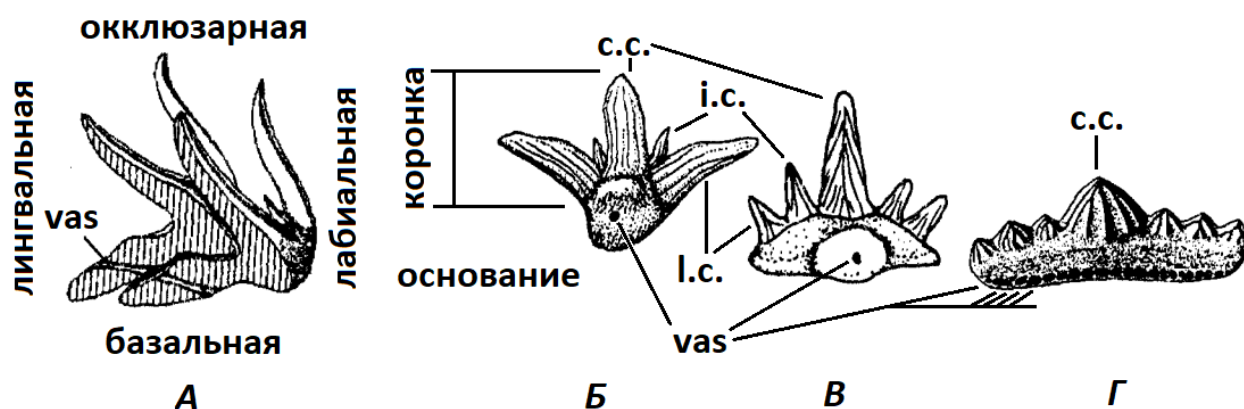


Рис. 3. Морфология зубов палеозойских акул (по Иванов, Черепанов 2007 с изменениями). А. Фрагмент зубной серии на примере рода *Phoebodus* в медиальном разрезе с обозначением главных проекций/сторон зуба. Б. Зуб с

феводонтной коронкой. В. Зуб с кладодонтной коронкой. Г. Зуб с протакродонтной коронкой и эуселяхиевым основанием. Сокращения: с.с. – центральная вершина, l.c. – боковая вершина (B) или боковая вершинка (B), i.c. – промежуточные вершинки, vas – отверстия васкулярных каналов.

Гистология

Ортодентин - дентин, характеризующийся наличием в наружном слое прямых радиально расходящихся дентиновых канальцев, как правило не связанных между собой.

Остеодентин (трабекулярный дентин) – дентин пульпарной полости, построенный трабекулами твердого вещества и образующий концентрические дентеоны, по своему строению напоминающие остеоны костной ткани.

Тубулярный/трубчатый дентин -- комплексная ткань, состоящая из дентеонов, образованных вокруг большого числа небольших параллельных (вертикальных) васкулярных каналов.

Другие скелетные элементы

Плавниковый шип – скелетный элемент, у хрящевых рыб присутствующий только у спинных плавников.

Крона – верхняя часть чешуи.

Шейка – узкий участок между кроной и основанием.

Одонтод – первичный элемент наружного скелета позвоночных, отдельный закладывающийся в кожных покровах окостеневающий элемент с отдельным главным васкулярным каналом и пульпарной полостью. Чешуи и другие элементы могут состоять из нескольких одонтодов.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ**Класс Placodermi McCoy, 1848****Отряд Ptyctodontida Gross, 1932**

Chelyophorus Agassiz, 1845

Chelyophorus sp.

Материал: Неполная медио-вентральная пластинка; Рязяк; фаменский ярус, конодонтовая зона rhomboidea.

Описание: Медио-вентральная пластинка удлинённая, треугольной формы, с широкими плоскостями налегания соседних боковых вентральных пластинок. В центре заметна борозда срединного вентрального канала боковой линии.

Класс Acanthodii Owen, 1846

Acanthodii incertae sedis

Материал: Две чешуи, Рязяк, проба 02348 (франский ярус, доманиковский горизонт, конодонтовая зона punctata-hassi) и проба 6440 (фаменский ярус, барминский горизонт, зоны Lower и Middle triangularis).

Описание: Чешуи с гладкой субромбической короной на высоком массивном основании, шейка между основанием и короной выражена слабо.

Класс Chondrichthyes Huxley 1880**Подкласс Elasmobranchii Bonaparte 1838****Elasmobranchii incertae sedis***Cladolepis* Wells, 1944*Cladolepis* sp

Материал: Одна чешуя, Кук-Караук, проба К.-К.1, франский ярус, мендымский горизонт, конодонтовая зона Lower rhenana.

Описание: Чешуя трапециевидной формы, плоская. Крона из слившихся низких груборебристых одонтодов, которые формируют субпараллельные гребни. На чешуе эти гребни сильно стёрты в центральной части.

Ohiolepis Wells, 1944*Ohiolepis* sp

Материал: Одна чешуя, Кук-Караук, проба 7276, франский ярус, мендымский горизонт, конодонтовая зона Lower rhenana.

Описание: Чешуя прямоугольной формы. Крона сложена многочисленными одонтоидами в виде слившихся затупленных гранёных гребней, наклонённых в одном направлении - каудально. На противоположном конце чешуйки есть узкая полоса налегания соседних чешуй.

Отряд Antarctilamniformes Ginter, Liao et Valenzuela-Rios 2008

Семейство Antarctilamnidae Ginter, Liao et Valenzuelarios 2008

Wellerodus Turner 1997**Типовой вид:** *Diplodus priscus* Eastman 1899*Wellerodus* sp.

Материал: Один зуб, Рязук, проба T12-111, франский ярус, аскынский горизонт, конодонтовая зона Upper rhenana; один зуб, Кук-Караук, проба 7291.

Описание: Зуб трёхвершинный, центральная вершина небольшого размера. Вершины страстаются основаниями, сплюснуты лабио-лингвально,

имеют режущий кант, лабиальная сторона покрыта грубыми продольными рёбрами. Основание неширокое, овальное, имеет широкий лабио-базальный вырост, но не имеет отчётливого апикального сочленовного бугорка на окклюзарной стороне.

Зуб из разреза Рязяк имеет вершины, отходящие от основания почти обособлено и фактически соединяются только режущим кантом. На лабиальной стороне вершин проявлена слабая ребристость.

Отряд Phoebodontiformes Ginter, Hairapetian et Klug, 2002

Семейство Phoebodontidae Williams in Zangerl, 1981

Phoebodus St. John et Worthen, 1875

Типовой вид: *Phoebodus sophiae* St. John et Worthen, 1875

Phoebodus bifurcatus Ginter et Ivanov, 1992

Фототаблица 1, фиг. А-В, Д

Материал: 53 зуба: один зуб из франа (зона linguiformis) Лемезинского разреза; два зуба из разреза Аккыр, пять зубов из франа (зона rhenana) разреза Зиган; 38 зубов из разреза Кук-Караук из франа, зона rhenana; семь зубов из разреза Рязяк из франа, зон Upper rhenana и linguiformis.

Описание: Коронка пятивершинная, основные вершины тонкие, сильно отклоняются лингвально, боковые изогнуты сигмоидально. Лабиальная поверхность вершин коронки покрыта достаточно грубыми субпараллельными рёбрами, эти рёбра на боковых вершинах спирально закручиваются. На меньших зубах все вершины гладкие.

Основание толстое, далеко выдвинуто в лингвальном направлении; лингво-латеральные углы основания оттянуты лингвально дальше медиальной части. Сочленовный бугорок на окклюзарной стороне основания широкий, овальный (вытянут мезио-дистально), расположен вплотную к центральной части лингвального края.

Сочленовный бугорок оконтурен неявно, имеет овальную, вытянутую мезио-дистально форму.

Зубы из Аккыр существенно отличаются друг от друга и от вышеописанного. Оба пятивершинные, вершины не столь вытянутые, как у вышеописанного. У одного латеральные стороны основания субпараллельные, лингвальная сторона основания образует лабиально входящий тупой угол порядка 140° , характер ребристости коронки соответствует диагнозу. У второго, фаменского зуба латеральные стороны расходятся лингвально, один латеро-лингвальный угол утерян, но лингвальная сторона была, видимо, дугообразно вогнутой. Вершины второго зуба гладкие, за исключением режущего канта.

Один зуб из разреза Зиган по морфологии почти идентичен первому описанному здесь из разреза Аккыр, второй идентичен второму из Аккыра.

Третий зуб из Зилим Кукташ пятивершинный (не сохранились промежуточные вершинки), основные вершины не столь вытянутые, как у описанного выше экземпляра. Вершины округлые в сечении, с лабиальной стороны покрыты грубой ребристостью, с лингвальной стороны гладкие. Основание трапецевидной формы с более широкой лингвальной стороной за счёт оттянутых латеро-лингвальных углов. Лингвальный край вогнут по широкой дуге лабиально и выгнут в окклюзарном направлении. Вытянуто-овальный сочленовный бугорок в медиальной части подходит к лингвальному краю основания.

От третьего зуба четвёртый существенно отличается наличием двух пар промежуточных вершинок. Ближайшие к центральной вершинки намного массивнее второй дополнительной пары и в то же время составляют примерно $\frac{3}{4}$ от высоты центральной вершины. Сама центральная вершина заметно мельче краевых. На пятом зубе уцелело четыре из первоначальных пяти вершин, характер рельефа на них соответствует диагнозу. Латеральные стороны основания параллельные, мезио-дистальная длина основания зуба примерно равна лабио-лингвальному расстоянию от латеро-лингвального уголка основания до базальной части коронки. Учитывая толщину коронки надо

Среди зубов из разреза Рязяк обращает на себя внимание вогнутая общая лабиальная поверхность коронки у нескольких зубов за счёт небольшого лингвального смещения основания центральной вершины. В остальном все зубы укладываются в вышеприведённые описания.

Замечания: На массовом материале видна широкая вариабельность всех морфологических признаков, но всё же вид без особых проблем определяется по характернейшему строению основания. Легкоузнаваемый облик вместе с узким вертикальным распространением (всего две конодонтовые зоны: *rhenana* и *linguiformis* (Иванов, 2021)) придают виду особую стратиграфическую значимость.

Геологическое и географическое распространение: верхний фран Юты (США), Моравии, Польши, Центрального девонского поля, Тимана, Южного Урала, Южного Китая (Ginter, Ivanov 2000, Ginter et al., 2010).

Phoebodus cf. bifurcatus Ginter et Ivanov 1992

Фототаблица 1, фиг. Г, Е

Материал: Два зуба из разрезов Аккыр и Зиган, зона Lower *rhenana*.

Описание: Зубы пятивершинные или трёхвершинные, вершины достаточно массивные, центральная вершина немного мельче боковых. Вершины с лабиальной стороны покрыты ребристым рельефом, с лингвальной стороны – гладкие. Основание трапецеидное, сочленовный бугорок вытянуто-овальный. Латеральные стороны основания субпараллельны. Характерной чертой является вертикальная борозда на лингвальной стороне основания и бугорка, возникшая, видимо, в результате разрушений вокруг крупного одиночного отверстия васкулярного канала.

Замечания: Зуб из разреза Зиган отличается от типичных *Phoebodus bifurcates* тем, что его центральная вершина существенно мельче боковых. Зуб из Аккыр нельзя точно идентифицировать из-за утери выжных частей основания.

Phoebodus latus Ginter et Ivanov, 1995

Фототаблица 2, фиг. Б-Е

Материал: 41 зуб: один зуб из разреза Аккыр, один зуб из франа (зона зоны *linguiformis*) разреза Зилим Кукташ, один зуб из франа (зона *Lower rhenana*) разреза Зиган, 5 зубов из франа (3 из зоны *Lower rhenana* и 2 из *linguiformis*) разреза Кук-Караук, 3 зуба из франа Лемезинского разреза (2 из зоны *Lower rhenana* и один из *linguiformis*) и 30 зубов в основном из франа (зона *rhenana*) разреза Рязук.

Описание: Пятивершинная коронка типично фебодонтная, лабиальная поверхность вершин покрыта несколькими грубыми рёбрами, лингвальная поверхность гладкая. Коронка с общим режущим кантом, на всех вершинах на лабиальной стороне есть по одному-два достаточно грубых ребра. Основания промежуточных вершинок вынесены немного лабиальнее. Боковые вершины расходятся латерально от центральной под углом около 60°.

Основание короткое лабио-лингвально и очень широкое, от прямоугольного до трапециевидного (лингвальная сторона длиннее лабиальной). Удлиненный мезиодистально сочленовный бугорок на окклюзарной поверхности основания имеет овальную или прямоугольную форму, обычно близко прилегает к лингвальному краю основания.

Зубы из разрезов Зилим-Кукташ и Зиган по строению коронки аналогичны вышеописанному. Но на одном из зубов уцелевшая боковая вершина сигмоидально изогнута и существенно отклоняется лингвально. Основания их более вытянутые: отношение лабио-лингвального измерения основания к мезиодистальному приближается к 1:2. У одного зуба сочленовный бугорок оконтурен более явно, но в обоих случаях бугорок прилегает к лингвальной стороне основания.

У зубов из разреза Лемезинский на лингвальной стороне основания под сочленовным бугорком имеют по одному особенно крупному отверстию васкулярного канала. У основания оттянуты латеро-лингвальные углы, общая форма основания в окклюзарной проекции почти полукруглая. Лингвальная

сторона от основания сочленовного бугорка скошена лингво-базально. Сочленовный бугорок с размытым контуром, округлый.

Среди зубов из разреза Рязяк существенно выделяется только один: зуб очень вытянутый, имеет по две промежуточные вершинки с каждой стороны от центральной, но реально центральная и ближняя к ней пара вершинок развиты примерно в равной степени, точно это сказать нельзя из-за того, что две из них потеряли верхушки. Отношение лабио-лингвального измерения основания к мезио-дистальному приближается к 1:3, лингвальная сторона основания вогнута лабиально и выгнута дугой в окклюзарном направлении.

У самых мезио-дистально коротких зубов отношение лабио-лингвального измерения основания к мезио-дистальному приближается к 1:1, у этих же зубов наиболее выразительный лабио-лингвальный отросток, который, впрочем, никогда не выступает лабиальнее контура коронки. В широких пределах варьирует угол расхождения боковых вершин от центральной. Этот угол находится в прямой зависимости от длины основания и у самых мезио-дистально коротких зубов не превышает 30°. У некоторых зубов вершины имеют сигмоидальный изгиб, вершины коронки заметно отклоняются лингвально, но у большинства коронка отходит от основания под почти прямым углом. У единичных экземпляров видны такие признаки как: небольшое лингвальное смещение основания центральной вершины, общее латеральное отклонение вершин, отсутствие рельефа на лабиальной стороне коронки.

Замечания: На массовом материале видна широкая вариабельность всех морфологических признаков. Самыми надёжными можно признать сочетание большой мезио-дистальной длины с лабиально ребристыми, лингвально гладкими и слабо отклоняющимися лингвально вершинами коронки.

Геологическое и географическое распространение: Средний-поздний фран Южного Тимана, Южного Урала, Польши (Ginter, Ivanov 2000).

Phoebodus cf. latus

Фототаблица 2, фиг. Ж

Материал: Один зуб из франа (зона Upper rhenana) разреза Зилим-Кукташ, один зуб из франа (зона Upper rhenana) разреза Кук-Караук и шесть зубов из разреза Рязяк: из франской (зоны Upper rhenana и linguiformis) части разреза и из фаменской (зоны Lower – Middle triangularis)

Описание: Зубы имеют пятивершинную коронку, основания промежуточных вершинок немного вынесены лабиально, лабиальные поверхности вершин достаточно грубо ребристые, лингвальные – гладкие. Основание квадратное, сочленовный бугорок оконтурен неявно, округлый, вплотную приближается к лингвальному краю основания.

Зуб из Рязяка схож с вышеописанным, но отличается овально-прямоугольным основанием, явно сигмоидальным слабо лингвальным изгибом уцелевшей вершины (одна и боковых) и наличием ребристого рельефа не только на лабиальной стороне вершин, но и на лингвальной, хотя на лабиальной стороне ребристость гораздо более грубая.

Фаменские зубы из Рязяка имеют почти прямоугольное основание, но с ощутимо медиально расщеплённым на две лопасти лингвальным краем. Оба зуба пятивершинные, у обоих лабиальные стороны коронки ребристые, а лингвальные – гладкие. У одного зуба есть общее латеральное отклонение вершин.

Замечания: Описанные зубы отличаются от типичных *Ph. latus* квадратным основанием с округлым сочленовным бугорком. Франский зуб из Рязяка отличается от типичных *Ph. latus* наличием ребристости и на лингвальных сторонах вершин. Остальные зубы из Рязяка отличаются от типичных *Ph. latus* особенностями контура основания.

Phoebodus fastigatus Ginter et Ivanov, 1992

Материал: Пять зубов из франской части (зона Upper rhenana) разреза Рязяк.

Описание: Вершины округлые в поперечном сечении, тонкие, гладкие, без ребристости. Лингвальная сторона коронки прямая или слегка вогнутая. Основание трапецевидное, узкое под коронкой и расширяющееся лингвально. Сочленовный апикальный бугорок расположен на окклюзарной стороне основания медиально и смещён к лингвальному краю, бугорок некрупный, имеет округлую или овальную форму.

Один зуб отличается тем, что в направленности всех вершин просматривается наклон к одному боковому краю. Ещё один зуб отличается от остальных почти овальным основанием с более узкой лабиальной стороной. Четвёртый зуб отличается узким основанием и существенным лабиобазальным выростом, выступающим лабиальнее контура коронки. Пятый зуб отличается достаточно узким лабиобазальным отростком, выступающим в окклюзарной проекции за лабиальный контур коронки. Промежуточная вершинка есть только по одну сторону от центральной, а сама центральная вершина существенно мельче боковых. Апикальный сочленовный бугорок этого зуба обособлен более явно, чем у прочих.

Геологическое и географическое распространение: живет Индианы (США) и Кузнецкого бассейна, живет-фран Айовы и Нью-Йорка (США) Анти-Атласа (Марокко), Испании, Польши и Южного Урала, фран Китая (зона rhenana). (Ginter et al., 2010)

Phoebodus cf. fastigatus Ginter et Ivanov, 1992

Фототаблица 2, фиг. А

Материал: Один зуб из франы (зона Lower rhenana) Лемезинского разреза, два зуба из разреза Рязяк из франы (зона Upper rhenana).

Описание: Зубы обладают пятивершинной или четырехвершинной коронкой, на лабиальной стороне всех вершин есть по одному продольному ребру, по крайней мере на основных вершинах есть режущий кант. Основание прямоугольной формы. Сочленовный бугорок на основании явно обособлен, отстоит от лингвального края основания.

Замечания: Экземпляр из Лемезинского разреза нельзя однозначно идентифицировать как *Ph. fastigatus* из-за нехарактерной формы основания и неясного соотношения форм и размеров основных вершин.

Phoebodus curvatus Ivanov 2021

Фототаблица 2, фиг. 3, И

Материал: Один зуб из разреза Аккыр, два зуба из франа (зона Lower rhenana) Лемезинского разреза, пять зубов из франской части (зона Upper rhenana) разреза Рязук.

Описание: Вершины коронки тонкие, существенно наклоненные в лингвальном направлении, округлые в поперечном сечении, не учитывая более или менее выраженного режущего канта. Боковые вершины длинные: их высота более чем в 1.5 раза превышает высоту центральной, расходятся под углом в 30°–40° к оси центральной вершины и примерно под таким же углом к той же оси отклоняются лингвально. У основания коронки канты соседних вершин сливаются. На внешней стороне боковых вершин кант не достигает основания. Вершины чаще гладкие, скульптура в виде тонких, редких ребрышек иногда заметна на лабиальной стороне. Основания промежуточных вершинок немного смещено лабиально относительно основания центральной и краевых вершин.

Основание овальной, реже округло-прямоугольной формы, вытянуто мезио-дистально, с узкой лабиальной частью, иногда с оттянутыми латеральными углами. Апикальный сочленовный бугорок крупный, овальной формы, занимает большую часть оролингвальной поверхности основания и расположен близко к лингвальному краю. Базальная сторона вогнутая, с узким лабиобазальным отростком и утолщенным лингвальным краем. Отросток

смещен за лабиальный край коронки в окклюзарной проекции. Большая длина и большее лингвальное отклонение боковых вершин относительно центральной, а также лабиобазальный отросток, выдающийся за лабиальный край коронки – это главные отличия вида.

Зуб из Аккыра имеет следующие отличительные особенности: овальное основание, вытянуто-овальный сочленовный бугорок по лингвальному краю основания. Первый зуб из Лемезинского разреза отличается наличием с одной стороны между центральной и боковой вершинами дополнительной мелкой вершинки. Основание овально-прямоугольной формы, сочленовный бугорок небольшой, с размытым контуром и отстоит от лингвального края основания.

Зубы из Рязюка отличаются друг от друга формой основания, признаками апикального бугорка и наличием промежуточных вершинок. Один зуб имеет основание овально-пятиугольное учитывая угловатость, придаваемую лабиобазальным отростком, и апикальным бугорком у лингвального края основания. Второй зуб имеет прямоугольное основание, апикальный бугорок у лингвального края основания, по одной промежуточной вершинке с каждой стороны центральной вершины, при чём одна промежуточная вершинка полностью оформлена, а вторая представляет собой небольшой бугорок, режущий кант хорошо выражен только на одной боковой вершине. Третий зуб имеет основание трапецевидной формы. апикальный бугорок с размытым контуром и отстоит от лингвального края основания. Четвёртый зуб имеет овальное основание, апикальный бугорок с размытым контуром и находится у лингвального края основания. Пятый зуб имеет основание трапецевидной формы, апикальный бугорок с размытым контуром и находится у лингвального края основания, коронка пятивершинная и обе промежуточные вершинки развиты в равной степени.

Геологическое и географическое распространение: верхний живет – фран Среднего и Южного Урала, Кузнецкого бассейна, Польши и Западной Австралии. (Иванов, 2021)

Phoebodus cf. curvatus

Материал: Три зуба из разреза Рязяк из франа (зона linguiformis).

Описание: Зубы имеют овально-прямоугольные основания, пятивершинную коронку, промежуточные вершинки развиты в равной степени. Коронки двух зубов груборебристые на лабиальной стороне, основания промежуточных вершинок вынесены лабиальнее оснований основных вершин. У третьего зуба ребристость проявлена слабо, основания промежуточных вершинок на одной линии с основными. С лингвальной стороны все три коронки гладкие. Зуб с груборебристой коронкой имеет очень чётко обособленный вытянутоовальный оролингвальный сочленовный бугорок по лингвальному краю основания.

Замечания: Зуб с грубой ребристостью коронки и обособленным сочленовным бугорком существенно отличается от типичных *Ph. curvatus* строением лабио-базального отростка.

Phoebodus limpidus Ginter, 1990

Материал: Четыре зуба из фамена (зоны rugosa-trigonicus) разреза Рязяк.

Описание: Основные вершины относительно тонкие, гладкие или покрыты мелкими рёбрышками; промежуточные вершинки очень тонкие и длинные, достигающие почти половины длины основных вершин. Основание тонкое, от субэллиптического до субтреугольного, лингвальная часть сужается, лабиальная часть широкая, с медиальным лабиобазальным отростком. Основание с одним или двумя питательными отверстиями на лингвальной стороне. Бугорки имеют полуовальную или овально-прямоугольную форму.

Три зуба имеют пятивершинные коронки с примерно равновеликими промежуточными вершинками. Один зуб имеет трёхвершинную коронку. В одном случае вершины полностью гладкие, в двух случаях есть только режущий кант, у четвёртого зуба по лабиальной стороне равномерно расположены продольные тонкие рёбрышки.

Геологическое и географическое распространение: верхний фамен Невады (США), Южного и, возможно, Северо-Западного Китая, Южного Урала, Польши, Тюрингии (Германия), Италии, Франции, Анти-Атласа (Марокко). (Ginter et al., 2010)

Phoebodus cf. limpidus Ginter, 1990

Материал: Один зуб из фамена (зона *postera*) разреза Поповский и два зуба из фамена (зона *jugosus*) разреза Рязяк.

Описание: Зубы имеют пятивершинные коронки субтреугольное основание, округлые в сечении вершины равномерно и лабиально и лингвально покрыты тонкой ребристостью на сохранившихся участках – все они обломаны недалеко от основания.

Один зуб отличается отсутствием ребристости, но наличием режущего канта. Основание центральной вершины, в отличие от остальных имеет полуовальное сечение с плоской и даже слегка вогнутой лабиальной стороной. Зуб из Поповского имеет пятивершинную коронку, основание сложной формы – напоминает вытянутый мезио-дистально восьмиугольник – и, как и вышеописанные зубы, отличается медиально вогнутой лабиальной поверхностью коронки, за счёт небольшого лингвального смещения основания центральной вершины. Вторая отличительная черта зуба – грубая ребристость на всех вершинах. Основные вершины достаточно массивные, недлинные. Обе промежуточные вершинки обломаны недалеко от основания.

Замечания: Неясное соотношение высот промежуточных вершинок и основных вершин, а также вогнутый лабиальный контур коронки не позволяют однозначно отнести экземпляры из Рязяка к *Ph. limpidus*. Кроме лабиального контура от типичных *Ph. cf. limpidus* экземпляр из Поповского отличается массивностью и грубой ребристостью основных вершин при неясной форме промежуточных.

Phoebodus gothicus gothicus Ginter 1990

Фототаблица 3, фиг. В-Д

Материал: Три зуба из фаменской части (зона postera) разреза Кук-Караук и два зуба из фаменской части (зоны rhomboidea и rugosa) разреза Рязяк.

Описание: Коронка обычная фебодонтная, вершины покрыты, особенно на лабиальной стороне, продольными рёбрами. Основание сильно выдвинуто лингвально, вытянуто лабио-лингвально, форма варьирует от узкого полуэллипса до заостренной лингвально дуги. На окклюзарной стороне основания медиально и заметно отстоя от лингвального края располагается сочленовный апикальный бугорок округлой или овальной (длинная ось мезиодистальная) формы.

Один зуб из Рязяка, из зоны rhomboidea имеет почти квадратное основание, овальный мезио-дистально вытянутый и чётко оконтуренный сочленовный бугорок отстоит от лингвального края основания, где открывается пара крупных отверстий васкулярного канала. Коронка пятивершинная, промежуточные вершинки развиты примерно в равной степени, базальными частями срастаются с основными боковыми вершинами. Все вершины лабиально гладкие, имеют единый режущий кант, на основных вершинах лингвально присутствуют продольные рёбрышки.

Второй зуб из Рязяка отличается от первого двумя признаками – основание в окклюзарной проекции напоминает домик (прямой лабиальный край, прямые латеральные края, лингвальный край в виде симметричного прямого угла), а все вершины коронки покрыты довольно грубой ребристостью. Более ранний зуб из Рязяка и один из зубов из Кук Караук отличаются от типичных *Ph. gothicus* отсутствием рельефа на лабиальной стороне коронки.

Примечание. Что характерно – все 5 зубов симметричные, хотя описан подвид *Ph. gothicus transitans* Ginter, Hairapetian et Klug 2002 (известен пока только из Алжира) с ассимметричными зубами, который считается предковой формой для рода *Thrinacodus*.

Существует непрерывный морфологический ряд от типичного морфотипа *Ph. turnerae* до типичного морфотипа *Ph. gothicus gothicus* (Ginter et al., 2002), что иногда затрудняет определение, но не слишком сильно влияет на стратиграфические выводы, так как оба вида сосуществовали почти всё время и только в самых верхах фамена (зоны jugosus и trigonicus) по имеющимся данным *Ph. gothicus* остаётся без сопровождения *Ph. turnerae* (Иванов, 2021).

Геологическое и географическое распространение: Нижний-верхний фамен Юты, Нью-Мексико, Айовы, Огайо (США), Анти-Атласа (Марокко), Франции, Польши, Южного Урала, центрального Ирана и Южного Китая. (Ginter et al., 2010)

Phoebodus rayi Ginter et Turner 1999

Материал: Один зуб из фамена (зона rhomboidea) разреза Рязук.

Описание: Сильно стёртый четырёхвершинный зуб, промежуточная вершинка есть только по одну сторону от центральной. На наиболее целой вершине (одна и боковых) видно, что лабиальная сторона коронки гладкая, а лингвальная – ребристая. Все вершины округлые в сечении. Основание трапециевидной формы: и лингвальная и лабиальная стороны медиально выгнуты, лабиальная сторона длиннее за счёт немного оттянутых и закруглённых латеро-лингвальных углов. Сочленовный бугорок на окклюзарной стороне основания ярко выражен, обособлен, имеет овальную форму, выдается лингвально, образуя медиальную выгнутость лингвального края основания.

Геологическое и географическое распространение: ранний фамен Арктической Канады, центрального Ирана, Нового Южного Уэльса (Австралия). (Ginter et al., 2010)

Phoebodus turnerae Ginter et Ivanov, 1992

Фототаблица 3, фиг. А, Б

Материал: Один зуб из фамена (зона Lower marginifera) разреза Кук-Караук и 16 зубов из фамена разреза Рязук (14 из зоны rhomboidea и по одному из marginifera и rugosa)

Описание: Коронка типичная фебодонтная, все вершины равномерно покрыты субпараллельными тонкими рёбрами. Основание вытянуто лингвально и его лингвальный край в окклюзарной проекции представляет собой тупой угол. Мезиодистальное и лабиолингвальное измерения основания примерно равны. На окклюзарной стороне основания у лингвального края располагается крупный полусферический сочленовный бугорок, на его лингвальной стороне открывается крупное одиночное отверстие васкулярного канала.

Зуб из Кук-Караук имеет следующие особенности: основание с очень короткими латеральными сторонами, пятивершинная коронку, все вершины равномерно покрыты продольными ребрами, более грубыми на лабиальной стороне. Общий режущий кант соединяет все вершины. Все вершины этого зуба и всех остальных зубов этого вида округлые в сечении.

Замечания: Существует непрерывный морфологический ряд от типичного морфотипа *Ph. turnerae* до типичного морфотипа *Ph. gothicus gothicus* (Ginter et al., 2002), что иногда затрудняет определение, но не слишком сильно влияет на стратиграфические выводы, так как оба вида сосуществовали почти всё время и только в самых верхах фамена (зоны jugosus и trigonicus) по имеющимся данным *Ph. gothicus* остаётся один (Иванов, 2021).

Геологическое и географическое распространение: нижний-средний фамен Аляски, Польши, Южного Урала, центрального Ирана.

Phoebodus cf. *turnerae* Ginter et Ivanov, 1992

Материал: Один зуб из фамена (зона Lower serpida) разреза Кук-Караук.

Описание: Пятивершинная коронка, промежуточные вершинки были развиты примерно в равной степени. все вершины округлые в сечении и гладкие,

не считая слабо проявленного режущего канта. Лингвальная сторона сильно истёрта. Форма основания в окклюзарной проекции, видимо, была в виде сплюснутого лабио-лингвально пятиугольника. Лабобазальный отросток обособлен, но не выступает за лабиальный контур коронки. Сочленовный бугорок на окклюзарной поверхности основания сильно истёрт и утратил форму, но, видимо, был четко оконтурен.

Замечания: Невозможность достоверно охарактеризовать форму основания и сочленовного бугорка не позволяет с уверенностью отнести зуб к *Ph. turnerae*.

Phoebodus typicus Ginter et Ivanov, 1995

Материал: 12 зубов из фамена разреза Рязяк (11 из зоны rhomboidea, 1 из зоны Upper triangularis).

Описание: Обе стороны вершин коронки покрыты субпараллельными рёбрами, которые сильнее выражены на лабиальной поверхности. Боковые вершины широко расходились от центральной. Основание почти прямоугольное, слегка оттянутое латерально от базальной части коронки. Апикальный сочленовный бугорок имеет овальную форму и находится в центральной части основания. 4 зуба трёхвершинные, 2 – четырёхвершинные (промежуточная вершинка есть только с одной стороны от центральной) и 6 – пятивершинные; на 7 зубах сохраняются признаки режущего канта, только на 5 зубах на лабиальной стороне сохранились признаки ребристого рельефа (на лингвальной стороне ребристость сохраняется чаще), у остальных зубов ребристость стёрта, либо отсутствовала изначально, либо сколоты сами вершины; отношение длины к ширине основания варьируется от 3:4 до 1:2,5, у 4 зубов латеро-лингвальные углы основания оттянуты настолько, что форма основания из округло-прямоугольной превращается в трапециевидную; у 4 зубов сочленовный бугорок оконтуривается плохо, у 7 – отчётливо, у одного зуба соответствующая часть основания выломана; у 3 зубов сочленовный бугорок существенно отстоит от

лингвальной стороны основания; как минимум у 3 зубов обособливается неширокий лабио-базальный отросток.

Геологическое и географическое распространение: Ранний-Средний фамен Квинсленда (Австралия), центрального Ирана, Кузнецкого Бассейна и Южного Урала, Анти-Атласа (Марокко). (Ginter et al., 2010)

Phoebodus cf. typicus Ginter et Ivanov, 1995

Материал: Один зуб из франа (зона Upper ghenana) разреза Рязук.

Описание: Зуб с трёхвершинной коронкой (все вершины обломаны недалеко от основания), на всех вершинах видна достаточно грубая продольная ребристость, имеется общий режущий кант. Боковые вершины широко расходятся от центральной. Основание в окклюзарной проекции вытянуто-яйцевидное из-за того, что один латеральный край оттянут сильнее второго. На окклюзарной стороне медиально расположен овальный сочленовный бугорок, чётко оконтуреный. Бугорок слегка отстоит от лингвального края основания. По лингвальной стороне и основания и бугорка медиально проходит единая довольно глубокая субвертикальная борозда, связанная, вероятно, с разрушениями вокруг отверстия васкулярного канала. Лабио-базальный отросток хорошо обособлен, по ширине соответствует сумме базальных частей вершин, не выступает лабиально.

Phoebodus sp.

Фототаблица 3, фиг. E

Материал: 4 зуба из франа разреза Рязук (3 из зоны ghenana и один из *linguiformis*) и 1 зуб из франа (зона Upper ghenana) разреза Кук-Караук.

Описание: Из зубов Рязука один франский зуб сохранил только одну боковую вершину, по основаниям вершин видно, что зуб скорее всего был трёхвершинным и вершины были скошены на бок в одну сторону. Уцелевшая вершина покрыта ребристым рельефом со всех сторон. Есть слабо развиты лабиобазальный отросток, общий контур основания округло-квадратный,

полусферический сочленовный бугорок занимает на основании центральное положение.

Второй зуб утратил сколотыми все вершины, их было пять, на уцелевших основаниях видно, что лабиально они были ребристыми, а лингвально – гладкими. Основание почти квадратное, вдоль лабиального края на две трети длины протягивается вытянуто-овальный сочленовный бугорок.

Третий франкий и четвёртый зубы морфологически схожи. Оба трёхвершинные. У одного центральная вершина немного тоньше боковых, лабиальная сторона вершина покрыта грубыми субпараллельными рёбрами, на боковых вершинах они восходят по спирали. Лингвальная сторона коронки гладкая. Основание прямоугольное, лабиобазальный отросток выражен слабо и почти целиком сколот, а апикальный сочленовный бугорок отсутствует. У другого центральная вершина тоньше боковых почти в два раза. Характер ребристости такой же, как у предыдущего с тем исключением, что центральная вершина сильно стёртая и имеет неровно-волнистую поверхность. Основание прямоугольное, с крупным явно оконтуренным сочленовным овальным бугорком.

Замечания: 3 зуба неопределимы в силу плохой сохранности. Второй из описанных выше зубов напоминает или *Ph. sophiae* или фаменский *Ph. typicus*. Третий напоминает мезио-дистально короткую версию *Ph. latus*. Ещё два представляют собой особый морфотип, напоминающий отчасти зубы *Ph. latus*, а отчасти зубы фаменско-турнейского рода *Jalodus* Ginter 1999.

Diademodus Harris 1951

Типовой вид: *Diademodus hydei* Harris 1951

Видовой состав: *Diademodus hydei* Harris 1951, *D. utahensis* Grogan et Lund 2008, *D. dominicus* Roelofs et al. 2015

Diademodus sp.

Фототаблица 4, фиг. К

Материал: Один неполный зуб, Рязяк, проба 20Р.

Описание: В коллекции имеется неполный зуб с двумя уцелевшими вершинками и основаниями ещё по крайней мере четырёх вершин. Одна из уцелевших вершин – боковая основная вершина, центральная вершина представлена неполным основанием. Одна дополнительная вершинка (её основание) находится в крайнем положении, за боковой основной вершиной. На всех сохранившихся частях вершин и вершинок есть грубая продольная ребристость, достигающая кончика на уцелевшей основной боковой вершине. Базальная часть основания почти плоская, насколько видно на ней есть одна отличительная черта – медиальная лабиолингвальная борозда под центральной вершиной. Основание немного вытянуто лингвально, без сочленовного окклюзарного бугорка. На лабиальной стороне на границе основание-коронка есть борозда и основание здесь в окклюзарной проекции немного выступает лабиально за контур коронки.

Замечания: От всех описанных видов данный экземпляр отличается тем, что у него есть дополнительная вершинка, которая находится в крайнем положении, за боковой основной вершиной. Кроме того, ни один описанный вид не имеет такой грубой ребристости на вершинах коронки.

Thrinacodus St. John et Worthen, 1875

Типовой вид: *Th. nanus* St. John et Worthen, 1875

Замечания: Это одна из самых специализированных хрящевых рыб девона как с точки зрения общего строения тела (длинная, похожая на угря, с длинной и узкой мордой и редуцированными грудными плавниками, Grogan et

Lund, 2008), так и с точки зрения формы зубов. Типичными особенностями зубов *Thrinacodus* являются узкое и лингвально вытянутое основание, лишенное особых сочленовных элементов, отсутствие промежуточных вершинок в коронке и асимметрия коронки (Рис. 4). Эти особенности развивались как адаптация зубного ряда на узких вытянутых челюстях. Передние зубы тринакодусов менее асимметричны, а симфизные зубы могут быть полностью симметричными.

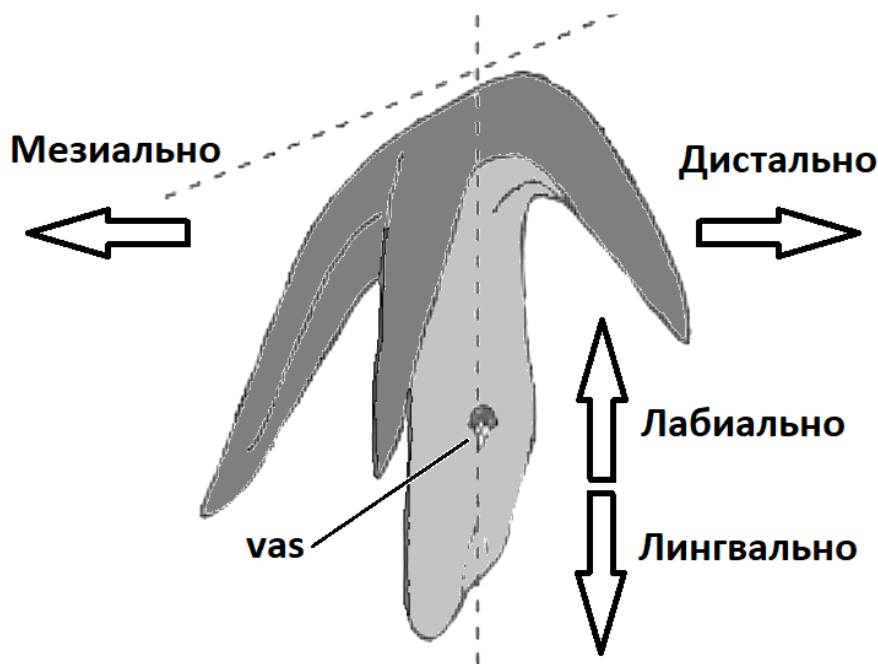


Рис. 5. Морфология зубов акул рода *Thrinacodus* (по Ginter et al., 2010 с изменениями). Сокращение: vas – отверстие васкулярного канала.

Thrinacodus tranquillus Ginter, 2000

Фототаблица 4, фиг. А-Г

Материал: Шесть зубов из из фаменской (интервал rugosa- trigonicus) части разреза Рязяк.

Описание: Зубы имеют трёхвершинную коронку, расположенную симметрично или слегка скошено относительно продольной оси вытянутого лингвально основания. Вершины примерно равновеликие, при заметной асимметрии мезиальная вершина оказывается немного крупнее остальных. Все

три вершины не несут дополнительного рельефа, кроме более или менее выраженного режущего канта. Лабиальная сторона равномерно покрыта тонкими продольными рёбрами. Основание длинное, тонкое, в сечении округлое в лабиальной части. На окклюзарной стороне основания некоторых зубов можно проследить неотчётливый сочленовный бугорок, с крупным одиночным отверстием васкулярной системы на лабиальной стороне этого бугорка и незначительным уплощением основания лингвальнее этого отверстия.

Замечания: У двух зубов заметно более массивные вершины, у одного из них при существенной асимметрии коронки дистальная вершина крупнее остальных. Эти зубы определены как *Th. cf. tranquillus* (Приложение 1, Фототаблица №4, Д-Е).

Thrinacodus ferox Turner, 1982

Фототаблица 4, фиг. Ж

Материал: Один неполный зуб из фамена разреза Рязук (зона jugosus).

Описание: Зуб имеет трехвершинную коронку, расположенную асимметрично относительно оси массивного основания. Вершины массивные, дистальная и центральная сколоты недалеко от основания, мезиальная вершина уцелела и её основание самое крупное из трёх. Дистальная вершина в базальной части отклонялась от основания лабиально, центральная вершина отходила от оси основания примерно под прямым углом, а мезиальная вершина отклоняется лингвально. Мезиальная вершина с обеих сторон покрыта продольными рёбрами, пара из которых образует режущий кант. Дистальная и центральная вершины немного срастаются базальными частями, имеют общий слабовыраженный режущий кант, лабиальная сторона их почти гладкая, на лингвальной стороне есть небольшое количество продольных рёбер. От центральной вершины лингвально по основанию распространяется нечётко-очерченный сочленовный бугорок, на лингвальной его стороне открывается одиночное крупное отверстие васкулярного канала. Ещё лингвальнее основание

отклоняется дистальнее, распространяется недалеко, но явно уплощается в окклюзарно-базальном направлении.

Thrinacodus cf. *incurvus*, Newberry et Worthen, 1866

Фототаблица 4, фиг. 3

Материал: Один неполный зуб из турнейской части разреза Зиган (зона *duplicata*).

Описание: Зуб имеет трехвершинную коронку, расположенную асимметрично относительно оси массивного основания. Вершины массивные, но все три сколоты недалеко от основания. Базальные части вершин расположены линейно, ось основания продлевается небольшим лабиальным выростом за контур коронки. Основание дистальной вершины наиболее крупное. Лабиальная сторона центральной и мезиальной вершин, насколько можно судить, были гладкие, а мезиальной вершины с редкими тонкими рёбрами. Аналогичные рёбра на лингвальной стороне есть на всех вершинах. Основание зуба массивное, лингвально вытянутое, в лингвальной части окклюзарно-базально уплощено, особенно лингвально-дистальнее крупного одиночного отверстия васкулярного канала.

Замечания: Невозможность полностью охарактеризовать форму и ребристость вершин не позволяет однозначно определить экземпляр как *Th. incurvus*. К тому же у типичных *Th. incurvus* ребристость если и есть, то одинакова на всех вершинах. Схожий тип ребристости описан у вида *Th. dziki*, Ginter, 2015, но у этого вида длинное тонкое основание зуба.

Thrinacodus sp.

Фототаблица 4, фиг. И

Материал: Один неполный зуб из турнейской части разреза Зиган (зона *duplicata*).

Описание: Зуб имеет трехвершинную коронку, расположенную асимметрично относительно оси массивного основания. Мезиальная вершина

вместе с лабиобазальной частью основания сколоты. Центральная и дистальная вершины сигмоидально лингвально изогнуты и примерно равны по размеру. Сохранившиеся вершины массивные, от основания несут грубую продольную ребристость, сильнее выраженную на лабиальной стороне вершин. Ребра по направлению к кончику вершин частью сливаются. Базальные части вершин, видимо, были расположены линейно. Основание зуба массивное, лингвально вытянутое, в лингвальной части окклюзарно-базально уплощено, особенно лингвально-дистальнее крупного одиночного отверстия васкулярного канала.

Замечания: Наиболее яркое отличие экземпляра от типичных *Th. incurvus* – ярко выраженная рельефность вершин коронки, от *Th. gracia* – слишком грубая ребристость коронки и более массивное основание. При этом указывается, что оба вида могут оказаться конспецифичными (Ginter et al 2010), а очень схожие с описанным выше зубы серпуховского возраста из отложений Московской синеклизы достойны выделения в новый вид (Ivanov, Lucas 2011).

Отряд Jalodontiformes Ivanov, Duffin et Richter, 2021

Семейство Jalodontidae Ginter, Hairapetian et Klug, 2002

Jalodus Ginter, 1999

Типовой вид: *Phoebodus australiensis* Long, 1990

Jalodus australiensis (Long, 1990)

Фототаблица 5

Голотип: UTGD 123877, зуб, дорожная выемка около г. Мэ Сэм Лэп (Maе Sam Lap), Северный Таиланд; верхний фамен, верхний девон (Long, 1990).

Материал: Семь зубов из фамена разреза Поповский из зоны *postera* и четыре зуба из фамена Лемезинского разреза (зона *crepida*).

Описание: Существует два морфотипа зубов (Ginter, 1999; Ginter et al., 2010). Зубы первого морфотипа имеют вершины коронки почти одинаковой высоты, боковые вершины расходятся от центральной так, что основание зуба становится уже коронки. Зубы второго морфотипа имеют короткие широкие

прямые вершины, центральная вершина короче краевых и все три срастаются основаниями, а основание зуба примерно той же ширины, что и коронка. (Ivanov et al., 2021)

Зубы из Лемезинского разреза имеют однородную морфологию: это представители второго морфотипа, все вершины немного загнуты лингвалино, уплощены лабио-лингвально, основания от ромбической до вытянуто шестиугольной формы, лабио-базальный вырост ярко выражен. У всех основание мезио-истально немного шире, чем базальная часть коронки. У двух зубов яркой особенностью являются оттянутые боковые края основания, формирующие как бы дополнительные лабио-базальные бугорки.

Зубы из Поповского разреза более многообразны. Два зуба относятся ко второму морфотипу и идентичны лемезинским. Третий зуб близок к ним, но отличается очень низкой, округлой в сечении и не отогнутой лингвально (в отличие от уцелевшей одной боковой) центральной вершиной. Четвёртый и пятый зубы отличаются от первых значительным расхождением боковых вершин в стороны от центральной – это типичный представитель первого морфотипа. Шестой и седьмой зубы отличаются от всех выше описанных тем, что в пределах коронки соседние зубы не срастаются, они обособленно отходят от основания, а в остальном это типичные зубы первого морфотипа.

Замечания: Зубы этого вида – одни из самых узнаваемых во всех описываемых комплексах. Находка их в девонских отложениях однозначно указывает на фаменский возраст, что вместе с узнаваемостью делают вид очень важным для задач данной работы.

Геологическое и географическое распространение: фамен Таиланда, фамен-турне Южного и Северо-Западного Китая, Центрального Ирана, Южного Урала, Польши, Тюрингии (Германия), Италии, Анти-Атласа (Марокко), турне Франции. (Ginter et al., 2010, Ivanov et al, 2021)

Надотряд Cladodontomorphi Ginter 2010

Cladodontomorphi indet.

Материал: Один зуб, Лемезинский разрез, проба 6936а (фаменский ярус, Барминский горизонт, конодонтовая зоны Lower - Middle triangularis); 4 зуба, Кукаркаук, пробы 15 и 7262 (фаменский ярус, макаровский горизонт, конодонтовая зона Upper triangularis) и пробы К-К.21 и К-К.25 (фаменский ярус, макаровский горизонт, конодонтовая зона Lower marginifera); 7 зубов, Рязяк, проба 6426 (франский ярус, аскынский горизонт, зона Upper rhenana), проба 6448 (фаменский ярус, Макаровский горизонт, зона Upper triangularis), пробы T12-137, 6467, 6478, 6479 (фаменский ярус, Макаровский горизонт, зона rhomboidea).

Описание: В основном пятивершинные зубы с выделяющейся крупной центральной вершиной. В основном крайняя боковая пара дополнительных вершинок крупнее более медиальной пары, либо этот признак на материале не виден. Ниже приведены отличительные особенности некоторых экземпляров.

В пробе 7262 найден сильно стёртый семивершинный зуб, боковые крайние вершинки его крупнее двух других пар дополнительных вершинок. У этого зуба вогнутая лабиальная сторона коронки и полулуное основание. Зуб из пробы 6448 очень похож на предыдущий, но его центральная вершина резко выгнута лабиально на фоне почти линейного лабиального края основания. Ещё один похожий зуб происходит из пробы 6467 – у него тоже узкое основание с вогнутой лабиальной поверхностью, но зуб пятивершинный.

Зуб из пробы 15 имел груборебристый рельеф коронки на лабиальной стороне и овальное основание. Зуб из лемезинского разреза имеет треугольное основание и очень массивные вершины треугольной в лабиальной проекции формы. Зуб из пробы 6478 имеет полукруглое основание с центральной вершиной на центре дуги, вершина равномерно покрыта ровными, полукруглыми в сечении продольными рёбрами. Ближайшие к центральной дополнительные вершинки много мельче боковых, но весь набор вершинок сосредоточен на лабиальном краю выпуклой дуги.

Зуб из пробы 6479 пятивершинный, с оттянутыми шире боковых вершинок боковыми сторонами основания, имеет большой, чётко оформленный лабиобазальный отросток с открывающимся посередине лабиально отверстием васкулярного канала.

Отряд Symmoriiformes Zangerl, 1981

Stethacanthidae Lund, 1974

Stethacanthus Newberry, 1889**Типовой вид:** *Stethacanthus altonensis* St. John and Worthen, 1875**Видовой состав:** *S. concavus* Ginter 2018, *S. gansuensis* Wang et al. 2004, *S. praecursor* Hussakof et Bryant 1918, *S. productus* Newberry 1897 и другие*Stethacanthus* sp.

Фототаблица 6, фиг. Б-Е

Материал: 1 зуб, разрез Лемезинский, проба 7191 (фаменский ярус, макаровский горизонт, зона Lower crepida); 1 зуб, Кук-араук, проба К-И-Н (фаменский ярус, макаровский горизонт, зона Lower crepida); 2 зуба, Габдюково, проба 6233 (фамен, макаровский горизонт, зона crepida); 5 зубов, рязук пробы Т12-127 (фамен, макаровский – зона crepida) и Т12-143, Т12-127, Т13-18, 6479 (фамен, макаровский, зона rhomboidea).

Описание: Зубы с пятивершинной типичой кладодонтой коронкой – центральная вершина вытянутая, самая крупная, боковые дополнительные вершинки крупнее промежуточных. Коронка гладкая, слабоволнистая или ребристая, режущий кант обычно почти не выражен, все вершины обычно немного наклонены лингвально, но этот наклон может быть и весьма значительным. Дополнительные вершинки расходятся латерально, в сечении круглые, главная вершина приплюснута с лабиальной стороны. Основание овальное, вытянуто-овальное, овально-треугольное в окклюзарной проекции с выдающимся лабиально лабиобазальным отростком и оттянутыми за контур коронки латеральными сторонами. На оролингвальной стороне основания вдоль лингвального края может обособляться сочленовный бугорок в виде гребня. Бугорок пронизан несколькими каналами васкулярной системы, которые открываются на лингвальной стороне бугорка отверстиями, центральное из этих

отверстий обычно самое крупное. На аборальной поверхности основания три или четыре крупных отверстия расположены в центре впадины.

Один из экземпляров из разреза Рязяк (проба T12-152) представляет собой сочленённую зубную серию из четырёх зубов, у которых слились основания. Зубы трёхвершинные, вершины покрыты продольными рёбрами.

Замечания: Относительно небольшое количество сочленённых скелетных образцов вкупе с большим количеством морфотипов отдельных зубов не позволяет точно разграничить многочисленные описанные виды стетакантов. (Ginter et al., 2010)

Stethacanthidae indet.

Материал: 2 зуба, Рязяк, пробы T12-146 и T13-22, фаменский ярус, макаровский горизонт, конодонтовая зона rhomboidea.

Описание: Оба зуба пятивершинные с типичной кладодонтной коронкой. У обоих сильно выражена ребристость поверхностей по крайней мере центральной вершины. У одного зуба центральная вершина сильно загнута лабиально, в окклюзарной проекции кончик вершины практически выходит за контур основания. У второго зуба нехарактерная форма лабиобазального отростка – широкая низкая дуга, отделённая бороздой перегиба от основного тела основания.

Symmoriidae Dean, 1909

Denaea Pruvost, 1922

Типовой вид: *Denaea fournieri* Pruvost, 1922

Denaea cf. *fournieri* Pruvost, 1922

Фототаблица 6, фиг. А

Материал: Один зуб, Кук-Караук, проба T12-29, фаменский ярус, мурзакаевский горизонт, зона Upper marginifera.

Описание: Зуб обладает типичной кладодонтной коронкой. Зубы пятивершинные, базальные части вершин расположены почти по прямой линии и под прямым углом к основанию зуба. Центральная и крайние боковые вершины вытянутые, круглык в сечении, резко загибаются лингвально. Базальные части вершин заметно отстоят друг от друга, что характеризует отряд в целом. Вершины равномерно покрыты продольными рёбрами. Основание зуба неширокое, в форме тупоугольного равнобедренного треугольника, боковые углы основания оттянуты латеральнее боковых вершин. На оролингвальной поверхности, этом тупом углу основания находится чётко оконтуренный сочленовный бугорок. На лабиобазальном краю есть соответствующий базолабиальный отросток характерной прямоугольной формы и с двумя отверстиями васкулярных каналов.

Замечания: Многие признаки плохо сохранились на типовом материале, что заставляет упоминать все схожие зубы как *Denaëa cf. fournieri*. (Ginter et al., 2010)

Denaëa sp.

Материал: 2 зуба, Рязук, пробы 0168 и 0183, фаменский ярус, литвинский горизонт, зоны jugosus и trigonicus соответственно.

Описание: Оба зуба пятивершинные на треугольном основании с не очень хорошо обособленным сочленовным бугорком. Все вершины отстояли друг от друга, стояли на одной линии. Крайние боковой были крупнее более мезиальной пары. Сильнее, чем у вышеописанного проявлены латеро-окклюзарные впадины по бокам от сочленовного бугорка. Отличаются зубы друг от друга главным образом отсутствием ребристого рельефа на вершинах коронки либо его присутствием на сохранившейся базальной части вершины.

Отряд *Stenacanthiformes* Glikman, 1964

Stenacanthiformes indet.

Материал: 2 чешуи, Зиган, пробы 5401 и 4702, франкий ярус, Мендымский горизонт, зона Lower rhenana; 7 чешуй, Рязяк, пробы T12-134, 6421, 6448, 6478, 6479, 6333, 0118 (франкий ярус, Аскынский горизонт - Upper rhenana; фаменский ярус, макаровский горизонт - Upper triangularis и rhomboidea; турнейский ярус, малевский горизонт – duplicata, упинский горизонт - kononovae – sulcata); 19 чешуй, Кук-Караук, пробы К.-К.1, К.-К.4, 7272, 7276 (франкий ярус, мендымский и аскынский горизонты, конодонтовые зоны Lower и Upper rhenana).

Описание: Крона состоит из многочисленных (иногда, видимо, больше десяти) плотно прилегающих и перекрывающихся одонтодов, в большинстве случаев их вершинки направлены в одну сторону – скорее всего каудально, к хвосту. Каждый одонтод имеет гребень по центральной линии, иногда гребень не один и гребни у основания расщепляются на 2-4 ветви, расположенные асимметрично. Среди чешуй есть как двустороннесимметричные, так и асимметричные, но у большинства наблюдается тенденция к тому, чтобы один одонтод выступал условно краниально (в сторону головы), в противоположную от направления вершин сторону. Форма основания соответствует форме короны и тоже обычно имеет условно краниальный выступ.

Cladodoides Maisey, 2001

Типовой вид: *Cladodus wildungensis* Jaekel, 1921

Cladodoides wildungensis (Jaekel, 1921)

Материал: Один зуб, разрез Лемезинский, проба 7191, фамен, макаровский горизонт, конодонтовая зона Lower crepida.

Описание: Зуб пятивершинный, центральная вершина сколота недалеко от основания, боковые вершинки сильно истёрты. Центральная вершина в сечении

напоминает вздутый треугольник, самая широкая и плоская сторона которого – лабиальная, углы образованы за счёт режущего канта, который почти затухает между вершинками и основной вершиной. Боковые вершинки судя по всему были очень низкие. Все вершины по все видимой площади покрыты продольной ребристостью. Основание овальной формы в окклюзарной проекции, с немного вогнутой лабиальной стороной. На оролингвальной стороне расположен отчётливый сочленовный бугорок в виде мезио-дистального гребня, немного отстоящего от лингвального края. В длину гребень помещается в интервал между более медиальной парой дополнительных вершинок.

Замечания: Типовой экземпляр сохранил на челюстях два морфотипа зубов. Первый морфотип характеризуется более крупными размерами (ширина основания около 3 мм), длинной и тонкой центральной вершиной коронки, плоской лабиальной и выпуклой лингвальной стороной этой вершины, наличием режущего канта. На лабиальной стороне имеется 8-10 отчётливых вертикальных рёбрышек, на лингвальной стороне их больше, но они менее выражены. Ребристость затухает к кончику и апикальная треть гладкая. Краевые вершины сильно расходятся в стороны от оси центральной, не достигают и трети от высоты центральной вершины. Есть пара ещё более мелких, тонких промежуточных вершинок. Второй морфотип имеет ширину основания до 2 мм. Центральная вершина менее высокая, несёт 6 рёбрышек на лабиальной стороне. Боковые вершины кажутся относительно длиннее, чем у первого морфотипа. Очертания основания оценить трудно, но оно определенно удлинено мезио-дистально, с боковыми концами, выступающими за основание коронки. (Ginter et al., 2010). По этому описанию зуб больше похож на первый морфотип.

Cladodoides cf. wildungensis (Jaekel, 1921)

Фототаблица 7, фиг. А-Б

Материал: 1 зуб, Габлюково, проба 6233, фаменский ярус, макаровский горизонт, зона *scerida*; 1 зуб, Рязяк, проба 6428, франский ярус, аскынский горизонт, конодонтовая зона *Upper ghenana*).

Описание: Поверхность зуба из Габдюково крайне карродировала, общий внешний образ очень похож на вышеописанный зуб. Зуб из Рязякасохранился гораздо лучше, но всё равно сильно истёрт. На этом зубе видна продольная ребристость, простирающаяся от основания центральной вершины на две третьих высоты, то же можно сказать и о боковых вершинах. Сами боковые вершины составляют больше половины высоты главной, что намекает на принадлежность ко второму морфотипу зубов типового экземпляра. Достаточно чётко выражен лабио-базальный отросток, охватывающий мезио-дистально основания центральной и медиальной пары дополнительных вершинок. Вершины очень сильно отклоняются лингвально, что нехарактерно для типичных *Cladodoides wildungensis*

Cladodoides sp.

Фототаблица 7, фиг. В-Г

Материал: В общей сложности 31 зуб: 8 зубов, Кук-Караук, пробы К-К.12 (фран, аскынский горизонт, зона *linguiformis*), пробы T12-20, К-К.16, 7262 (фамен, макаровский горизонт, зона *Upper triangularis*) и проба К-I-12 (фамен, макаровский, зона *Lower crepida*); 2 зуба из Лемезинского разреза, проба 7191 (фамен, макаровский, зона *Lower crepida*); 1 зуб, Большая Барма, проба Б-33 (5-33), фамен, макаровский, зона *Lower crepida*; 20 зубов, Рязяк, прбы 6426 (фран, аскынский, *Upper rhenana*), 6478, 6453, 6467, 6454, 6483, 6448, 6475, 6472, T12-148, T12-128, T13-22, T12-154, T12-143 (фамен, макаровский горизонт, конодонтовые зоны *Upper triangularis*, *crepida*, *rhomboidea*).

Описание: Зубы пятивершинные, встречаются трёхвершинные, один возможно был семивершинным. Основная вершина слегка уплощена с лабиальной стороны, иногда проявляется вогнутость лабиальной поверхности. Отличаются зубы степенью сохранности тех или иных признаков: наличие/отсутствие ребристости на коронке, апикального сочленовного бугорка, степень выраженности и форма лабио-базального отростка.

Tamiobatis Eastman 1897**Типовой вид:** *Tamiobatis vetustus* Eastman 1897*Tamiobatis* sp.

Фототаблица 7, фиг. Д-Е

Материал: 1 целый зуб, Кук-Караук, проба 7276, франский ярус, мендымский горизонт, конодонтовая зона Lower ghenana, 1 фрагмент коронки, разрез Большая Барма, проба Б-33 (5-33) фамен, макаровский горизонт, конодонтовая зона Lower serpida).

Описание: Зубы семивершинные, вторая пара дополнительных вершин в два раза выше как боковых, так и пары промежуточных вершинок, но в свою очередь в 1,5 раза ниже центральной вершины. Вершины, видимо, со всех сторон равномерно покрыты грубыми продольными рёбрами, ребра продольно волнистые, отчасти бугристые. Вершины также соединены режущим кантом, срastaются базальными частями. Основание низкое, не выходит за пределы окклюзарного изгиба базальной части коронки, немного вытянуто лингвально. Оба зуба демонстрируют широкий слабообособленный лабио-базальный вырост и почти невыраженный сочленовный оролингвальный гребень.

Замечания: Зуб из Большой Бармы отличается от типичных представителей *Tamiobatis* отсутствием краевой маленькой вершинки и, соответственно, краевым положением крупной боковой вершины. Зуб из Кук-Караук отличается от типичных представителей рода окклюзарно выгнутой базальной частью коронки, обычно это прямая линия. Оба зуба отличаются от типичных представителей рода всего одной парой промежуточных маленьких вершинок (обычно их 2-4).

Отряд Squatinactiformes Zangerl, 1981

Семейство Squatinactidae Cappetta, Duffin et Zidek, 1993

Squatinactis Lund et Zangerl, 1974**Типовой вид:** *Squatinactis caudispinatus* Lund et Zangerl 1974*Squatinactis glabrum* Ginter., 1999

Фототаблица 8, фиг. Б-В

Материал: Один зуб из фамена (зона rhomboidea) разреза Рязяк и один зуб из фамена (зона postera) разреза Поповский.

Описание: Коронка симметрична, обычно по обе стороны от центральной вершины развито по две дополнительные вершинки и более высокие из них – самые внешние. Редко встречаются третьи от центральной дополнительные маленькие вершинки. Коронки, видимо, были пятивершинные, хотя в обоих случаях одна краевая часть утеряна. Центральная вершина слабовыпуклая лабиально и полукруглая в сечении лингвально. Из боковых вершинок наибольшая в 2-3 раза ниже центральной. Все вершины без ребристости, но соединены общим слабопроявленным режущим кантом. Основание трапецевидной формы, по лабиальной стороне вогнуто медиально, вогнутость обрамлена лабиобазальными отростками. По бокам основание продлевается за краевые вершинки и даже немного оттягивается, образуя широко округлый угол трапеции основания.

Замечания: У зуба из Рязяка оролингвальные сочленовные бугорки выражены очень отчётливо, между ними на основании открывается одиночное крупное отверстие васкулярного канала. У зуба из Поповского разреза более выражены лабио-базальные отростки и режущий кант.

Геологическое и географическое распространение: средний-поздний фамен Невады, Юты и Вайоминга (США), Таиланда, Южного Китая, Южного Урала, Польши, Тюрингии (Германия), Италии, Франции, Анти-Атласа (Марокко). (Ginter et al., 2010)

Squatinactis cf. *caudispinatus* Lund et Zangerl, 1974

Фототаблица 8, фиг. А

Материал: Один зуб из фамена (зона rhomboidea) разреза Аккыр.

Описание: Пятивершинный симметричный зуб. Все вершины вытянутые, гладкие лабиально и несут продольную ребристость на лингвальной стороне, все вершины соединяются режущим кантом. Центральная вершина слегка выпуклая лабиально и полукруглая в сечении лингвально. Боковые вершинки в сечении круглые, более крупные из них – внешняя пара, но они ниже центральной в 4,5 раза. Основание трапецевидной формы, по лабиальной стороне вогнуто медиально, вогнутость обрамлена лабиобазальными отростками. Основание практически не продолжается латеральнее краевых вершинок. Мезио-дистальная ширина основания в три раза больше лабио-лингвального измерения и немного больше высоты центральной вершины. В промежутке между двумя размытыми оролингвальными сочленовными бугорками есть одиночное крупное отверстие васкулярного канала, ещё несколько отверстий открываются по лингвальной стороне и окклюзарно во впадине между сочленовными бугорками и коронкой.

Замечания: Хотя у экземпляра всего две пары боковых вершинок, форма основания в окклюзарной проекции существенно более вытянутая, чем у типичных *Squatinactis glabrum*. Возможно, это молодой зуб и самая ранняя находка вида.

Squatinactis sp.

Материал: Один сильно истёртый зуб из фамена (зона rhomboidea) разреза Рязяк.

Описание: Трёхвершинная коронка, в направлении вершин проявляется отогнутость вбок в одну сторону. Вершины гладкие лабиально и ребристые лингвально, видимо, был общий режущий кант. Основание трапецевидной формы, по лабиальной стороне вогнуто медиально, вогнутость обрамлена

лабиобазальными отростками. Основание продлевается за боковые вершины. На окклюзарной поверхности основания имеется два размытых сочленовных бугорка.

Замечания: За исключением трёхвершинности зуб очень похож на описанные выше *Squatinactis glabrum*.

Отряд и семейство incertae sedisРод *Junggarensis* Roelofs et al., 2021**Типовой вид:** *Junggarensis ambiguous* Roelofs et al., 2021*Junggarensis* sp.

Материал: 4 зуба, Рязяк, пробы T12-146, T12-93, 6475, 6477 (фран-фамен, мендымский горизонт - Lower rhenana и макаровский горизонт -- rhomboidea); и 1 зуб, Кук-Караук, фаменский ярус, макаровский горизонт, конодонтовая зона Upper triangularis.

Описание: Зубы с коронкой протакродонтного типа, вершины соединяются режущим кантом, разделяющим лабиальную и лингвальную сторону коронки. Вершины лабио-лингвально слегка сплюснуты. От кончика каждой вершины к основанию и по лабиальной, и по лингвальной стороне расходятся грубые рёбра, частью дихотомирующие. Основание вытянуто мезиодистально, немного выступает лингвально и в окклюзарной проекции представляет собой вытянутый овал, основание немного длиннее базальной части коронки. Имеется тонкий низкий оролингвальный гребень, по обе стороны на гребне есть по одному ряду отверстий, видимо, сквозных лабио-лингвально васкулярных каналов. Ещё один ряд пор расположен ниже границы коронка-основание на лингвальной стороне основания и ряд пор есть в вогнутой базальной поверхности основания под коронкой. На границе коронка-основание присутствует борозда, а ниже основание немного выдаётся лабиально.

В имеющемся материале коронки зубов, отнесённых к данному виду, имеют довольно однородную морфологию. Все коронки кроме одной, имеют по две пары боковых вершин, у всех вторая от центра пара несколько крупнее первой. Дистальный наклон вершин либо отсутствует, либо очень слаб. Одна коронка отличается асимметрией – по одну сторону от центральной 2 вершины (крайняя крупнее), а по другую – три (средняя из них крупнее соседних). Строение основания более разнообразно.

Зуб из разреза Кук-Караук отличаются окклюзарно направленным перегибом основания под центральной вершиной коронки. Один из зубов из Рязяка отличается наличием обособленного лабио-базального выроста основания, по ширине вырост соответствует центральной и первой паре боковых вершин. Оба эти признака основания не отмечены при первоописании вида, но пока автору не кажутся достаточными для выделения новых таксонов.

Сравнение: От представителей семейства Protacrodontidae этот род отличается строением основания: слабо проявленной пористостью на лабиальной стороне, двумя рядами пор (у основания коронки лингвально и на лабиобазальном крае) и выраженным оролингвальным гребнем. Эти признаки сближают род с представителями Cladodontomorphi, но от всех известных Cladodontomorphi этот род разительно отличается формой коронки. При первоописании вида указана большая изменчивость формы коронки – может сильно варьировать степень дистального отклонения вершин и вершинок, степень срастания вершин основаниями, количество дополнительных вершинок может быть разным, в том числе по разным сторонам от центральной в пределах одного зуба, могут варьировать относительные высоты боковых вершинок от примерно равновеликих до выделяющейся первой или второй пары от центра (Roelofs et al., 2021).

Когорта *Euselachii* НАУ 1902А

Отряд и семейство incertae sedis

Acondylacanthus St. John et Worthen, 1875

Типовой вид: *Acondylacanthus gracilis* St. John at Worthen, 1875

Acondylacanthus jaekeli Gross 1933

Фототаблица 8, фиг. Г

Материал: Фрагмент плавникового шипа из фамена (зона *postera*) разреза Поповский.

Описание: Фрагмент шипа из его центральной части. Шип тонкий, слабо изогнутый, сжатый с боков. Передняя грань заостренная и имеет тонкое ребро. Боковые стороны слегка выпуклы и покрыты ребристым рельефом. По направлению к кончику шипа число рёбер на фрагменте не сокращается и остаётся в пределах 9-11, но самые передние рёбра затухают или сливаются с передней гранью шипа, а от основания заднебоковых зубчиков развиваются новые тонкие рёбрышки. Более нижние, «старые» рёбра шире межреберных борозд, у «молодых» рёбер ширина примерно равна ширине межрёберных борозд. Рёбра в сечении полукруглые, гладкие, без дополнительного рельефа.

Задняя поверхность шипа вогнутая и по кромкам имеет два ряда многочисленных заднебоковых зубчиков. Зубчики направлены кончиками к основанию шипа. Ряды зубчиков асимметричны, зубчики расположены примерно в шахматном порядке. Основания зубчиков эллиптические, длиннее расстояния между зубчиками, каждое основание окаймлено узкой бороздкой. Зубчики имеют ребристый рельеф, более выраженный на внешней поверхности. Ряды зубчиков разделены канавкой, в которой открываются многочисленные отверстия для каналов васкулярной системы, обычно на три условные пары зубчиков приходится по два отверстия, крупные отверстия расположены в один ряд вдоль оси шипа, но нерегулярно имеются и дополнительные мелкие

отверстия. На сечении шипа видно, что внутри имеется основной канал васкулярной системы, который приближен к задней стороне шипа.

Замечания: В том же разрезе, откуда происходит этот фрагмент шипа, эуселяхии представлены только зубами представителей семейства Protacrodontidae, в других изученных разрезах встречены кроме того тессеры гибодонтообразных и чешуи неопределённых эуселяхидных рыб.

Euselachii indet.

Материал: Один зуб, Рязяк, проба 6478, фаменский ярус, макаровский горизонт, конодонтовая зона rhomboidea.

Описание: Коронка протакродонтного типа, пятивершинная, центральная вершина самая высокая, низкоконическая, боковые вершины немногим меньше в диаметре, но скорее полусферические, промежуточные вершинки развиты слабее, по разные стороны от центральной развиты неравномерно. В окклюзарной проекции видно, что имеет место лингвальное смещение одной из боковых вершин. Все вершины покрыты равномерным рельефом отходящих от основания к кончикам вершин волнистых рёбер. Мезио-дистально основание шире коронки, боковые края основания имеют низкоконические поверхности, в результате и в лингвальной и в окклюзарной проекции основание выглядит как вытянутый шестиугольник. Базо-окклюзарно основание немного выше коронки. Лабио-лингвально основание немногим шире коронки, явно не вытянуто ни в одну из сторон, с обеих сторон на нём открываются многочисленные каналы васкулярной системы. С одной из сторон (?лингвальной), на основании прослеживается двойная борозда, окаймляющая узкий продольный сочленовный гребень. В длину гребень немного короче базальной части коронки.

Надсемейство *Protacrodontoidea* Zangerl, 1981

Семейство *Protacrodontidae* Cappetta, Duffin et Zidek, 1993

Protacrodus Jaekel, 1925

Типовой вид: *Protacrodus vetustus* Jaekel, 1925

Protacrodus vetustus Jaekel, 1925

Фототаблица 9, фиг. А

Материал: 1 зуб, Зилим Кукташ, проба 5882, франский ярус, аскынский горизонт, зона *Upper ghenana*; 1 зуб, Кук-Караук, проба 7267, франский ярус, аскынский горизонт, зона *linguiformis*; 2 зуба, Зиган, пробы 5413 и 5423, франский ярус, аскынский горизонт, зона *Upper ghenana*; 3 зуба, Рязяк, пробы T13-22, T12-143, 6477 (фамен,макаровский горизонт - зона *rhomboidea*).

Описание: Зубы протакродонтного типа, коронк с низко-пирамидальной центральной вершиной и от одного до трех пар боковых вершин, каждая из которых меньше центральной. Базальные части вершин срастаются вместе. На вершинах имеются грубые, прямые или слегка волнистые рёбра, сливающиеся на кончике. У некоторых форм вершины второй боковой пары выше, а у других почти равны по высоте первой боковой паре. Протакродонтные зубы имеют удлиненные мезио-дистально основания, почти без лингвального отростка и без каких-либо сочленовных приспособлений. Ряды пор перфорируют линию раздела коронка-основание на лингвальной стороне и в лабиобазальной области.

Зуб из Зилим-Кукташ – самый полный, симметричный, семивершинный, вытянут мезио-дистально, центральная вершина самая крупная, вторая пара дополнительных вершинок немного крупнее остальных. Вершины округлые в сечении, куполообразные, базальные части вершин срослись. Коронка с обеих сторон равномерно покрыта небольшим количеством продольных волнистых гребней, сходящихся у кончиков вершин. Граница коронка-основание выгибается окклюзарно. Хотя коронка лингвально отклоняется, а основание немного шире коронки – у зуба не оформлен лингвальный выступ. С лабиальной стороны под коронкой открывается аккуратный ряд отверстий васкулярных

каналов, на лингвальной стороне основания таких отверстий гораздо больше, они разного размера и расположены хаотичнее. Сочленовные образования представлены небольшой оттянутостью лабиобазальной кромки основания, вогнутостью базальной стороны основания под коронкой и узкой, но отчётливой бороздой на границе коронка-основание на лингвальной стороне.

Остальные зубы отличаются степенью сохранности, формой кончиков вершин, характером ребристого рельефа коронки.

Геологическое и географическое распространение: Верхний фран – нижний фамен Урала, Германии, Польши, Анти-Атласа (Марокко) (Ginter et al., 2010)

Protacrodus cf. vetustus Jaekel, 1925

Материал: 1 зуб. Кук-Караук, проба 7280, франский ярус, мендымский горизонт, зона Lower rhenana.

Описание и замечания: От типичных *Protacrodus vetustus* экземпляр отличается сильным боковым и слабым лингвальным уклоном вершин, ярко проявленной бороздой под коронкой на лабиальной стороне зуба и почти линейным лабиальным краем основания.

Protacrodus aequalis Ivanov, 1996

Материал: 2 зуба. Рязук, пробы 6478 и 6483, фаменский ярус, макаровский горизонт. зона rhomboidea.

Описание: Трёхвершинные зубы, вершины срастаются базальными частями, но коронка достаточно сильно рассечена, в боковом наклоне вершин проявлена слабая асимметрия. Вершины немного уплощены лабиолингвально, с обеих сторон равномерно покрыты грубым ребристым рельефом. Основание широкое, оттянуто лингвально, лабиальная поверхность и основания и коронки может быть вогнутой лабиально, лабиобазальный край выгнут окклюзарно. На оролингвальной стороне основания присутствует крупное одиночное отверстие главного канала васкулярной система.

Геологическое и географическое распространение: Поздний фамен – ранний турон Урала, Кузнетского бассейна и Австралии (Ivanov, 1996)

Protacrodus sp.

Фототаблица 9, фиг. Б,В

Материал: 16 зубов. 1 зуб, Зиган, проба 5413 (франский ярус, аскынский горизонт – Upper rhenana);, 1 зуб, разрез Поповский, проба 17/74 (фаменский ярус, кушелгинский горизонт – postera); 1 зуб, разрез Лемезинсий, проба 6936 (фаменский ярус, барминский горизонт – Lower и Middle triangularis (E+M)); 4 зуба, Кук-Караук, пробы 7275 (фран, мендымский Lower rhenana), K-I-b (фран, аскынский – linguiformis), 7260 (фамен, макаровский - Lower crepida) 2 из фамена – зоны) и 5144 (фамен, кушелгинский – postera); 9 зубов, Рязяк, пробы 6391 (фран, мендымский – Lower rhenana), T12-137, 6477, 6474, 6467 (фамен, макаровский – rhomboidea), 6485 (фамен, мурзакаевский, marginifera).

Описание: Зуб из Зигана был шести- или семи вершинный (одна боковая сторона коронки сколота). На сохранившейся стороне центральная из дополнительных вершинок крупнее остальных. Коронка покрыта небольшим количеством грубых зазубрин, поднимающихся от основания к кончикам вершин. Вершины конические, округло-овальные в сечении, Коронка резко отклонена лингвально, боковые вершины коронки отклонялись латерально, из-за чего коронка мезио-дистально была длиннее основания. Основание относительно низкое, особенно с лабиальной стороны. Сочленовных элементов нет. Похожий зуб происходит и из аскынского горизонта Кук-Караук, но этот зуб пятивершинный, имеет несколько крупных отверстий васкулярных каналов на лабиобазальной стороне.

Зуб из мендымского горизонта разреза Рязяк тоже несколько похож на вышеописанные, пятивершинный, отличается сильно развитым продольным мезиодистальным базолабиальным гребнем. В ширину гребень доходит до центра второй боковой пары дополнительных вершинок. Гребень слабо выгнут окклюзарно и вогнут лабиально, под гребнем в ряд открывается несколько

отверстий васкулярных каналов. Основание узкое, но явно отходит лингвально, на оролингвально стороне есть слабопроявленное вздутие, примерно соответствующее габаритам гребня.

Зуб из кушелгинского горизонта Кук-Караук отличается тем, что по одну сторону отцентральной у него четыре вершины, хотя и центральная и ближняя к ней боковая выглядят на коронке неуместно. На центральной вершине есть некая поперечная линия, как бы отделяющая кончик от остальной коронки и наводящая на мысль о прижизненном повреждении и залечивании. К сожалению, вторая половина зуба сколота.

Deihim Ginter, Hairapetian et Klug, 2002

Типовой вид: *Deihim mansureae* Ginter, Hairapetian et Klug, 2002

Deihim sp.

Фототаблица 9, фиг. Г

Материал: 1 зуб, Рязук, проба 6478, фамен, макаровский горизонт, конодонтовая зона rhomboidea.

Описание: Трёхвершинный протакродонтный зуб, центральная вершина гораздо шире боковых, но они все примерно одной высоты. Окклюзарная поверхность сглаженная. Вдоль границы с основанием эмалевая поверхность зуба как бы собрана в мелкие частые складки, образующие небольшие выступы, особенно в лабиальную сторону. Коронка отходит от основания под углом и наклонена лингвально. Основание полуовальное, боковые углы под окончаниями коронки оттянуты латерально. Оролингвальная сторона основания перфорирована многочисленными отверстиями васкулярных каналов. Под границей коронка-основание на лабиобазальной стороне проходит узкая мезио-дистальная борозда.

Замечания: В зубном ряду выделяют три морфотипа: боковые, промежуточные и передние-парасимфизные. Имеющийся экземпляр относится к промежуточным.

Protacrodontoidea indet. 1

Материал: 2 чешуи, Зиган, проба 4702 и Кук-Караук, проба 7272, франский ярус, мендымский горизонт, зона Lower rhenana; 3 чешуи из разреза Рязяк, проба 6457 (фамен, макаровский горизонт – *serpida*), проба 0118 (турне, малевский горизонт, зона *duplicata*).

Описание: Корона представляет собой несколько сросшихся одонтодов, образующих общую относительно гладкую поверхность с отходящими от переднего края каудально несколькими отдельными гребнями. Основание массивное, высокое, округлой, квадратной или ромбической формы. Основание обычно существенно шире короны, корона смещена назад, обнажая передний угол основания.

Protacrodontoidea indet. 2

Материал: 5 зубов. Рязяк, пробы 6391 (франский ярус, мендымский горизонт, конодонтовая зона Lower rhenana) и 6478, 6474, 6467 (фаменский ярус, макаровский горизонт, зона *rhomboidea*).

Описание: Один из зубов из макаровского горизонта пятивершинный, с очень глубоким рассечением коронки на вершины, сами вершины необычно вытянуты. Центральная вершина слегка отклоняется вбок, обе пары боковых вершинок примерно равного размера, все вершины покрыты грубыми продольными рёбрами. В сечении вершины лабио-лингвально сплюснуты. В окклюзарной проекции ширина основания немногим больше ширины коронки, зуб отличается низким основанием, базо-окклюзарно основание практически не выходит за пределы дуги, которую образует граница коронка-основание. Соответственно основание остаётся вертикально ориентированным, не отходит лингвально, пронизано васкулярными каналами, но не несёт сочленовных образований.

Отряд Hybodontiformes Maisey, 1975

Hybodontiformes incertae sedis

Фототаблица 8, фиг. Д

Материал: три тессеры, по одной из разрезов Аккыр, Кук-Караук (фамен, Upper marginifera), Рязуяк (фран, Upper rhenana)

Описание: Чешуйчатая коронка состоит из неполного зубца, образующего сжатый с боков треугольный шпиль в центре основания. Основание выпуклое, с тонкими краями. Контур неполный, но выглядит примерно круглым. Имеются тонкие борозды, расходящиеся лучами от основания коронки к краям основания. Тессеры из Аккыра и Рязуяка очень схожи – это близко расположенные, частью сросшиеся основаниями 3-4 одонтода прямой низкоконической формы с очень грубыми рёбрами рельефа. Рёбра к основанию могут радваиваться и растраиваться. Экземпляр из Рязуяка отличается бугристой кромкой рёбер в базальной части. Вершинки одонтодов скруглённые, основания мелкобугристые. Экземпляр из Кук-Караук отличается тем, что на поверхности основания мелкие одонтоды группируются в кластеры, но не срастаются и не формируют единых структур. Каждый одонтод имеет волнистую или слаборебристую поверхность, а основание при этом в промежутках между одонтодами достаточно гладкое.

Подкласс Euchondrocephali Lund et Grogan, 1997**Отряд Orodontiformes Zangerl, 1981**

Семейство Orodontidae De Koninck, 1878

Orodus Agassiz, 1838 (in 1843B)**Типовой вид:** *Orodus cinctus* Agassiz 1838*Orodus* sp.

Фототаблица 9, фиг. Д

Материал: 1 зуб и 1 сколок коронки зуба, Рязяк, пробы 0169 и 0171 фамен, лытвинский горизонт, конодонтовая зона jugosus.

Описание: Зуб мезио-дистально удлиненный, но со сколотыми боковыми краями. Коронка дробящая, низкопирамидальная, центральная часть выделяется высотой и шириной, на латеральных продолжениях ориентировке гребней рельефа и в меньшей степени по ширине базальной части коронки прослеживаются боковые вершинки. Гребнистый рельеф очень грубый, большинство гребней поднимаются от основания и тяготеют к кончикам основной вершины и второстепенных вершинок. Степень развитости рельефа на лингвальной и лабиальной сторонах одинаковые. Небольшая часть гребней поднимается не к кончикам, а просто вертикально и вливается в главный мезиодистальный гребень – аналог режущего канта.

Основание вертикальное, низкое, пронизано рядами отверстий васкулярных каналов. Непосредственно под коронкой на одной из сторон перпендикулярно от основания отходит ряд дополнительных бугорков, резко уменьшающихся в размере от центрального к латеральным.

Замечания: Это самый древний формальный представитель *Euchondrocephali* из изученной коллекции. От представителей эуселяхий настоящих ородонтиформ можно надёжно отличить по наличию/отсутствию трубчатого дентина в коронке, но этот признак, конечно, не всегда очевиден при осмотре поверхности зуба. (Ginter et al., 2010)

Надотряд Holocephali Bonaparte, 1832

Отряд Helodontiformes Patterson, 1965

Семейство Helodontidae Patterson, 1965

Род *Helodus* Agassiz, 1838

Типовой вид: *Helodus simplex* Agassiz, 1838

Helodus sp.

Материал: Один фрагмент зуба, Рязяк, проба 0195, турнейский ярус, конодонтовая зона isosticha.

Описание: Полусферический слегка асимметричный фрагмент, поверхность гладкая, но испещрена большим количеством мелких пор. Поры эти представляют собой прорыв структуры тубулярного дентина на поверхность зуба. Один край ровный и почти непористый, на остальных краях пористость достигает края и придаёт контуру сложную выямчатую форму.

Замечания: Вероятно, это центральная выпуклая часть зуба, оттянутые мезиальный и дистальный края которого не сохранились как и основание зуба.

Класс Osteichthyes Huxley 1880**Подкласс Actinopterygii Cope, 1887****Отряд Palaeonisciformes Jarvik 1961****Подотряд Palaeoniscoidea Nelson 2006****Palaeoniscoidea incertae sedis**

Материал: 2 фрагмента челюстей из разреза Зиган (фран, зона rhenana), 1 неполная чешуя из разреза Кук-Караук (фран, зона rhenana); из разреза Рязяк 3 фрагмента нёбных костей с зубами, одна неполная чешуйка и 2 фрагмента челюстей (все из фамена, зона rhomboidea).

Описание: Фрагменты челюсти из Зигана имеют до 3 рядов мелких зубов. По одной кромке челюсти зубы направлены вертикально, по противоположной – загибаются наружу (вероятно, лингвально). На одном, более крупном фрагменте зубы имеют вытянуто-коническую форму, резко выделяется одиночный крупный зуб, который загибается не только наружу перпендикулярно оси челюсти (вероятно, лингвально), но и вдоль оси челюсти (вероятно, назад, к глотке). На втором фрагменте зубы существенно менее вытянуты. Все зубы имеют гладкую поверхность.

Чешуя из разреза Кук-Караук выделяется характерным рельефом поверхности – многочисленными тонкими, низкими, полукруглыми в сечении гребешками, как бы расходящимися от центра сохранившейся кромки чешуи сначала в стороны, затем поворачивающимися как бы перпендикулярно этой кромке и немного сходящимися друг с другом по направлению к противоположной кромке. К сожалению, естественный край сохранился только с одной стороны чешуи, остальные три стороны обломаны.

Чешуя из Рязяка представлена, к сожалению, только видом на основание. Основание сформировано губчатой, пористой тканью, формирующей многочисленные сглаженные гребни разной длины и направления.

Фрагменты челюсти из Рязяка отличаются друг от друга: в одном случае рядов зубов 1-2, а во втором – 3-4. В обоих случаях зубы слабовытянуты, без ребристости. На фрагментах нёба зубы так же слабовытянуты или же

конические, без ребристости, основная масса зубов примерно одинакового размера, но расположена на поверхности нёба хаотично.

Mimipiscis (= „Mimia“) Choo, 2011

Типовой вид: *Mimia toombsi* Gardiner et Bartram, 1977

Mimia sp.

Материал: Одна почти полная чешуя из разреза Рязук (фран, зона Urper rhenana)

Описание: Чешуя ромбическая. На поверхности ганоинового поля выделяются два обособленных главных ребра, от основания которых к скруглённой вершине протягиваются тонкие заострённые рёбрышки. Рёбра протягиваются от переднего края и выступают за основной задний контур, образуя оттянутый угол чешуи (почти обломан на экземпляре). Соответственно одно ребро расположено медиально, а второе идёт почти по краю чешуи. Между главными ребрами и между главным ребром и низким краем чешуи присутствуют ещё два аналогичных, но гораздо менее развитых рёбрышка.

Moythomasia Gross, 1950

Типовой вид: *Aldingeria perforata* Gross, 1942

Moythomasia sp.

Материал: Три чешуи из разреза Рязук из франка (зона falsiovalis) и из фамена (зона rhomboidea).

Описание: Чешуи из франка имеют груборебристое ганоиновое поле, рёбра протягиваются от переднего края к заднему, передний край также покрыт гребнем. Продольных гребней на франской чешуе -до шести. Гребни могут возникать и затухать на разном расстоянии от переднего края.

Фаменская чешуйка отличается более аккуратным, закономерным строением – от переднего края к заднему по поверхности ганоинового поля равномерно протягиваются пять равновеликих рёбер со скруглёнными

кромками. Два из рёбер занимают крайнее положение на ганоиновом поле. Передний острый угол оттянут, задний острый угол сильно скруглён.

Подкласс *Sarcopterygii* Romer, 1955

Sarcopterygii indet.

Материал: Фрагмент челюсти, Рязяк, проба T12-135, фаменский ярус, макаровский горизонт, конодонтовая зона *rhomboida*); фрагмент чешуи, Рязяк, проба 0756 неясного стратиграфического положения. Из разреза Кук-Караук происходят многочисленные фрагменты зубов из проб 7272 и 5117 (франский ярус, зоны Lower и Upper *rhonana*), пробы K-I-I2 (фаменский ярус, макаровский горизонт, зона Lower *crepida*), проб K-K.25, T12-22, K-I-J (макаровский горизонт, зона Lower *marginifera*) и пробы T12-29 (мурзакаевский горизонт, зона Upper *marginifera*).

Описание: На костном основании фрагмента челюсти в 1-2 ряда расположены слабовытянутые примерно равновеликие зубы.

Фрагмент чешуи имеет один естественный край, на котором видно оттянутую часть основания. Внешняя поверхность чешуи была покрыта многочисленными мелкими разного размера и хаотично расположенными бугорками.

Фрагменты зубов однообразны, различаются степенью вытянутости, на некоторых есть струйчатый рельеф.

Struniiformes indet.

Материал: Фрагмент зуба из франа (Upper *rhonana*) разреза Кук-Караук и фрагмент челюсти из разреза Рязяк (фамен, зоны Lower – Middle *triangularis*).

Описание: Субсимметричный элемент, на костном основании медиально на одной кромке (вероятно, лабиально) расположено два мелких коротких зубчика, на второй кромке (вероятно, лингвально) – крупный, сильно вытянутый зуб с гладкой поверхностью и круговым гребнем вокруг основания. По обе стороны от от этого комплекса расположено ещё по одному крупному

вытянутому зубу, один немного, а второй существенно мельче центрального. Основания этих боковых зубов также окружены небольшим гребнем, гребни соседних зубов не соприкасаются. Все крупные зубы загнуты в одну сторону – вероятно, лингвально, а основания боковых зубов отстоят, вероятно, лабиально относительно основания крупного центрального. Но основания мелких центральных зубчиков находятся ещё лабиальнее. Основание этого комплекса в кклюзарной проекции представляет собой вытянутый мезио-дистально шестиугольник, со слабо скруглёнными углами.

Фрагмент зуба имеет по всей длине продольный тонкорребристый рельеф, в базальной части есть морщинистое повреждение или место вхождения в челюсть.

Анализ распространения таксонов ихтиофауны в верхнем девоне западного склона Южного Урала

Во втором приложении к данной работе сведены схемы пяти из девяти разрезов, на которые вынесен точки находок таксонов. Остальные 4 разреза представлены незначительным количеством материала и будут служить для сравнения и дополнять картину при анализе распространения определённых таксонов ихтиофауны. Все разрезы на изучаемом интервале достаточно однородны по вертикали и схожи между собой, а значит нет причин составлять фаунистические комплексы для каждого разреза индивидуально и не включать в комплекс горизонта транзитные таксоны, встреченные выше и ниже него.

Материал из кыновского и доманикового горизонта представлен единичными находками - *Acantodiformes* indet. и *Moythomasia* sp.

Мендымский горизонт соответствует зоне Lower rhenana. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Actinopterygii* indet., *Mimia* sp., *Sarcopterygii* indet., *Struniiformes* indet., *Phoebodus bifurcatus*, *Ph. cf. bifurcatus*, *Ph. latus*, *Ph. curvatus*, *Ph. cf. fastigatus*, *Ph. sp.*, *Tamiobatis* sp., *Ohiolepis* sp., *Cladolepis* sp., *Ctenacanthidae* indet., *Protacrodus cf. vetustus*, *Protacrodus* sp., *Protacrodontidae* indet., *Junggarensis* sp. Транзитными для комплекса являются *Acantodiformes* indet. и *Moythomasia* sp.

Аскынский горизонт охватывает 2 зональных подразделения. Нижняя часть горизонта соответствует зоне Upper rhenana. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Actinopterygii* indet., *Sarcopterygii* indet., *Struniiformes* indet., *Phoebodus bifurcatus*, *Ph. cf. bifurcatus*, *Ph. latus*, *Ph. cf. latus*, *Ph. sp.*, *Protacrodus vetustus*, *Protacrodus* sp., *Hybodontiformes* indet. Транзитными для комплекса являются *Acantodiformes* indet. и *Moythomasia* sp., *Phoebodus curvatus*, *Tamiobatis* sp., *Ctenacanthidae* indet., *Protacrodontidae* indet., *Junggarensis* sp.

Верхняя часть горизонта соответствует зоне *linguiformis*. Во всех изученных разрезах отложения этого горизонта имеют малую мощность, чем

отчасти объясняется малое количество находок ископаемой ихтиофауны этого возраста в имеющейся коллекции. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Phoebodus bifurcatus*, *Ph. latus*, *Ph. cf. latus*, *Ph. cf. curvatus*, *Ph. sp.*, *Cladodoides sp.*, *Protacrodus vetustus*, *Protacrodus sp.* Транзитными для комплекса являются *Acantodiformes indet.*, *Actinopterygii indet.*, *Moythomasia sp.*, *Sarcopterygii indet.*, *Struniiformes indet.*, *Ph. curvatus*, *Tamiobatis sp.*, *Ctenacanthidae indet.*, *Protacrodontidae indet.*, *Junggarensis sp.*, *Hybodontiformes indet.*

Барминский горизонт соответствует конодонтовым зонам Lower - Middle *triangularis*. Во всех изученных разрезах отложения этого горизонта имеют малую мощность, чем отчасти объясняется малое количество находок ископаемой ихтиофауны этого возраста в имеющейся коллекции. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Acantodiformes indet.*, *Struniiformes indet.*, *Cladodontomorphi indet.*, *Phoebodus cf. latus*, *Protacrodus sp.* Транзитными для комплекса являются *Actinopterygii indet.*, *Moythomasia sp.*, ? *Ph. bifurcatus*, ? *Ph. curvatus*, *Tamiobatis sp.*, *Cladodoides sp.*, *Ctenacanthidae indet.*, *Protacrodus vetustus*, *Protacrodontidae indet.* *Junggarensis sp.*, *Hybodontiformes indet.*

Макаровский горизонт охватывает 4 зональных подразделения. Нижняя часть горизонта соответствует конодонтовой зоне *triangularis (Upper)*. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Ph. typicus*, *Cladodontomorphi indet.*, *Ctenacanthidae indet.*, *Cladodoides sp.*, *Junggarensis ambiguous*. Транзитными для комплекса являются *Actinopterygii indet.*, *Sarcopterygii indet.*, *Tamiobatis sp.*, *Protacrodus vetustus*, *Protacrodus sp.*, *Protacrodontidae indet.*, *Hybodontiformes indet.*

Средняя часть горизонта соответствует конодонтовой зоне *crepida*. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Sarcopterygii indet.*, *Phoebodus cf. turnerae*, *Jalodus australiensis*, *Stethacanthus sp.*, *Tamiobatis sp.*, *Cladodoides wildungensis*, *Cladodoides cf. wildungensis*, *Cladodoides sp.*, *Protacrodus sp.*, *Protacrodontidae indet.* Транзитными для комплекса являются

Actinopterygii indet., *Moythomasia* sp., *Ph. typicus*, Cladodontomorphi indet., Ctenacanthidae indet., *Protacrodus vetustus*, *Junggarensis* sp., Hybodontiformes indet.

Верхняя часть горизонта соответствует конодонтовой зоне rhomboidea. Ихтиофауна этого комплекса имеется практически только из одного разреза, но пародоксальным образом является самой разнообразной – 24 наименования. Это объясняется отчасти неоднородностью выборки проб по разрезам и стратиграфическим интервалам, а отчасти относительно большой мощностью отложений этого возраста именно в разрезе Рязяк. Единственный экземпляр этого возраста из другого разреза происходит из Аккыра. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Chelyophorus* sp., *Moythomasia* sp., Actinopterygii indet., Palaeonisciformes indet., Sarcopterygii indet., *Ph. rayi*, *Ph. turnerae*, *Ph. typicus*, *Ph. gothicus*, Cladodontomorphi indet., *Stethacanthus* sp., Stethacanthidae indet., *Cladodoidea* sp., Ctenacanthidae indet., *Squatinactis glabrum*, *Squatinactis* cf. *caudispinatus*, *Squatinactis* sp., *Protacrodus vetustus*, *Protacrodus aequalis*, *Protacrodus* sp., *Deihim* sp., Protacrodontidae indet., *Junggarensis* sp., Euselachii indet. Транзитными для комплекса являются Sarcopterygii indet., *Jalodus australiensis*, Hybodontiformes indet.

Терминальная часть разреза горизонта соответствует конодонтовой зоне marginifera (Lower). Зона в целом представлены в коллекции довольно скудно, как в пределах этого, так и следующего горизонта. Из нижней подзоны фактически имеется следующий набор таксонов: Sarcopterygii indet., *Ph. turnerae*, Cladodontomorphi indet. Транзитными для комплекса являются Sarcopterygii indet., *Ph. gothicus*, *Jalodus australiensis*, Ctenacanthidae indet., *Squatinactis glabrum*, *Protacrodus* sp., Protacrodontidae indet., Hybodontiformes indet.

Мурзакаевский горизонт охватывает 2 зональных подразделения. Нижняя часть соответствует конодонтовой зоне marginifera (Upper и Uppermost). Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: Sarcopterygii indet., *Ph. turnerae*, *Denaea* cf. *fournieri*, *Protacrodus* sp., Hybodontiformes indet. Транзитными для комплекса являются *Ph. gothicus*, *Jalodus australiensis*, Ctenacanthidae indet., *Squatinactis glabrum*, Protacrodontidae indet.

Верхняя часть горизонта соответствует конодонтовой зоне *trachytera*, ихтиофауна этого возраста в коллекции отсутствует. Выше следует кушелгинский горизонт, который охватывает 2 зональных подразделения. Нижняя часть соответствует зоне *postera*. Именно этот возраст имеет набор остатков из разреза Поповского – с восточного склона Урала. К сожалению, разнообразие остатков этого времени с западного склона невелико и полноценного сравнения сделать нельзя. Фактически этого возраста имеется следующий набор таксонов: *Ph. gothicus*, *Ph. cf. limpidus*, *Jalodus australiensis*, *Squatinactis glabrum*, *Protacrodus* sp., *Acondylacanthus jaekeli*. Транзитными для комплекса являются *Ph. turnerae*, *Ctenacanthidae* indet., *Protacrodontidae* indet

Средняя часть соответствует конодонтовой зоне *rugosa* местной шкалы. Материал этого возраста (и всего более позднего девонского) имеется только из разреза Рязяк. Фактически отсюда имеется следующий набор таксонов: *Ph. turnerae*, *Ph. gothicus*, *Ph. limpidus*, *Thrinacodus tranquillus* и *Thrinacodus* cf. *tranquillus*. Транзитными для комплекса являются *Ph. cf. limpidus*, *Ctenacanthidae* indet., *Protacrodontidae* indet

Терминальная часть разреза горизонта соответствует конодонтовой зоне *jugosus* (Lower) местной шкалы. Отсюда имеется только два экземпляра ископаемой ихтиофауны: *Thrinacodus tranquillus* и *Ph. cf. limpidus*. Транзитными для комплекса являются *Ph. limpidus*, *Thrinacodus* cf. *tranquillus*, *Ctenacanthidae* indet., *Protacrodontidae* indet

Выше начинается литвинский, горизонт охватывает 2 зональных подразделения. Нижняя часть соответствует конодонтовой зоне *jugosus* (Upper) местной шкалы. Здесь наполненность комплекса немногим лучше: *Ph. limpidus*, *Ph. cf. limpidus*, *Thrinacodus ferox*, *Denaesa* sp., *Orodus* sp. Транзитными для комплекса являются *Thrinacodus tranquillus*, *Thrinacodus* cf. *tranquillus*, *Ctenacanthidae* indet., *Protacrodontidae* indet

Верхняя часть горизонта соответствует конодонтовой зоне *trigonicus* местной шкалы и комплекс ихтиофауны отсюда также весьма скромнен. *Ph. limpidus*, *Thrinacodus tranquillus* и *Thrinacodus* cf. *tranquillus*, *Denaesa* sp.

Транзитными для комплекса являются *Stenacanthidae* indet., *Protacrodontidae* indet

Материал из нижнего карбона представлен небольшим количеством экземпляров из малевского, упинского и кизеловского горизонтов турнейского яруса, совокупно отсюда имеется следующий комплекс: *Thrinacodus* cf. *incurvus*, *Th.* sp., *Stenacanthidae* indet., *Protacrodontidae* indet., *Helodus* sp.

Наибольшей стратиграфической ценностью из перечисленного многообразия ископаемых рыб обладают представители рода *Phoebodus*. Как уже говорилось во введении, существует актуальная зональная шкала по рыбам этого рода для живет-фаменского интервала, опирающаяся на границы конодонтовых зон (Иванов, 2021). Исходя из опубликованных данных, ожидалось увидеть резкую смену видового состава фебодусов. Фебодусы – действительно достаточно массовый и легкоопределимы до вида материал, однако показать контрастную картину смены фауны не удалось по двум причинам. Во-первых, комплекс находок из аскынского горизонта довольно скромнен (до вида или cf. определены три фебодуса и транзитный вид) и в ещё большей степени это касается барминского горизонта (определён один cf. вид). Во-вторых, даже тот вид, что cf. определён в барминском горизонте – франский. Если исключить из рассмотрения проблемную пробу и cf.-определения, то всё вопрос о границе ярусов может быть решён в пользу границы аскынского и барминского горизонтов, что соответствует границе по конодонтовой зональности.

Что касается остальных границ, то фебодусовый комплекс мендымского и аскынского горизонтов крайне похожи: в обоих присутствуют виды *Ph. bifurcatus*, *Ph. latus*, в мендымском *Ph. curvatus*, а в верхней части аскынского *Ph.* cf. *curvatus*. Типичные *Ph. curvatus* ещё не отмеались в пределах конодонтовой зоны *linguiformis*, но это не может быть использовано как зональный признак. Таким образом это единая фебодонтная зона, соответствующая зоне *bifurcatus* (Иванов, 2021).

Единственным определённым до вида фебодусом из барминского и нижней части макаровского горизонтов является *Ph. typicus*, что соответствует определению и объёму фебодонтной зоны *typicus*, хотя нижняя граница зоны остаётся неопределённой.

В средней части макаровского горизонта определён только один вид cf., а вот в верхней части комплекс включает *Ph. rayi*, *Ph. turnerae*, *Ph. typicus*, *Ph. gothicus*. Из терминальной части макаровского и из мурзакаевского горизонтов определены только *Ph. turnerae*. В нижней части кушелгинского горизонта определены *Ph. gothicus*, *Ph. cf. limpidus*. В средней части горизонта появляется надёжно определимы *Ph. limpidus* и последний раз встречаются *Ph. turnerae* и *Ph. gothicus*. Эта картина, как и ситуация с барминским-макаровским горизонтами, систематически показывает запаздывание первого появления вида-индекса относительно начала фебодонтной зоны. Так, *Ph. gothicus* ожидается ещё в средней части макаровского горизонта, а *Ph. limpidus* – в средней части мурзакаевского.

Многими важными для стратиграфических целей признаками обладают кроме фебодусов представители родов *Thrinacodus* и *Jalodus*. Они появляются в фамене, остатки этих рыб попадают в разрезах систематически и могут быть достаточно массовыми, на родовом уровне они легкоопределимы. *Jalodus* – монотипичный род, появляющийся в фамене и исчезающий в турне, он может использоваться для приблизительных датировок. Видовой состав тринакодусов ещё не устоялся, время от времени описываются новые виды, комплексы которых могут в будущем стать основой для зональной шкалы фамена – раннего карбона.

Ещё один дополнительный признак фаменского возраста пород – появление остатков рыб подкласса *Euchondrocephali*, которых станет много в карбоновых морях. Другие мелкоразмерные остатки рыб либо недостаточно специфичны, либо обнаруживаются на разрез в единичных количествах, либо транзитно проходят через многие границы зон и ярусов.

Заключение

Основные цели работы достигнуты. Из 8 разрезов западного и одного разреза восточного склона Южного Урала совокупно описаны представители 4 классов рыб, подавляющее большинство определимых остатков относится к хрящевым рыбам, представители которых описаны в составе 9 отрядов, 1 внеотрядного надсемейства и 4 внеотрядных форм – всего 18 родов, из которых представители девяти определены до 21 вида. Составлены списки определённых таксонов для горизонтов разреза.

Работа подтвердила, что использование остатков рыб перспективно для дополнения, усовершенствования зонального расчленения верхнедевонских карбонатных отложений Южного Урала, в первую очередь по остаткам рода *Phoebodus*. Субглобальное распространение многих ключевых видов-индексов существующей фебодонтной зональности только подтверждает важность этой работы. Однако, к сожалению, не удалось наглядно показать разрешающую способность метода. Тому есть и объективные причины – неравномерное распределение предоставленного материала по разрезам, относительно небольшое количество материалов на один разрез. Тем не менее показано, что определённая часть комплексов ихтиофауны последовательно сменяется во времени и даже при имеющейся детальности работ показывает зональные границы с относительно небольшим отклонением в пределах одной-двух зон по конодонтам, а иногда и точнее. Наиболее яркой ожидаемо является граница франского и фаменского ярусов, на которой сокращается и обновляется видовое разнообразие фебодусов, а в фамене возникает ещё два рода, потенциально перспективных для зональной стратиграфии.

Автор выражает благодарность научному руководителю Александру Олеговичу Иванову за предоставленные материалы, литературу и общую организацию подготовки этой работы, а также Ольге Викторовне Артюшковой и Резеде Чулпановне Тагариевой за опосредованно предоставленные разрезы.

Кроме того, автор выражает благодарность Барамошиной В.С. и Крыловой Е.А. за помощь в первичном освоении Adobe Photoshop.

Список использованной литературы

1. Иванов А.О. Новая фебодонтидная акула из девона Урала и распространение видов рода *Phoebodus*. Палеонтологический журнал, 2021, № 3, с. 61–69
2. Иванов А. О., Черепанов Г. О. Ископаемые низшие позвоночные: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. СПб.: Издательство С.-Петербургского. университета, 2007. 228 с.
3. Карпинский А.П. Геологические исследования, произведенные в Южном Урале летом 1884 года : (Предвар. отчет). Известия Геологического Комитета, 4, 1885, 323–339 с.
4. Ginter M. Famennian-Tournaisian chondrichthyan microremains from the eastern Thuringian Slate Mountains. - Abh. Ber. Naturkde., Magdeburg, 21, 1999, p. 25-47
5. Ginter M. and Ivanov A. Devonian phoebodont shark teeth. - Acta Palaeontol. Polon., 37(1), 1992, p. 55-75.
6. Ginter M. and IVANOV A. (). Middle/Late Devonian phoebodont-based ichthyolith zonation. - Geobios, Mem. Spec., 19, 1995, p. 351-355.
7. Ginter M., Ivanov A. Stratigraphic distribution of chondrichthyans in the Devonian on the East European Platform margins // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2000. Bd 223. P. 325–339.
8. Ginter, M., Hairapetian, V. and Klug, C. Famennian chondrichthyans from the shelves of North Gondwana: Acta Geologica Polonica, v. 52, 2002, p. 169-215.
9. Ginter, M., Hampe, O. and Duffin, C.J. Chondrichthyes Paleozoic Elasmobranchii: teeth; in Schultze, H.-P., ed., Handbook of Paleoichthyology, 3D: Munich, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010, 168 p
10. Grogan E. D. and Lund R.. A basal elasmobranch, *Thrinacoselache gratia* n. gen. & sp. (Thrinacodontidae, new family) from the Bear Gulch limestone, Serpukhovian of Montana, USA. - J. Vert. Paleontol., 28(4), 2008, p. 970-988
11. Ivanov A, The Early Carboniferous chondrichthyans of the South Urals, Russia. - In: STROGEN, P., SOMERVILLE, I. D. and IONES, G. L. (eds.), Recent Advances in Lower Carboniferous Geology. Geol. Soc. Spec. Publ, 107, 1996, p. 417-425.
12. Ivanov A. and Lucas S.G. . Fish fossils from the Paleozoic Sly Gap Formation of southern New Mexico, USA. Sullivan et al., eds., Fossil Record 3. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 53, 2011
13. Ivanov A. O., Duffin C. J. and Long M. R. Youngest jalodontid shark from the Triassic of Europe and a revision of the Jalodontidae. Journal of Vertebrate Paleontology, DOI: 10.1080/02724634.2021.1931259
14. Long J. A. Late Devonian chondrichthyans and other microvertebrate remains from northern Thailand. - J. Vert. Paleontol., 10, 1990, p. 59-71.
15. Roelofs B., Königshof P., Trinajstić K. et al. Vertebrate microremains from the Late Devonian (Famennian) of western Mongolia. Palaeobio Palaeoenv 101, 741–753 (2021)

Литература к главе Описания разрезов

16. Абрамова А.Н. Франский ярус западного склона Южного Урала. Уфа: ИГ УфНЦ РАН, 1999, 55 с.

17. Аристов В.А. Конодонты девона – нижнего карбона Евразии: сообщества, зональное расчленение, корреляция разнофациальных отложений. Труды Геологического института, 1994, 484, 1-192
18. Артюшкова О.В., Маслов В.А., Пазухин В.Н. и др. Типовые разрезы девона и нижнего карбона на западном склоне Южного Урала: Путеводитель полевой экскурсии перед международной конференцией «Биостратиграфия, палеогеография и события в девоне и раннем карбоне», Уфа, Стерлитамак, Россия, 20–25 июля 2011. Уфа, 2011, 92 с.
19. Завьялова А.П., Чупахина В.В., Ступакова А.В., Гатовский Ю.А. и др. Сравнение разрезов доманиковых отложений Волго-Уральского и Тимано-Печорского бассейнов в местах естественного выхода на дневную поверхность. Вестник Московского университета. Серия 4. Геология. 2018. № 6.
20. Кирилишина Е.М., Кононова Л.И. Конодонтовые биофашии во франском бассейне юго-запада Московской синеклизы. Вестник Московского университета. Серия 4. Геология. 2004, № 2, 32-40 с.
21. В. И. Козлов, З. А. Сеницына, Е. И. Кулагина, В. Н. Пазухин, В. Н. Пучков, Н. М. Кочеткова, А. Н. Абрамова, Т. В. Клименко, Н. Д. Сергеева. Путеводитель геологической экскурсии по разрезам палеозоя и верхнего докембрия западного склона Южного Урала и Приуралья. Уфа, 1995. 177 с.
22. Кочеткова Н.М., Рейтлингер Е.А., Пазухин В.Н., Авхимович В.И. О нижней границе карбона на Южном Урале (гумеровский горизонт) // Вопросы геологии и геоморфологии Южного Урала и Приуралья. Уфа: БНЦ УрО АН СССР, 1988. 34–40 с.
23. Маслов В.А. Литология и фациальные особенности верхнедевонских карбонатных отложений западного склона Южного Урала. Дис. канд. геол.-мин. наук. Уфа: Баш ФАН СССР, 1959, 304 с.
24. Маслов В. А., Артюшкова В. О., Тагариева Ч. Р., Киселева В. Д., Стрелецкая В. М., Червяковская В. М., Чередниченко В. Н. Систематика редкоземельных элементов, Y, Th, U и Mn в верхнедевонских конодонтах Западно-Уральской внешней зоны складчатости (Южный Урал). Литосфера, 2019, том 19, № 2, 250–268 с.
25. Мизенс А.Г. Брахиоподы и биостратиграфия верхнего девона Среднего и Южного Урала. Екатеринбург, 2012.
26. Пазухин В.Н., Кулагина Е.И., Седаева К.М. Граница девона-карбона на западном склоне Южного Урала. Сборник: Типовые разрезы карбона России и потенциальные глобальные стратотипы. Материалы Международного полевого совещания "Стратотипические разрезы карбона, предлагаемые и потенциальные ТГСГ карбона в России" Уфа, 2009, 22-33 с.
27. Сергеева Н. Д., Солодова С. А., Ратов А. А.. Зиганская свита ашинской серии венда на Южном Урале. Геологический вестник. 2021, № 2, 46–57 с.
28. Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. 131 с.
29. Ступакова А.В., Фадеева Н.П., Калмыков Г.А. и др. Поиск критерии нефти и газа в доманиковых отложениях Волго-Уральского бассейна. Георесурсы. 2015, № 2 (61), 77–86 с.
30. Тагариева Р.Ч. Конодонты из пограничных фран-фаменских отложений разреза «Аккыр» (Западный склон Южного Урала). Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 2011, 41-52 с.
31. Тагариева Р. Ч., Мизенс А. Г. Разрезы западного склона Южного Урала, перспективные для выбора точки регионального стратотипа нижней границы фаменского яруса. Литосфера. 2015, № 3, 33–56 с.
32. Тагариева Р.Ч., Артюшкова О.В. Конодонтовая зональность нижнефаменских отложений карбонатных разрезов западного склона Южного Урала. Бюл. Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. 2020, Т. 95, Вып. 2.

33. Brown D., Spadea P., Puchkov V., Alvarez-Marron J., Herrington R., Willer A. P., Hetzel R., Gorozhanina Y. and Juhlin C. Arc-continent collision in the southern Urals. *Earth-Science Reviews*, 2006, 79, pages 261–287.
34. Gatovsky Yu. A., Nikolaeva S. V., Gorozhanina E. N., Kulagina E.I. et al. The Dzerzhinka Section (eastern slope of the South Urals): an overview of the fauna and facies around the Devonian-Carboniferous boundary. *Stratigraphy*, 2017, vol. 14, nos. 1–4, pages 143–178.

Оглавление

Введение	2
Стратиграфия верхнего девона западного склона Южного Урала и описания разрезов.....	4
Общие замечания	4
Разрез Поповский/Дзержинка (восточный склон Урала)	8
Разрез Зилим-Кукташ.....	9
Разрез Большая Барма	9
Разрез Габдюково	10
Разрез Рязук	11
Разрез Кук-Караук.....	13
Разрез Лемезинский	15
Разрез Аккыр	17
Разрез Зиган.....	19
Морфология зубов и экзоскелетных элементов рыб.....	20
Направления, проекции и плоскости	20
Положение в челюсти	20
Элементы зубов.....	21
Гистология.....	23
Другие скелетные элементы.....	23
Класс Placodermi McCoy, 1848	24
Отряд Ptyctodontida Gross, 1932	24
Chelyophorus Agassiz, 1845.....	24
Класс Acanthodii Owen, 1846.....	24
Acanthodii incertae sedis	24

Подкласс Elasmobranchii Bonaparte 1838	25
Elasmobranchii incertae sedis	25
<i>Cladolepis</i> Wells, 1944	25
<i>Ohiolepis</i> Wells, 1944.....	25
Отряд Antarctilamniformes Ginter, Liao et Valenzuela-Rios 2008.....	25
Семейство Antarctilamnidae Ginter, Liao et Valenzuelarios 2008	25
<i>Wellerodus</i> Turner 1997.....	25
Отряд Phoebodontiformes Ginter, Hairapetian et Klug, 2002.....	26
Семейство Phoebodontidae Williams in Zangerl ,1981	26
<i>Phoebodus</i> St. John et Worthen, 1875	26
<i>Diademodus</i> Harris 1951.....	43
<i>Thrinacodus</i> St. John et Worthen, 1875A.....	43
Отряд Jalodontiformes Ivanov, Duffin et Richter, 2021.....	47
Семейство Jalodontidae Ginter, Hairapetian et Klug, 2002	47
<i>Jalodus</i> Ginter, 1999	47
Надотряд Cladodontomorphi Ginter 2010.....	49
Cladodontomorphi indet.....	49
Отряд Symmoriiformes Zangerl,1981	51
Stethacanthidae Lund, 1974	51
<i>Stethacanthus</i> Newberry, 1889.....	51
Stethacanthidae indet.	52
Symmoriidae Dean, 1909.....	52
<i>Denaea</i> Pruvost. 1922.....	52
Отряд Stenacanthiformes Glikman, 1964	54
Stenacanthiformes indet.....	54

<i>Cladodoides</i> Maisey, 2001	54
<i>Tamiobatis</i> Eastman 1897	57
Отряд Squatinactiformes Zangerl, 1981	58
Семейство Squatinactidae Cappetta, Duffin et Zidek, 1993	58
<i>Squatinactis</i> Lund et Zangerl, 1974	58
Отряд и семейство incertae sedis	61
Род <i>Junggarensis</i> Roelofs et al., 2021	61
Когорта Euselachii НАУ 1902А	63
Отряд и семейство incertae sedis	63
<i>Acondylacanthus</i> St. John et Worthen, 1875	63
Euselachii indet.	64
Надсемейство Protacrodontoidea Zangerl, 1981	65
Семейство Protacrodontidae Cappetta, Duffin et Zidek, 1993	65
<i>Protacrodus</i> Jaekel, 1925	65
<i>Deihim</i> Ginter, Hairapetian et Klug, 2002	68
Protacrodontoidea indet. 1	69
Protacrodontoidea indet. 2	69
Отряд Hybodontiformes Maisey, 1975	70
Hybodontiformes incertae sedis	70
Подкласс Euchondrocephali Lund et Grogan, 1997	71
Отряд Orodontiformes Zangerl, 1981	71
Семейство Orodontidae De Koninck, 1878	71
<i>Orodus</i> Agassiz, 1838 (in 1843B)	71
Надотряд Holoccephali Bonaparte, 1832	72
Отряд Helodontiformes Patterson, 1965	72

Семейство Helodontidae Patterson, 1965	72
Род <i>Helodus</i> Agassiz, 1838.....	72
Подкласс Actinopterygii Cope, 1887.....	73
Отряд Palaeonisciformes Jarvik 1961	73
Подотряд Palaeoniscoidea Nelson 2006.....	73
Palaeoniscoidea incertae sedis.....	73
<i>Mimia</i> sp.	74
<i>Moythomasia</i> sp.	74
Подкласс Sarcopterygii Romer, 1955	75
Sarcopterygii indet.	75
Struniiformes indet.....	75
Анализ распространения таксонов ихтиофауны в верхнем девоне западного склона Южного Урала	77
Заключение	83
Список использованной литературы.....	84
Оглавление	87
Приложение 1: Фототаблицы	91
Приложение 2: Распространение таксонов рыб в изученных разрезах	109

Приложение 1: Фототаблицы

Фототаблица 1

Phoebodus bifurcatus

А. Разрез Аккыр, макаровский горизонт, зона *serpida*, проба А-19Б

Б. Разрез Зиган, мендымский горизонт, зона *rhenana* (Lower), проба 4702

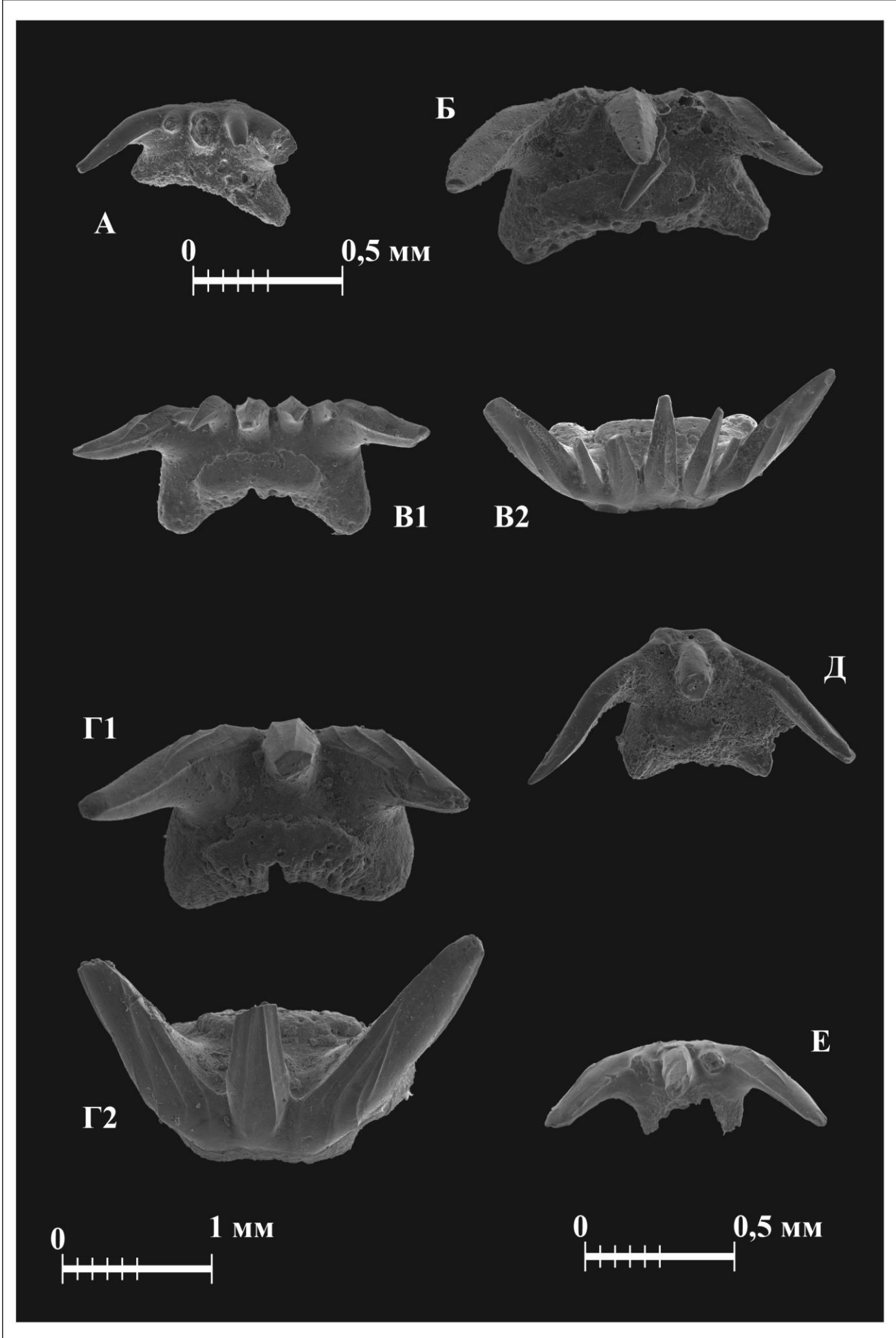
В. Разрез Зиган, мендымский горизонт, зона *rhenana* (Lower), проба 5411

Д. Лемезинский разрез, аскынский горизонт, зона *linguiformis*, проба 7197

Phoebodus cf. bifurcatus

Г. Разрез Зиган, мендымский горизонт, зона *rhenana* (Lower), проба 4702

Е. Разрез Аккыр, аскынский горизонт, зона *rhenana* (Upper), проба 2008-А-3



Фототаблица 2

А. *Ph. cf. fastigatus* – Лемезинский разрез, мендымский горизонт, зона rhenana (Lower), проба 6928

Ph. latus

Б. Лемезинский разрез, мендымский горизонт, зона rhenana (Lower), проба 7208

В. Лемезинский разрез, аскынский горизонт, зона linguiformis, проба 7201

Г. Лемезинский разрез, мендымский горизонт, зона rhenana (Lower), проба 7208

Д. Разрез Зиган, мендымский горизонт, зона rhenana (Lower), проба 4702

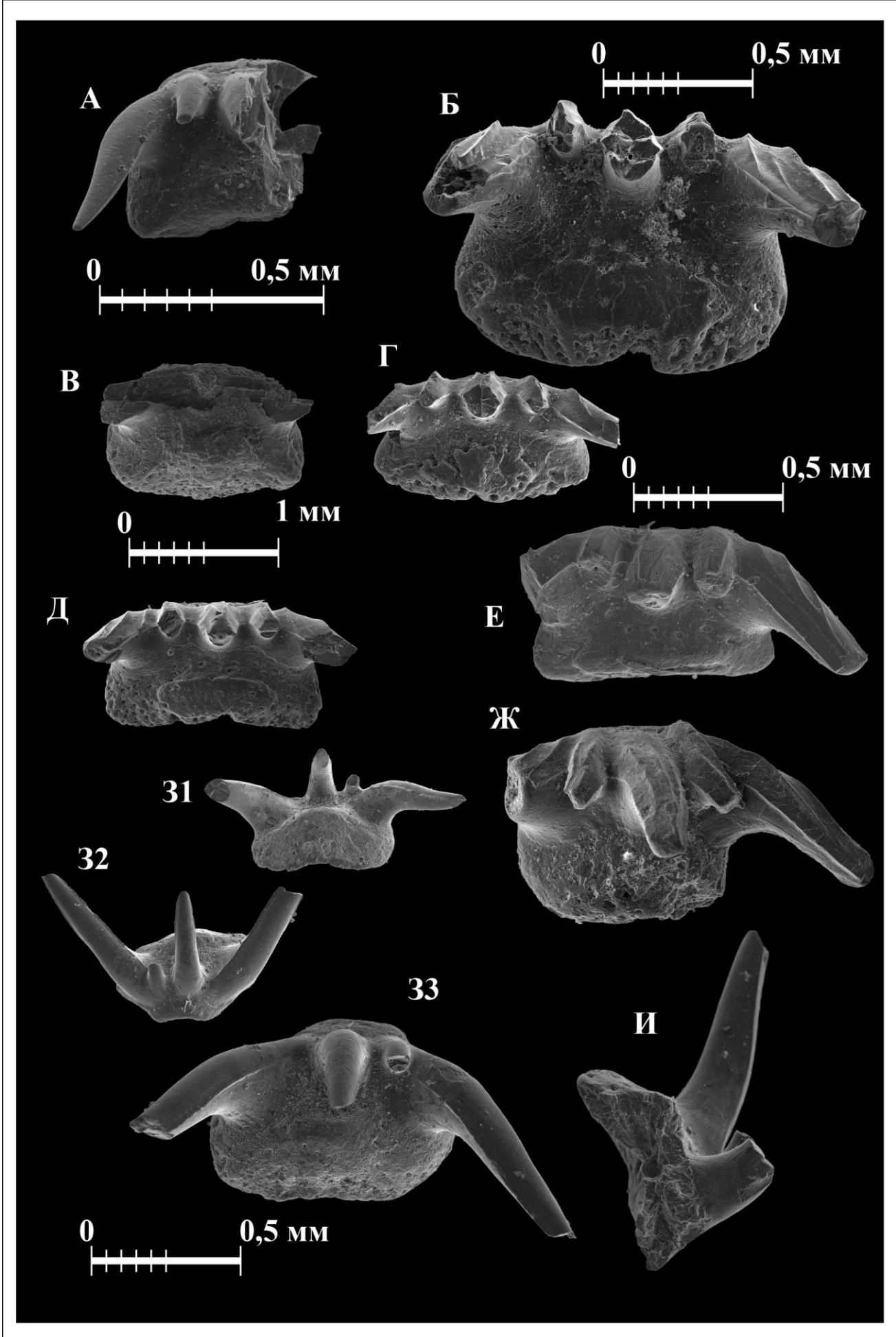
Е. Разрез Зилим Кукташ, аскынский горизонт, зона linguiformis, проба 7078

Ж. *Ph. cf. latus* – разрез Зилим Кукташ, аскынский горизонт, зона rhenana (Upper), проба 7070

Ph. curvatus

З. Лемезинский разрез, мендымский горизонт, зона rhenana (Lower), проба 7208

И. Лемезинский разрез, мендымский горизонт, зона rhenana (Lower), проба 7208



Фототаблица 3

Ph. turnerae

А. Разрез Рязяк, макаровский горизонт, зона *rhomboidea*, проба 6469

Б. Разрез Кук-Караук, макаровский горизонт, зона *marginifera*, проба К-I-J

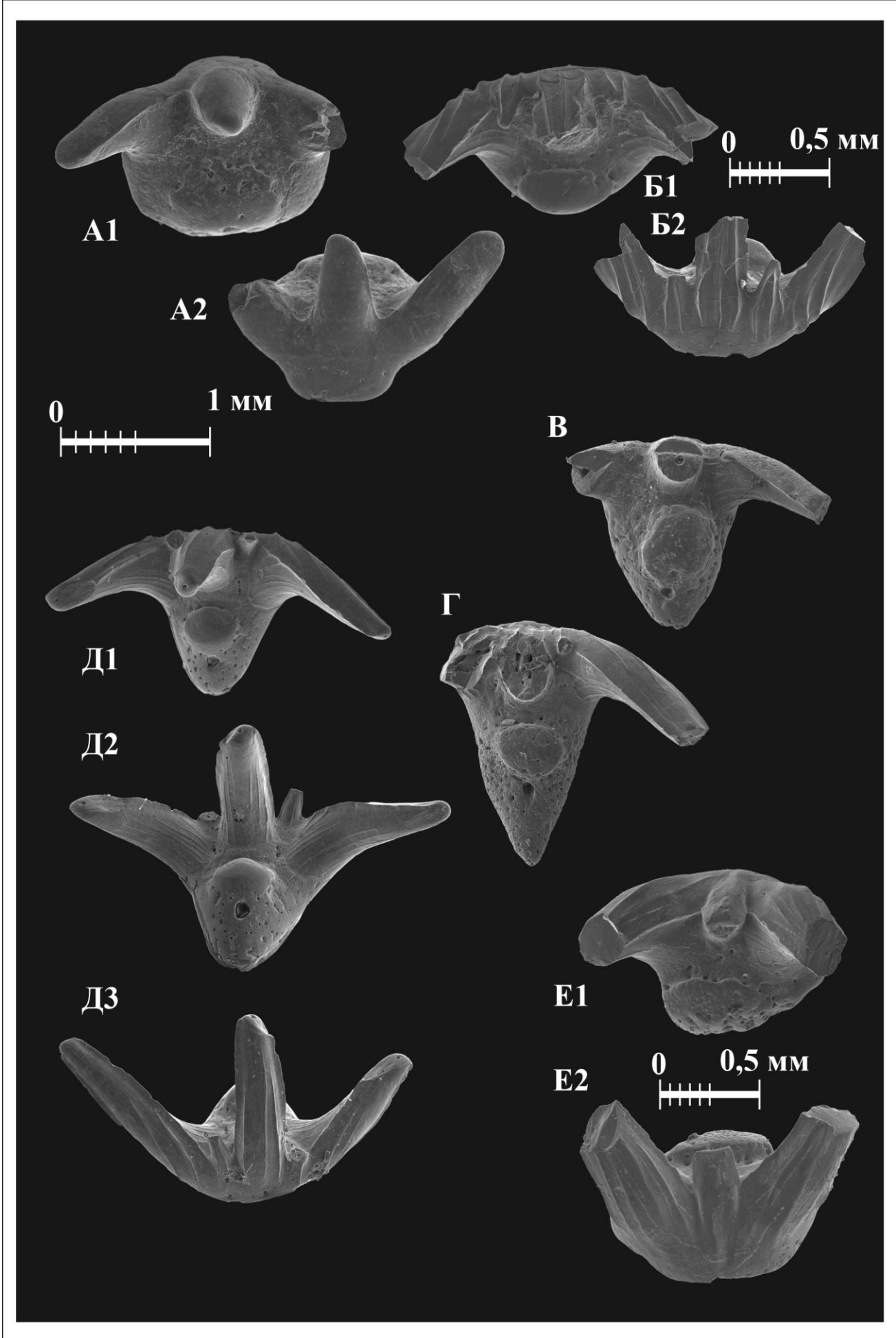
Ph. gothicus gothicus

В. Разрез Кук-Караук, кушелгинский горизонт, зона *postera*, проба 5144

Г. Разрез Кук-Караук, кушелгинский горизонт, зона *postera*, проба 5144

Д. Разрез Кук-Караук, кушелгинский горизонт, зона *postera*, проба 5152

Е. *Ph. sp.* – разрез Рязяк, аскынский горизонт, зона *linguiformis*, проба Р-в/2,
5к



Фототаблица 4

Th. tranquillus

А. Разрез Рязяк, кушелгинский горизонт, зона *jugosus* (Lower), проба 4292

Б. Разрез Рязяк, кушелгинский горизонт, зона *rugosa*, проба 0146

В. Разрез Рязяк, лытвинский горизонт, зона *trigonicus*, проба 0113/76

Г. Разрез Рязяк, кушелгинский горизонт, зона *rugosa*, проба 0152

Th. cf. tranquillus

Д. Разрез Рязяк, лытвинский горизонт, зона *trigonicus*, проба 0183

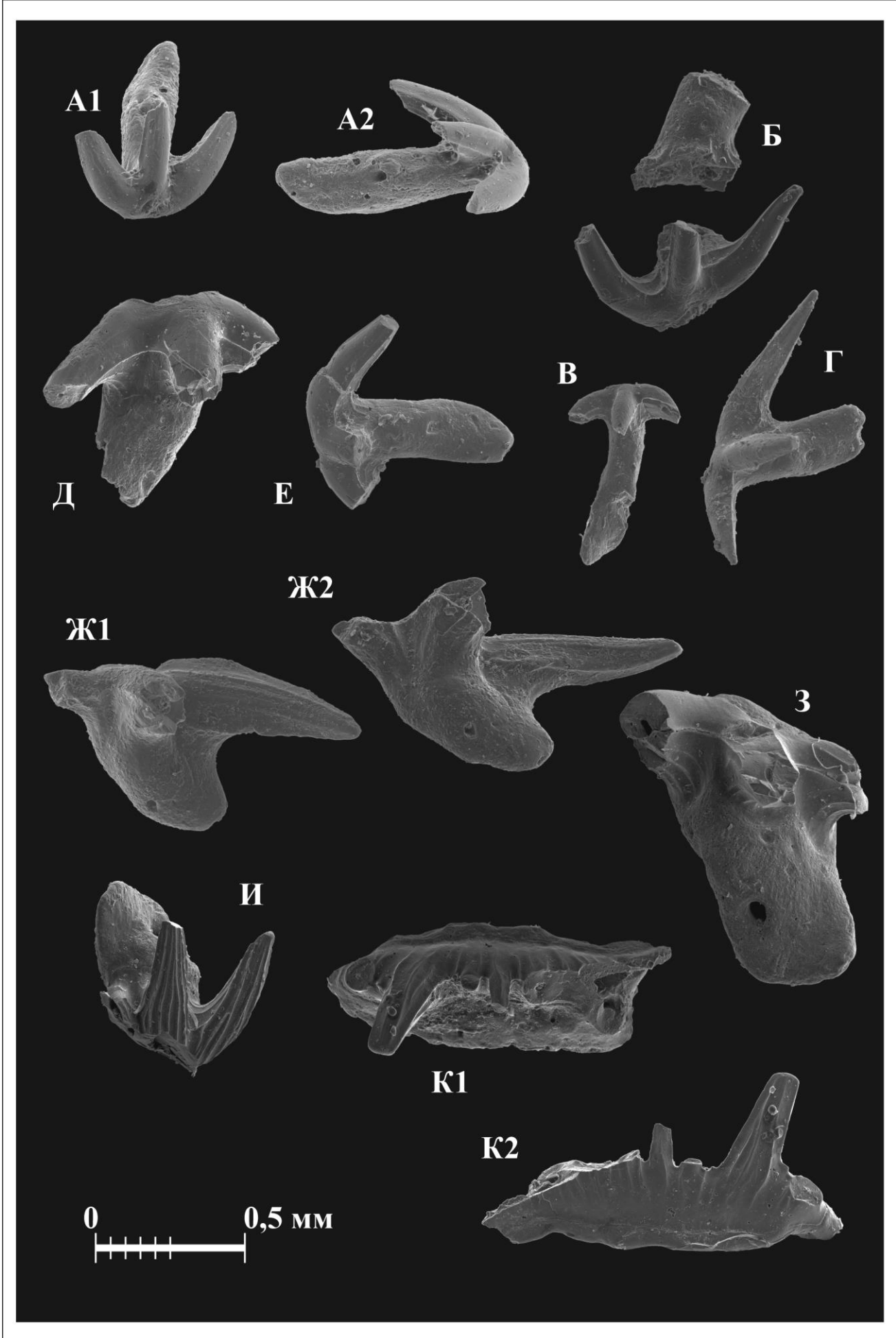
Е. Разрез Рязяк, кушелгинский горизонт, зона *rugosa*, проба 0152

Ж. *Thrinacodus ferox* – разрез Рязяк, лытвинский горизонт, зона *jugosus*, проба 0168

З. *Thrinacodus cf. incurvus* – разрез Зиган, малевский горизонт, зона *duplicata*, проба 53а

И. *Thrinacodus* sp. – разрез Зиган, малевский горизонт, зона *duplicata*, проба 53а

К. *Diademodus* sp. – разрез Рязяк, проба 20Р

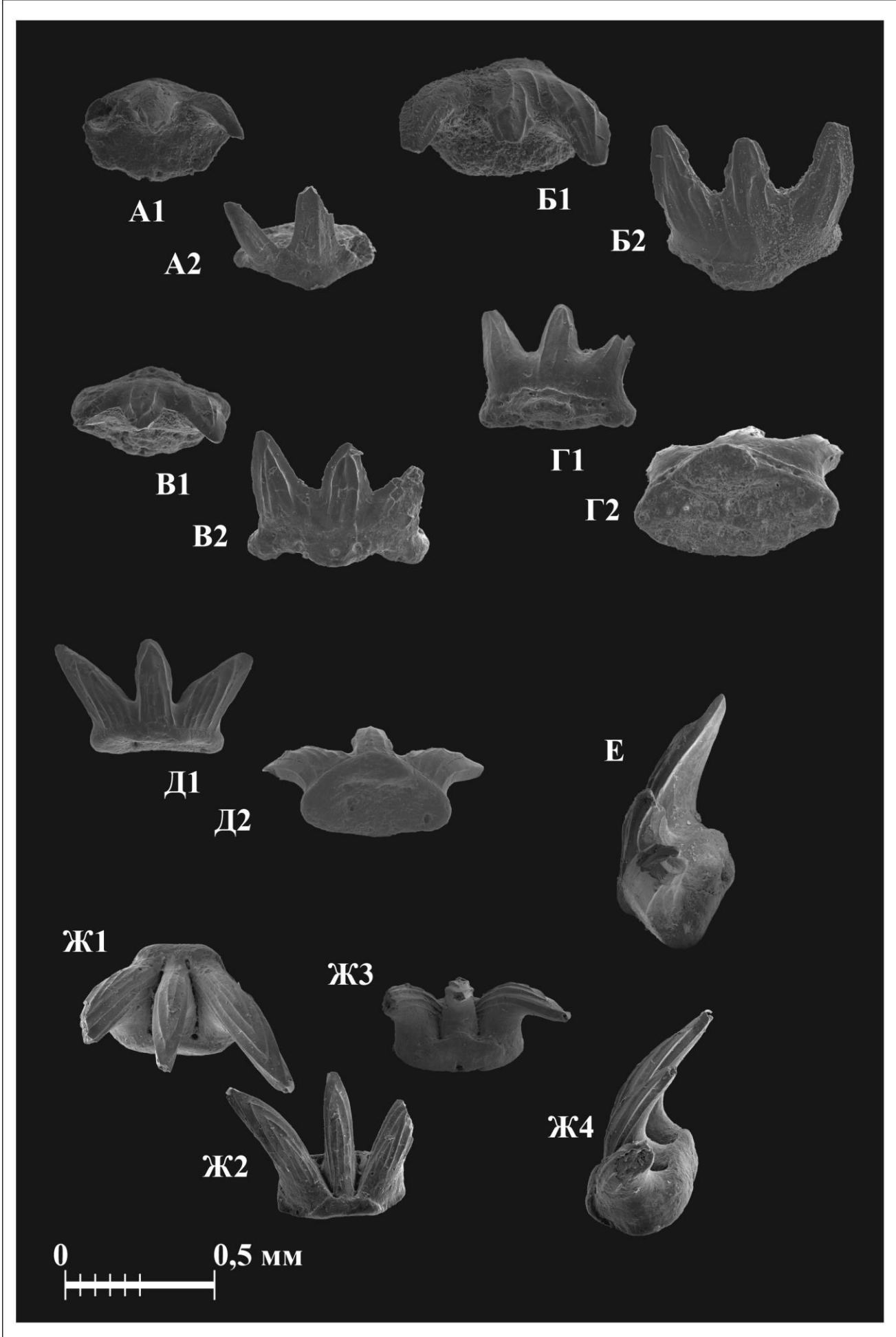


Фототаблица 5

Jalodus australiensis

А, Б, В, Г. Лемезинский разрез, макаровский горизонт, зона *serpida*, проба 7162

Д, Е, Ж. Поповский разрез, кушелгинский горизонт, зона *postera*, проба 17/74



Фототаблица 6

А. *Danaea* cf. *fournieri* – разрез Кук-Караук, макаровский горизонт, зона *marginifera* (Upper), проба Т12-29

Stethacanthus sp

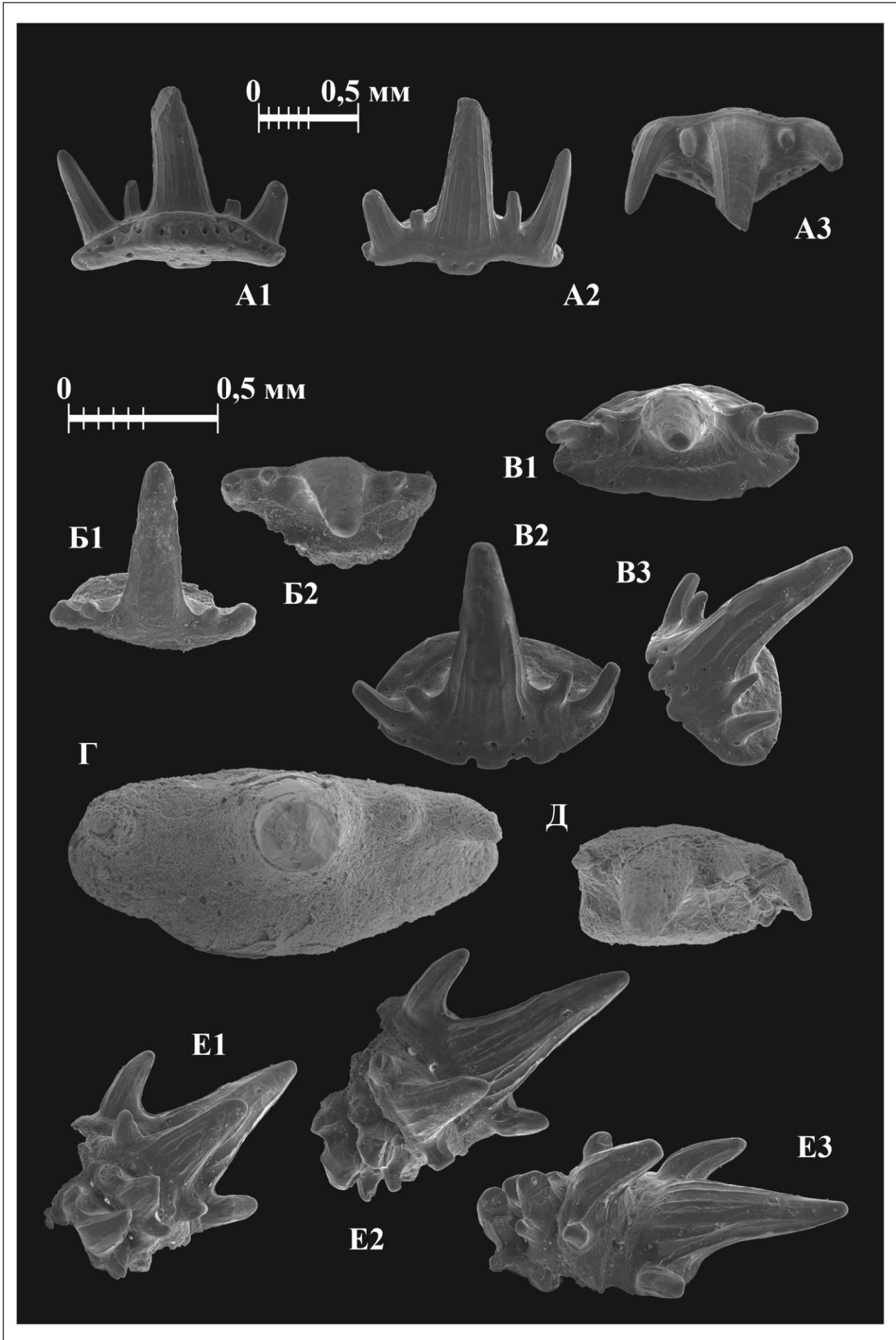
Б. Разрез Кук-Караук, макаровский горизонт, зона *serpida* (Lower), проба К-И-Н

В. Разрез Рязяк, макаровский горизонт, зона *rhomboidea*, проба Т12-143

Г. Разрез Габдюково, макаровский горизонт, зона *serpida*, проба 6233

Д. Разрез Габдюково, макаровский горизонт, зона *serpida*, проба 6233

Е. Разрез Рязяк, макаровский горизонт, зона *rhomboidea*, проба Т12-152



Фототаблица 7

Cladodoides cf. *wildungensis*

А. Разрез Рязяк, аскынский горизонт, зона rhenana (Upper), проба 6428

Б. Разрез Габдюково, макаровский горизонт, зона crepida, проба 6233

Cladodoides sp.

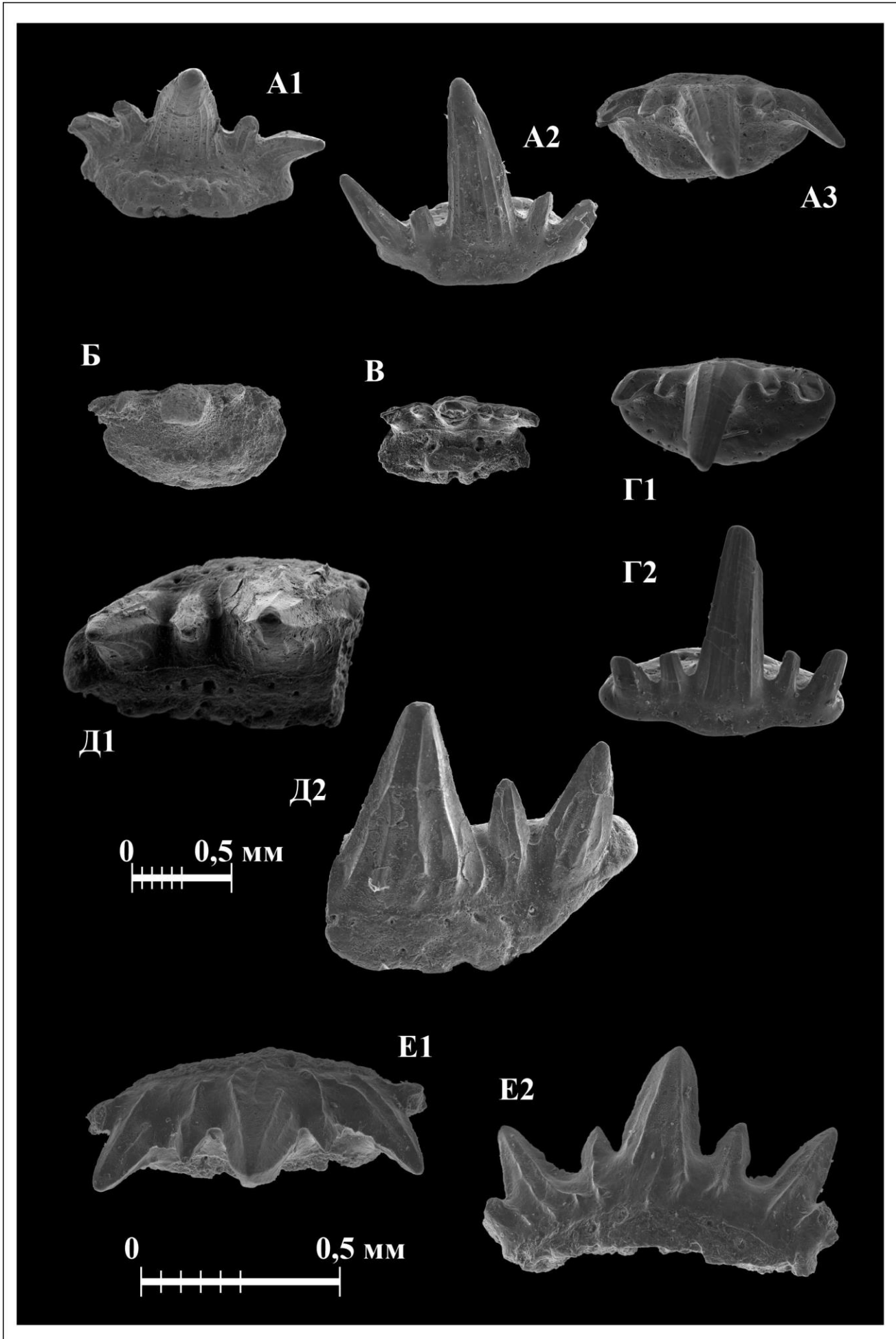
В. Разрез Большая Барма, макаровский горизонт, зона crepida (Lower), проба Б-33 (5-33)

Г. Разрез Рязяк, макаровский горизонт, зона rhomboidea, проба 6483

Tamiobatis sp.

Д. Разрез Большая Барма, макаровский горизонт, зона crepida (Lower), проба Б-33 (5-33)

Е. Разрез Кук Караук, мендымский горизонт, зона rhenana (Lower), проба 7276



Фототаблица 8

А. *Squatinactis* cf. *caudispinatus* – разрез Аккыр, макаровский горизонт, зона rhomboidea, проба 6850

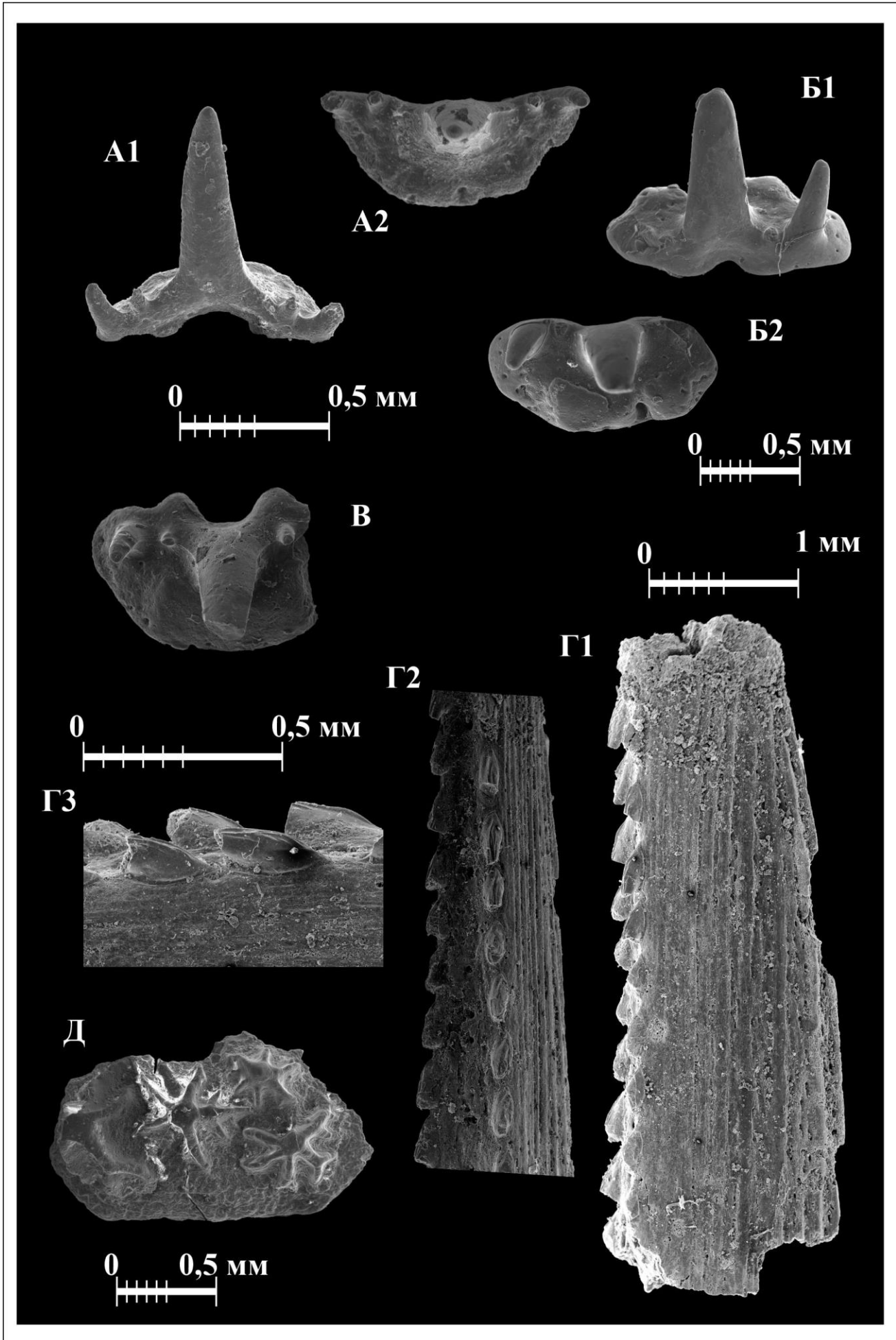
Squatinactis glabrum

Б. Разрез Рязяк, макаровский горизонт, зона rhomboidea, проба 6475

В. Поповский разрез, кушелгинский горизонт, зона postera, проба 17/74

Г. *Acondylacanthus jaekeli* – Поповский разрез, кушелгинский горизонт, зона postera, проба 24444

Д. *Hybodontiformes incertae sedis* – разрез Аккыр, аскынский горизонт, зона rhenana (Upper), проба 126P



Фототаблица 9

А. *Protacrodus vetustus* – разрез Зилим Кукташ, аскынский горизонт, зона rhenana (Upper), проба 5882

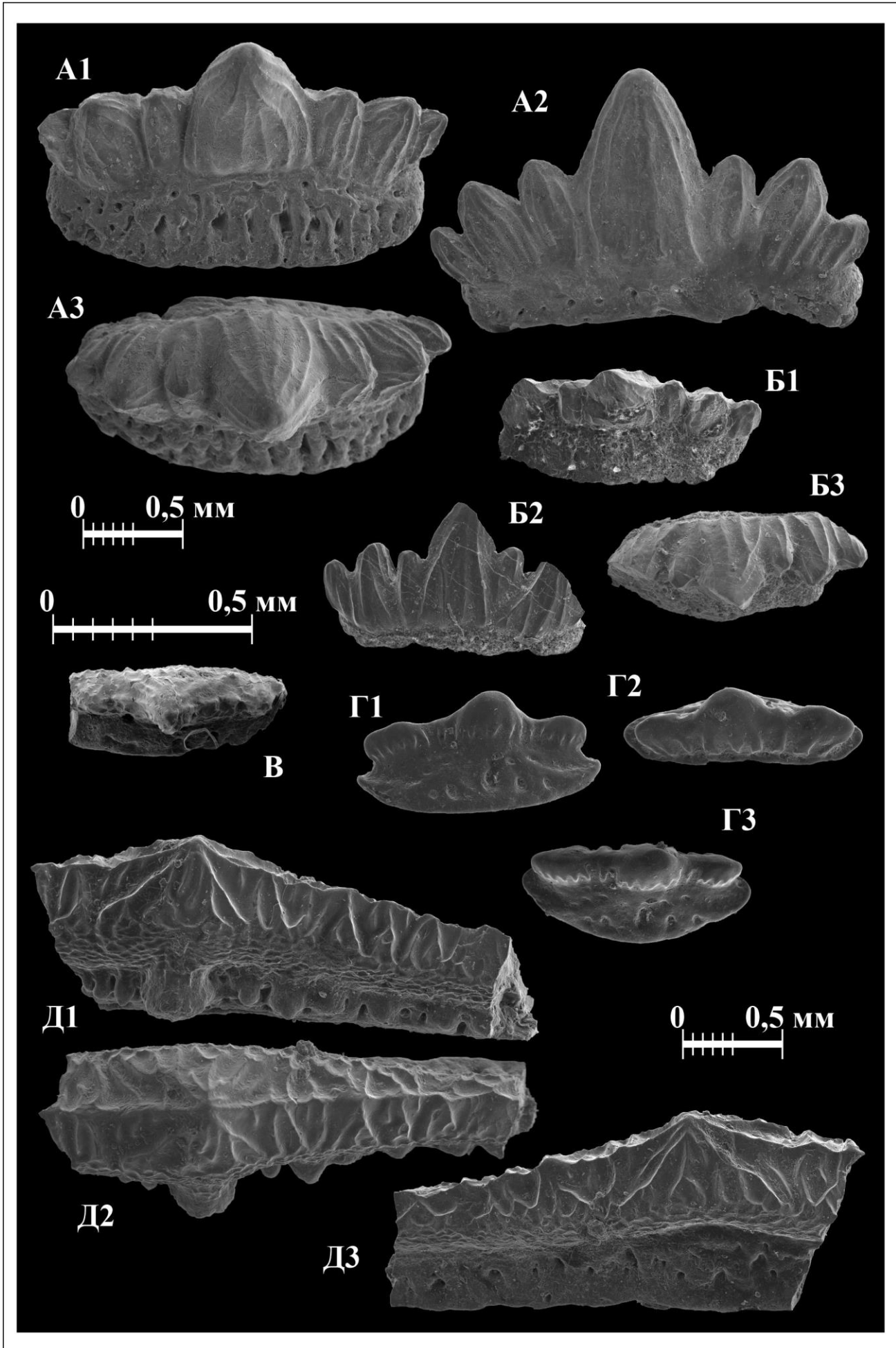
Protacrodus sp.

Б. Разрез Зиган, аскынский горизонт, зона rhenana (Upper), проба 5413

В. Поповский разрез, кушелгинский горизонт, зона postera, проба 17/74

Г. *Deihim* sp. – разрез Рязяк, макаровский горизонт, зона rhomboidea, проба 6478

Д. *Orodus* sp. – разрез Рязяк, лытвинский горизонт, зона jugosus, проба 0169



Приложение 2: Распространение таксонов рыб в изученных разрезах

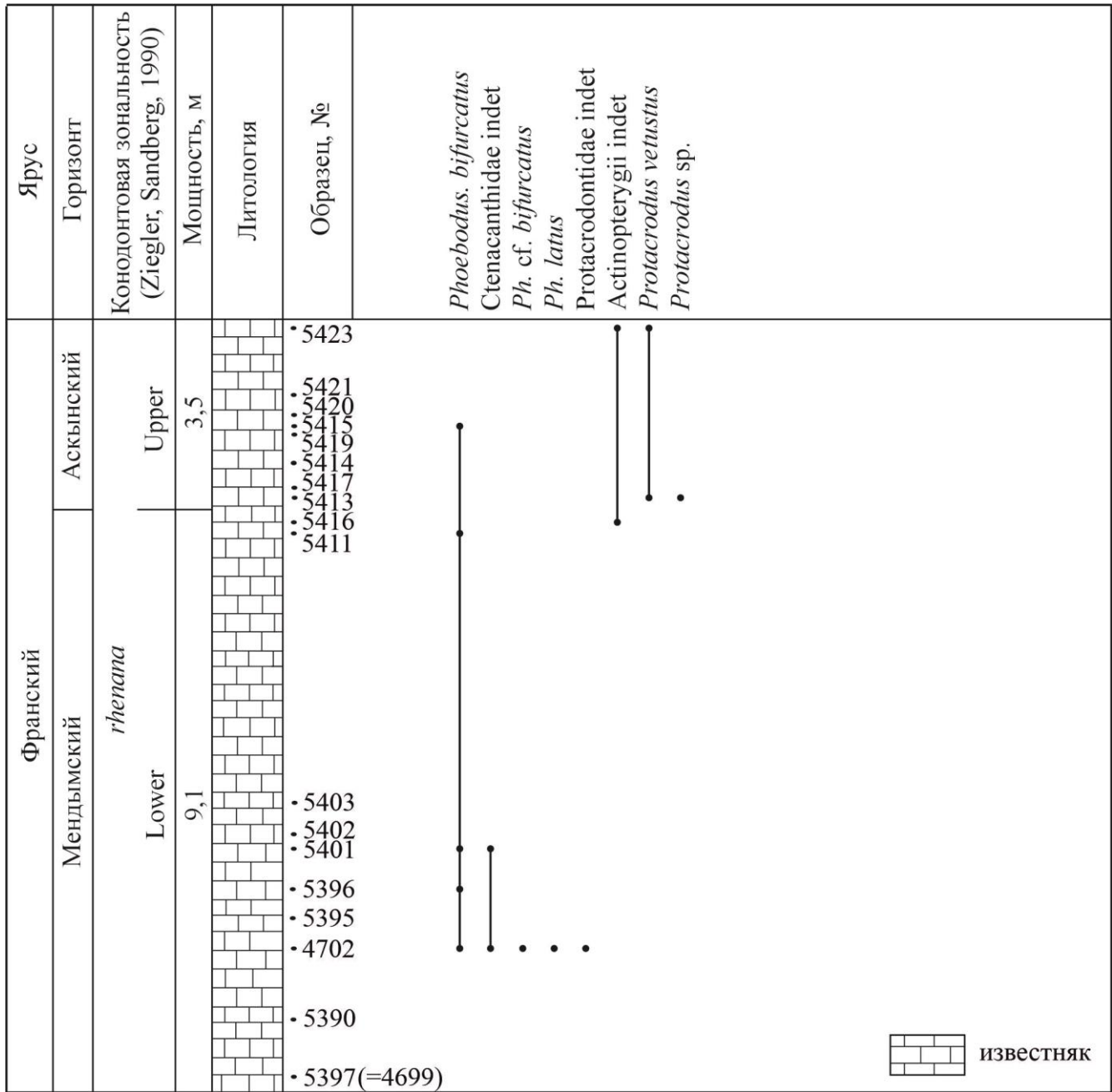


Рис. 5. Разрез Зиган (без фаменско – нижнекарбонической части, из которой происходит незначительное количество остатков рыб в коллекции) (материалы О.В. Артюшковой и Р.Ч. Тагариевой (Институт геологии УНЦ РАН, Уфа))

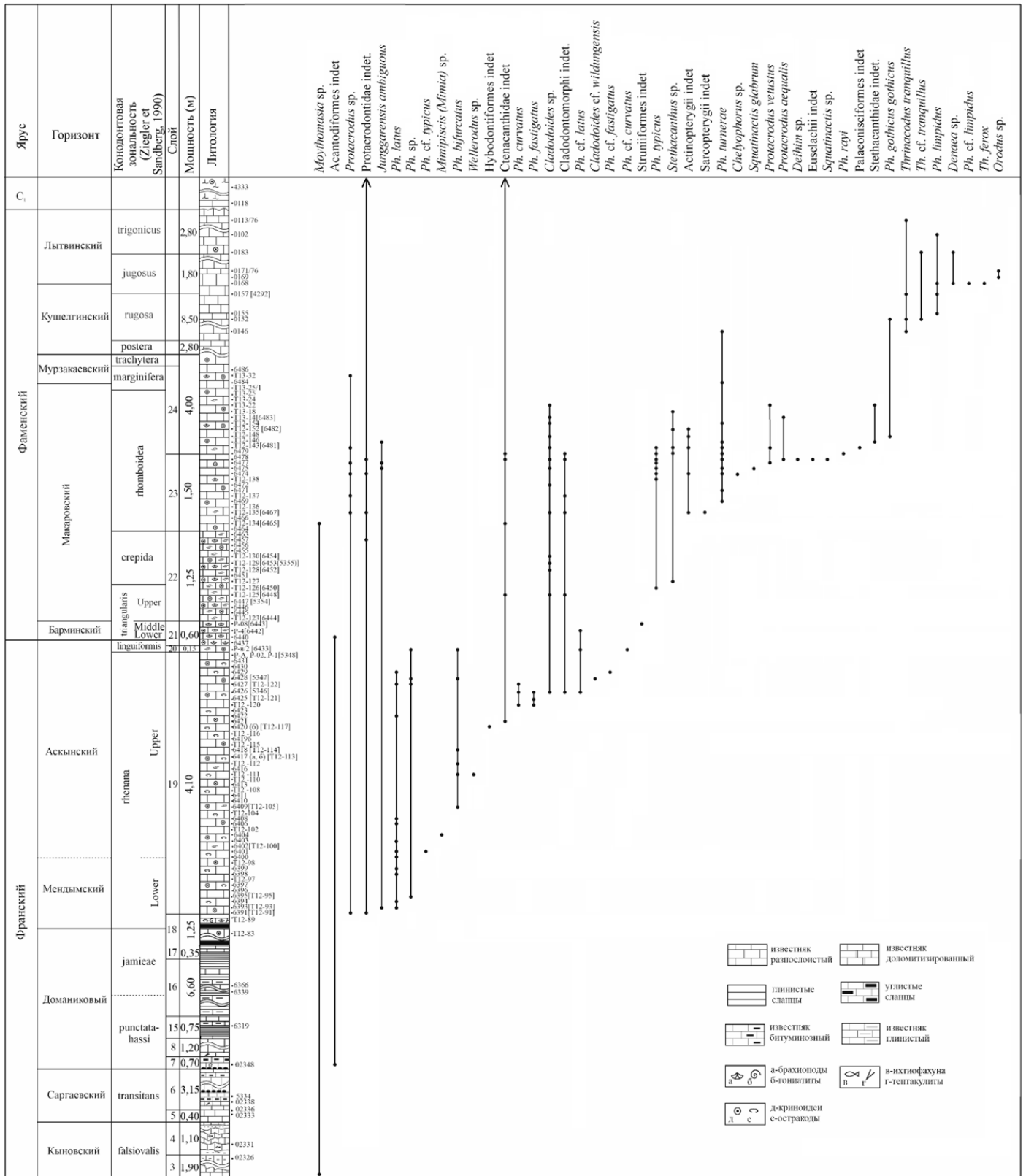


Рис. 6. Разрез Рязуяк (без нижнекарбоновой части, из которой происходит незначительное количество остатков рыб в коллекции) (Artyushkova et al., 2011, с добавлениями О.В. Артюшковой и Р.Ч. Тагариевой)

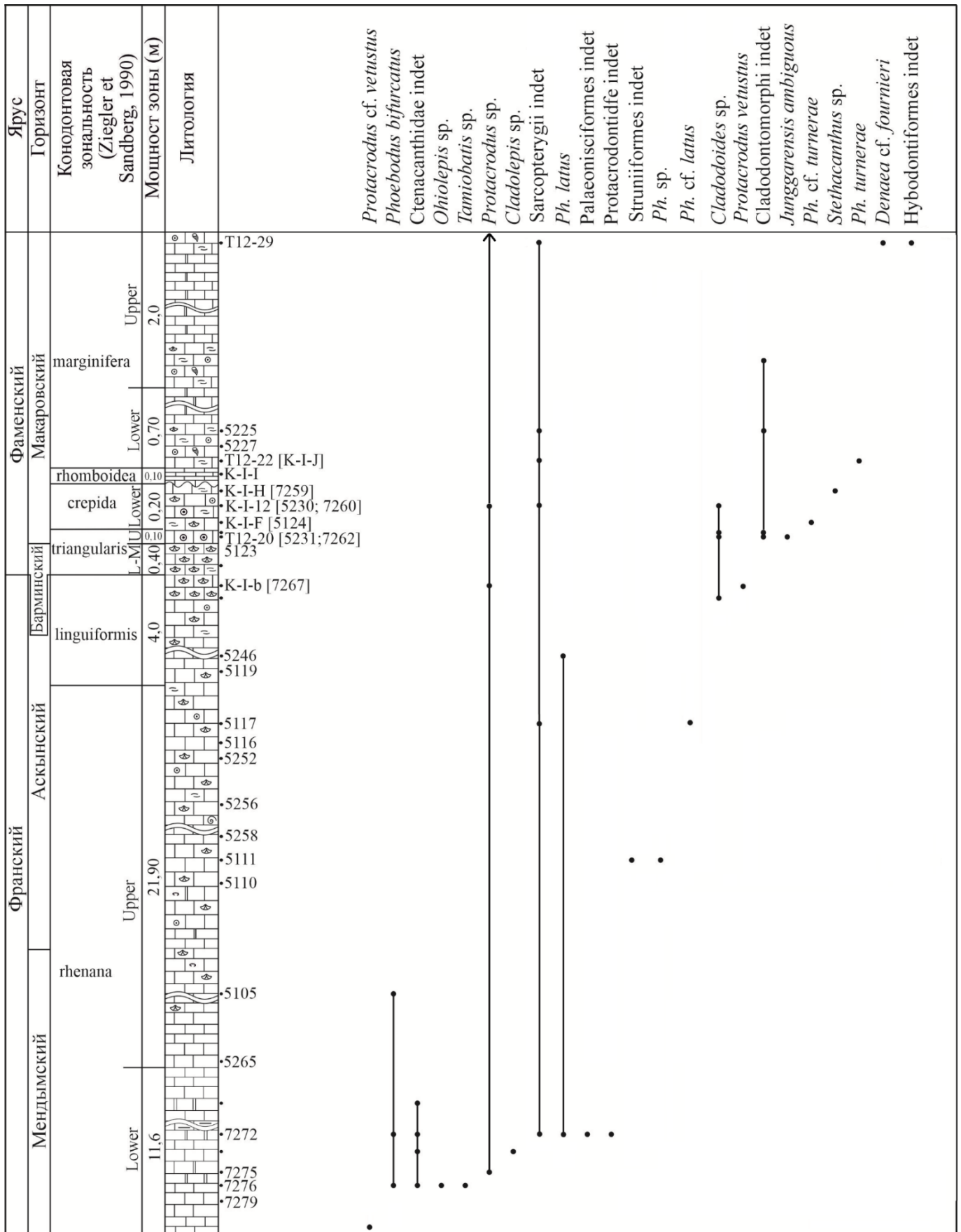


Рис. 7. Разрез Кук-Кураук (без верхнефаменской части, из которой происходит незначительное количество остатков рыб в коллекции) (Artyushkova et al., 2011, с добавлениями О.В. Артюшковой и Р.Ч. Тагаревой)

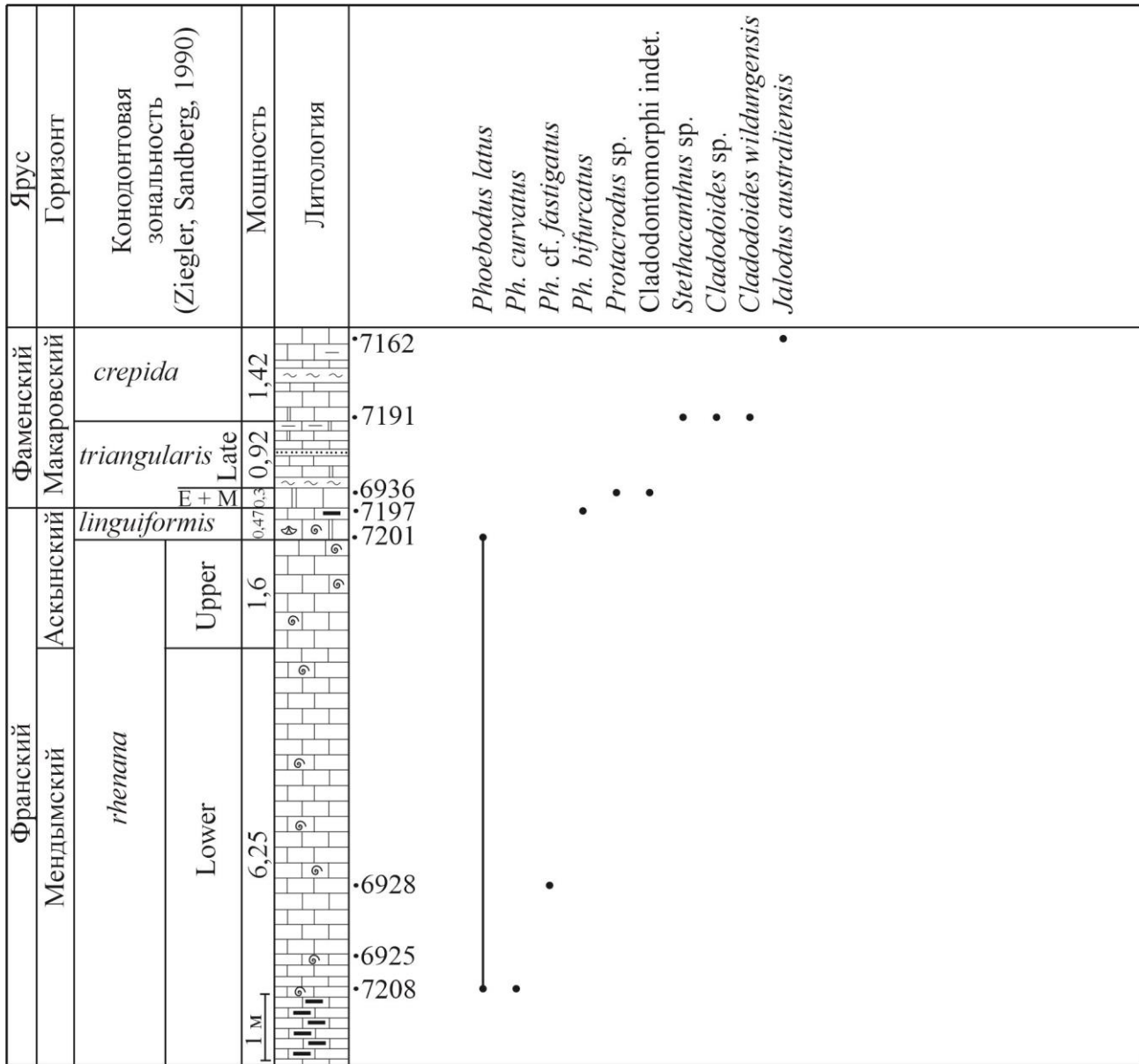


Рис. 8. Разрез Лемезинский (материалы О.В. Артюшковой и Р.Ч. Тагариевой (Институт геологии УНЦ РАН, Уфа))

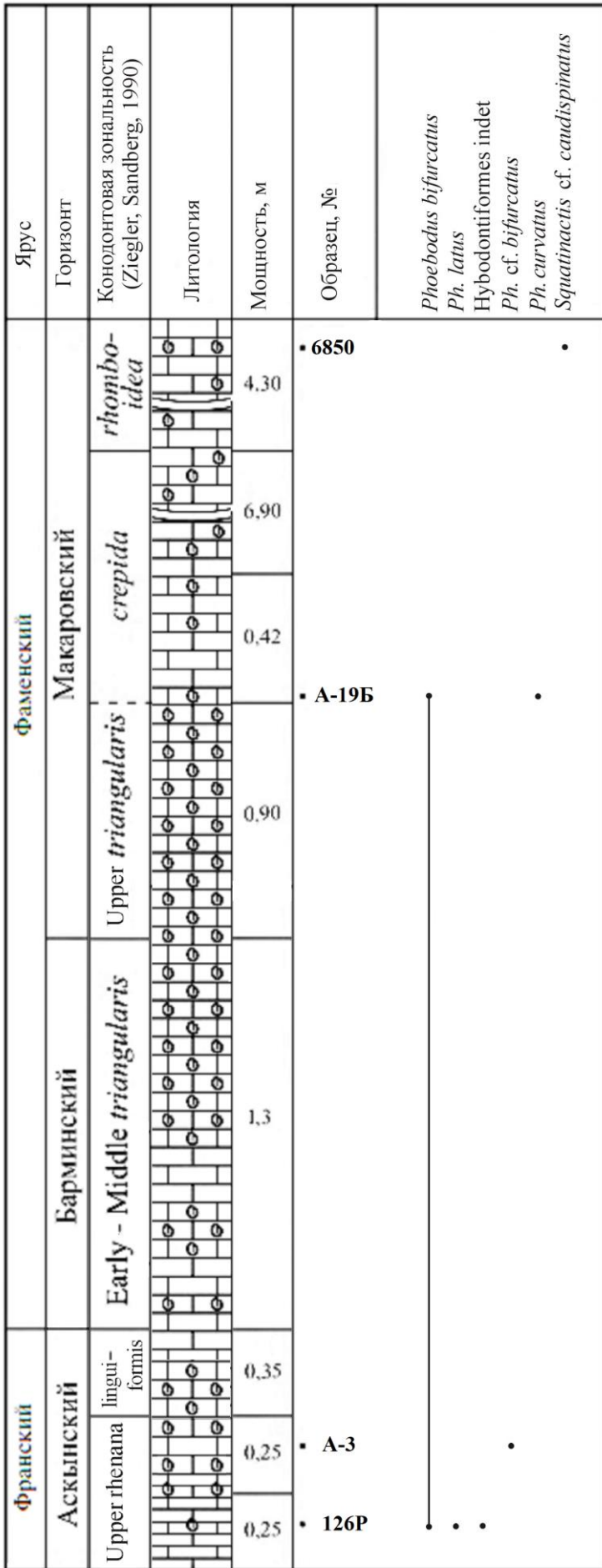


Рис. 9. Разрез Аккыр
(По Мизенс, 2012 и
Тагариева, Артюшкова,
2020 с изменениями)