

УДК 567.332:551.781.43(470.54+571.11)

ПЛАЩЕНОСНЫЕ АКУЛЫ (HEXANCHIFORMES, CHLAMYDOSELACHIDAE): НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАЗНООБРАЗИЮ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ

© 2024 г. Т. П. Малышкина^{а, *}, М. В. Назаркин^{б, **}

^аИнститут геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН, Екатеринбург, 620151 Россия

^бЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: prionace@yandex.ru

**e-mail: mikhail.nazarin@zin.ru

Поступила в редакцию 15.03.2024 г.

После доработки 02.05.2024 г.

Принята к публикации 02.05.2024 г.

Находки плащеносных акул, как ископаемых, так и современных, весьма редки, что связано в первую очередь с их глубоководным образом жизни. В верхнеэоценовых отложениях свиты горы Перешеек, о. Карагинский (Берингово море у Северо-Восточной Камчатки), найден зуб нового вида плащеносной акулы, *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. Крупные размеры зуба позволяют предположить приближенный к максимальному для рода размер рыбы, более чем в два раза превышающий размеры современных хламидоселяхусов. Данная находка является самой северной для ископаемых плащеносных акул и расположена на 20° севернее современной северной границы распространения рода в Тихом океане, что может свидетельствовать о более теплом, чем современный, климате в районе Восточной Камчатки в позднем эоцене.

Ключевые слова: плащеносная акула, *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov., Тихий океан, Дальний Восток, поздний эоцен, разнообразие, распространение

DOI: 10.31857/S0031031X24050093, EDN: QUTXZP

ВВЕДЕНИЕ

Плащеносные акулы (Hexanchiformes: Chlamydoselachidae) характеризуются узким и сильно удлинённым телом, плавно сужающимся к приостроенному, сильно гетероцеркальному хвостовому плавнику, сравнительно короткой головой с конечным ртом, шестью парами жаберных щелей, обрамленных кожной складкой (“плащом”), единственным спинным плавником, почти нерасчлененной хордой и зубами с тонкой трехвершинной коронкой, загнутой внутрь пасти (Serpukowski, 2002). Современные плащеносные акулы – редкие рыбы. Они представлены одним родом с двумя видами, которые известны по немногочисленным находкам из Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Типовой вид, *Chlamydoselachus anguineus* Garman, 1884, распространен во всех трех указанных бассейнах, тогда как *C. africana* Ebert et Compagno, 2009 встречается локально у берегов Юго-Западной Африки. Плащеносные акулы – это

батидемерсальные и батипелагические рыбы, питающиеся быстроплавающими глубоководными кальмарами и рыбой, в т.ч. небольшими акулами, причем, благодаря строению челюстей, размер схваченной добычи может достигать половины длины тела самого охотника. Они населяют внешний шельф, континентальный или островной склоны, где встречаются на глубине до 1500 м, но могут подниматься к поверхности (Ebert, Compagno, 2009; Ebert et al., 2021).

В ископаемой летописи плащеносные акулы известны лишь по отдельным зубам. Крайняя редкость ископаемых находок, по-видимому, связана с глубоководным образом жизни, свойственным этой группе, начиная с самых ранних ее представителей, поскольку все находки ископаемых плащеносных акул происходят из глубоководных отложений. Эти отложения, как правило, менее богаты фоссилиями и, кроме того, существенно реже оказываются доступными для изучения, чем более мелководные фации.

Ископаемые хламидоселяхии представлены тремя родами: кроме дожившего до современности *Chlamydoselachus* Garman, 1884, описано два вымерших рода: *Rolfodon* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 и *Dykeius* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 (Cappetta et al., 2021). Последний монотипический род известен только из места единственной находки в верхнемеловых отложениях Британской Колумбии, в то время как первые два имеют более широкое географическое и стратиграфическое распространение. Редкость ископаемых плащеносных акул приводит к тому, что большинство описанных видов известно только из типовых местонахождений, поэтому каждая новая находка представляет большой интерес для выяснения эволюционной истории этой небольшой группы.

Единственный зуб плащеносной акулы, характеризующийся своеобразной морфологией, был обнаружен в 2019 г. в верхнеэоценовых отложениях о-ва Карагинский (Берингово море у северо-восточного берега Камчатки; рис. 1, а). Особенности его строения и отличия от зубов

известных ранее представителей семейства позволяют выделить самостоятельный вид для этой эоценовой формы, описанию которого посвящена данная работа.

Палеогеновые ихтиофауны северо-западной части Тихого океана к настоящему времени остаются крайне малоизученными и происходят в основном из эоценовых и олигоценовых местонахождений Японии (Yabumoto, Uyeno, 1994). На Дальнем Востоке России остатки палеогеновых рыб фрагментарны и единичны. Исключением является о-в Карагинский, где в прошлом веке были обнаружены массовые захоронения скелетов вымершего вида рыб-долгохвостов из семейства Macrouridae – *Coryphaenoides karaginensis* (Гречина, 1973), а в 2019 г. – ихтиокомплекс, включающий в себя как костистых рыб, так и эласмобранхий (Назаркин, Малышкина, 2020). В числе последних был найден описываемый в этой работе зуб плащеносной акулы. Эта находка является самой северной регистрацией ископаемых хламидоселяхий. Крупные размеры зуба свидетельствуют о, возможно, близкой

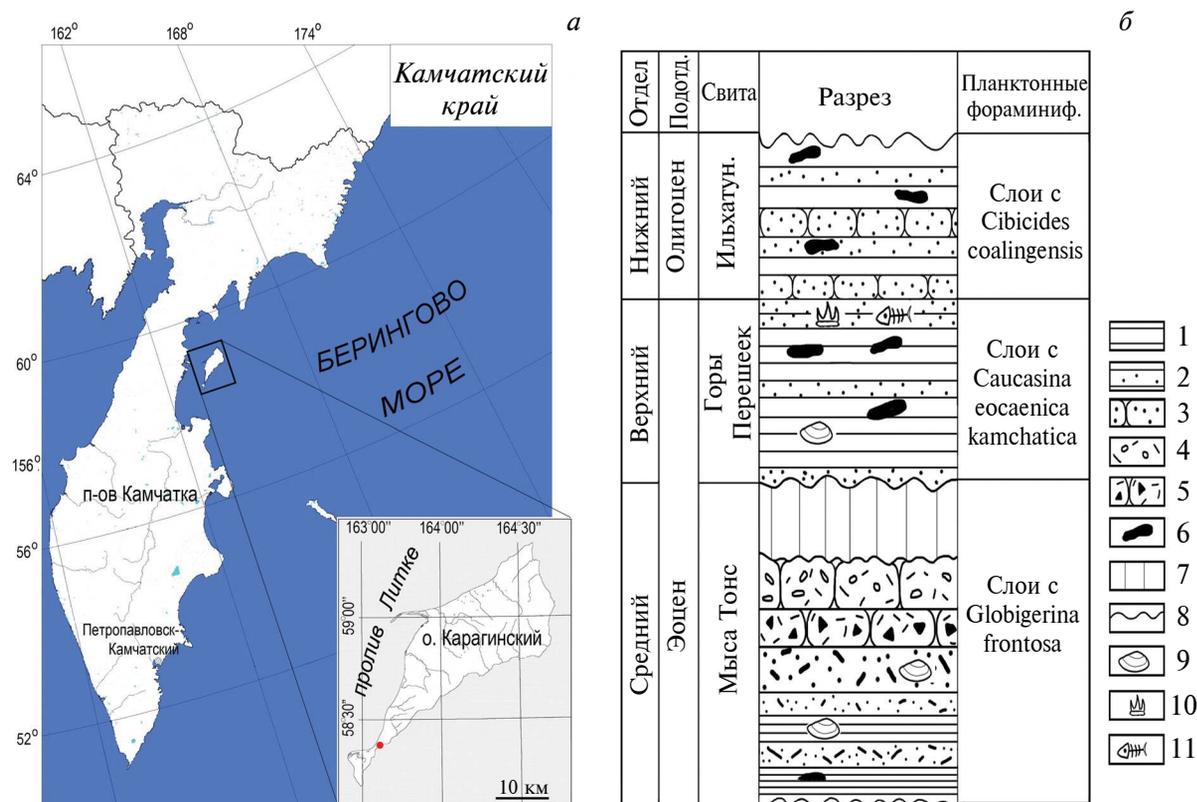


Рис. 1. а – карта п-ова Камчатка и географическое положение находки *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. на о-ве Карагинский (красный кружок), б – схема разреза эоценовых отложений в месте находки (по: Крашенинников и др., 1988; Серова, 2001). Обозначения: 1 – аргиллиты, 2 – алевролиты, 3 – туфопесчаники, 4 – туфоконгломераты, 5 – туфобрекчи, 6 – известковистые стяжения, 7 – перерыв в осадконакоплении, 8 – несогласное залегание, 9 – раковины моллюсков, 10 – остатки хрящевых рыб, 11 – остатки костистых рыб. Колонка дана без масштаба.

к максимальной для семейства длине рыбы. Кроме описания новой находки, в настоящей статье обсуждаются географическое и стратиграфическое распространение всех известных видов плащеносных акул.

Авторы признательны Дж. Каррило-Брицено (Цюрих) за предоставление изображений *C. tobleri*, Д. Ворду (Лондон) за помощь с литературой, а также А.О. Иванову (С.-Петербург) и Е.В. Попову (Саратов) за рецензирование рукописи и ценные замечания, позволившие улучшить нашу работу.

ГЕОЛОГИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ

Эоценовые отложения юго-восточной части о-ва Карагинский (рис. 1, а, б) снизу вверх представлены свитой мыса Тонс, свитой горы Перешеек и Ильхатунской свитой (Серова и др., 1975; Крашенинников, 1988; Серова, 2001). Свита м. Тонс сложена чередованием зеленовато-серых алевролитовых туффитов с многочисленными раковинами, с редкими отпечатками и ядрами моллюсков. В кровле преобладают туфобрекчии андезито-базальгов и туфоконгломератов. Видимая мощность около 250 м. Комплекс двустворчатых моллюсков с *Variamusium pillarense*, *V. amakusensis*, *V. ironei*, *Lima* (*Acesta*) *amakusensis*, *Yoldia* (*Portlandella*) *cerussata* сходен с фаунами формации Сакесегавы о-ва Кюсю (Япония), баклановской свиты Усть-Камчатского р-на Восточной Камчатки и ковачинской серии Западной Камчатки (Серова и др., 1975; Серова, 2001). Комплекс фораминифер состоит в основном из бентосных секреторных форм, среди которых наиболее характерны *Plectofrondicularia packardii packardii*, *P. p. multilineata*, *P. gracilis*, *P. delicata*, *Gyroidina orbicularis planata*, *G. condoni*, *Naplophragmoides obliquicamerata*. Видовой состав бентосных фораминифер сходен с таковым из слоев *Uvigerina garzaensis nudorobusta* – *Plectofrondicularia packardii* Ильпинского опорного разреза Камчатки, а также с микрофауной из средней части формации Сакатэ (район Санта-Барбара, Калифорния) и зоной *Amphimorphina jenkinsi* наризийского яруса Калифорнийской ярусной шкалы. Это, а также находка *Globigerina graebulloides* в верхней части свиты м. Тонс, появляющейся в кровле среднего эоцена, позволяет датировать отложения свиты м. Тонс и вышележащей свиты горы Перешеек верхами среднего – поздним эоценом (Крашенинников и др., 1988; McDougall, 2008).

Свита горы Перешеек общей мощностью около 80 м представлена светло-серыми

алевролитами и аргиллитами с крупными каравеобразными известковистыми стяжениями, галькой и гравием, обильными раковинами ацилл и иолдий. К верхней части свиты горы Перешеек приурочен горизонт светло-серых тонкослоистых слабокремнистых аргиллитов с массовыми скоплениями остатков макруросов *Coryphaenoides karaginensis* Grechina, 1973 (Гречина, 1973), костных остатков и отолигов сельдевых рыб *Clupeidae* gen. et sp. indet., мерлузовых *Merlucciidae* gen. et sp. indet., алепизавровых *Alepisauroides* indet., скумбриевиных *Scombroidei* gen. et sp. indet., морских слизней *Liparidae* gen. et sp. indet., камбаловых *Pleuronectidae* gen. et sp. indet., а в слое сизо-серых крупнослоистых алевролитов мощностью около 10 м были найдены остатки эласмобранхий *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. (описываемый в данной работе), *Deania* sp., *Centrophorus* sp., *Somniosus* sp., *Squaliodalatias* sp., *Keasius* sp. (Назаркин, Малышкина, 2020). Среди фораминифер свиты горы Перешеек наиболее типичны *Alabamina kernensis kernensis*, *A.k. kamchatica*, *Bulimina sculptilis*, *Nodosaria amchitkaensis* (Серова, 2001). Аналогичный комплекс бентосных фораминифер отмечен в слоях с *Saucasina schwageri* Ильпинского разреза Камчатки, в верхней части зоны *Plectofrondicularia packardii*–*Bulimina ezoensis* формации Поронаи о-ва Хоккайдо, в зоне *Plectofrondicularia packardii*–*Bulimina schwageri* формации Ецуяма Северного Кюсю (Япония) и формаций верхней части наризийского яруса и рефуджийского яруса Калифорнийской шкалы, что соответствует верхам среднего – верхнему эоцену (бартон–приабон) Международной стратиграфической шкалы (Крашенинников и др., 1988; Серова, 2001; McDougall, 2008).

Ильхатунская свита без видимого несогласия залегает на отложениях свиты горы Перешеек. Свита состоит из трех пачек: песчано-гравелитовой (до 350 м), алевролитовой (до 250 м) и песчано-аргиллитовой (до 300 м). Общая мощность около 900 м. В прослоях алевролитов обычны известковистые стяжения, примесь отполированной гальки и гравия и многочисленные раковины двустворчатых моллюсков с преобладанием иолдий. Комплекс фораминифер содержит *Cibicides coalingensis*, *C. pseudoungerianus* и другие формы, типичные для нижнеолигоценых отложений Японии, Калифорнии и Предкарпатья (Крашенинников и др., 1988).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

Образец был найден одним из авторов (МН) в 2019 г. в отложениях свиты горы Перешеек, обнажающихся в береговом обрыве в юго-восточной части о-ва Карагинский (рис. 1). Координаты местонахождения: 58°34'47"N, 163°35'57"E.

Образец был отпрепарирован в лаборатории ихтиологии Зоологического ин-та РАН (ЗИН РАН). Снимки были получены с помощью сканирующего электронного микроскопа в Центре коллективного пользования Ин-та геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН (ЦКП ИГГ УрО РАН) "Геоаналитик", договор № 075-15-2021-680. Зуб хранится в палеоихтиологической коллекции ЗИН РАН, ЗИН № 599п.

Для морфологического описания применялась терминология Ф. Пфайла (Pfeil, 1983) с модификациями (рис. 2). Использована система группы А. Каппетты (Cappetta, 2012).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ОТРЯД HEXANCHIFORMES

ПОДОТРЯД CHLAMYDOSELACHOIDEI

СЕМЕЙСТВО CHLAMYDOSELACHIDAE GARMAN, 1884

Род *Chlamydoselachus* Garman, 1884

Типовой вид – *Chlamydoselachus anguineus* Garman, 1884; плиоцен–ныне.

Замечания. До недавнего времени род включал в себя два современных вида – *C. anguineus* и *C. africana*, а также около десяти ископаемых видов. В недавнее время род был разделен на собственно *Chlamydoselachus* и *Rolfodon* (Cappetta et al., 2021). К роду *Chlamydoselachus* были отнесены виды, обладающие зубами с тонкими, изящно изогнутыми коронками, гладким или слегка орнаментированным на лабиальной стороне энамеллоидом, лабиолингвально удлиненным корнем с глубокой медиолингвальной вырезкой и без продольных гребней на лингвальной поверхности

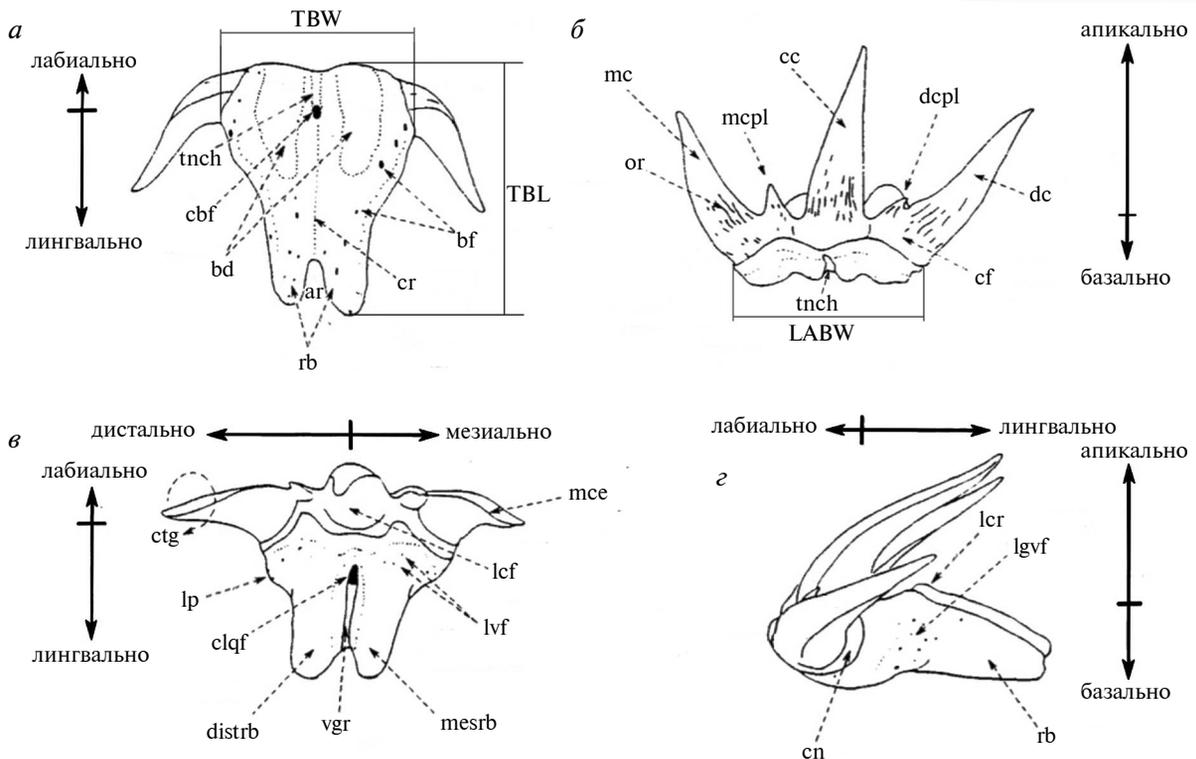


Рис. 2. Терминология морфологии зуба плащеносной акулы (по: Pfeil, 1983, с изменениями и дополнениями): *a* – базальный, *б* – лабиальный, *в* – окклюзионный и *г* – латеральный виды. Обозначения: *arg* – вырезка корня, *bd* – базальная впадина, *bvf* – базальные васкулярные отверстия второго порядка, *cbf* – центральное базальное отверстие, *cc* – центральная вершина, *cf* – основание коронки, *clgf* – центральное лингвальное отверстие, *cn* – шейка коронки, *cr* – центральный гребень, *ctg* – коронарный разворот, *dc* – дистальная вершина, *dce* – дистальный режущий край, *dcpl* – дистальный зубец, *distrb* – дистальная ветвь корня, *lcr* – лингвальные гребни, *lgvf* – лингвальные отверстия васкулярных каналов второго порядка, *lp* – латеральный выступ, *mc* – мезиальная вершина, *mcpl* – мезиальный зубец, *mesrb* – мезиальная ветвь корня, *rb* – ветви корня, *tnch* – поперечный желобок, *vgg* – васкулярная борозда. Промеры: *LABW* – лингвальная ширина корня; *TBL* – общая длина корня; *TBW* – общая ширина корня.

корня. Зубы видов, отнесенных к *Rolfodon*, отличаются прямыми и крепкими вершинами коронки, резко скульптурированным энамелоидом на лингвальной и лабиальной стороне, развитым в ширину сильнее, чем в длину корнем с короткими ветвями и парой хорошо развитых гребней на лингвальной поверхности корня. Последующие исследования показали, что лингвальные гребни, развитые в разной степени, иногда могут присутствовать и у *Chlamydoselachus* (Feichtinger et al., 2023; данная работа), но они не такие четкие, как у *Rolfodon*.

Таким образом, в морфологии описываемого зуба преобладают признаки *Chlamydoselachus*, но имеются и некоторые черты *Rolfodon*. К характеристикам *Chlamydoselachus* относятся характер орнамента энамелоида, сильный лингвальный изгиб боковых вершин, сравнительно длинные ветви корня, широкие промежутки между вершинами коронки. Корень, сильнее развитый в ширину, чем в длину, и наличие плавных лабио-лингвальных гребней сближает данный зуб с представителями *Rolfodon*.

Chlamydoselachus kamchaticus Malyshkina et Nazarkin, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–8

Вид назван по п-ову Камчатка.

Голотип – экз. ЗИН, № 599п; Северо-Восточная Камчатка, юго-восточное побережье о-ва Карагинский; верхний эоцен, свита горы Перешеек.

Описание. Коронка зуба состоит из трех основных вершин (центральная обломана приблизительно на половине высоты) и двух небольших промежуточных вершинок между центральной и боковыми вершинами. При взгляде с лабиальной стороны (табл. VI, фиг. 1, 5) центральная вершина вертикальная, боковые вершины прямые, сильно отклонены в стороны от центральной и отделены от нее промежутками, равными по ширине около 1/3 ширины основания центральной вершины. В этих промежутках расположены по одному небольшому промежуточному зубцу с отчетливыми режущими кромками. Дистальный промежуточный зубец заметно уже и ниже мезиального. При взгляде сбоку (табл. VI, фиг. 2, 6) сохранившаяся часть центральной вершины почти вертикальная, слегка изогнута лингвально. Мезиальная и дистальная вершины сильно наклонены лингвально, имеют легкий сигмовидный изгиб. Коронарный поворот (рис. 2, в) незначительный. Лабиальная поверхность всех вершин покрыта редкими восходящими анастомозирующими складками

энамелоида, доходящими в основной массе до 1/2–2/3 высоты коронки. Лингвальная поверхность гладкая. Боковые вершины в нижней части слегка вздутые, из-за чего лабиальная поверхность в нижней части выпуклая, в верхней части – более плоская. Режущий край полный. Шейка отчетливая, высокая, вогнутая (табл. VI, фиг. 2, 6).

Корень очень широкий, его ширина без учета ветвей вдвое превышает длину (табл. VI, фиг. 3, 7). Расширяясь медиально и дистально, корень образует крупные угловатые латеральные выступы. Ветви корня длинные, параллельные, сжатые с боков, разделены широкой поперечной вырезкой U-образной формы. Имеются плавные лабиолингвальные гребни. Центральное васкулярное отверстие крупное, расположено в глубине широкой, глубокой и короткой центральной борозды на лингвальной поверхности корня.

Базальная поверхность корня почти плоская, имеет плавный, но отчетливый рельеф (табл. VI, фиг. 4, 8). Дистальная и мезиальная базальные впадины узкие, пересекают весь корень в лабиолингвальном направлении; центральный гребень слабо выражен. Базальные васкулярные отверстия отмечаются по всей базальной поверхности корня и ветвей, особенно на выпуклых частях, образуя слегка выемчатую поверхность.

Размеры в мм (рис. 2, а, б): TBW = 10.2, LABW = 8.5, TBL = 8.3.

Сравнение. От всех известных видов рода *Chlamydoselachus* новый вид отличается более крупными размерами, мезио-дистально расширенным корнем, наличием угловатых латеральных выступов корня, а также широкой и глубокой U-образной вырезкой корня. Помимо этого, можно выделить ряд индивидуальных отличий *S. kamchaticus* sp. nov. от остальных представителей рода.

От *S. anguineus* и *S. africana* новый вид отличается длинными ветвями корня и более массивными вершинами коронки. От *S. balli* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 отличается менее выраженным лирообразным изгибом боковых вершин, разным углом лингвального отклонения центральной и боковых вершин, орнаментированным энамелоидом. От *S. garmani* Welton in Pfeil, 1983 отличается сильнее отогнутыми лингвально боковыми вершинами и более длинными ветвями корня. От *S. gracilis* Antunes et Cappetta, 2002 отличается в большей степени орнаментированной коронкой. От *S. lawleyi* Davis,

1887 новый вид отличается более толстыми вершинами.

Замечания. Несмотря на несомненную принадлежность описываемого здесь вида к роду *Chlamydoselachus*, такой признак, как расширенный корень и наличие лингвальных гребней, сближает его с родом *Rolfodon*. Анализ морфологических признаков зубов, представленных в литературе, показывает, что четкие границы между этими двумя родами не всегда возможно провести. *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. демонстрирует весьма сильное сходство с *Rolfodon bracheri* (Pfeil, 1983), отличаясь от него более загнутыми лингвально боковыми вершинами коронки, сочетанием более острых латеральных выступов и более узких и длинных ветвей, а также значительно более широкой и U-образной вырезкой корня, тогда как у *R. bracheri* вырезка узкая и V-образная, вершины коронки дальше отстоят друг от друга, латеральные выступы корня более сглаженные. От остальных видов рода *Rolfodon* новый вид отличается в значительной степени. Так, от *R. fiedleri* (Pfeil, 1983) отличия заключаются в более сильном лингвальном изгибе боковых вершин, присутствию промежуточных вершинок, наличии складок энамелоида только на лабиальной стороне коронки, широкой и глубокой вырезке корня, длинных ветвях корня, более крупных базальных впадинах, а также расположении центрального лингвального отверстия близко к вырезке корня. От *R. goliathi* (Antunes et Cappetta, 2002) новый вид отличается более мелкими размерами зуба, тонкими изогнутыми коронками, расставленными вершинами и орнаментированным энамелоидом. От *R. keyesi* (Mannering et Hiller, 2008) отличается более тонкими и сильнее загнутыми лингвально вершинами коронки с орнаментированным энамелоидом, наличием промежуточных зубцов и более широким корнем. От *R. landinii* (Carrillo-Briceño, Aguilera et Rodriguez, 2014) новый вид отличается широко расставленными вершинами, присутствием промежуточных зубцов, орнаментированной коронкой, отсутствием коронарного разворота. От *R. ludvigseni* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 отличается большей степенью отклонения назад боковых вершин, отсутствием краевых и присутствием промежуточных зубцов, широкой U-образной вырезкой корня и более длинными ветвями, выраженными латеральными выступами корня, более длинными ребрышками на лабиальной стороне коронки, хорошо выраженными базальными депрессиями корня. От *R. tatere* (Consoli, 2008) отличается расставленными,

загнутыми лингвально вершинами с орнаментированной лабиальной поверхностью, наличием интермедиальных вершинок, более широким корнем с менее выраженными гребнями и более длинными ветвями. От *R. thomsoni* (Richter et Ward, 1990) отличается более тонкими, сильнее отогнутыми лингвально и сильнее отстоящими друг от друга вершинами коронки, орнаментированными лишь с лабиальной стороны, корнем с менее выраженными лингвальными гребнями, более глубокой вырезкой и длинными ветвями, наличием латеральных выступов. От *R. tobleri* Leriche, 1929 отличается скульптурированным энамелоидом, большей шириной корня, менее высокими промежуточными зубцами.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение плащеносных акул

Находки ископаемых плащеносных акул редки, как правило, единичны, и приурочены только к глубоководным отложениям. Поэтому известное географическое и стратиграфическое распространение плащеносных акул характеризуется неравномерностью и мозаичностью (рис. 3, 4). Многие виды отмечены лишь в типовом местонахождении, как, например, единственный вид рода *Dykeius*, *D. garthi*, известный только из типового местонахождения в верхнем кампане Британской Колумбии (Cappetta et al., 2021).

Наиболее древние описанные находки рода *Rolfodon* происходят из верхнего турона, а наибольшего разнообразия этот род, существовавший вплоть до позднего миоцена, достиг в конце мелового периода. Из верхнего турона—коньяка и сантона Северной Японии, из сантона Юго-Западной и маастрихта Центральной Японии в открытой номенклатуре по единичным зубам было описано пять форм *Rolfodon* sp. (Goto, 2004). Среди них зуб, описанный М. Гото (Goto, 2004) из маастрихта окрестностей Осаки, вероятно, относится к *R. cf. thomsoni*. Зубы рода *Rolfodon* были найдены в верхнем кампане Британской Колумбии, Канада (*R. ludvigseni*), в верхнем кампане — нижнем маастрихте басс. Конго (*R. goliathi*), в верхнем сантоне — кампане Антарктики (*R. thomsoni*). В пограничных маастрихт—датских отложениях Австрии отмечены зубы *Rolfodon* sp. (Feichtinger et al., 2024). Из датских отложений Новой Зеландии были описаны *R. keyesi* и *R. tatere*, последний также найден на о-ве Сеймур в Антарктике на

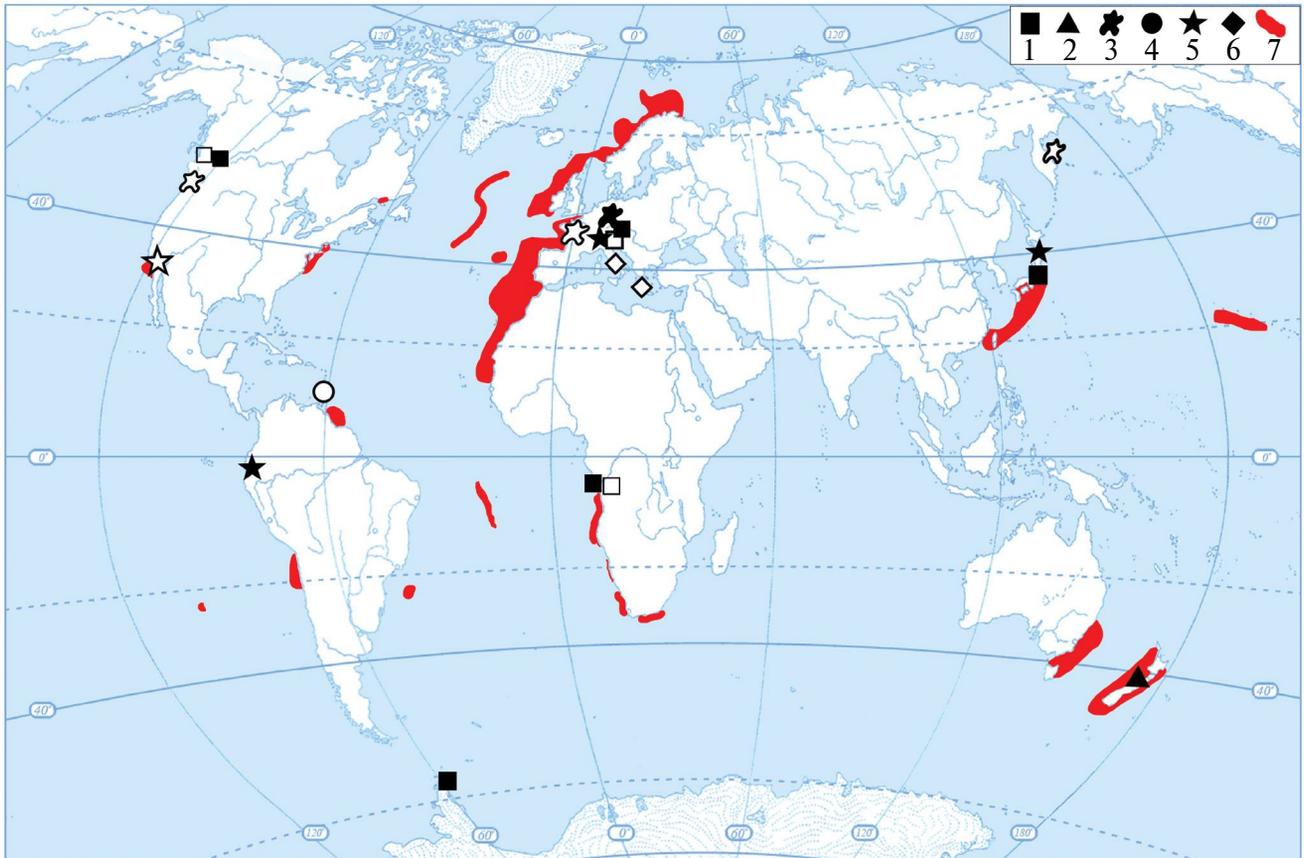


Рис. 3. Географическое и хронологическое распространение находок плащеносных акул. Ископаемые находки *Chlamydoselachus* показаны белыми значками, находки *Rolfodon* – черными значками. Ссылки на ископаемые находки приводятся в тексте. Современное распространение рода *Chlamydoselachus* показано красным цветом, приводится по: Ebert et al., 2021. Обозначения: 1 – мел, 2 – палеоцен, 3 – эоцен, 4 – олигоцен, 5 – миоцен, 6 – плиоцен, 7 – современность.

границе маастрихта и дания (Otero et al., 2014). Эоценовые ролфодоны известны в Европе: из верхнего лютета Австрии (*R. fiedleri*) и из пограничных ипр–лютетских отложений Дании [необычно мелкий зуб *R. cf. fiedleri* (Carlsen, Cunu, 2014)]. Широким распространением отличается раннемиоценовый вид *R. bracheri*, отмеченный в Австрии (Pfeil, 1983), Юго-Западной Германии (Höltke et al., 2023) и Японии (Goto, 2004; Takakuwa, 2006). Из средне–верхнемиоценовых отложений Эквадора описан *R. landinii* (Carrillo-Briceño et al., 2014). В более молодых отложениях этот род уже не встречается.

Наиболее древние находки *Chlamydoselachus* – это *C. gracilis* из верхнего кампана – нижнего маастрихта басс. Конго (Antunes, Cappelletta, 2002) и *C. balli* из кампана Британской Колумбии (Cappelletta et al., 2021). Очень маленький зуб *Chlamydoselachus* sp. отмечен в верхнемаастрихтских отложениях Австрии (Feichtinger et al., 2023). Палеоценовые представители рода к настоящему моменту не известны. В ипрских

отложениях на побережье штата Вашингтон найден *Chlamydoselachus* sp. (J. Goedert, перс. сообщ., 2023 г.). Зубы двух форм *Chlamydoselachus* sp., также очень маленькие (LABW 0.7–1.9 мм), найдены в среднем лютете – нижнем бартоне Франции (Adnet, 2006). В нижнем миоцене [возможно, в верхнем олигоцене (Cappelletta, 2012)] о-ва Тринити (Вест-Индия) был найден *C. tobleri* (Leriche, 1929). Из нижнего миоцена Калифорнии известен *C. garmani* (Pfeil, 1983). В нескольких плиоценовых местонахождениях Италии были найдены изящные зубы *C. lawleyi* (Davis, 1887; Pfeil, 1983; Cigala-Fulgosi et al., 2009). Находка зуба *C. lawleyi* указана также для миоцена Японии (Nishimatsu, Ujihara, 2019), но очевидно, что изображенный в этой работе экземпляр относится к *Rolfodon* sp. Один из двух современных видов плащеносной акулы, *C. anguineus*, известен начиная с плиоцена – его зубы были обнаружены в плиоценовых отложениях басс. Средиземного моря (Marsili, 2008).

Система	Отдел	Ярус	Chlamydoselachus	Rolfodon	Dykeius		
Неоген	Плиоцен	Современность	anguineus/ Атлантика, Пацифика africana/ЮЗ Африка				
		Пьяченце	anguineus/Италия				
		Занклий	lawleyi/Италия, Крит	sp./Япония			
	Миоцен	Мессиний			sp./Япония		
		Тортон					
		Серравал			landini/Эквадор		
		Ланг					
		Бурдигал Аквитан	tobleri/Индия garmani/Калифорния sp./Япония	bracheri/Австрия, Германия, Япония			
	Олигоцен	Хатт					
		Рюпель					
		Приабон	kamchaticus/Камчатка				
		Эоцен	Бартон		sp./Франция	fiedleri/Австрия	
			Лютет				
			Ипр		sp./Вашингтон	cf. fiedleri/Дания	
	Палиоцен	Танет					
Зеландий							
Даний				tatere/Н. Зеландия keyesi/Н. Зеландия			
Мел	Верхний	Маастрихт	sp./Япония	thomsoni/Антарктика cf. thomsoni/Япония sp./Япония			
		Кампан	balli/Брит. Колумбия gracilis/Ангола	goliathi/Ангола ludvigseni/Брит. Колумбия sp./Япония	garethi/ Брит. Колумбия		
		Турон-сантон		sp./Япония			

Рис. 4. Стратиграфическое и географическое распространение находок плащеносных акул. Ссылки на ископаемые находки приводятся в тексте.

Описанный в настоящей статье новый вид является третьим палеогеновым представителем рода и единственным его представителем этого возраста в тихоокеанском регионе. Он представляет собой самую северную находку ископаемых хламидоселяхий. Место находки нового вида расположено примерно на 20° широты севернее современного ареала семейства в Тихом океане, ограниченного на севере о-вом Хоккайдо (Ebert et al., 2021; рис. 3). Это может свидетельствовать о существенно более теплых условиях, существовавших в позднем эоцене в районе Восточной Камчатки. Осадки свиты горы Перешеек накапливались в условиях распространения крупной

трансгрессии, которая фиксируется по структуре отложений на всем северо-западе Тихого океана (Серова, 2001). Вероятно, углубление морских бассейнов также могло способствовать расселению в них плащеносных акул.

Особенности морфологии и предполагаемые размеры

Крупным размером зуба *C. kamchaticus* sp. nov. сходен с позднемиоценовыми *Rolfodon ludvigseni* и *R. goliathi*. Зубы всех известных видов рода *Chlamydoselachus* значительно мельче. Оценить размеры нового вида можно по соотношению

размера зуба и длины тела рыбы на примере современного *S. anguineus*, поскольку по этому виду имеются доступные данные по размерам рыбы и зубов. Представители данного вида в среднем достигают длины 118–150 см, максимальные зафиксированные размеры 156 см для самцов и 196 см для самок; представители *S. africana* мельче, около 1 м в длину (Ebert et al., 2021). Учитывая различную степень сохранности зубов (наиболее тонкие части зуба, такие как коронки и ветви корня, оказываются обломанными), а также ракурсы, в которых чаще всего иллюстрируются ископаемые зубы акул, для сравнительных вычислений удобнее всего использовать параметр LABW (лабиальная ширина основания; рис. 2, б), который отражает одновременно размер и корня, и коронки (ширину ее основания). Параметр TBW (рис. 2, а) для этих целей, на наш взгляд, подходит меньше, т.к. он включает в себя дополнительные латеральные расширения корня, которые развиты далеко не у всех видов, а значит, в меньшей степени отражает размеры зуба. Так, у зубов *S. anguineus* LABW и TBW различаются совсем незначительно. Для сравнения были взяты изображения зубных рядов и отдельных зубов *S. anguineus* с указанием длины рыбы (Herman et al., 1993; Nakagawa, 2024). Наиболее крупные зубы находятся в первых шести сериях. У зуба самки *S. anguineus* длиной 128 см LABW равно 3.4 мм, у зуба самца длиной 136 см максимальный размер LABW составляет 3.5 мм (Nakagawa, 2024). Соответственно, для зуба *S. kamchaticus* sp. nov. с LABW 8.5 мм минимальная длина тела может быть оценена в 320–330 см, если предположить, что данный зуб происходит из переднебоковых зубных серий, содержащих самые крупные зубы. Если же зуб принадлежал боковой серии, где располагаются зубы меньших размеров, то длина тела *S. kamchaticus* sp. nov. может быть больше и достигать 360–396 см. У самки длиной 125 см длина LABW достигает 2.7–2.8 мм у изображенных трех зубов второй передней серии (Herman et al., 1993); соответственно, расчет длины тела по описываемому зубу *S. kamchaticus* sp. nov. дает около 380 см. Такой же результат дает использование в расчетах параметра TBW (3.7 мм у наиболее крупных зубов самца длиной 136 см, 3.3 мм у зубов самки длиной 128 см и 10.2 мм у зуба *S. kamchaticus* sp. nov.). Таким образом, размеры *S. kamchaticus* sp. nov. могли в два–три раза превышать размер современных плащеносных акул. Вычисления через прямую пропорцию не претендуют на абсолютную точность, поскольку не учитывают возможную аллометрию.

Однако в настоящее время это единственный способ оценить размеры ископаемой акулы. Для повышения достоверности расчетов необходимо изучение размерных серий современных плащеносных акул.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Chlamydoselachus kamchaticus sp. nov. является, вероятно, самым крупным представителем не только рода *Chlamydoselachus*, но и одной из самых крупных плащеносных акул в целом. Очевидно, большие размеры позволяли этому виду существенно расширить спектр жертв, в который должны были входить и организмы более крупных размерных классов, чем те, что встречаются в спектре жертв современных плащеносных акул.

Редкость находок современных представителей семейства не позволяет достоверно оценить факторы, препятствующие их проникновению в бореальные широты Тихого океана. Тем не менее, данные об их распространении в Северной Атлантике (рис. 3) дают основание полагать, что главным лимитирующим фактором является придонная температура, а распространение плащеносных акул вплоть до полярных широт здесь связано с мощным переносом тепла от экваториальных вод на север течением Гольфстрим. Находка на о-ве Карагинском позволяет, таким образом, предположить существование гораздо более теплых, чем современные, условий на севере Тихого океана в позднем эоцене. Это могло быть локальным явлением, вызванным наличием крупных меридиональных течений, или результатом более равномерного распределения тепла в масштабах всей планеты.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование финансировалось за счет бюджетов Зоологического института Российской академии наук (исследовательская тема № 122031100285-3) и Института геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого Уральского отделения Российской академии наук (исследовательская тема № 123011800010-5) в равных долях. Дополнительные гранты на проведение или руководство работ данным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гречина Н.И.* Новый вид *Coelacanthoides* (Teleostei) из олигоцена Камчатки // Палеонтол. журн. 1973. № 1. С. 116–118.
- Крашенинников В.А., Серова М.Я., Басов И.А.* Стратиграфия и планктонные фораминиферы палеогена высоких широт Тихого океана М.: Наука, 1988. 120 с.
- Назаркин М.В., Малышкина Т.П.* Эоценовая ихтиофауна острова Карагинский (Берингово море) // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 2020. С. 261–263.
- Серова М.Я.* Фораминиферы и биостратиграфия верхнего палеогена Северной Пацифики. М.: Наука, 2001. 215 с.
- Серова М.Я., Борзунова Г.П., Шаниро М.Н.* Палеоген южной части острова Карагинского (Восточная Камчатка) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1975. № 11. С. 73–83.
- Adnet S.* Nouvelles faunes de sélaciens (Elasmobranchii, Neoselachii) de l'Éocène des Landes (Sud-Ouest, France). Implication dans les connaissances des communautés d'eaux profondes // *Palaeo Ichthyologica*. 2006. V. 10. P. 5–128.
- Antunes M.T., Cappetta H.* Sélaciens du Crétacé (Albien-Maastrichtien) d'Angola // *Palaeontogr. Abt. A*. 2002. V. 264. № 5–6. P. 85–146.
- Cappetta H.* Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 2012. 512 p. (Handbook of Paleoichthyology. V. 3E. Chondrichthyes / Ed. Schulze H.P.).
- Cappetta H., Morrison K., Adnet S.* A shark fauna from the Campanian of Hornby Island, British Columbia, Canada: an insight into the diversity of Cretaceous deep-water assemblages // *Hist. Biol.* 2021 (2019). V. 33. № 8. P. 1121–1182.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1681421>
- Carlsen A.W., Cuny G.* A study of the sharks and rays from the Lillebælt Clay (Early–Middle Eocene) of Denmark, and their palaeoecology // *Bull. Geol. Soc. Denm.* 2014. V. 62. P. 39–88. DOI: 10.37570/bgsd-2014-62-04
- Carrillo-Briceño J.D., Aguilera O.A., Rodriguez F.* Fossil Chondrichthyes from the central eastern Pacific Ocean and their paleoceanographic significance // *J. South Amer. Earth Sci.* 2014. V. 51. P. 76–90.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.01.001>
- Cigala-Fulgosi F., Casati S., Orlandini A. et al.* A small fossil fish fauna, rich in *Chlamydoselachus* teeth, from the Late Pliocene of Tuscany (Siena, central Italy) // *Cainoz. Res.* 2009. V. 6. № 1/2. P. 3–23.
- Consoli C.P.* A rare Danian (early Paleocene) *Chlamydoselachus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Takatika Grit, Chatham Islands, New Zealand // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. № 2. P. 285–290.
[https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[285:ardep\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[285:ardep]2.0.co;2)
- Davis J.W.* Note on a fossil species of *Chlamydoselachus* // *Proc. Zool. Soc. London*. 1887. P. 542–544.
- Ebert D.A., Compagno L.J.V.* *Chlamydoselachus africana*, a new species of frilled shark from southern Africa (Chondrichthyes, Hexanchiformes, Chlamydoselachidae) // *Zootaxa*. 2009. V. 2173. P. 1–18.
- Ebert D.A., Dando M., Fowler S.* *Sharks of the World: A Complete Guide*. Prinseton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 2021. 607 p.
<https://doi.org/10.1515/9780691210872>
- Feichtinger I., Pollerspöck J., Harzhauser M. et al.* Shifts in composition of northern Tethyan elasmobranch assemblages during the last millennia of the Cretaceous // *Cret. Res.* 2023. V. 142. P. 105414.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105414>
- Feichtinger I., Pollerspöck J., Harzhauser M. et al.* Elasmobranch assemblages from a bathyal environment spanning the Cretaceous–Paleogene boundary in Austria // *Austrian J. Earth Sci.* 2024. V. 117. № 1. P. 1–11.
<https://doi.org/10.17738/ajes.2024.0001>
- Garman S.* An extraordinary shark // *Bull. Essex Inst.* 1884. V. 16. P. 47–55.
- Goto M.* Tooth remains of chlamydoselachian sharks from Japan and their phylogeny and paleoecology // *Earth Sci. (Chikyu Kagaku)*. 2004. V. 58. № 6. P. 361–374.
- Herman J., Hovestadt-Euler M., Hovestadt D.C.* Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Addendum to Part A, No. 1b: Hexanchiformes – Family: Chlamydoselachidae; No. 5: Order: Heterodontiformes – Family: Heterodontidae; No. 6: Order: Lamniformes – Families: Cetorhinidae, Megachasmidae; Addendum 1 to No. 3: Order: Squaliformes; Addendum 1 to No. 4: Order: Orectolobiformes; General Glossary; Summary Part A // *Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique. Biol.* 1993. V. 63. P. 185–256.
- Höltke O., Salvador R.B., Rasser M.W.* Trophic relationships in the Early Miocene Upper Marine Molasse of Baden-Württemberg, Southwest Germany, with special emphasis on the elasmobranch fauna // *Paleontol. Electron.* 2023. V. 26. № 3. Art. a46.
<https://doi.org/10.26879/1233>
- Leriche M.* Sur une forme nouvelle du genre *Chlamydoselachus* (*C. tobleri*) rejetée par le volcan de boue de Chagonary (île de la Trinité, Petites-Antilles) // *Bull. Soc. Belge Géol. Paléontol. Hydrol.* 1929. V. 38. № 1. P. 55–58.
- Mannering A.A., Hiller N.* An Early Cenozoic neoselachian shark fauna from the southwest Pacific // *Palaeontol.* 2008. V. 51. Pt. 6. P. 1341–1365.
<https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00812.x>
- Marsili S.* Systematic, paleoecologic and paleobiogeographic analysis of the Plio-Pleistocene Mediterranean elasmobranch fauna // *Atti Soc. Toscana Sci. Natur. Ser. A*. 2008. V. 113. P. 81–88.

- McDougall K.* California Cenozoic biostratigraphy – Paleogene. Chapter 4 // Petroleum Systems and Geologic Assessment of Oil and Gas in the San Joaquin Basin Province, California (Geol. Surv. Prof. Pap. 2008. № 1713. P. 1–56).
- Nakagawa F.* 2024. Tokyo Bay Sharks *Chlamydoselachus anguineus* Garman, 1884. Ver. 2.0. <http://naka.na.coocan.jp/tokyorabuka2.html> (обращение 25.05.2024)
- Nishimatsu K., Ujihara A.* A new deep-sea shark *Scymnodalatis kazenobon* (Squaliformes, Somniosidae) from the Miocene Yatsuo Group in central Japan // *Paleontol. Res.* 2019. V. 23. № 1. P. 23–29. <https://doi.org/10.2517/2018PR006>
- Otero R.A., Gutstein C.S., Vargas A. et al.* New chondrichthyans from the Upper Cretaceous (Campanian–Maastrichtian) of Seymour and James Ross islands, Antarctica // *J. Paleontol.* 2014. V. 88. № 3. P. 411–420. <https://doi.org/10.1666/13-041>
- Pfeil F.H.* Zahnmorphologische Untersuchungen an rezenten und fossilen Haien der Ordnungen Chlamydoselachiformes und Echinorhiniformes // *Palaeo Ichthyologica.* 1983. V. 1. P. 1–315.
- Richter M., Ward D.J.* Fish remains from the Santa Marta Formation (Late Cretaceous) of James Ross Island, Antarctica // *Antarct. Sci.* 1990. V. 2. № 1. P. 67–76. <https://doi.org/10.1017/S0954102090000074>
- Sepkoski J.J.* A compendium of fossil marine animal genera // *Bull. Amer. Paleontol.* 2002. V. 363. P. 1–560.
- Takakuwa Y.* A deep-sea shark assemblage from the Miocene in southwest of Gunma Prefecture, central Japan and the biogeographical significance // *Fossils. Palaeontol. Soc. Japan.* 2006. V. 81. P. 24–44.
- Yabumoto Y., Uyeno T.* Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan // *Island Arc.* 1994. V. 3. № 4. P. 255–269. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1738.1994.tb00115.x>

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–8. *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov., голотип ЗИН, № 599п (1–4 – СЭМ фотографии, 5–8 – прорисовки): 1, 5 – лабиальный вид; 2, 6 – латеральный вид; 3, 7 – окклюзионный вид; 4, 8 – базальный вид; Камчатка, о-в Карагинский; верхний эоцен. Масштабная линейка 5 мм.

Friiled Sharks (Hexanchiformes, Chlamydoselachidae): New Data on Diversity and Distribution

T. P. Malyshkina¹, M. V. Nazarkin²

¹*Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, Urals Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620151 Russia*

²*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*

Findings of friiled sharks, both fossil and modern, are very rare, which is primarily due to their deep-sea lifestyle. A tooth of friiled shark *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. was found in the Upper Eocene sediments of the Isthmus Mountain Formation on Karaginsky Island (Bering Sea, off northeastern Kamchatka). The large size of the tooth suggests a fish size close to the maximum for the genus, more than twice the size of modern *Chlamydoselachus*. This find is the northernmost for fossil friiled sharks and is located 20° to North of the modern northern limit of the genus' distribution in the Pacific Ocean. This may indicate a climate warmer than modern in the region of Eastern Kamchatka in the late Eocene.

Keywords: friiled shark, *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov., Pacific Ocean, late Eocene, Far East, diversity, distribution

