

УДК 567.31:551.734(470)

НОВАЯ ФЕБОДОНТИДНАЯ АКУЛА ИЗ ДЕВОНА УРАЛА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ РОДА PHOEBODUS

© 2021 г. А. О. Иванов^{a, b, *}

^aСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: IvanovA-Paleo@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 24.09.2020 г.

Из отложений среднего и верхнего девона Среднего и Южного Урала описывается новый вид фебодонтидных хрящевых рыб *Phoebodus curvatus*. Зубы нового вида отличаются от зубов других видов этого рода очень длинными, лингвально изогнутыми боковыми вершинами, узким лабиобазальным отростком, выступающим за лабиальный край. Проведен анализ распространения всех известных видов *Phoebodus*. Изменен объем пяти фебодонтидных зон. Две радиации видов отмечаются в позднем фране и в среднем–позднем фамене.

Ключевые слова: Хрящевые рыбы, Phoebodontidae, новый вид, зубы, девон, Урал, фебодонтидные зоны

DOI: 10.31857/S0031031X21030090

ВВЕДЕНИЕ

Фебодонтидные хрящевые рыбы (отряд Phoebodontiformes) – одна из самых широко распространенных групп хрящевых рыб в позднем девоне. В данный отряд включено три рода: *Diademodus* Harris, 1951, *Phoebodus* St. John et Worthen, 1875 и *Thrinacodus* St. John et Worthen, 1875 (Ginter et al., 2010). Остатки фебодонтид в основном представлены изолированными зубами, но почти полный скелет *Thrinacodus* обнаружен в нижнекаменноугольных отложениях известного местонахождения Бер-Галч в Монтане, США (Grogan, Lund, 2008). Недавно скелет нового вида *Phoebodus saidselachus* найден в среднем фамене Марокко (Frey et al., 2019). Зубы акул, относящихся к 13 видам рода *Phoebodus*, встречены в морских отложениях живет–фаменского интервала многих регионов мира. Широкое распространение этих видов было использовано в предложенной фебодонтидной зональной шкале (Ginter, Ivanov, 1995, 2000).

Род *Phoebodus*, как и первый описанный его вид *Ph. sophiae* St. John et Worthen, были установлены по материалу из живетских отложений Айовы, США (St. John, Worthen, 1875). На протяжении достаточно продолжительного периода к этому роду относили зубы с тремя вершинами, почти равными по высоте, но, как выяснилось позже, некоторые из них к фебодонтидам не относятся (Ginter et al., 2010). Первая ревизия фебодонтид

(Ginter, Ivanov, 1992) позволила пересмотреть видовой состав рода, установить три новых вида и три неназванных таксона: *Phoebodus* sp. A, Ph. sp. B и Ph. sp. C. Два первых были позже описаны, как *Ph. latus* Ginter et Ivanov и *Ph. typicus* Ginter et Ivanov (Ginter, Ivanov, 1995). Ph. sp. C так и остался неописанным в качестве нового вида, несмотря на то, что его определяли в Австралии и Кузнецком бассейне (Trinajstić, George, 2009; Иванов, Родина, 2010), помимо тех местонахождений на Южном Урале и в Свентокшиских горах, где он был впервые отмечен. В предлагаемой работе описывается этот таксон, как новый вид, на основе ранее известных и новых экземпляров из живетских и франских отложений Среднего и Южного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Зубы нового вида рода *Phoebodus* обнаружены в нескольких местонахождениях на Среднем и Южном Урале. На Среднем Урале они найдены в двух местонахождениях – Покровское (рис. 1, б) и Кривой рог (рис. 1, а). Первое местонахождение находится в окрестностях с. Покровское на р. Бобровка (левый приток р. Ирбит), в 10 км к западу от г. Артемовский, Свердловская обл. Обнажения живетских и франских отложений расположены по обоим берегам р. Бобровки на протяжении более 2 км (Наседкина, Бороздина, 1999;

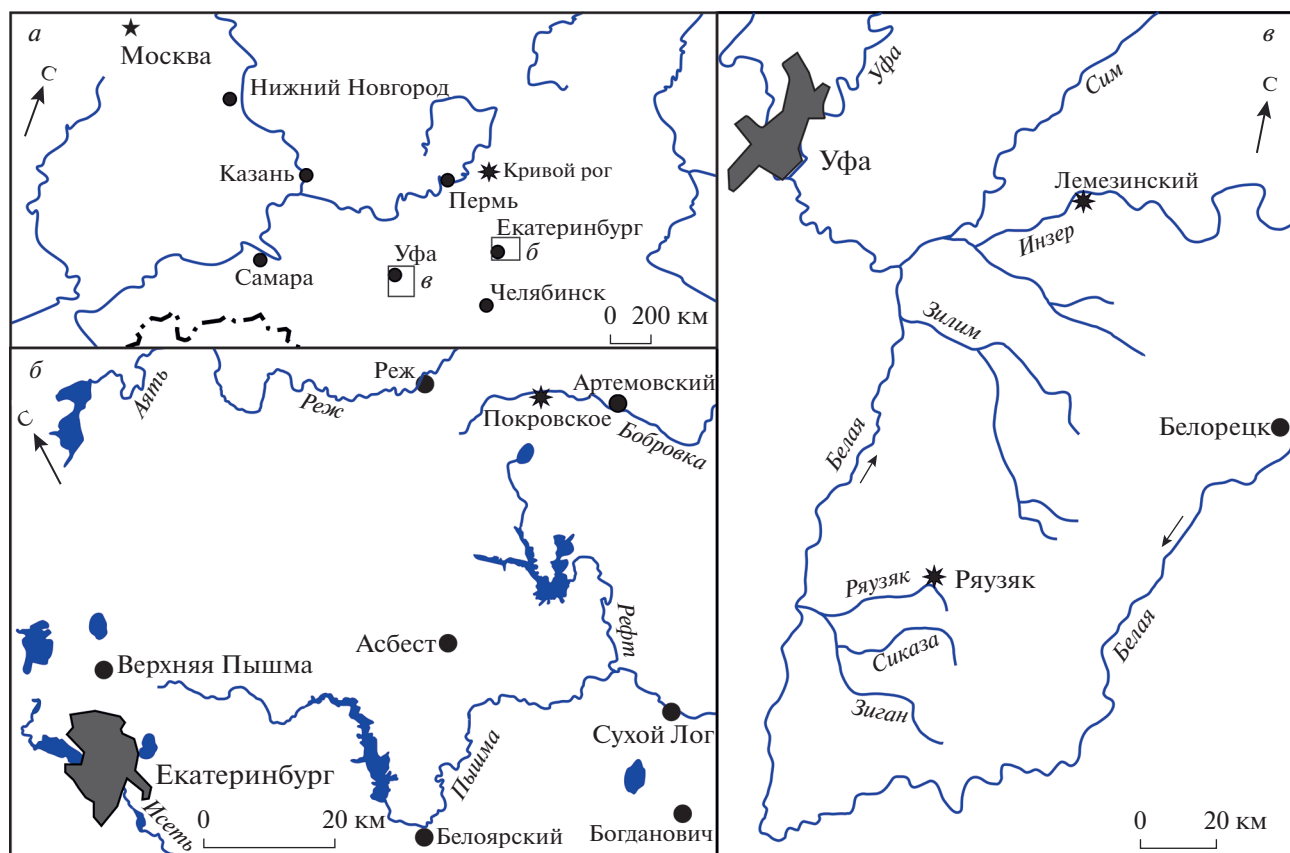


Рис. 1. Расположение изученных районов (а) и местонахождений нового вида в Свердловской области (б) и Башкортостане (в).

Бикбаев и др., 2014). Отложения высотинского горизонта среднего и верхнего живета представлены песчанистыми известняками с прослоями глин, а породы бродовского горизонта нижнего франа (возможно, и верхов живета) включают в себя неслоистые и массивные рифогенные известняки (Бикбаев и др., 2013). Кроме остатков разнообразных беспозвоночных, в местонахождении встречены микроостатки рыб: зубы *Phoebodus fastigatus* Ginter et Ivanov, *Ph. latus* Ginter et Ivanov и нового вида, разнообразные чешуи хрящевых, чешуи акантод, фрагменты пластинок пттиктодонтидных плакодерм, зубы струнииформных саркоптеригий, зубы и чешуи лучеперых. Данные о присутствии зубов *Omalodus* sp. в этом местонахождении ошибочны (Бикбаев и др., 2014): омалодонтиды никогда не были найдены на Урале. Новый вид установлен в двух обнажениях в верхней части высотинского горизонта и нижней части бродовского горизонта, в интервале конодонтовых зон *disparilis* – *falsiovalis* (Бикбаев и др., 2014).

Местонахождение Кривой рог расположено на левом берегу р. Вильвы, в 2 км к юго-востоку от г. Гремячинска, Пермский край (рис. 1, а). Здесь в карбонатных отложениях мендымского горизон-

та верхнего франа, соответствующего конодонтовой зоне Lower rhenana, найдены зубы нового вида, а также *Phoebodus bifurcatus* Ginter et Ivanov, *Ph. latus* Ginter et Ivanov, фрагменты пластинок пттиктодонтид и артродир, зубы струнииформов.

На Южном Урале новый вид встречен в двух местонахождениях Башкортостана – Лемезинский и Рязуяк (рис. 1, в). Лемезинский находится на левом берегу р. Инзер, у бывшего пос. Лемезинский, в 4 км к север-северо-западу от д. Габдюково. Отложения мендымского горизонта верхнего франа (соответствующие интервалу конодонтовой зоны Lower rhenana), где встречен новый таксон, представлены толщей переслаивания тонкоплитчатых битуминозных и толстоплитчатых пелитоморфных известняков с прослоями углисто-глинистых сланцев (Маслов и др., 2019). Помимо нового вида, комплекс ихтиофауны из этого местонахождения включает в себя хрящевых *Phoebodus bifurcatus* Ginter et Ivanov, *Protacrodontidae* indet., акантод и лучеперых.

Местонахождение Рязуяк расположено на правом берегу р. Рязуяк, в 5 км выше д. Саргаево. Зубы описываемого вида обнаружены здесь в верхнефранских отложениях аскынского гори-

зонта, в интервале, соответствующем конодонтовой зоне Upper ghenana, и представленном органическими и массивными пелитоморфными известняками с обильной фауной беспозвоночных (Artyushkova et al., 2011). Ихтиофауна этого интервала включает в себя зубы хрящевых *Phoebodus bifurcatus* Ginter et Ivanov, *Ph. latus* Ginter et Ivanov, *Ph. aff. fastigatus* Ginter et Ivanov, *Cladodoides* sp., *Protacrodus* sp., чешуи хрящевых, акантод и палеонисков.

Зубы нового вида различной сохранности, часто с обломанными вершинами, без повреждений наружной поверхности, но несколько экземпляров из местонахождения Покровское несут следы биоэрозии на поверхности коронки (табл. XII, фиг. 3; см. вклейку).

Фотографии выполнены на сканирующих электронных микроскопах JEOL JSM-T300, Cambridge CamScan-4 и TescanVEGA-II XMU в ресурсном центре “Геомодель” Научного парка Санкт-Петербургского государственного ун-та (СПбГУ) и в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН. Для изучения внутреннего строения зубов нового вида использовался рентгеновский микротомограф Skyscan 1172 ресурсного центра “Рентгенодифракционные методы исследования” Научного парка СПбГУ. Сканирование производилось с использованием следующих параметров: фильтр Al, напряжение 80–100 кВ, сила тока 100–124 мкА, шаг вращения 0.4°. Полученные микротомографические данные были обработаны с помощью компьютерных программ NRecon, DataViewer, CTVOX, CTAn. Томографирование трех зубов показало, что васкулярные каналы частично заполнены веществом, близким по химическому составу к фосфату зубов, и из-за низкой контрастности на виртуальной реконструкции прослеживается только часть каналов.

Описанные экземпляры хранятся в Палеонтологическом музее СПбГУ (колл. ПМ СПбГУ №№ 7 и 74).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

К Л А С С CHONDRICHTHYES

ПОДКЛАСС ELASMOBRANCHII

О Т Р Я Д РХОЕБОДОНТИФОРМЕС

СЕМЕЙСТВО РХОЕБОДОНТИДАЕ WILLIAMS IN ZANGERL, 1981

Род *Phoebodus* St. John et Worthen, 1875

Phoebodus curvatus Ivanov, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1–6

Phoebodus sp. C: Ginter, Ivanov, 1992, с. 71–72, фиг. 5 A–C; Trinajstic, George, 2009, с. 651, табл. 1, фиг. 10; Иванов, Родина, 2010, рис. 2, фиг. 3.

Phoebodus fastigatus Ginter et Ivanov: Trinajstic, George, 2009, с. 648, 650 (part.), табл. 1, фиг. 11, 14.

На з в а н и е в и д а *curvatus* *лат.* — изогнутый.

Г о л о т и п — ПМ СПбГУ 74-1, зуб; Южный Урал, Республика Башкортостан, лев. берег р. Инзер, Лемезинский; верхний девон, фран, мендымский горизонт.

О п и с а н и е. Небольшие зубы с основанием шириной от 0.8 до 1.1 мм мезио-дистально. Фебодонтная коронка состоит из трех основных вершин: центральной и пары боковых, иногда с небольшими промежуточными вершинками. Вершины тонкие, заостренные, сигмоидально изогнутые, существенно наклоненные в лингвальном направлении, округлые в поперечном сечении, не учитывая бокового канта. Боковые вершины длинные: их высота более чем в 1.5 раза превышает высоту центральной, расходятся под углом в 30°–40° к центральной вершине. Хорошо выраженные режущие канты разделяют выпуклые лингвальную и лабиальную стороны вершин, у основания коронки канты соседних вершин сливаются. На внешней стороне боковых вершин кант не достигает основания. Боковые вершины расходятся от центральной в мезиальном и дистальном направлениях, образуя острый угол между ними. Вершины чаще гладкие, скульптура в виде тонких, редких ребрышек иногда заметна на лабиальной стороне. Основания центральной и боковых вершин располагаются по прямой линии вдоль лабиального края, промежуточные вершинки смещены в лабиальном направлении.

Основание овальной, реже округло-прямоугольной формы, направленное лингвально, вытянуто мезио-дистально, с узкой лабиальной частью, иногда с оттянутыми латеральными углами (табл. XII, фиг. 4–6). Пропорции основания варьируют: ширина превышает длину в 1.3–2 раза. Окклюзарная сторона выпуклая, несет апикальный сочленовный бугорок. Бугорок достаточно крупный и выпуклый, овальной формы, занимает большую часть поверхности основания и расположен близко к лингвальному краю. Базальная сторона вогнутая, с узким лабиобазальным отростком и утолщенным лингвальным краем. Отросток смещен за лабиальный край в окклюзарной проекции.

Вершины сложены ортодентином на большей части длины, и лишь в их основании присутствует остеодентин. Васкулярная система состоит из двух главных горизонтальных каналов, немногочисленных второстепенных горизонтальных и восходящих вертикальных, и пульпарных каналов (табл. XII, фиг. 1в). Крупные отверстия главных каналов расположены у лингвального края и в центре вогнутой базальной стороны основания. Мелкие отверстия второстепенных каналов окружают апикальный бугорок, а также образуют ряд над лабиобазальным отростком.

С р а в н е н и е. От всех известных видов рода *Ph. curvatus* sp. nov. отличается очень длинными,

лингвально изогнутыми боковыми вершинами, узким лабиобазальным отростком, выступающим за лабиальный край. У зубов большинства видов *Phoebodus* боковые вершины сильнее расходятся от центральной в мезиальном и дистальном направлениях, образуя угол более 50°, в отличие от нового вида, у которого они направлены в лингвальную сторону под углом 30°–40° к центральной вершине. Зубы *Ph. limpidus* Ginter, *Ph. fastigatus* Ginter et Ivanov, *Ph. typicus* Ginter et Ivanov напоминают зубы нового вида. Однако зубы *Ph. limpidus* отличаются субтреугольным основанием, широкой лабиальной частью и лабиобазальным отростком; у *Ph. fastigatus* основание зуба трапецевидной формы с небольшим апикальным бугорком, а у *Ph. typicus* – прямоугольной формы (у нового вида основание овальной, реже округло-прямоугольной формы).

З а м е ч а н и я. Авторы (Ginter, Ivanov, 1992), впервые упомянувшие *Phoebodus* sp. C, не располагали достаточным материалом для описания нового вида. В настоящее время это стало возможным, благодаря новым находкам в среднем девоне Среднего Урала и экземплярам, обнаруженным в нижнефранских отложениях яйской свиты Кузнецкого бассейна (Иванов, Родина, 2010) и в отложениях верхнего франа бассейна Каннинг Западной Австралии (Trinajstic, George, 2009).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, верхи живетского яруса – верхний девон, франский ярус Среднего и Южного Урала, Кузнецкого бассейна, Польши и Австралии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, шесть зубов из местонахождения Покровское, средний девон, живетский ярус, высотинский горизонт и верхний девон, франский ярус, бродовский горизонт (сборы А.З. Бикбаева и М.П. Снигиревой); три зуба из местонахождения Рязяк, франский ярус, аскынский горизонт; два зуба из местонахождения Лемезинский (сборы А.Н. Абрамовой) и один зуб из местонахождения Кривой рог (сборы А.З. Бикбаева и М.П. Снигиревой), франский ярус, мендымский горизонт.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ *PHOEBODUS* В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ ДЕВОНЕ

В настоящее время род *Phoebodus* включает в себя 13 видов с учетом нового таксона: *Ph. bifurcatus* Ginter et Ivanov; *Ph. curvatus* sp. nov.; *Ph. depressus* Ginter, Hairapetian et Klug; *Ph. fastigatus* Ginter et Ivanov; *Ph. gothicus* Ginter; *Ph. latus* Ginter et Ivanov; *Ph. limpidus* Ginter; *Ph. politus* Newberry; *Ph. rayi* Ginter et Turner; *Ph. saidselachus* Frey, Coates, Ginter, Hairapetian, Rücklin, Jerjen et Klug; *Ph. sophiae* St. John et Worthen; *Ph. turnerae* Ginter et Ivanov; *Ph. typicus* Ginter et Ivanov.

Два самых древних вида, *Ph. sophiae* и *Ph. fastigatus*, появились в живете среднего девона (рис. 2). Живетский вид *Ph. sophiae* встречен в интервале конодонтовых зон *Middle varcus* – *disparilis* в Северо-Восточной Австралии, Центральном Иране, Южной Мавритании, Свентокшиских горах Польши, Рейнских сланцевых горах Германии, Испании, Португалии, штатах Айова, Индиана и Нью-Йорк США (Ivanov, Derycke, 1999; Turner et al., 2000; Ginter et al., 2010), а в Кузнецком бассейне Западной Сибири (Россия) – в интервале зон *Lower* – *Middle varcus* (Ivanov, Rodina, 2001).

Ph. fastigatus известен из живет–франских отложений (интервал конодонтовых зон *varcus* – *thenana*) Западной Австралии, Китая, Мавритании, Марокко, Кузнецкого бассейна, Среднего и Южного Урала России, Польши, Испании, штатов Айова, Индиана, Нью-Йорк, Юта США (Ginter, Ivanov, 1992; Ivanov, Derycke, 1999; Ivanov, 2008; Ginter et al., 2010; Roelofs et al., 2015). В нескольких работах упоминается возможное нахождение вида в более древних отложениях зоны *hemiansatus* (Liao et al., 2007; Derycke, 2017). В верхнем фране Среднего Урала этот вид найден и в конодонтовой зоне *linguiformis* (Ivanov, 2008). Таким образом, интервал стратиграфического распространения *Ph. fastigatus* отвечает почти всему живету и франу.

Новый вид *Ph. curvatus* установлен в верхнеживетских – нижнефранских отложениях (конодонтовые зоны *disparilis* – *Middle falsiovalis*) Среднего Урала, верхнефранских отложениях (конодонтовая зона *thenana*) Среднего и Южного Урала, в верхнефранских отложениях Свентокшиских гор Польши (Ginter, Ivanov, 1992), а также в нижнефранских отложениях Кузнецкого бассейна (Иванов, Родина, 2010). В Западной Австралии данный вид обнаружен в отложениях, соответствующих интервалу *hassi* – *Lower thenana* (Trinajstic, George, 2009). Эти авторы привели распространение вида (под названием *Ph. sp. C*) в других регионах мира, соответствующее интервалу конодонтовых зон *punctata*–*thenana*, ссылаясь на ранее опубликованные данные (Ginter, Ivanov, 1995a), несмотря на то, что в упомянутой статье нет сведений об этом таксоне. *Ph. curvatus* появился в позднем живете, но стал широко распространенным видом в позднем фране.

Традиционно считают *Ph. latus* франским видом (Ginter et al., 2010). Действительно, в большинстве регионов мира он встречен в интервале конодонтовых зон *hassi*–*linguiformis*. Вид отмечают в среднем–верхнем фране Западной Австралии (Roelofs et al., 2015); Южного и Среднего Урала, Южного Тимана, Кузнецкого бассейна, Горного Алтая России (Ivanov, 1995, 1999, 2008; Ivanov, Rodina, 2001); Мавритании (*Racheboeuf*

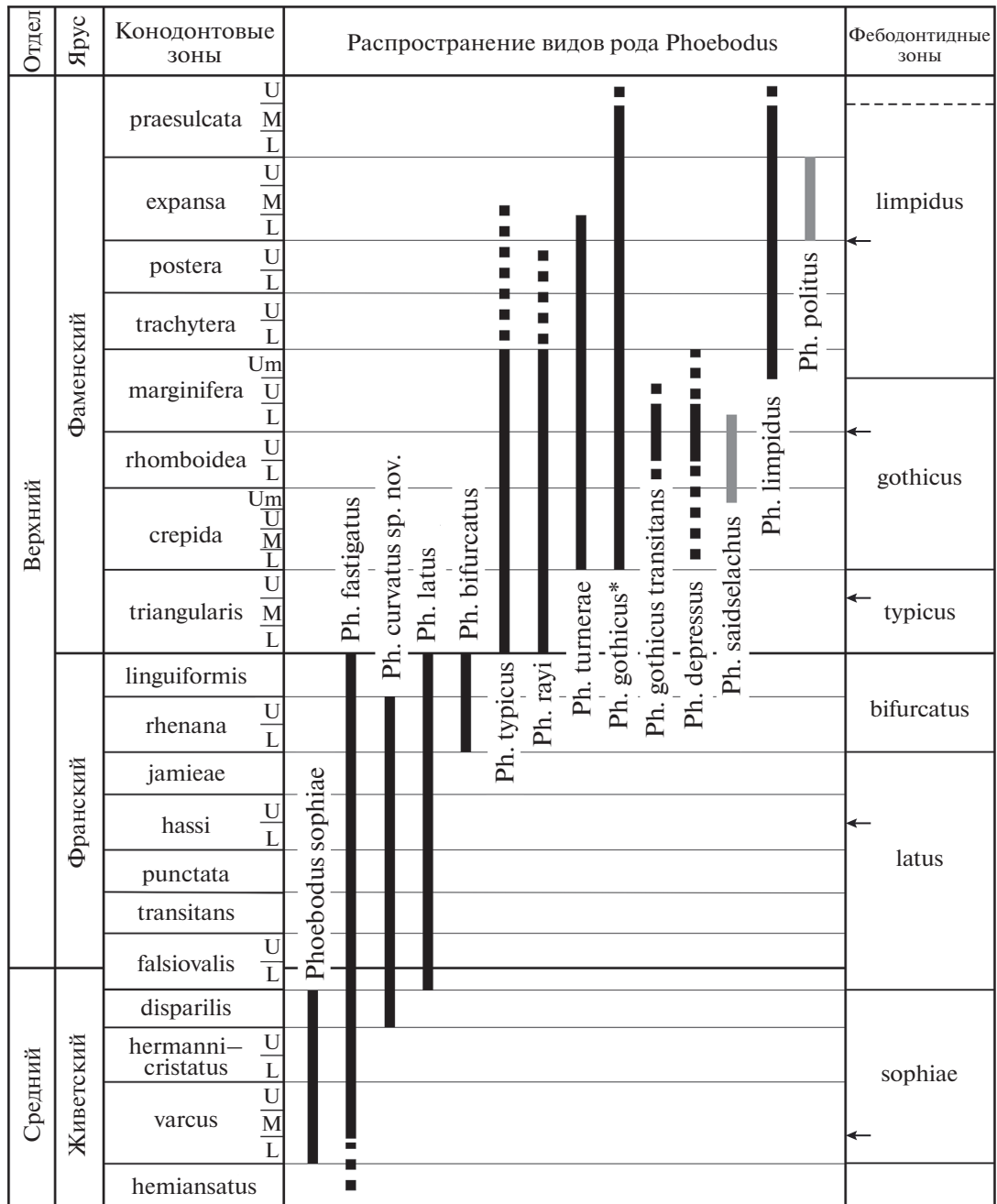


Рис. 2. Распространение видов рода *Phoebodus* и зоны по фебодонтидам. Черная сплошная линия – точно датированный интервал по конодонтовым зонам; черная пунктирная – интервал таксона, определенного как “cf.” или “aff.”; серая сплошная – интервал, предположительно соответствующий конодонтовым зонам. Сокращения: L – Lower, M – Middle, U – Upper, Um – Uppermost. В колонке с фебодонтидными зонами стрелками показано положение границ зон в предыдущей варианте зональности (Ginter, Ivanov, 1995). * – интервал распространения *Ph. gothicus*, неразделенный на подвиды, или *Ph. gothicus gothicus*.

et al., 2001); Свентокшиских гор Польши (Ginter, Ivanov, 1992). Но *Ph. latus* установлен также и в нижнем фране (интервал Middle falsiovalis–hassi) Ирана (Hairapetian et al., 2008), а на Среднем Урале он определен в верхах живета, в зоне Lower falsiovalis (Ivanov, 2008).

Широко распространенный вид *Ph. bifurcatus* известен из достаточно узкого интервала конодонтовых зон rhenana–linguiformis верхнего франна Западной Австралии, Китая, Мавритании, Ирана, Польши, Чехии, Бельгии, штата Юта США (Ginter et al., 2010, 2017; Roelofs et al., 2015).

В России этот вид найден в верхнем фране Южного Тимана, Центрального девонского поля, Среднего и Южного Урала, Кузнецкого бассейна, Горного Алтая (Ivanov, 1995, 1999; Ivanov, Rodina, 2001).

На границе франа и фамена наблюдается полная смена видового состава *Phoebodus*: живые франские виды исчезают, а с фамена начинается новая радиация фебодонтид (рис. 2). Два вида — *Ph. typicus* и *Ph. gauyi* — появляются в раннем фамене, начиная с зоны *Lower triangularis*. *Ph. typicus* встречается в большинстве регионов в нижнем и среднем фамене (Ginter et al., 2010). Данный вид обнаружен в интервале конодонтовых зон *Upper triangularis*—*Lower marginifera* Австралии, Марокко, Ирана, Южного Урала и Кузнецкого бассейна России (Ginter, Ivanov, 2000; Hairapetian, Ginter, 2009; Ginter et al., 2010). Но в Кузнецком бассейне он найден также в интервале *Lower*—*Middle triangularis* (Ivanov, Rodina, 2001). *Ph. cf. typicus* установлен в нижнем и среднем фамене Армении и Беларуси (Ginter et al., 2011; Ivanov, Plax, 2018), а в Кузнецком бассейне — в верхнем фамене (Ivanov, Rodina, 2004). Недавно *Ph. typicus* определен автором из отложений верхней части покаямской свиты на р. Волонга Северного Тимана (сборы П.А. Безносова).

Ph. gauyi установлен из нижнего фамена (конодонтовая зона *serpida*) Австралии и Северной Канады (Ginter, Turner, 1999; Ginter et al., 2010). В Кузнецком бассейне вид найден в интервале зон *Lower serpida*—*Uppermost marginifera* (Иванов, Родина, 2002), а в Иране — в зоне *Lower triangularis* (Hairapetian, Ginter, 2010). Находки *Phoebodus cf. gauyi* известны из интервала *Middle serpida*—*postera* Ирана (Yazdi, Turner, 2000; Ginter et al., 2002), и из зоны *serpida* Литвы (Valiukevičius, Ovnatanova, 2005).

Вид *Ph. turnerae* в основном распространен в интервале конодонтовых зон *Lower serpida*—*Uppermost marginifera* Ирана, Алжира, Армении, Беларуси, Польши, Бельгии, штата Аляска США (Derycke-Khatir, 2005; Ginter et al., 2010, 2011; Ivanov, Plax, 2018). На Южном Урале он установлен в широком интервале, с *Lower serpida* по *Lower expansa* (Ivanov, 1995), в Кузнецком бассейне — с *rhomboidea* по *trachytera* (Иванов, Родина, 2010). В Марокко распространение вида указывается в интервале конодонтовых зон с *serpida* по *postera* (Derycke, 2017). Кроме того, *Ph. turnerae* установлен автором в верхней части покаямской свиты на р. Волонга Северного Тимана (сборы П.А. Безносова). *Ph. cf. turnerae* отмечен в самом верхнем фамене Западной Австралии (Roelofs et al., 2015).

Вид *Ph. gothicus* был разделен на два подвида, *Ph. gothicus gothicus* Ginter и *Ph. g. transitans* Ginter, Hairapetian et Klug (Ginter et al., 2002). Судя по данным этих авторов, большинство находок,

определенных до этого как *Ph. gothicus*, относится к первому подвиду. Этот подвид распространен преимущественно в интервале конодонтовых зон *Lower marginifera*—*Middle praesulcata* во многих регионах мира: в Южном Китае, Центральном Иране, Армении, Марокко, Южном Урале России, Польше, Германии, Франции, штатах Айова, Огайо, Юта США (Ginter, Ivanov, 1992; Hampe, 2000; Ginter et al., 2002, 2010, 2011; Hampe, Schindler, 2004). Но в Иране и Марокко вид известен с зоны *Lower crepida* (Ginter et al., 2002; Hairapetian, Ginter, 2009; Derycke, 2017). *Ph. cf. gothicus* определен из интервала конодонтовой зоны *marginifera* Вьетнама (Long, 1993). *Ph. gothicus transitans* описан только из нижнего или среднего фамена Алжира (Ginter et al., 2002), но позже показано его распространение в интервале конодонтовых зон *Upper rhomboidea*—*Lower marginifera* (Ginter et al., 2010). *Ph. cf. gothicus transitans* встречен в интервале *rhomboidea*—*Upper marginifera* в Иране (Hairapetian, Ginter, 2009).

Находка *Ph. depressus* отмечена в среднем фамене Алжира (интервал *Upper rhomboidea*—*Lower marginifera* по: Ginter et al., 2010), а *Ph. cf. depressus* найден в Иране в интервале *serpida*—*Upper marginifera* (Hairapetian, Ginter, 2009).

Интервал распространения *Ph. saidselachus* определен авторами таксона как нижняя часть среднего фамена, без указания точного интервала конодонтовых зон (Frey et al., 2019).

Вид *Ph. limpidus* в основном встречен в верхнем фамене, в интервале конодонтовых зон *Lower expansa*—*Upper praesulcata* в Южном Китае, на Южном Урале и Северном Кавказе России, в Марокко, Польше, Германии, Франции, штатах Невада, Вайоминг и Юта США (Ginter, Ivanov, 2000; Ginter, 2001; Ivanov, 2003; Ginter et al., 2010). Но в Карнийских Альпах Италии вид найден и в более древних отложениях, здесь он определен в интервале конодонтовых зон *Uppermost marginifera*—*Lower praesulcata* (Randon et al., 2007).

Позднефаменский вид *Ph. politus* описан из пачки сланцев Кливленд штата Огайо, США (Newberry, 1889; Ginter et al., 2010). Эти отложения Д. Блад и др. (Blood et al., 2019) сопоставляют с конодонтовыми зонами *aculeatus* и, возможно, *costatus* старой конодонтовой шкалы (Sandberg et al., 1972), или зоной *expansa* новой шкалы.

Виды-космополиты *Phoebodus* — *Ph. bifurcatus*, *Ph. fastigatus*, *Ph. gothicus*, *Ph. latus*, *Ph. limpidus*, *Ph. sophiae*, *Ph. turnerae* и *Ph. typicus* — встречены во многих регионах мира. Большинство из упомянутых таксонов найдены как на территории Лавруссии, так и Северной и Восточной Гондваны, Сибири, иногда и Южного Китая. В среднем и позднем фамене появились несколько видов-эндемиков, таких как *Ph. depressus*, *Ph. politus*, *Ph. saidselachus*. Следует отметить две радиации ви-

дов рода *Phoebodus*, приходящиеся на поздний фран и средний–поздний фамен. Во время второй радиации одновременно существовало шесть видов.

ФЕБОДОНТИДНЫЕ ЗОНЫ

На основе анализа распространения видов *Phoebodus* было предложено шесть фебодонтидных зон для живета, франа и фамена (Ginter, Ivanov, 1995, 2000). Фебодонтидная зона *sophiae* соответствовала интервалу конодонтовых зон *Middle varcus*–*Lower hassi* живета и франа, зона *latus* отвечала конодонтовым зонам *Upper hassi*–*jamieae* франа, зона *bifurcatus* – интервалу *rhenana*–*linguiformis* франа (Ginter, Ivanov, 1995). В фамене фебодонтидная зона *typicus* начиналась с *Upper triangularis* и продолжалась до *Upper rhomboidea*, зона *gothicus* соответствовала интервалу конодонтовых зон *Lower marginifera*–*Upper postera*, а зона *limpidus* отвечала интервалу *Lower expansa*–*Middle praesulcata* (Ginter, Ivanov, 1995). Таким образом, в интервале конодонтовых зон *Lower* – *Middle triangularis* нижнего фамена не было данных о распространении видов фебодонтид.

Несмотря на то, что *Phoebodus gothicus* был найден в Иране в интервале конодонтовых зон *crepida*–*rhomboidea* (Ginter et al., 2002), в последующих публикациях нижняя граница этой зоны осталась неизменной (Ginter et al., 2010). Как видно из анализа распространения видов *Phoebodus*, за последнее время появилось много новых данных о находках некоторых зональных видов за пределами ранее известных стратиграфических интервалов. *Ph. latus* появился с конодонтовой зоны *Lower falsiovalis*. *Ph. typicus* установлен в *Lower* и *Middle triangularis*, заполняя пробел в данных о фебодонтидах в этом интервале. *Ph. gothicus* теперь известен из интервала *crepida*–*rhomboidea*, а самая ранняя находка *Ph. limpidus* датирована конодонтовой зоной *Uppermost marginifera*. В результате модификации объемов зон и положения границ (рис. 2), неизменной осталась одна фебодонтидная зона, *bifurcatus*. Зона *sophiae* теперь соответствует интервалу конодонтовых зон *Lower varcus*–*disparilis*, зона *latus* расширена до интервала конодонтовых зон *Lower falsiovalis*–*jamieae*, зона *typicus* отвечает только интервалу *Lower*–*Upper triangularis*, зона *gothicus* изменена до интервала *Lower crepida*–*Upper marginifera*, а нижняя граница зоны *limpidus* смещена на нижнюю границу *Uppermost marginifera*.

* * *

Автор статьи благодарен А.Н. Абрамовой и О.В. Артюшковой (ИГ УФИЦ РАН), А.З. Бикбаеву и М.П. Снигиревой (ИГГ УРО РАН), П.А. Безносову (ИГ КНЦ УРО РАН) за предо-

ставленные образцы для изучения и информации по стратиграфии; С.П. Нилову (СПбГУ) за микротомографию зубов; Н.М. Власенко (СПбГУ) и Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь при работе на сканирующих электронных микроскопах, а также О.А. Лебедеву (ПИН РАН) и Е.В. Попову (СГУ) за рецензирование рукописи и ценные замечания. Работа выполнена за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета и при частичной финансовой поддержке РФФИ, грант № 20-05-00445а. Исследования проведены с использованием оборудования ресурсных центров “Геомодель” и “Рентгенодифракционные методы исследования” Научного парка СПбГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бикбаев А.З., Снигирева М.П., Тупицына М.А.* К вопросу о возрасте брахиоподового комплекса с *Rhyssochonetes rugosus* в живетских отложениях типового разреза “Покровское” (восточный склон Среднего Урала) // Тр. ИГГ УрО РАН. 2013. Вып. 160. С. 8–12.
- Бикбаев А.З., Снигирева М.П., Тупицына М.А.* Литологическая характеристика и конодонты верхнеживетских отложений типового разреза “Покровское” // Тр. ИГГ УрО РАН. 2014. Вып. 161. С. 7–14.
- Маслов А.В., Артюшкова О.В., Тагариева Р.Ч. и др.* Систематика редкоземельных элементов, Y, Th, U и Mn в верхнедевонских конодонтах Западно-Уральской внешней зоны складчатости (Южный Урал) // Литосфера. 2019. Т. 19. № 2. С. 250–268.
- Наседкина В.А., Бороздина Г.Н.* Конодонты из пограничных отложений среднего и верхнего девона на восточном склоне Среднего Урала // Проблемы стратиграфии и палеонтологии Урала / Ред. Золоев К.К., Анцыгин Н.Я. Екатеринбург: Минприроды РФ, ОАО УГЭС, 1999. С. 45–51.
- Иванов А.О., Родина О.А.* Смена комплексов хрящевых рыб на границе франа и фамена в Кузнецком бассейне // Геология девонской системы. Матер. Междунар. симпозиума. Сыктывкар, 2002. С. 84–87.
- Иванов А.О., Родина О.А.* Комплексы хрящевых рыб из верхнедевонских отложений бассейна р. Яя (Кузнецкий бассейн) // Природа и экономика Кузбасса и сопредельных территорий. Матер. Всерос. науч. конф. / Ред. Удодов В.П. Новокузнецк, 2010. С. 47–52.
- Artyushkova O.V., Maslov V.A., Pazukhin V.N. et al.* Devonian and Lower Carboniferous type sections of the western South Urals. Pre-Conference Field Excursion Guidebook. Ufa: UIG RAN, 2011. 92 p.
- Blood D.R., Baird G.C., Danielsen E.M. et al.* Upper Devonian paleoenvironmental, diagenetic, and tectonic enigmas in the western Appalachian Basin: new discoveries and emerging questions associated with the Frasnian–Famennian boundary and end-Devonian disturbances in central Ohio. Field Trip Guidebook, Eastern Section Annual Meeting of the Amer. Assoc. of Petroleum Geologists. Columbus, Ohio: AAPG, 2019. 80 p.

- Derycke C.* Paléobiodiversité des gnathostomes (chondrichthyens, acanthodiens et actinoptérygiens) du Dévonien du Maroc (NW Gondwana) // *Mém. Soc. Géol. Fr.* 2017. № 180. P. 44–77.
- Derycke-Khatir C.* Microrestes de vertébrés du Paléozoïque supérieur de la Manche au Rhin // *Soc. Géol. du Nord Publ.* 2005. № 33. P. 1–261.
- Frey L., Coates M.I., Ginter M. et al.* The early elasmobranch Phoeobodus: phylogenetic relationships, ecomorphology and a new time-scale for shark evolution // *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* 2019. V. 286. 20191336. P. 1–10.
- Ginter M.* Chondrichthyan biofacies in the late Famennian of Utah and Nevada // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. V. 21. P. 714–729.
- Ginter M., Gouwy S., Goolaerts S.* A classic Late Frasnian chondrichthyan assemblage from southern Belgium // *Acta Geol. Pol.* 2017. V. 67. № 3. P. 381–392.
- Ginter M., Hairapetian V., Grigoryan A.* Chondrichthyan microfossils from the Famennian and Tournaisian of Armenia // *Acta Geol. Pol.* 2011. V. 61. № 2. P. 153–173.
- Ginter M., Hairapetian V., Klug C.* Famennian chondrichthyans from the shelves of North Gondwana // *Acta Geol. Pol.* 2002. V. 52. № 2. P. 169–215.
- Ginter M., Hampe O., Duffin C.J.* Chondrichthyes Paleozoic Elasmobranchii: Teeth // *Handbook of Palaeoichthyology*, v. 3D / Ed. Schultze H.-P. München: Verl. Dr. F. Pfeil, 2010. P. 1–168.
- Ginter M., Ivanov A.* Devonian phoebodont shark teeth // *Acta Palaeontol. Pol.* 1992. V. 37. № 1. P. 55–75.
- Ginter M., Ivanov A.* Middle/Late Devonian phoebodont-based ichthyolith zonation // *Géobios.* 1995. *Mém. Spec.* № 19. P. 351–355.
- 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.
- Ginter M., Turner S.* The early Famennian recovery of phoebodont sharks // *Acta Geol. Pol.* 1999. V. 49. № 2. P. 105–117.
- Grogan E.D., Lund R.* A basal elasmobranch, *Thrinacose-lache gracia* n. gen. & sp. (Thrinacodontidae, new family) from the Bear Gulch Limestone, Serpukhovian of Montana, USA // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. № 4. P. 970–988.
- Hairapetian V., Ginter M.* Famennian chondrichthyan remains from the Chahriseh section, central Iran // *Acta Geol. Pol.* 2009. V. 59. № 2. P. 173–200.
- Hairapetian V., Ginter M.* Pelagic chondrichthyan microremains from the Upper Devonian of the Kale Sardar section, eastern Iran // *Acta Geol. Pol.* 2010. V. 60. № 3. P. 357–371.
- Hairapetian V., Ginter M., Yazdi M.* Early Frasnian sharks from central Iran // *Acta Geol. Pol.* 2008. V. 58. № 2. P. 173–179.
- Hampe O.* Occurrence of *Phoeobodus gothicus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii) in the middle Famennian of north-western Iran (Province East Azerbaijan) // *Acta Geol. Pol.* 2000. V. 50. № 3. P. 355–367.
- Hampe O., Schindler T.* Late Famennian fish remains from the Refrath 1 Borehole (Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline; Ardennes-Rhenish Massif, Germany) // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 2004. Bd 251. P. 267–289.
- Ivanov A.* Late Devonian vertebrate fauna of the South Urals // *Geobios.* 1995. *Mém. Spec.* № 19. P. 357–359.
- Ivanov A.* Late Devonian – Early Permian chondrichthyans of the Russian Arctic // *Acta Geol. Pol.* 1999. V. 49. № 3. P. 267–285.
- Ivanov A.* Vertebrates from the Late Devonian–Carboniferous of North Caucasus (Russia) // *Ichthyolith Iss., Spec. Publ.* 2003. № 7. P. 27–28.
- Ivanov A.* Vertebrate assemblages from the lower and upper Frasnian boundaries of the Middle Urals // *Abstr. of 20 Intern. Senckenberg-Conf. and Second Geinitz-Conf. Frankfurt am Main*, 2008. P. 56.
- Ivanov A., Derycke C.* Distribution of the Givetian *Omalodus* shark assemblage // *Ichthyolith Iss., Spec. Publ.* 1999. № 5. P. 22–24.
- Ivanov A.O., Plax D.P.* Chondrichthyans from the Devonian–Early Carboniferous of Belarus // *Est. J. Earth Sci.* 2018. V. 67. № 1. P. 43–58.
- Ivanov A., Rodina O.* Middle and Late Devonian vertebrate biostratigraphy of SW Siberia, Russia // *Abstr. of the 15th Int. Senckenberg Conference. Frankfurt am Main*, 2001. P. 50.
- Ivanov A., Rodina O.* A new omalodontid-like shark from the Late Devonian (Famennian) of western Siberia, Russia // *Fossils and Strata.* 2004. № 50. P. 82–91.
- Liao J.-C., Ginter M., Valenzuela-Rios J.I.* Chondrichthyan microremains from the Givetian of the Aragonian Pyrenees (Spain) // *Bull. Soc. Géol. Fr.* 2007. T. 178. № 3. P. 171–178.
- Long J.A.* Palaeozoic vertebrate biostratigraphy of south-east Asia and Japan. Chapter 11 // *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography* / Ed. Long J.A. L.: Belhaven Press, 1993. P. 277–289.
- Newberry J.S.* The Paleozoic fishes of North America // *U.S. Geol. Surv. Monogr.* 1889. V. 16. P. 1–340.
- Racheboeuf P.R., Girard C., Lethiers F. et al.* Evidence for Givetian stage in the Mauritanian Adrar (West Africa): biostratigraphical data and palaeogeographic implications // *Newsl. Stratigr.* 2001. V. 38. № 2–3. P. 141–162.
- Randon C., Derycke C., Blicek A. et al.* Late Devonian – Early Carboniferous vertebrate microremains from the Carnic Alps, northern Italy // *Geobios.* 2007. V. 40. № 6. P. 809–826.
- Roelofs B., Playton T., Barham M. et al.* Upper Devonian microvertebrates from the Canning Basin, Western Australia // *Acta Geol. Pol.* 2015. V. 65. № 1. P. 69–101.
- Sandberg C.A., Strel M., Scott R.A.* Comparison between conodont zonation and spore assemblages in the Devonian–Carboniferous boundary in the western and central United States and in Europe // *Septième Congrès Internationale de Stratigraphie Géologie du Carbonifère*, Krefeld, 23–28 August 1971, *Compte Rendu 1.* Krefeld, 1972. P. 179–203.
- St. John O., Worthen A.H.* Description of fossil fishes // *Geol. Surv. Ill., Paleontol.* 1875. V. 6. P. 245–488.

Trinajstić K., George A.D. Microvertebrate biostratigraphy of Upper Devonian (Frasnian) carbonate rocks in the Canning and Carnarvon basins of Western Australia // *Palaeontology*. 2009. V. 52. P. 641–659.

Turner S., Basden A., Burrow C.J. Devonian vertebrates of Queensland // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 2000. Bd 223. P. 487–521.

Valiukevičius J., Ovnatanova N. The Early Famennian conodonts and fishes of Lithuania // *Geologija*. 2005. T. 49. P. 21–28.

Yazdi M., Turner S. Late Devonian and Carboniferous vertebrates from the Shishtu and Sardar Formations of the Shotori Range, Iran // *Rec. West. Austral. Mus., Suppl.* 2000. V. 58. P. 223–240.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–6. *Phoebodus curvatus* sp. nov., зубы: 1 – голотип ПМ СПбГУ 74-1: 1а – окклюзарный вид, 1б – лабиальный вид, 1в – виртуальное поперечное сечение через центральную вершину, 1г – лингвальный вид; Республика Башкортостан, лев. берег р. Инзер, Лемезинский; верхний девон, франский ярус, мендымский горизонт; 2 – ПМ СПбГУ 74-12: 2а – окклюзарный вид, 2б – базальный вид, 2в – лабиальный вид, 2г – косой латеральный вид; Республика Башкортостан, прав. берег р. Рязяк; верхний девон, франский ярус, аскынский горизонт; 3 – ПМ СПбГУ 74-2: 3а – окклюзарный вид, 3б – лингвальный вид, 3в – латеральный вид, 3г – лабиальный вид, 3д – виртуальное продольное сечение через основание; Свердловская обл., р. Бобровка, Покровское; средний девон, живетский ярус, высотинский горизонт; 4 – ПМ СПбГУ 74-3, окклюзарный вид; местонахождение и возраст те же; 5 – ПМ СПбГУ 74-4: 5а – лабиальный вид, 5б – окклюзарный вид; местонахождение и возраст те же; 6 – ПМ СПбГУ 74-5, окклюзарный вид; местонахождение то же; верхний девон, франский ярус, бродовский горизонт. Обозначения: *avc* – восходящий вертикальный канал, *mvc* – главный горизонтальный канал, *pc* – пульпарный канал, *svc* – второстепенный горизонтальный канал. Масштабная линейка 300 мкм.

**New Phoebodontid Shark from the Devonian of Urals
and Distribution of *Phoebodus* Species**

A. O. Ivanov

A new species *Phoebodus curvatus* from the Middle and Upper Devonian of Middle and South Urals is described. The teeth of new species differ from the teeth of other *Phoebodus* species in very long, curved lingually lateral cusps, narrow labiobasal projection protruding beyond the labial edge. The distribution of all known *Phoebodus* species is analyzed. The extent of five previously established phoebodontid zones is revised and changed. Two species radiations are recorded in the Late Frasnian and the Middle–Late Famennian.

Keywords: Chondrichthyans, phoebodontids, teeth, *Phoebodus curvatus* sp. nov., Devonian, Urals, phoebodontid zones

