

---

---

Научная статья

УДК 567.31:551.736

DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-8

## НАХОДКИ РЫБ В НИЖНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ БАШКИРСКИХ ШИХАНОВ

А. О. Иванов<sup>1,2</sup>

1 — Институт наук о Земле Санкт-Петербургского государственного университета, 199178,  
г. Санкт-Петербург, 16 линия, д. 29, IvanovA-Paleo@yandex.ru

2 — Институт геологии и нефтегазовых технологий Казанского (Приволжского) федерального  
университета, 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 4/5

Сведения о находках остатков рыб в нижнепермских отложениях Башкирских шиханов единичны. Зубная спираль геликоприонида *Shaktauites seywi* была описана из отложений стерлитамакского горизонта сакмарского яруса шихана Шахтау. Из сакмарских и артинских отложений шихана Торатау упомянуты остатки эласмобранхиевых хрящевых рыб: симмориид, джалодонтида, анахронистидного и синеходонтидного неоселяхов.

Разнообразные изолированные экзоскелетные элементы (зубы, чешуи и дентикли) хрящевых и лучеперых рыб найдены в отложениях стерлитамакского горизонта сакмарского яруса и саргинского горизонта артинского яруса нижней перми шихана Торатау (Южный Урал, Республика Башкортостан). Хрящевые рыбы представлены симморидами *Stethacanthulus decorus* и *Kunguroodus obliquus*, джалодонтидом *Adamantina* sp., анахронистидом *Cooleyella fordii*, синеходонтидом *Synechodus antiquus*. Зубы *Adamantina* из нижней перми Торатау отличаются от зубов известных видов этого рода, и вероятно, относятся к новому виду. Определить таксономическую принадлежность лучеперых рыб не позволяет сохранность микроостатков.

Комплекс ихтиофауны включает таксоны хрящевых рыб *Stethacanthulus* и *Adamantina*, широко распространенные в карбоне и перми многих регионов мира. Но присутствуют и виды, встреченные в узком стратиграфическом интервале. Симмориид *Kunguroodus obliquus* найден в ассельско-кунгурских отложениях нижней перми Южного Урала и артинских отложениях Казахстанского Предуралья. Древнейший синеходонтид *Synechodus antiquus* известен только из сакмарско-артинских отложений Южного Урала, а голотип происходит из саргинского горизонта артинского яруса шихана Торатау.

**Ключевые слова:** рыбы, нижняя пермь, Южный Урал, шиханы

**Благодарности:** Автор выражает благодарность В. В. Черных (ИГГ Уро РАН, г. Екатеринбург) за предоставленные коллекции и стратиграфические данные, а также Н. С. Власенко (СПбГУ) и Р. А. Ракитову (канд. биол. наук, с. н. с., ПИН РАН) за помощь при работе на сканирующих электронных микроскопах. Исследования проведены с использованием оборудования ресурсных центров «Геомодель» и «Микроскопии и микроанализа» Научного парка СПбГУ. Работа выполнена за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

---

**Для цитирования:** Иванов А. О. Находки рыб в нижнепермских отложениях Башкирских шиханов // Геологический вестник. 2023. № 2. С. 116–123. DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-8

**For citation:** Ivanov A. O. Findings of fishes in the Lower Permian deposits of Bashkirian shikhans. *Geologicheskii vestnik*. 2023. No. 2. P. 116–123. DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-8

---

© А. О. Иванов, 2023

Original article

## FINDINGS OF FISHES IN THE LOWER PERMIAN DEPOSITS OF BASHKIRIAN SHIKHANS

A. O. Ivanov<sup>1, 2</sup>

1 — Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University, 16 Line 29, St. Petersburg 199178, IvanovA-Paleo@yandex.ru

2 — Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University, 18 Kremlevskaja St., Kazan, 420008, Russia

The data on findings of fish remains in the Lower Permian of Bashkirian shikhans are rare. The tooth whorl of helicoprionid *Shaktauites seywi* was described from the Sakmarian Sterlitamakian Regional Stage of Shakhtau shikhan. The remains of elasmobranch chondrichthyans such as symmoriids, jalodontid, anachronistid and synechodontid neoselachians were mentioned from the Sakmarian and Artinskian deposits of Toratau shikhan.

The diverse isolated exoskeletal elements (teeth, scales and denticles) of chondrichthyan and actinopterygian fishes have been found in the deposits of Sterlitamakian Regional Stage (Sakmarian) and Sargian Regional Stage (Artinskian) of Lower Permian from the Toratau shikhan (South Urals, Republic of Bashkortostan). Chondrichthyan fishes are represented by symmoriids *Stethacanthulus decorus* and *Kunguroodus obliquus*, jalodontid *Adamantina* sp., anachronistid *Cooleyella fordi*, synechodontid *Synechodus antiquus*. The teeth of *Adamantina* differ from the teeth of known species, and probably belong to a new species. The preservation of actinopterygian microremains does not allow to determine exactly the taxa.

The ichthyoassemblage includes the taxa of chondrichthyans *Stethacanthulus* and *Adamantina* widely distributed in the Carboniferous and Permian of various regions of the world. But the taxa occurred in the narrow stratigraphic interval are presented in the assemblage. Symmoriid *Kunguroodus obliquus* has been found in the Asselian — Kungurian of Lower Permian in the South Urals and in the Artinskian of Kazakhstan Cis-Urals. The oldest synechodontid *Synechodus antiquus* is known only from the Sakmarian — Artinskian of South Urals, and a holotype originated from the Artinskian Sargian Regional Stage of the Toratau shikhan.

**Keywords:** fishes, Lower Permian, South Urals, shikhans

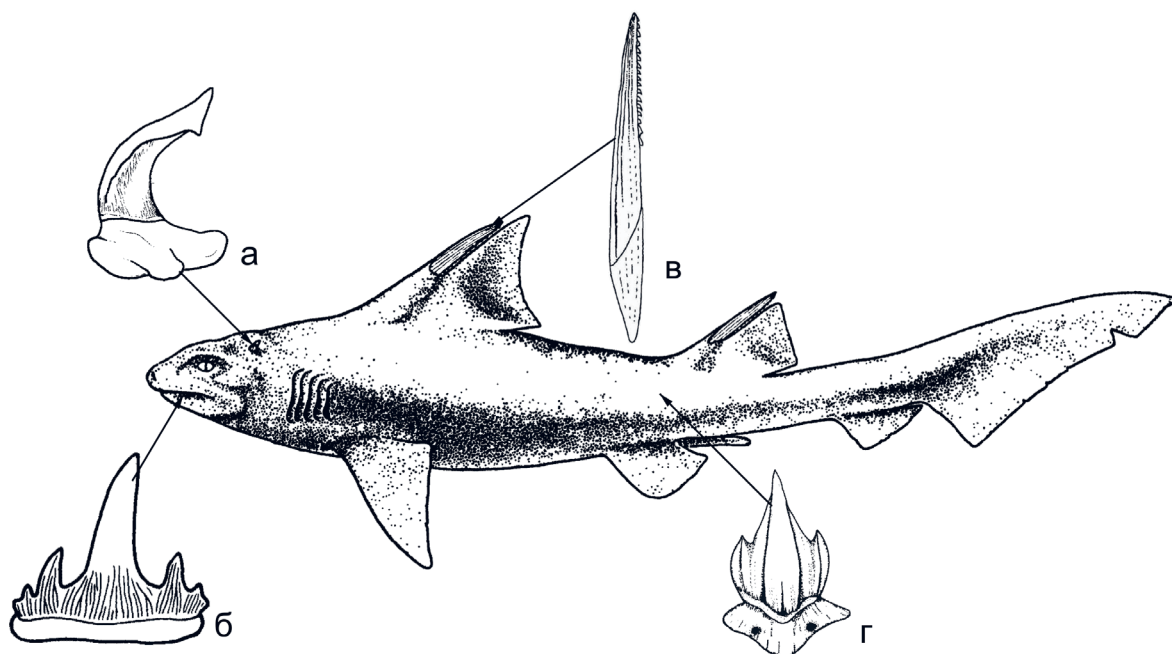
**Acknowledgements:** The author is grateful to V. V. Chernykh (IGG UO RAN, Ekaterinburg) for the presenting of collections and for stratigraphic information; to N. S. Vlasenko (SPU) and R. A. Rakitov (PIN RAN) for assistance with SEM imaging. Scientific research was performed at the Centre for Geo-Environmental Research and Modeling (GEOMODEL) and the Centre for Microscopy and Microanalysis of Research Park of the St. Petersburg State University. This paper has been supported by the Kazan Federal University Strategic Academic Leadership Program (PRIORITY-2030).

### Введение

В нижнепермских карбонатных отложениях Предуралья и Урала встречаются изолированные остатки хрящевых и лучеперых костных рыб [Ivanov, 2005]. Чаще всего хрящевые рыбы представлены экзоскелетными элементами: зубами, зубными пластинками, плавниковыми шипами, чешуями и разнообразными дентиклями (рис. 1). Замещенные части хрящевого скелета ископаемых представителей этого класса рыб встречаются очень редко в палеозойских отложениях России [Иванов, Лебедев, 2023].

Находки остатков рыб в нижнепермских отложениях Башкирских шиханов (Республика

Башкортостан, Южный Урал) немногочисленные. Б. И. Чувашов [2001] описал новый род и вид *Shaktauites seywi* Tshuvashov, 2001 по зубной спирали, найденной в известняках стерлитамакского горизонта сакмарского яруса из карьера у шихана Шахтау. *Shaktauites* относится к семейству Helicoprionidae отряда Eugeneodontiformes подкласса Euchondrocephali [Itano, Lucas, 2018]. Из отложений стерлитамакского горизонта сакмарского яруса и саргинского горизонта артинского яруса шихана Торатау упомянуты остатки эласмобранхивых хрящевых рыб таких как симмориид, жалодонтида, анахронистидного и синеходонтидного неоселяхов [Ivanov, 2005]. Только два вида симмориид *Kunguroodus obliquus* (Ivanov, 2005)



**Рис. 1. Части экзоскелета ископаемой акулы, которые чаще всего встречаются в палеозойских отложениях**  
Условные обозначения: а — головной шип [Maisey, 1982], б — зуб [Maisey, 1983], в — плавниковый шип [Welton, Farish, 1993], г — плакоидная чешуя [Johns, 1996]. Реконструкция акулы *Hybodus* по Мэйзи [Maisey, 1982].

**Fig. 1. Exoskeletal parts of fossil shark which mainly occurred in the Palaeozoic deposits**

Legend: а — cephalic spine [Maisey, 1982], б — tooth [Maisey, 1983], в — fin spine [Welton, Farish, 1993], г — placoid scale [Johns, 1996]. Reconstruction of shark *Hybodus* by Maisey [1982].

и синеходонтид *Synechodus antiquus* Ivanov, 2005 были ранее описаны. В данную статью включена информация о всех таксонах хрящевых рыб, найденных в нижней перми шихана Торатау.

Изученные экземпляры хранятся в Палеонтологическом музее Санкт-Петербургского государственного университета (аббревиатура ПМСПУ), коллекции №№ 39, 109.

### Таксономическое разнообразие рыб

В нижнепермских отложениях стерлитамакского горизонта сакмарского яруса и саргинского горизонта артинского яруса шихана Торатау встречаются следующие таксоны:

Класс Chondrichthyes Huxley, 1880

Подкласс Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Надотряд Cladodontomorphi Ginter, Hampe et Duffin, 2010

Отряд Symmoriiformes Zangerl, 1981

Семейство Symmoriidae Dean, 1909

Род *Stethacanthulus* Zangerl, 1990

***Stethacanthulus decorus* (Ivanov, 1999)**

Семейство incertae sedis

Род *Kunguroodus* Ivanov, 2016

***Kunguroodus obliquus* (Ivanov, 2005)**

Отряд Jalodontiformes Ivanov, Duffin et Richter, 2021

Семейство Jalodontidae Ginter, Hairapetian et Klug, 2002

Род *Adamantina* Bendix-Almgreen, 1993

***Adamantina* sp.**

Когорта Euselachii Hay, 1902

Подкогорта Neoselachii Compagno, 1977

Отряд incertae sedis

Семейство Anachronistidae Duffin et Ward, 1983

Род *Cooleyella* Gunnell, 1933

***Cooleyella fordi* (Duffin et Ward, 1983)**

Надотряд Galeomorphii Compagno, 1973

Отряд Synechodontiformes Duffin et Ward, 1993

Семейство Palaeospinacidae Regan, 1906

Род *Synechodus* Woodward, 1888

***Synechodus antiquus* Ivanov, 2005**

Класс Osteichthyes Huxley, 1880

Подкласс Actinopterygii Cope, 1887

**Actinopterygii indet.**

В отложениях стерлитамакского горизонта сакмарского яруса найдены многочисленные чешуи неопределимых эвселяхий, единичные зубы

симморииды *Stethacanthulus decorus*, джалодонтида *Adamantina* sp., анахронистиды *Cooleyella fordii*, дентикли неопределимых симмориид, зубы и чешуи неопределимых лучеперых рыб.

В породах саргинского горизонта артинского яруса обнаружены многочисленные зубы симморииды *Stethacanthulus decorus* и чешуи неопределимых эвселыхий, редкие зубы симморииды *Kunguroodus obliquus*, синеходонтида *Synechodus antiquus*, дентикли неопределимых симмориид, зубы и чешуи неопределимых лучеперых рыб.

**Симморииды.** Остатки симмориид представлены зубами двух таксонов *Stethacanthulus decorus* и *Kunguroodus obliquus*, а также неопределимыми дентиклями нескольких морфотипов. Небольшие зубы *Stethacanthulus decorus* обладают кладодонтной коронкой с тонкими, заостренными вершинами и лингвально вытянутое основание без элементов сочленения в зубной серии (рис. 2, фиг. 1). Коронка включает от пяти до семи вершин, из которых крупные центральная и две боковые, и небольшие промежуточные. В зависимости от морфотипа зубов вершины могут быть гладкими или с четко выраженной скульптурой. На лабиальной стороне вершин скульптура состоит из гребней, образующих ланцеолятный орнамент, а на лингвальной стороне — из тонких и коротких гребешков [Ivanov, 1999]. Выделяют три морфотипа для зубов *Stethacanthulus* [Ivanov et al., 2021 a, б]. Первый морфотип обладает узкой коронкой с пятью гладкими вершинами и основанием ложковидной формы с узкой лабиальной и широкой лингвальной частями. Зубы второго морфотипа имеют скульптурированные вершины, коронка и основание почти одинаковой ширины, основание округлой или прямоугольной формы, иногда с небольшим треугольным лингвальным выступом. Для третьего морфотипа характерны широкая коронка с 5–7 скульптурированными вершинами и трапециевидное основание с широкой лабиальной и узкой лингвальной частями. В коллекции из саргинского горизонта артинского яруса присутствуют все три морфотипа.

Зубы *Kunguroodus obliquus* состоят из кладодонтной коронки и прямоугольного, лингвально направленного основания (рис. 2, фиг. 2). В коронке три главные крупные вершины могут разделяться двумя промежуточными вершинками. Все вершины покрыты скульптурой из гребней разной длины. Некоторые гребни на лабиальной стороне могут соединяться у кончика вершины. Выпуклый апикальный сочленовный бугорок расположен

в центре окклюзарной поверхности основания и несет одно или два отверстия васкулярных каналов. Массивный лабио-базальный отросток находится в центре лабиального края основания.

Единичные дентикли симмориид включают несколько морфотипов: одновершинные, трехвершинные и мембранные типа «*Stemmatias*» с веерным расположением вершин.

**Джалодонтиды.** Три зуба *Adamantina* sp. имеют трехвершинную фебодонтную коронку с широко расставленными боковыми вершинами и полукруглое, сводчатое основание с двумя узкими лабио-базальными бугорками (см. рис. 2, фиг. 4, 5). Лабиальная скульптура вершин состоит из тонких гребней, образующих ланцеолятный орнамент, и коротких гребней под ними. Лабио-базальные бугорки разделены пологим углублением. Трехвершинные зубы известных видов *Adamantina benedictae* Bendix-Almgreen, 1993 и *A. foliacea* Ivanov, 1999 отличаются от зубов из нижней перми Торатау широкими вершинами, плотно прижатыми друг к другу; скульптурой из нескольких грубых ланцеолятных гребней; массивным, сводчатым основанием с крупными лабио-базальными бугорками, разделенными глубокой впадиной [Ivanov et al., 2021 a, б]. Вероятно, зубы из нижней перми Торатау принадлежат новому виду рода *Adamantina*, но малое количество экземпляров и не очень хорошая сохранность не позволяют установить новый таксон.

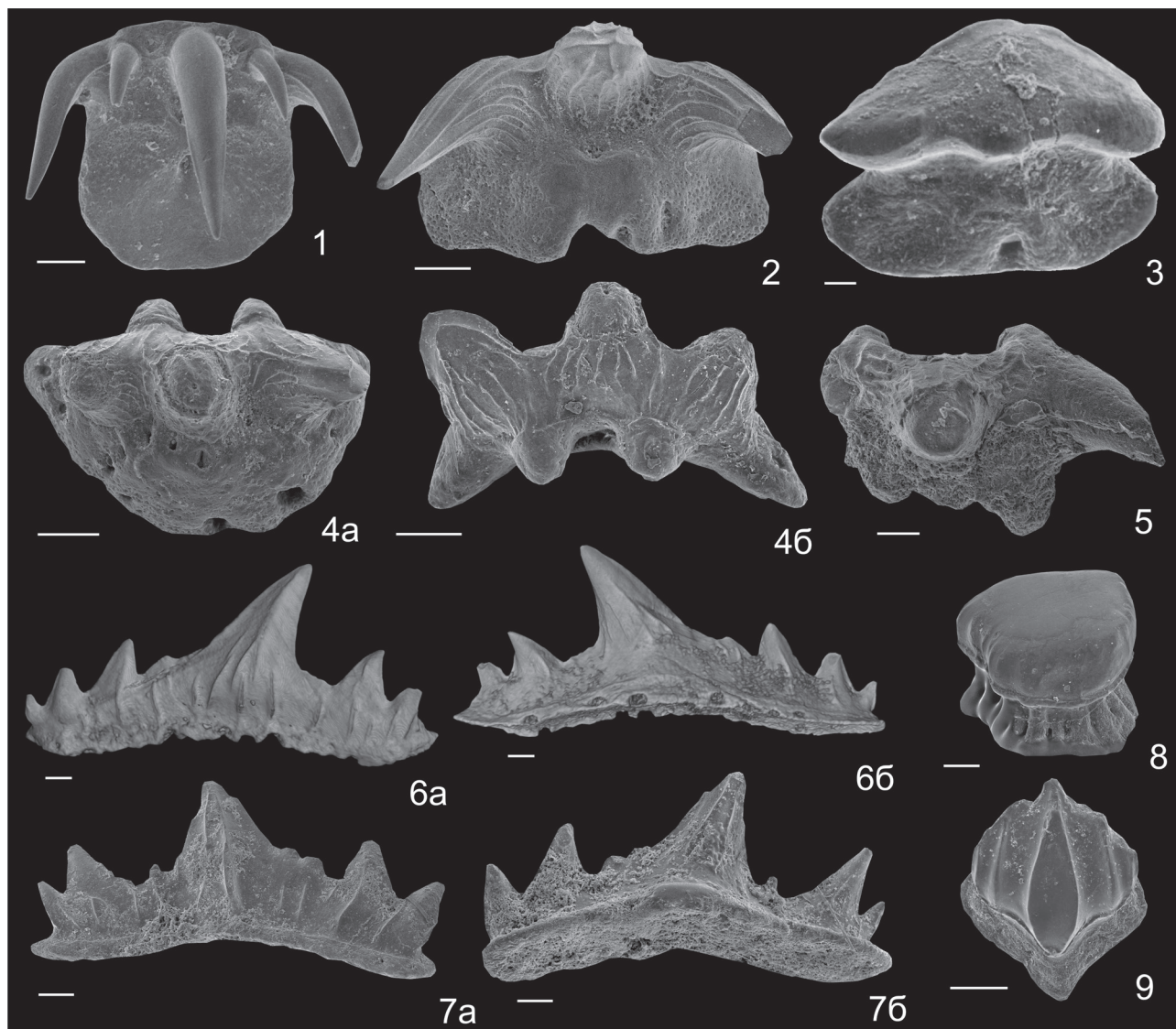
**Неоселыхии.** Зубы неоселыхий относятся к двум различным группам, анахронистид и синеходонтид. Два зуба *Cooleyella fordii* (см. рис. 2, фиг. 3) обладают признаками типичными для анахронистидных зубов: монолитная коронка с продольным окклюзарным гребнем, разделяющим короткую, вертикальную лингвальную и длинную, пологую лабиальную поверхности. Длинный лабиальный выступ нависает над основанием. Коронку и основание разделяет углубление по всему периметру зуба. Основание зуба имеет значительно выступающую лингвальную и короткую лабиальную части. Круглый базальный бугорок расположен под лабиальным выступом коронки, на короткой лабиальной части основания. В центре вогнутой базальной поверхности основания находится крупное отверстие васкулярной полости. Васкулярный канал открывается в центре лингвального края основания.

Синеходонтид *Synechodus antiquus* описан из саргинского горизонта артинского яруса шихана Торатау [Ivanov, 2005]. Для зубов этого вида харак-



терны лингвально наклоненная, лабио-лингвально уплощенная асимметричная корона и тонкое, слабо сводчатое основание с рядами отверстий васкулярных каналов (см. рис. 2, фиг. 6, 7). Мезио-дистально вытянутая корона включает высокую центральную вершину и от двух до четырех боко-

вых вершин с мезиальной или дистальной сторон. Лабиальная скульптура состоит из грубых гребешков разной длины, которые иногда раздваиваются у основания. Лингвальная сторона вершин гладкая или покрыта редкими и тонкими гребешками. Острый окклюзорный гребень соединяет вершины



**Рис. 2.** Хрящевые рыбы из сакмарских (1, 3–5, 8, 9) и артинских (2, 6, 7) отложений шихана Торатау

Условные обозначения: 1 — *Stethacanthulus decorus* (Ivanov), зуб, окклюзорный вид, ПМСПУ 109–1. 2 — *Kunguroodus obliquus* (Ivanov), зуб, окклюзорный вид, ПМСПУ 109–2. 3 — *Cooleyella fordii* (Duffin et Ward), зуб, окклюзорный вид, ПМСПУ 39–17. 4, 5 — *Adamantina* sp., зубы: 4 — ПМСПУ 109–3, окклюзорный (4a) и лабиальный (4b) виды; 5 — ПМСПУ 109–7, окклюзорный вид. 6, 7 — *Synechodus antiquus* Ivanov, зубы: 6 — голотип, ПМСПУ 39–13, лабиальный (6a) и лингвальный (6b) виды; 7 — ПМСПУ 109–4, лабиальный (7a) и лингвальный (7b) виды. 8, 9 — чешуя эвселехиевых акул: 8 — ПМСПУ 109–5, наклонный боковой вид, 9 — ПМСПУ 109–6, вид с кроны. Масштабная линейка — 100 мкм.

**Fig. 2.** Chondrichthyans from the Sakmarian (1, 3–5, 8, 9) and Artinskian (2, 6, 7) deposits of shikhan Toratau

Legend: 1 — *Stethacanthulus decorus* (Ivanov), tooth, occlusal view, PMSPU 109–1. 2 — *Kunguroodus obliquus* (Ivanov), tooth, occlusal view, PMSPU 109–2. 3 — *Cooleyella fordii* (Duffin et Ward), tooth, occlusal view, PMSPU 39–17. 4, 5 — *Adamantina* sp., teeth: 4 — PMSPU 109–3, occlusal (4a) and labial (4b) views; 5 — PMSPU 109–7, occlusal view. 6, 7 — *Synechodus antiquus* Ivanov, teeth: 6 — holotype, PMSPU 39–13, labial (6a) and lingual (6b) views; 7 — PMSPU 109–4, labial (7a) and lingual (7b) views. 8, 9 — euselachian scales: 8 — PMSPU 109–5, oblique lateral view, 9 — PMSPU 109–6, crown view. Scale bar — 100 µm.

в коронке. Древнейший вид рода *Synechodus* отличается от мезозойских представителей [Cappetta, 2012] уплощенной коронкой с плохо выраженной лингвальной скульптурой, тонким основанием с немногочисленными отверстиями васкулярных каналов.

Коллекция рыбных остатков из нижней перми шихана Торатау содержит многочисленные чешуи неопределимых эвселяхивых акул (см. рис. 2, фиг. 8, 9). Одни чешуи похожи на чешуи гибодонтид, другие напоминают чешую некоторых неоселяхий. Несколько чешуй схожи с чешуями, описанными у синеходонтида *Paraorthacodus jurensis* (Schweizer, 1964) из поздней юры Германии [Duffin, 1993]. Возможно, эти чешуи принадлежали *Synechodus antiquus*.

**Лучеперые.** В нижнепермских отложениях шихана Торатау найдены единичные зубы и чешуй лучеперых рыб. Сохранность чешуй не позволяет определить таксономическую принадлежность.

### Стратиграфическое распространение таксонов

Симмориид *Stethacanthulus decorus* известен из серпуховских отложений нижнего карбона Приполярного Урала [Ivanov, 1999]; из серпуховско-башкирских отложений карбона Гиссарского хребта в Узбекистане [Ivanov, 2013]; ассельско-кунгурских отложений нижней перми Среднего и Южного Урала [Ivanov 1999, 2005]; и роадских отложений средней перми Гваделупских гор США [Ivanov et al., 2021 a, б].

Второй симмориид *Kunguroodus obliquus* найден в ассельско-кунгурских отложениях нижней перми Южного Урала [Ivanov, 2016] и в артинских отложениях Казахстанского Предуралья [Lebedev, 2009].

Джалодонтид *Adamantina foliacea* распространен в турнейских и московских отложениях Южного Урала, гжельских отложениях Подмосковья, в касимовских отложениях Самарской и Волгоградской областей, в ассельских отложениях Приполярного Урала, в артинских Среднего Урала, московских отложениях Гренландии, касимовских отложениях Айовы и Нью-Мексико, роадских отложениях Техаса, США [Ivanov et al., 2021 a, б].

Древнейший синеходонтид *Synechodus antiquus* известен только из сакмарско-артинских отложений Южного Урала.

Анахронистид *Cooleyella fordi* встречен в везейских и серпуховских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы, Приполярного Урала, Бельгии и Англии, московских отложениях

верхнего карбона Северного Тимана, гжельских отложениях верхнего карбона Огайо, США и артинских отложениях нижней перми Южного Урала [Иванов, 2011].

### Выводы

В нижнепермских отложениях стерлитамакского горизонта сакмарского яруса и саргинского горизонта артинского яруса шихана Торатау встречены симморииды *Stethacanthulus decorus* и *Kunguroodus obliquus*, джалодонтид *Adamantina* sp., анахронистид *Cooleyella fordi*, синеходонтид *Synechodus antiquus*, а также неопределимые симморииды, эвселяхий и лучеперые рыбы.

Ихтиофауна сакмарских и артинских отложений шихана Торатау содержит таксоны хрящевых рыб, широко распространенных в карбоне и перми Урала и других регионов мира, какие как *Stethacanthulus decorus* и *Adamantina*. Несмотря на это, присутствуют и виды, встреченные в узком стратиграфическом интервале. Симмориид *Kunguroodus obliquus* найден в ассельско-кунгурских отложениях нижней перми Южного Урала и артинских отложениях Казахстанского Предуралья. В артинских отложениях шихана Торатау встречен *Synechodus antiquus* — древнейший синеходонтид в мире. Этот вид найден еще лишь в одном местонахождении на Южном Урале: обнажение в дорожной выемке по трассе Уфа — Челябинск, в 1 км от г. Сим в направлении Челябинска [Ivanov, 2005]. Голотип происходит из саргинского горизонта артинского яруса шихана Торатау.

### Список литературы

Иванов А. О. Пермские анахронистидные акулы Восточно-Европейской платформы и Урала // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Материалы конференции, посвященной 80-летию со дня рождения В. Г. Очева. Москва: Изд-во ПИН. 2011. С. 17–19.

Иванов А. О., Лебедев О. А. Находки эндоскелета хрящевых рыб в верхнепалеозойских отложениях России // Материалы LXIX сессия Палеонтологического общества. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ. 2023. С. 216–218.

Чувашов Б. И. Пермские акулы семейства Helicoprionidae — стратиграфическое и географическое распространение, экология, новый представитель // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 6. Екатеринбург: Изд-во ИГГ УрО РАН. 2001. С. 12–27.

Cappetta H. Chondrichthyes — Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth. Handbook of Paleoichthyology, 3E. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 2012. 512 p.

- Duffin C.J. The palaeospinacid shark „*Synechodus*“ *jurensis* Schweizer, 1964 from the Late Jurassic of Germany // Belgian Geological Survey. Professional Paper, 1993, 264, 157–174.
- Itano W.M., Lucas S.G. A revision of *Campyloprion* Eastman, 1902 (Chondrichthyes, Helicoprionidae), including new occurrences from the Upper Pennsylvanian of New Mexico and Texas, USA // *Acta Geologica Polonica*, 2018, 68 (3), 403–419.
- Ivanov A. Late Devonian — Early Permian chondrichthyans of the Russian Arctic // *Acta Geologica Polonica*, 1999, 49, 267–285.
- Ivanov A. Early Permian chondrichthyans of the Middle and South Urals // *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2005, 8 (2), 127–138.
- Ivanov A. O. Chondrichthyans from the Early/Late Carboniferous boundary beds of the Gissar Mountains, Uzbekistan // *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*, 2013, 60, 143–151.
- Ivanov A. O. Chondrichthyans from the Lower Permian of Mechetlino, South Urals, Russia // *The Bulletin of Geosciences*, 2016, 91 (4), 717–729.
- Ivanov A. O., Bakaev A. S., Nestell M. K., Nestell G. P. Fish microremains from the Cutoff Formation (Roadian, Middle Permian) of the Guadalupe Mountains, West Texas, USA // *Micropaleontology*, 2021 (a), 67 (4), 365–402.
- Ivanov A. O., Duffin C.J., Richter M. Youngest jalodontid shark from the Triassic of Europe and a revision of the Jalodontidae // *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2021 (6), 42 (2).
- Johns M.J. Diagnostic pedicle features of Middle and Late Triassic elasmobranch scales from northeastern British Columbia, Canada // *Micropaleontology*, 1996, 42 (4), 335–350.
- Lebedev O.A. A new specimen of *Helicoprion* Karpinsky, 1899 from Kazakhstaniian Cisurals and a new reconstruction of its tooth whorl position and function // *Acta Zoologica*, 2009, 90 (Suppl. 1), 171–182.
- Maisey J.G. The anatomy and interrelationships of Mesozoic hybodont sharks // *American Museum Novitates*, 1982, 2724, 1–48.
- Maisey J.G. Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England // *American Museum Novitates*, 1983, 2758, 1–64.
- Welton B.J., Farish, R. F. *The Collector's Guide to Fossil Shark and Rays from the Cretaceous of Texas*. 1993. Before Time Edition, Lewisville, 204 p.
- Ivanov A. O., Lebedev O. A. (2023). Findings of chondrichthyan endoskeleton in the Upper Palaeozoic deposits of Russia. *Materialy LXIX sessii Paleontologicheskogo obschestva* [Proceedings of LXIX session of Paleontological Society], St. Petersburg: Map factory of VSEGEI, 216–218. (In Russian).
- Chuvashov B. I. (2001). Permian sharks of family Helicoprionidae — stratigraphical and geographical distribution, ecology, new representative. *Materialy po stratigrafii i paleontologii Urala* [Materials on stratigraphy and paleontology of Urals], issue 6. Ekaterinburg: IGG UO RAN, 12–27. (In Russian).
- Cappetta, H. (2012). *Chondrichthyes — Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth*. Handbook of Paleichthyology, 3E. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 512 p.
- Duffin C.J. (1993). The palaeospinacid shark „*Synechodus*“ *jurensis* Schweizer, 1964 from the Late Jurassic of Germany. *Belgian Geological Survey. Professional Paper*, 264, 157–174.
- Itano W.M., Lucas S.G. (2018). A revision of *Campyloprion* Eastman, 1902 (Chondrichthyes, Helicoprionidae), including new occurrences from the Upper Pennsylvanian of New Mexico and Texas, USA. *Acta Geologica Polonica*, 68 (3), 403–419.
- Ivanov A. (1999). Late Devonian — Early Permian chondrichthyans of the Russian Arctic. *Acta Geologica Polonica*, 49, 267–285.
- Ivanov A. (2005). Early Permian chondrichthyans of the Middle and South Urals. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8 (2), 127–138.
- Ivanov A. O. (2013). Chondrichthyans from the Early/Late Carboniferous boundary beds of the Gissar Mountains, Uzbekistan. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*, (60), 143–151.
- Ivanov A. O. (2016). Chondrichthyans from the Lower Permian of Mechetlino, South Urals, Russia. *The Bulletin of Geosciences*, 91 (4), 717–729.
- Ivanov A. O., Bakaev A. S., Nestell M. K., Nestell G. P. (2021). Fish microremains from the Cutoff Formation (Roadian, Middle Permian) of the Guadalupe Mountains, West Texas, USA. *Micropaleontology*, 67 (4), 365–402.
- Ivanov A. O., Duffin C. J., Richter M. (2021). Youngest jalodontid shark from the Triassic of Europe and a revision of the Jalodontidae // *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42 (2).
- Johns M. J. (1996). Diagnostic pedicle features of Middle and Late Triassic elasmobranch scales from northeastern British Columbia, Canada. *Micropaleontology*, 42 (4), 335–350.
- Lebedev O. A. (2009). A new specimen of *Helicoprion* Karpinsky, 1899 from Kazakhstaniian Cisurals and a new reconstruction of its tooth whorl position and function. *Acta Zoologica*, 90 (Suppl. 1), 171–182.
- Maisey J. G. (1982). The anatomy and interrelationships of Mesozoic hybodont sharks. *American Museum Novitates*, (2724), 1–48.
- Maisey J. G. (1983). Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. *American Museum Novitates*, (2758), 1–64.
- Welton B. J., Farish R. F. (1993). *The Collector's Guide to Fossil Shark and Rays from the Cretaceous of Texas*. Before Time Edition, Lewisville, 204 p.

## References

Ivanov A. O. (2011). Permian anachronistid sharks of the East European Platform and Urals. *Pozvonochnye paleozoya i mezozoya Evrazii: evolutsiya, smena soobshchestv, tafonomiya i paleobiogeografiya* [Palaeozoic and Mesozoic Vertebrates of Eurasia: Evolution, Assemblage Changes, Taphonomy and Palaeobiogeography], Proceedings of the International Conference, Moscow: PIN, 17–19. (In Russian).



*Сведения об авторе:*

**Иванов Александр Олегович**, кандидат геол.-мин. наук, доцент, Институт наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет (СПбГУ); [IvanovA-Paleo@yandex.ru](mailto:IvanovA-Paleo@yandex.ru)

*About the author:*

**Ivanov Alexander Olegovich**, candidate of geol.-miner. sciences, associated professor, Institute of Earth Sciences, Saint Petersburg State University (SPGU); [IvanovA-Paleo@yandex.ru](mailto:IvanovA-Paleo@yandex.ru)

Статья поступила в редакцию 05.06.2023; одобрена после рецензирования 07.06.2023; принята к публикации 14.07.2023.

The article was submitted 05.06.2023; approved after reviewing 07.06.2023; accepted for publication 14.07.2023.