

## ЭВОЛЮЦИЯ МЕЛОВЫХ ЛАМНОИДНЫХ АКУЛ РОДА *EOSTRIATOLAMIA*

© 1998 г. Л. С. Гликман, А. О. Аверьянов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Поступила в редакцию 09.04.97 г.

Для меловых акул рода *Eostriatolamia* (Odontaspidae) характерна, в отличие от кайнозойских песчаных акул, “архаическая” зубная формула со сравнительно небольшим количеством зубных рядов, что позволяет считать этот род валидным. Эволюция и систематика рода пересмотрены, в частности, на основе применения статистических методов (кластерный и факторный анализ) обработки большого количества зубов из 17 выборок (альб-кампан). В роде *Eostriatolamia* принимается 6–7 видов: *E. gracilis* (альб Европы и Казахстана), *E. striatula* (апт-альб Европы), *E. subulata* (= *E. amonensis*?) (сеноман Европы, Казахстана и ?США), *E. venusta* (= *E. samhammeri*?, = *E. sanguinei*?) (сантон-ранний кампан Европы, ?поздний кампан США), *E. segedini* (= *E. aktobensis*?) (сантон-ранний кампан Казахстана), ?*E. lerichei* (конец раннего кампана–начало позднего кампана Казахстана) и *E. holmdelensis* (поздний кампан США).

В ориктокомплексах морских позвоночных мела часто доминируют зубы небольших песчаных акул семейства Odontaspidae. Они характеризуются, в частности, слабо выраженными ребрышками на внутренней стороне коронки. Эти зубы первоначально относились к видам рода *Lamna* (*L. gracilis* Ag., 1843, *L. subulata* Ag., 1843, *L. venusta* Leriche, 1906). Альбская *L. gracilis* и сеноманская *L. subulata* позднее обычно относились к родам *Odontaspis* (Pictet, Campiche, 1858; Sauvage, 1880) или *Scapanorhynchus* (Woodward, 1889, 1912; Priem, 1896; Leriche, 1902). Близкий к *L. gracilis* вид из альба Литвы был описан под названием *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *striatulus* (Dalinkevicius, 1935). Сантонский вид *L. venusta* был выделен в особый род *Eostriatolamia* Glückman, 1979, в состав которого были включены также *L. gracilis*, *L. subulata*, *Oxyrhina angustidens* Reuss, 1845, *E. segedini* Glückman et Zhelezko, 1979 и *E. lerichei* Glückman et Zhelezko, 1979 (Гликман, Железко, 1979; Гликман, 1980). Позднее был описан еще один вид эостриатолямий – *E. aktobensis* Zhelezko, 1988 из нижнего сантона Мугоджар (Железко, 1988).

Позднемеловой вид *O. angustidens*, резко отличающийся от других упомянутых выше форм отсутствием боковых вершин и гладкой лингвальной стороной зубных коронок, был выделен ранее в род *Paranomotodon* Herman in Cappetta et Case, 1975 (Cappetta, Case, 1975a) и относится ныне к семейству морских лисиц (Alopiidae). В последней по времени сводке по ископаемым хрящевым рыбам А. Капетты (Cappetta, 1987), род *Eostriatolamia* сведен со знаком вопроса в младшие синонимы рода *Synodontaspis* White, 1931 (старшим пригодным названием для акул этого

рода является *Carcharias Rafinesque*, 1810: ICZN 1987 Opinion № 1459). При этом Капетта указал, что *L. venusta*, типовой вид рода *Eostriatolamia*, морфологически близок к *Synodontaspis striatula* (Dalinkevicius, 1935). Еще раньше *L. venusta* была отнесена к роду *Plicatolamna* Herman, 1975 (= *Creodus* Sokolov, 1965) (Herman, 1977). Систематическое положение альб-сеноманских *L. gracilis* и *L. subulata* не было определено в системе Капетты. Этот автор указал лишь, что “*Scapanorhynchus*” *subulatus* должен относиться к семейству Odontaspidae (Cappetta, 1987, с. 93).

Из сказанного выше видно, что систематическое положение некрупных песчаных акул мела трактуется разными авторами неоднозначно. Одной из причин этого, видимо, является полное отсутствие в практике палеонтологов, определяющих ископаемые остатки хрящевых рыб, современных методов статистической обработки материала, что в значительной степени связано с объективной трудностью производить достаточное количество промеров на зубах акул. Эту проблему позволяет решить метод промеров зубов акул, разработанный Л.С. Гликманом (1980; см. ниже). В данной статье приведены результаты статистической обработки большого количества ископаемых зубов песчаных акул из различных горизонтов мела России, Литвы, Казахстана и обсуждаются валидность рода *Eostriatolamia* и эволюция составляющих его видов.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал хранится в коллекции Дарвиновского музея в Москве (ДМ).

Промерено 973 целых зуба акул рода *Eostriatolamia* из следующих 17 выборок:

А) Суллукапы, п-ов Мангышлак, Казахстан. Обнажение 128, слои 18 и 176. Верхний альб. Колл. ДМ, без номера. Сб. В.И. Железко; n = 14

В) г. Канев, Украина. Верхний альб. Колл. ДМ, № 7. Сб. О.А. Эрлангер; n = 18

С) р. Бурлук у с. Мирошники, окрестности г. Камышина, Волгоградская обл. Обнажение 2 (Гликман, 1957). Верхний альб. Колл. ДМ, № 1. Сборы Л.С. Гликмана; n = 9

Д) р. Швентой у д. Варейкей, Литва. Зеленоватые-серые алевролиты есяской свиты, верхний альб. Колл. ДМ, № 112. Сб. Р.А. Мертинене; n = 26. Типовое местонахождение для *Odontaspis (Synodontaspis) striatula Dalinkevicius*, 1935

Е) г. Саратов. Белые кварцевые пески. Нижний сеноман. Колл. ДМ, №№ Б-482, Б-490, Б-883, Б-981, Б-987. Сборы Гликмана; n = 125

Ф) г. Саратов. Нижний фосфоритовый горизонт. Верхний сеноман. Колл. ДМ, №№ 55(Б-908), Б-1021, Б-1041, Б-1044. Сб. Гликмана; n = 134

Г) г. Саратов. Верхний фосфоритовый горизонт. Верхний сеноман. Колл. ДМ, №№ Б-972, Б-975. Сборы Л.С. Гликмана; n = 109

Н) овраг Эбейты, Тас-Кудук, Мугоджары, Казахстан. Обнажение 167, слой 11. Верхний сеноман. Колл. ДМ, № 52. Сборы Гликмана и Железко; n = 36

И) р. Сагыз, Мугоджары, Казахстан. Обнажение 111, слой 5 (Железко, Сегедин, 1972). Ногайтинская свита, верхний сеноман. Колл. ДМ, № 45. Сборы Гликмана и Железко; n = 58

Ј) р. Шийли, басс. р. Эмба, Мугоджары, Казахстан. Обнажение 78. Кольденен-темирская свита, журунские слои; нижний кампан. Колл. ДМ, №№ 124, 191. Сборы Железко; n = 134. Типовое местонахождение для *Eostriatolamia lerichei Glückman et Zhelezko*, 1979

К) р. Жарык (Илек), Мугоджары, Казахстан. Обнажение 105. Кольденен-темирская свита, кублейские слои; верхний сантон. Колл. ДМ, № 436. Сборы Железко; n = 41

Л) р. Тык-Бутак, басс. р. Орь, Мугоджары, Казахстан. Слой 2. Нижний кампан. Колл. ДМ, № 161. Сборы В.И. Железко, Р.А. Сегедина и Л.С. Гликмана; n = 36

М) р. Тык-Бутак, басс. р. Орь, Мугоджары, Казахстан. Слой 3. Верхний сантон. Колл. ДМ, № 165. Сб. Железко и Гликмана; n = 73. Типовое местонахождение для *Eostriatolamia segedini Glückman et Zhelezko*, 1979

Н) хр. Алымтау, Чимкентские Чули, Казахстан. Нижнедарбазинская подсвита, верхи нижнего кампана. Колл. ДМ, №№ 267, 268, 269. Сб. В.Д. Принады, Г.А. Беленького, А.В. Сочава, А.О. Аверьянова; n = 103

**Таблица 1.** Матрица нормализованных евклидовых дистанций между 17 выборками акул рода *Eostriatolamia*. Выборки: а) Суллукапы; б) Канев; в) Бурлук; д) Швентой; е) Саратов (белые кварцевые пески); ф) Саратов (нижний фосфоритовый горизонт); г) Саратов (верхний фосфоритовый горизонт); х) Эбейты; и) Сагыз; ј) Шийли; к) Жарык; л) Тык-Бутак (слой 2); м) Тык-Бутак (слой 3); н) Алымтау; о) Кублей (обн. 65); р) Кублей (обн. 66); г) Улеты

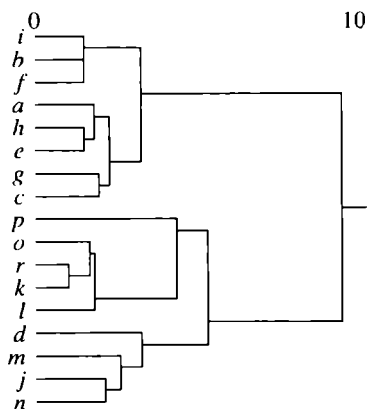
	a	b	c	d	e	f	g	h
a	0.00							
b	2.75	0.00						
c	3.06	3.76	0.00					
d	9.48	11.80	8.91	0.00				
e	1.89	2.11	2.21	10.18	0.00			
f	2.76	1.40	3.02	11.29	1.44	0.00		
g	2.20	3.99	1.93	8.32	2.14	3.31	0.00	
h	1.60	2.90	1.99	9.04	1.42	2.43	1.80	0.00
i	3.66	1.45	4.36	12.57	2.57	1.57	4.65	3.55
j	11.56	13.78	10.70	2.78	12.03	13.08	10.17	10.95
k	7.92	10.10	7.17	3.19	8.32	9.33	6.46	7.30
l	6.91	8.86	5.88	4.27	7.08	8.05	5.47	6.03
m	9.90	11.97	8.87	2.60	10.22	11.24	8.49	9.14
n	12.50	14.54	11.33	3.95	12.78	13.84	11.05	11.73
o	6.73	9.07	6.42	3.60	7.31	8.43	5.47	6.26
p	4.02	6.04	3.94	7.13	4.23	5.20	2.55	3.61
r	7.30	9.43	6.44	3.75	7.58	8.63	5.78	6.60
	i	j	k	l	m	n	o	p
i	0.00							
j	14.38	0.00						
k	10.64	3.93	0.00					
l	9.30	5.23	1.88	0.00				
m	12.51	2.18	2.64	3.36	0.00			
n	15.10	2.07	5.24	6.05	2.80	0.00		
o	9.65	5.07	1.65	2.08	3.79	6.33	0.00	
p	6.45	8.57	4.69	4.00	7.06	9.69	3.77	0.00
r	9.91	4.64	1.03	1.20	3.08	5.70	1.43	4.01

О) р. Кублей, Мугоджары, Казахстан. Обнажение 65 у пос. Дмитриевский, слой 8 (Гликман и др., 1970; Железко и др. 1979; Железко, 1988). Жарыкская свита(?), верхи нижнего – низы верхнего кампана. Колл. ДМ, №№ 417, 424. Сб. Сегедина и Железко; n = 12

Р) р. Кублей, Мугоджары, Казахстан. Обнажение 66. Кольденен-темирская свита, журунские слои; нижний кампан. Колл. ДМ, №№ 151, 166. Сб. Железко; n = 31

Р) р. Улеты, Мугоджары, Казахстан. Обнажение 75, слой 4. Кольденен-темирская свита, журунские слои; нижний кампан. Колл. ДМ, №№ 128. Сборы Железко; n = 14

Зубы измерялись по следующей методике. Контур каждого зуба через фотоувеличитель наносился на миллиметровую бумагу таким обра-



**Рис. 1.** Дендрограмма сходства 17 выборок *Eostriatolamia*, основанная на матрице евклидовых дистанций (табл. 1). Выборки: *a* – Суллукапы; *b* – Канев; *c* – Бурлук; *d* – Шентой; *e* – Саратов (белые кварцевые пески); *f* – Саратов (нижний фосфоритовый горизонт); *g* – Саратов (верхний фосфоритовый горизонт); *h* – Эбейты; *i* – Сагыз; *j* – Шийли; *k* – Жарык; *l* – Тык-Бутак (слой 2); *m* – Тык-Бутак (слой 3); *n* – Алымтау; *o* – Кублей (обн. 65); *p* – Кублей (обн. 66); *r* – Улеты.

зом, чтобы величина зуба была равна 100 мм. С каждого зуба бралось 11 промеров: промеры *a1*–*a10*, относительная ширина зуба через каждые 10% его высоты (сверху) (в процентах от высоты зуба), измерялись по контуру зуба на миллиметровой бумаге; и *h* – абсолютная высота зуба, измерялась в мм на самом экземпляре. Для каждой из 17 выборок вычислялись средние значения промеров *a1*–*a10* и *h*. Эти средние значения обрабатывались следующими методами многомерной статистики: 1) кластерный анализ (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989), основанный на матрице евклидовых дистанций между выборками (табл. 1); иерар-

**Таблица 2.** Матрица факторных нагрузок первых трех факторов анализа главных компонент

Промеры	F1	F2	F3
<i>a1</i>	0.941	–0.038	–0.298
<i>a2</i>	0.938	–0.037	–0.338
<i>a3</i>	0.961	0.011	–0.266
<i>a4</i>	0.973	0.092	–0.187
<i>a5</i>	0.979	0.158	–0.067
<i>a6</i>	0.980	0.146	0.095
<i>a7</i>	0.962	0.026	0.233
<i>a8</i>	0.961	0.000	0.266
<i>a9</i>	0.963	0.019	0.206
<i>a10</i>	0.930	0.011	0.344
<i>h</i>	0.420	–0.907	0.023
Дисперсия, %	85.215	8.009	5.533

хическая дендрограмма, построенная по алгоритму “average”, представлена на рис. 1; и 2) анализ главных компонент (Ким, Мьюллер, 1989). Расчеты производились на IBM PC AC386SX с помощью модулей DATA, CLUSTER, CORR, FACTOR, GRAPH из пакета статистических программ SYSTAT.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам кластерного анализа изученные выборки четко разделяются на 2 группы (рис. 1): 1) альбские и сеноманские *Eostriatolamia*, кроме выборки из альба Литвы (“*d*”) и 2) сантонские и кампанские *Eostriatolamia*, а также выборка из альба Литвы. Последняя выборка ближе всего к выборкам “*j*” и “*m*”, собранным из типовых месторождений соответственно для *E. lerichei* и *E. segedini*. Обе выборки очень близки между собой и не отделяются резко от других сантон-кампанских выборок.

Отмеченные две группы выборок выделяются и по результатам факторного анализа (рис. 2, табл. 2). Кроме того, здесь в факторном пространстве  $F1 \times F2$  (рис. 2, *a*) альбские выборки отделяются от сеноманских. Первый фактор характеризует ширину зуба на измеряемых уровнях (промеры *a1*–*a10*), второй фактор связан с высотой зуба. В факторном пространстве  $F1 \times F3$  сантон-кампанские выборки также четко отделены от альб-сеноманских, но последние между собой не разделяются. В обоих факторных пространствах выборка из альба Литвы (*E. striatula*) четко отделяется как от альб-сеноманских, так и от сантон-кампанских выборок (рис. 2, *a, б*).

В эволюции *Eostriatolamia* (рис. 3) ширина зубов (с ней связаны значения фактора 1), если не учитывать выборку *E. striatula* из альба Литвы (“*d*”), почти не изменилась в сеномане по сравнению с поздним альбом, затем к сантону существенно увеличилась, незначительно уменьшилась в раннем кампане и к началу позднего кампана вновь увеличилась. Любопытно, что резкое увеличение ширины коронок зубов у *Eostriatolamia* коррелируется со значительной трансгрессией моря, имевшей место в раннем туроне, а некоторое уменьшение этого показателя – с понижением уровня моря в раннем кампане (Шопф, 1982).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Совокупные результаты обоих статистических анализов показывают, что 1) альбские (*E. gracilis*) и сеноманские (*E. subulata*) выборки довольно близки между собой, но все же их можно разделить, что позволяет признать валидность обоих видов; 2) альбские *E. striatula* хорошо отличаются как от *E. gracilis* и *E. subulata*, так и от сантон-кампанских выборок, что позволяет считать этот таксон валидным видом; 3) сантон-кампанские выборки образуют единую совокупность (*E. ve-*

nusta, *E. segedini*, *E. lerichei*), хорошо отличающуюся от альб-сеноманских форм. Материал из типового местонахождения *E. aktobensis* (р. Кублей, обн. 65, нижняя часть кольден-темирской свиты) нами не изучался. Однако, судя по описанию (Железко, 1988), этот вид не имеет существенных морфологических отличий от "*E. segedini*".

Как отметил Капетта (Cappetta, 1987, с. 91), большинство зубов, отнесенных в работе Гликмана (1980) к *E. venusta*, довольно сильно отличаются от зубов акул этого вида из сантона Бельгии, которые морфологически близки к "*Synodontaspis*" *striatulus* из альба Литвы. Действительно, типичные *E. venusta* из Бельгии (Leriche, 1929; Herman, 1977) по ряду признаков (крупные размеры, передние зубы до 20 мм высотой, с внутренней стороны коронки ребрышки отсутствуют, на передних и боковых зубах обычно по одному боковому зубцу с каждой стороны) более соответствуют описанию "*E. lerichei*", чем "*E. venusta*", данному в работах Гликмана (Гликман, Железко, 1979; Гликман, 1980).

Не исключено, однако, что в позднем сантоне – раннем кампане в Тетисе существовал особый вид *Eostriatolamia* (представлен в выборках "k", "l", "m", "p" и "r"), характеризующийся меньшими размерами, чем у *E. venusta*, несколько меньшей шириной зубных коронок, присутствием вертикальных струек на внутренней стороне коронок, обычно, двух боковых зубцов с каждой стороны и отсутствием коротких вертикальных ребрышек в основании коронки с наружной стороны (имеются иногда только в основании боковых зубцов). Этот вид, пока не выявляемый примененным здесь статистическим методом (видимо, из-за немногочисленности исследованного материала), следует называть *E. segedini* (= *E. aktobensis*?). В Северной Америке морфологически сходный с последним вид был описан под названием *Odontaspis holmdelensis* Cappetta et Case, 1975 из верхнего кампана Нью-Джерси, США (Cappetta, Case, 1975a).

В эпиконтинентальных морях раннего мела в Европе существовало два вида рода *Eostriatolamia*: *E. striatula*, обладавшая зубами с относительно более расширенной коронкой и сильно выраженными струйками на внутренней стороне зубов [помимо альба Литвы известны из позднего апта(гаргас) Франции (Cappetta, 1975)], и *E. gracilis* (рис. 4), характеризующаяся более узкими коронками со значительно выраженной струйчатостью на внутренней стороне [кроме альба Русской платформы известны еще, например, из альба северной Франции (Leriche, 1902)]. В Тетисе потомки *E. gracilis* мало изменились в сеномане (*E. subulata*, рис. 5), но примерно с раннего турона их зубы эволюционировали в сторону усиления режущей функции (коронка заметно расширилась), размеры тела этих акул увеличились. В результате появился морфотип зубов, описанный под названи-

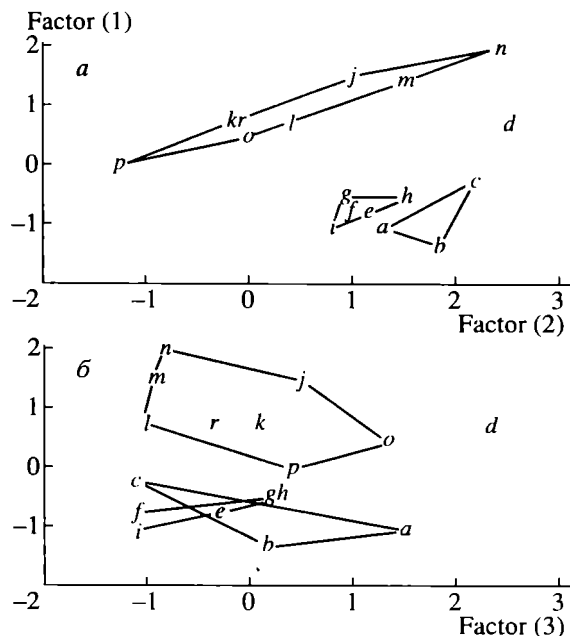


Рис. 2. Распределение 17 выборок *Eostriatolamia* в факторном пространстве F1 и F2(A) и F1 и F3(B). Выборки, как на рис. 1.

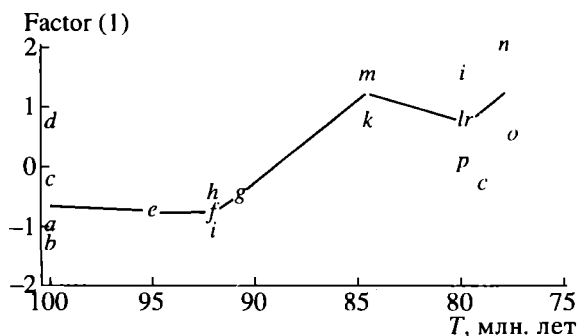


Рис. 3. Распределение 17 выборок *Eostriatolamia* в пространстве фактор 1х геологические время (Т). Выборки, как на рис. 1.

ем "*E. segedini*". Увеличение размеров и усиление режущей функции зубов в эволюции *Eostriatolamia* связаны со значительной трансгрессией моря, имевшей место в низких и средних широтах Северного полушария в раннем туроне, когда акулы этого рода вынуждены были приспособиться к жизни в эпипелагическом биотопе.

В западной части Атлантики вид, аналогичный (конспецифичный?) *E. subulata* был описан из сеномана Техаса (США) под названием *Odontaspis amonensis* Cappetta et Case, 1975 (Cappetta, Case, 1975b). От *E. subulata* этот вид отличается полностью гладкой коронкой, тогда как у *E. subulata* (рис. 5) имеются рудиментарные струйки на внутренней стороне коронок и короткие вертикальные ребрышки в основании коронки с наружной стороны.

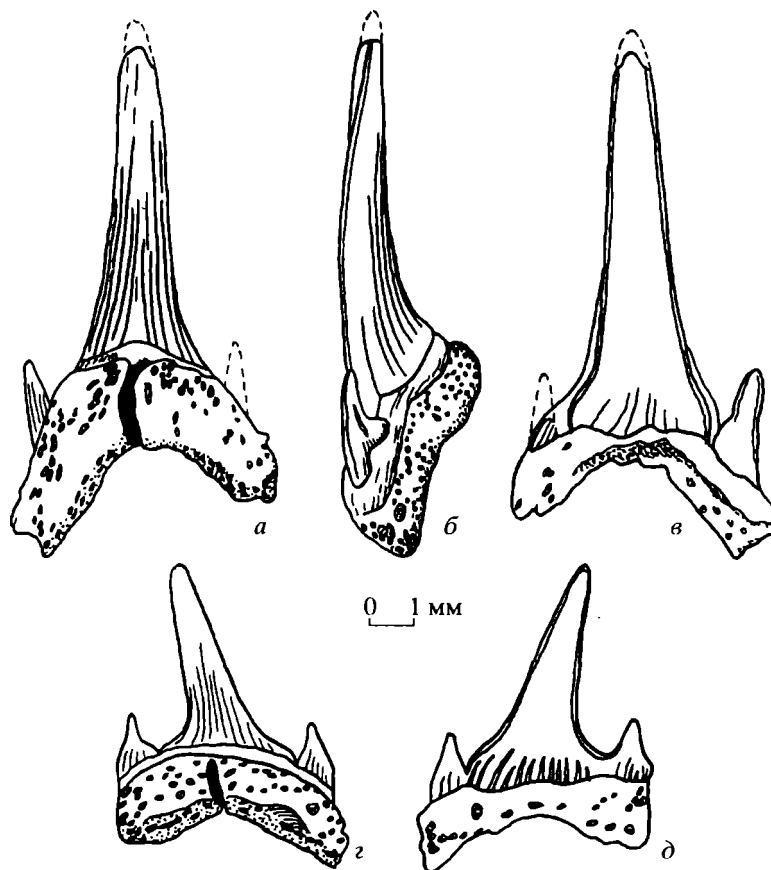


Рис. 4. Передний (а–в) и боковой (г, д) зубы *Eostriatolamia gracilis* (Ag., 1843): а, г – с внутренней стороны; б – сбоку; в, д – с наружной стороны; Белгородская область, г. Губкин; верхний альб.

Потомком линии *E. gracilis* – *E. subulata*, также достигшим эволюционного уровня “*E. segedini*”, можно считать позднекампанский вид *E. holmdelensis*, населявший западную окраину недавно раскрывшегося Атлантического океана (восток США). От *E. segedini* этот вид отличается сильно выраженной вертикальной струйчатостью на внутренней стороне коронок, что позволяет считать его валидным видом. Западноевропейский вид *E. venusta* (сантон–ранний кампан), наиболее преобразованный в направлении усиления режущей функции зубов (коронка максимально расширена, боковые зубцы на передних и боковых зубах сокращены до одного с каждой стороны, струйки на внутренней стороне коронки уже отсутствуют, так как они уже не требуются для упрочения зуба), происходит, видимо, непосредственно от более продвинутого вида *E. striatula*, а не от *E. gracilis*. Подобный морфотип зубов в Тетисе (“*E. lerichei*”; рис. 6) появляется только с конца раннего кампана (выборки “j”, “n” и “o”). Сейчас трудно решить, развился ли морфотип “*E. lerichei*” в Тетисе независимо из морфотипа “*E. segedini*”, либо это настоящие *E. venusta*, проникшие сюда

из Европы. Если первая гипотеза окажется верной, то “*E. lerichei*” следует признать валидным видом, развившимся параллельно *E. venusta*. Что же касается “*E. segedini*”, то этот вид, видимо, следует признать валидным, несмотря на приведенные выше результаты статистического анализа.

В западной части Атлантики морфотип зубов, во многом аналогичный *E. venusta* (крупные размеры, основание коронки заметно расширено, по одному боковому зубцу с каждой стороны, коронка с внутренней стороны гладкая), описан под названием *Odontaspis samhammeri* Cappetta et Case, 1975 из верхнего кампана Нью-Джерси (США) (Cappetta, Case, 1975a) (видимо, часть зубов этого вида была отнесена к *Odontaspis hardingi* Cappetta et Case, 1975). От европейских *E. venusta* американский *E. samhammeri* отличается отсутствием коротких вертикальных ребрышек в основании коронки с наружной стороны. Более близкий к *E. venusta* морфотип зубов, имеющий вертикальные ребрышки в основании коронки с наружной стороны, описан по немногим зубам из области Внутреннего морского пролива США (кампан

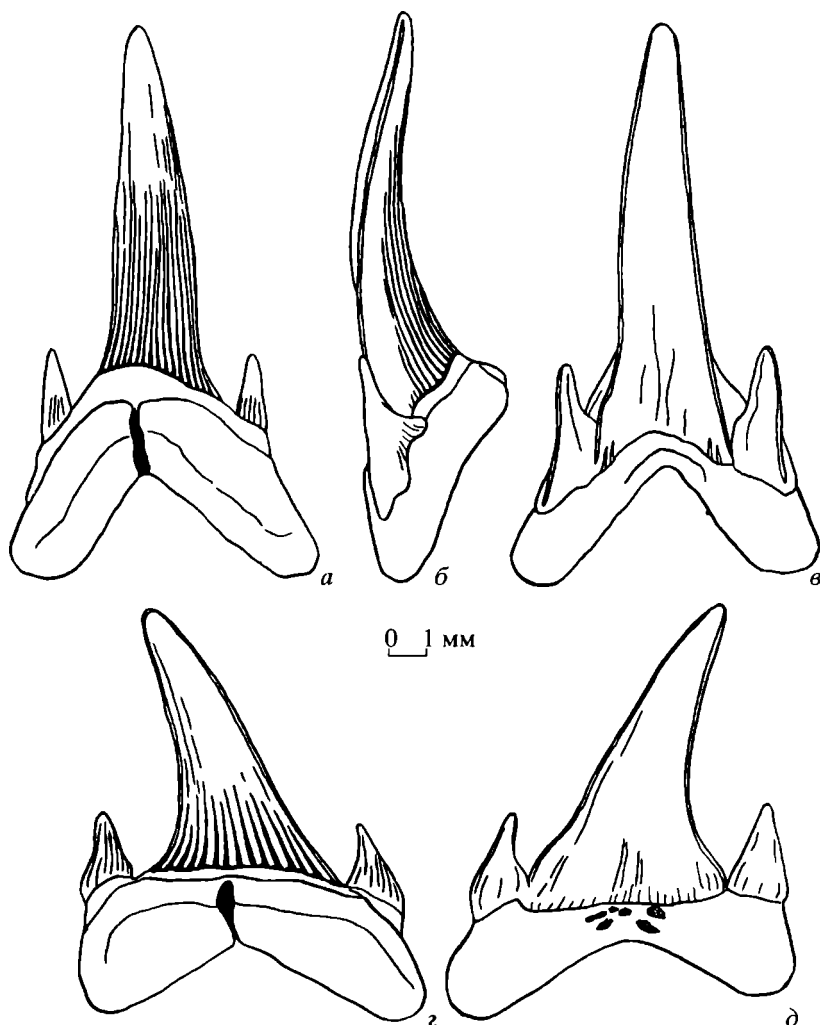


Рис. 5. Передний (а–е) и боковой (з, д) зубы *Eostriatolamia subulata* (Ag., 1843): а, з – с внутренней стороны, б – сбоку, в, д – с наружной стороны; Саратовская обл., г. Саратов; верхний сеноман (нижний фосфоритовый горизонт).

Монтаны) под названием *Odontaspis sanguinei* Case, 1978 (Case, 1978).

Таким образом, род *Eostriatolamia*, по нашим представлениям, состоит из 6–7 видов: 1) *E. gracilis* (альб Европы и Казахстана), 2) *E. striatula* (ап-альб Европы), 3) *E. subulata* (= *E. amonensis*?) (сеноман Европы, Казахстана и ?США), 4) *E. venusta* (= *E. samhammeri*?, = *E. sanguinei*?) (сантон – ранний кампан Европы, ?поздний кампан США), 5) *E. segedini* (= *E. aktobensis*?) (сантон – ранний кампан Казахстана), 6) ?*E. lerichei* (конец раннего кампана – начало позднего кампана Казахстана) и 7) *E. holmdelensis* (поздний кампан США). Нельзя, однако, полностью исключить, что ряд из отмеченных выше видов может в действительности принадлежать роду *Carcharias*, так как далеко не все виды известны по достаточно полным материалам и отмеченные выше преобразования зу-

бов могли происходить параллельно в этих и других близких родах.

Род *Eostriatolamia* не может быть сведен в синонимы рода *Synodontaspis* (= *Carcharias*), так как для последнего характерна более продвинутая зубная формула с большим количеством зубных рядов (см. Гликман, Долганов, 1988). У современных песчаных акул *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810 имеется довольно большое, строго не определенное число очень мелких задних зубов, расположенных в углах пасти. Эти зубы, кроме мелких размеров, характеризуются очень характерной формой коронки, наклоненной вбок, и образуют в челюсти резко обособленный отдел, возможно, приспособленный для раздавливания пищи. Именно на этом участке, наиболее приближенном к челюстному суставу, челюсти в силу биомеханических причин могут развивать максимальное давление на пищу. Подобное приспособ-

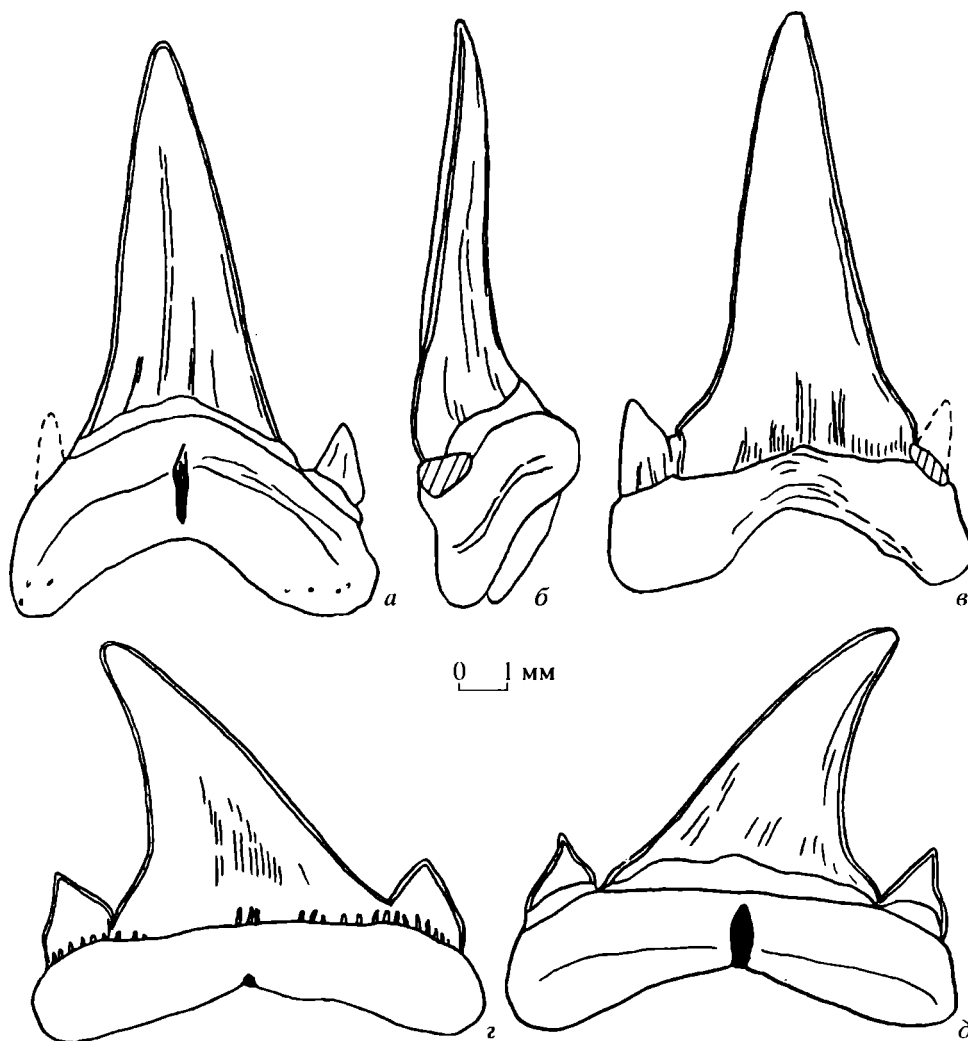


Рис. 6. Передний (а–в) и боковой (z, д) зубы *Eostriatolamia lerichei* Glückman et Zhelezko, 1979: а, д – с внутренней стороны; б – сбоку, в, z – с наружной стороны; Южный Казахстан, Алымтау; нижний кампан.

ление, развитое у современных песчаных акул (аналогичные зубы имеются и у гексанхид), следует рассматривать как продвинутое состояние, нехарактерное для меловых одонтаспидид, объединяемых нами в род *Eostriatolamia*. Мелкие задние зубы с характерно наклоненной, уплощенной коронкой, не обнаружены нами в выборках, относимых к видам *Eostriatolamia*. Это не может объясняться недостаточно эффективной методикой сбора материала, так как при тех же методах коллектирования отмеченные выше заднебоковые зубы обнаруживаются у палеогеновых (по крайней мере, с позднего палеоцена) одонтаспидид, относящихся поэтому бесспорно к роду *Sagharias*. Для акул рода *Eostriatolamia* была характерна, очевидно, архаическая зубная формула с небольшим числом морфологически малоизмененных задних зубов. Это предположение

подтверждается всем ходом эволюции эостриатоламий, в ходе которой происходило усиление режущей функции зубов, что связано с сокращением числа зубных рядов (аналогичный процесс наблюдается и в эволюции акул семейства *Apacacidae*, см. Гликман, 1956, 1980; Гликман, Долганов, 1988).

Рассматривая таксономическую структуру рода *Eostriatolamia*, мы пытались выделить именно биологические виды, т.е. совокупности популяций, генетически обособленные от других таких совокупностей. Естественно, в палеонтология, вследствие неполноты и ограниченности ископаемого материала, обычно рассматриваются только т. н. "палеонтологические виды", в данном случае – морфотипы зубов акул. В изучении вымерших акул, точнее, морфотипов их ископаемых зубов, в настоящее время практически полностью

преобладает интуитивный и типологический подход, что позволяет ставить вполне законный вопрос – наука это или некое подобие филателии? (Natlor, Maisey, 1990). Выход из создавшейся ситуации видится этим авторам в применении методов многомерной статистики для распознавания видов и надвидовых групп акул по их ископаемым зубам. Один из примеров подобного подхода приведен в данной статье. Однако результаты статистических методов должны оцениваться с биологических позиций. То, что зубные морфотипы морфологически идентичны у разных совокупностей выборок (палеопопуляций), еще не доказывает, что эти совокупности принадлежат одному виду. В нашем случае зубные морфотипы для выборок *E. lerichei* из кампана Казахстана и *E. venusta* из сантона-кампана Европы практически идентичны. Однако, во-первых, не исключено что подобный морфотип у *E. lerichei* развился параллельно и независимо от *E. venusta*, этот вид происходит от *E. subulata*, а не от *E. striatula* и, во-вторых, в любом случае ареал *E. lerichei* (восточная часть Тетиса) был обособлен от ареала *E. venusta* (Атлантика) соединившимися Африкой и Европой. Эти обстоятельства позволяют считать *E. lerichei* валидным биологическим видом, хотя по морфологии зубов он не отличается от *E. venusta* (многие современные реальные биологические виды акул имеют лишь незначительные отличия в окраске тела или в расположении и относительной длине плавников и не различимы по размерам и строению зубов).

Авторы осознают, что предлагаемая ими система акул рода *Eostriatolamia* едва ли удовлетворит запросы стратиграфии, но, в любом случае, надежно использовать ископаемые зубы акул в биостратиграфических целях возможно лишь только познав реальную эволюционную историю биологических видов этих животных, какой бы сложной она ни была.

Авторы благодарны А.И. Клюкиной и П.В. Богданову за помощь в работе с коллекцией Дарвиновского музея, Е.К. Сычевской и анонимному рецензенту – за просмотр рукописи и высказанные замечания. Работа выполнена при финансовой поддержке Международного научного фонда Дж. Сороса и Российской академии естественных наук.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гликман Л.С. О филогенетическом развитии рода *Apsorax* // Докл. АН СССР. 1956. Т. 109. Вып. 5. С. 1049–1052.
- Гликман Л.С. О возрасте нижнего фосфоритового горизонта в окрестностях Красного яра Сталинградской области // Тр. Геол. музея им. А.П. Карпинского АН СССР. 1957. Вып. 1. С. 118–120.

- Гликман Л.С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука, 1980. 248 с.
- Гликман Л.С., Долганов В.Н. Зубная формула и ее значение в эволюции ламноидных акул // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988. № 11. С. 34–42.
- Гликман Л.С., Железко В.И. Акулы // Граница сантона и кампана на Восточно-Европейской платформе. Тр. Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР. 1979. Вып. 148. С. 90–105.
- Гликман Л.С., Железко В.И., Лазур О.Г., Сегадин Р.А. Новые данные о возрасте верхнемеловых фосфоритовых отложений района верховьев рек Илек и Темир в Западном Казахстане // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. геол. 1970. Т. 45. № 6. С. 73–80.
- Железко В.И. Селахиозоны сантона и нижнего кампана Южного Урала и Мугоджар // Биостратиграфия и литология верхнего палеозоя Урала. Свердловск: УРО АН СССР, 1988. С. 117–131.
- Железко В.И., Папулов Г.И., Сегадин Р.А. Описание геологических разрезов // Граница сантона и кампана на Восточно-Европейской платформе. Тр. Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР. 1979. Вып. 148. С. 24–30.
- Железко В.И., Сегадин Р.А. Новые данные по стратиграфии меловых отложений Актюбинско-Примугоджарского района Западного Казахстана // Платформенные образования Урала. Тр. Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР. 1972. Вып. 96. С. 18–28.
- Ким Д.-О., Мьюллер Ч.У. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. С. 5–77.
- Олдендерфер М.С., Блэшфилд Р.К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. С. 139–210.
- Шонф Т. Палеоокеанология. М.: Мир, 1982. 311 с.
- Cappetta H. Sélaciens et Holocephales du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse) // Geol. mediterr. 1975. Т. 2. № 3. P. 115–134.
- Cappetta H. Handbook of Paleichthyology. Vol. 3B. Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Stuttgart, N. Y.: Gustav Fischer Verlag, 1987. 193 p.
- Cappetta H. Case G.R. Contribution a l'étude des sélaciens de Groupe Monmouth (Campanien-Maestrichthien) du New Jersey // Palaeontogr. Abt. A. 1975a. Bd. 151. Lfg. 1–3. P. 1–46.
- Cappetta H., Case G.R. Sélaciens nouveaux du Crétacé du Texas // Geobios. 1975b. Fasc 4. P. 303–307.
- Case G.R. A new selachian fauna from the Judith River Formation (Campanian) of Montana // Palaeontogr. Abt. A. 1978. Bd. 160. Lfg. 1–6. P. 176–205.
- Dalinkevicius J.A. On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk I. Selachii // Vyt. Didz. Univ. Mat. Gamt. Fak. Darbai. 1935. V. 9. 61 p.
- Herman J. Les sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrees limitrophes. Elements d'une biostratigraphique intercontinentale // Mem. Expl. Cartés geol. miner. Belgique. Sér. géol. 1977(1975). Т. 15. 401 p.
- Leriche M. Revision de la faune ichthyologique des Terrains crétacés du Nord de la France // Ann. Soc. Géol. Nord. 1902. Т. 31. P. 87–146.
- Leriche M. Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais // Bull. Soc. Belge Géol., Paléontol., Hydrol. 1929. Т. 37. Fasc 3. P. 199–299.



Naylor G., Maisey J.G. Fossil sharks: paleontology on philately? // J. Vertebr. Paleontol. 1990. V. 10. Suppl. to № 3. P. 36A.

Pictet F.J., Campiche G. Fossiles des territoires crétacés de Ste Croix. Pt. 1 // Mat. Paléontol. Suisse. Sér. 2. 1858. 380 p.

Priem F. Sur les poissons de la craie phosphatée des environs de Peronne // Bull. Soc. géol. France. Sér. 3. 1896. T. 24. P. 9–23.

Sauvage H.E. Notes sur les Poissons fossiles. XIX. Sur quelques Squales de la Craie des Charentes // Bull. Soc. géol. France. Sér. 3. 1880. T. 8. P. 451–462.

Woodward A.S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Pt. 1. L., 1889. 474 p.

Woodward A.S. The fossil fishes of the English Chalk // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1912. V. 56, 57. P. 1–97.

## Evolution of the Cretaceous Lamnoid Sharks of the Genus *Eostriatolamia*

L. S. Glückman and A. O. Averianov

The “archaic” tooth form and comparatively few tooth rows are characteristic of the Cretaceous sharks of the genus *Eostriatolamia* (Odontaspidae). This is in contrast to the conditions in the Cenozoic sand sharks and thus makes it possible to regard this as a valid genus. The evolution and systematics of the *Eostriatolamia* are reconsidered, in particular, on the base of statistical methods. The cluster and principal component analyses were used to process a large quantity of teeth from 17 samples from the Albian–Campanian. Six or seven species are included in the genus *Eostriatolamia*: *E. gracilis* (Albian of Europe and Kazakhstan), *E. striatula* (Aptian–Albian of Europe), *E. subulata* (= *E. amonensis*?) (Cenomanian of Europe, Kazakhstan and ?USA), *E. venusta* (= *E. samhammeri*?, = *E. sanguinei*?) (Santonian–Early Campanian of Europe, ? Late Campanian of USA), *E. segedini* (= *E. aktobensis*?) (Santonian–Early Campanian of Kazakhstan), ?*E. lerichei* (the latest Early Campanian–beginning of the Late Campanian of Kazakhstan) and *E. holmdelensis* (Late Campanian of USA).