

УДК 568.15(116.2+116.3)

ОБ ОБЩЕЙ ИСТОРИЧЕСКОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ИХТИОЗАВРОВ ЮРЫ И МЕЛА

© 2001 г. М. С. Архангельский

Саратовский государственный университет

Поступила в редакцию 05.08.1999 г.

Принята к печати 06.02.2000 г.

В общей истории юрских и меловых ихтиозавров выявлена смена ассоциаций, отличающихся семейственным и подсемейственным составом: Stenopterygiidae – Ichthyosaurinae (лейас), Ophthalmosaurinae – Stenopterygiidae (байос-кимеридж), Undorosaurinae – Ophthalmosaurinae (титон (волжский век)), Platypterygiinae (валанжин-сеноман).

Наиболее значительные данные об ихтиозаврах юры и мела имеются из Англии, а также Германии. Гораздо менее они известны из Франции, США, Канады, Аргентины, Колумбии и Австралии и полностью отсутствуют в Африке и Антарктиде. Благодаря недавним исследованиям В.М. Ефимова (1997; 1998; 1999) и нашим материалам (Архангельский, 1997; 1998а; 1998б; 1999а; 1999б; Первушов и др., 1999), информация об ихтиозаврах по Европейской России заметно возросла и приблизилась по масштабам к западноевропейской. Тем не менее, из-за ограниченности данных в наших знаниях об исторической последовательности представителей рассматриваемой группы рептилий остаются существенные пробелы. Все же провизорно такая последовательность в их общепланетарной истории может быть намечена.

Рассматривая ее, мы прежде должны оговорить ряд положений, касающихся принимаемых нами представлений о систематике юрских и меловых ихтиозавров, обоснованных нами ранее (Архангельский, 1999а). Здесь мы их лишь перечислим.

Мы не принимаем выдвинутых в последнее время представлений об обособлении семейств Stenopterygiidae и Leptopterygiidae (Mazin, 1982; 1988) и рассматриваем их в качестве единого семейства Stenopterygiidae.

Семейство Ichthyosauridae мы подразделяем на подсемейство Ichthyosaurinae и подсемейство Ophthalmosaurinae. Представители последнего характеризуются более продвинутым строением скелета передних лап.

Мы принимаем выделенное недавно Ефимовым (1999) семейство Undorosauridae (в составе Undorosaurus, Paraophthalmosaurus, Otschevia, Saupullisaurus и Platypterygius) и делим его на аналогичное с упомянутым выше для ихтиозаврид основании на подсемейства Undorosaurinae и Platypterygiinae (лишь последний из перечисленных выше

родов входит в состав данного подсемейства). Необходимо отметить очень большое сходство в строении передних конечностей Otschevia и описанного из титона Аргентины Saupullisaurus (Fernandez, 1997), принадлежащего к ундорозавридам. Несмотря на вышеупомянутое сходство, мы сохраняем очевидно в качестве особого рода (а не младшего синонима) до получения более полных данных по морфологии обоих животных.

Как можно видеть на таблице стратиграфического распределения представителей ихтиозавров в различных районах мира (см. табл. 1), у них почти отсутствуют явно эндемические роды. Если род известен лишь из одного региона, то чаще всего (за редким исключением) это сопряжено с отсутствием каких-либо находок на данном стратиграфическом уровне на остальной территории планеты. Поэтому можно предположить, что высокая степень космополитизма могла быть свойственна также семействам и подсемействам. Глобально последовательные ассоциации родов ихтиозавров нам представляется возможным наметить именно на семейственном уровне.

Наиболее полные данные для ранней юры имеются лишь из Англии (Bardet, 1995; McGowan, 1974b). Менее полны они из Германии (Bardet, 1995; McGowan, 1974а), где остатки ихтиозавров происходят лишь из верхов лейаса. Судя по английским материалам, уже на родовом уровне разрез нижней юры может быть расчленен более детально. Но в целом для раннеюрского этапа планетарно, видимо, можно считать характерным распространение семейства Stenopterygiidae, включающего роды Temnodontosaurus, Eurhinosaurus, Excalibosaurus (McGowan, 1986); Leptonectes, "Leptopterygius" (McGowan, 1996а; Motani, 1999) и Stenopterygius. Название рода лентоптеригиус дано в кавычках, так как К. Макгоуэном (McGowan,

Таблица 1. Общая историческая последовательность юрских и меловых ихтиозавров

П/О	Ярус	Ассоциация	Англия	Германия	Франция	США и Канада	Аргентина	Колумбия	Австралия	Россия	
K ₂	s	Platypterygiinae	Platypterygius		Platypterygius					Platypterygius	
	al					Platypterygius			Platypterygius		
K ₁	a			Platypterygius					Platypterygius		
	br							Platypterygius			
	h										
	v										
	b										
J ₃	v	Undorsaurinae – Ophthalmosaurinae					Caypullisaurus Ophthalmosaurinae			Paraophthalmosaurus Undorosaurus Otschevia ?Ophthalmosaurus	
	km	Ophthalmosaurinae – Stenopterygiidae	Brachypterygius			Ophthalmosaurus				Ophthalmosaurus	
	o		Ophthalmosaurus								
J ₂	k									Ophthalmosaurus ?Stenopterygiidae	
	bt										
	b						Chacaicosaurus				
	a										
J ₁	t	Stenopterygiidae – Ichthyosaurinae	Leptonectes Eurhinosaurus Temnodontosaurus	Stenopterygius “Leptopterygius” Eurhinosaurus	?Leptonectes						
	p		Leptonectes	Stenopterygius	Leptonectes						
	s		Excalibosaurus Leptonectes								
	h		Temnodontosaurus Ichthyosaurus								

1996b) установлено, что оно преокупировано, но пока не предложено нового.

Кроме того, для лейаса характерно присутствие подсемейства Ichthyosaurinae (род *Ichthyosaurus* с тремя известными видами). Это подсемейство известно для юры лишь из геттанга и синемюра (мы не рассматриваем остатки *Ichthyosaurus* (McGowan, 1996a), происходящие из рэта, так как это выходит за рамки данной статьи). Поскольку древнейшие находки более позднего подсемейства ихтиозаврид *Ophthalmosaurinae* известны лишь с конца средней юры, логичнее предположить, что ихтиозаврины существовали во всяком случае в течение всей ранней юры. Таким образом, состав раннеюрской ассоциации ихтиозавров в целом может быть охарактеризован как *Stenopterygiidae* – *Ichthyosaurinae*.

О последующей ассоциации родов ихтиозавров мы можем судить по данным из различных районов мира, позволяющим составить довольно определенную общую картину. В наших знаниях о среднеюрской истории ихтиозавров следует крупный пробел, охватывающий почти всю эпоху, и связанный, очевидно, с кризисом этой группы, который охватывал и другую группу морских рептилий – плезиозавров. Единственный известный представитель этой эпохи, происходящий из байоса Аргентины *Chasicosaurus saui* (Fernandez, 1994), относится к стеноптеригидам. Наиболее полными и достаточно многочисленными являются находки *Ophthalmosaurus* из келловея и оксфорда Европы (Appleby, 1956; Bardet, 1995; Kirton, 1983). Ихтиозавра *Khudiakovia calloviensis* (Архангельский, 1999б), происходящего из келловея Саратовского Поволжья, также следует отнести к представителям упомянутого рода. Это удалось выяснить лишь недавно, после того, как К. Макгоуэном (McGowan, 1997) и Р. Мотани (Motani, 1999) были опубликованы результаты ревизии верхнеюрских ихтиозавров Великобритании, проведенной А.М. Киртоном (Kirton, 1983). Данным автором была реинтерпретирована передняя конечность офтальмозавра, исходя из общих очертаний плечевой кости и положения ее дорсального гребня. Благодаря этому было выяснено, что дистальный эпифиз *humerus* несет, как и у описанной нами *Khudiakovia*, прерадиальную фасетку, от которой берет начало первый палец. Факт неверной первичной интерпретации строения переднего лапа офтальмозавра ранее нами предполагался, однако мы не располагали достаточными данными, чтобы утверждать это.

Происходящий из оксфорда США *Wartanodon* (Gilmore, 1905; 1906) (с тремя видами) обычно считается синонимом офтальмозавра, но обособляется Р.М. Эпплби (Appleby, 1956). Нам представляется, что в лучшем случае его можно рас-

сматривать как подрод офтальмозавра. Помимо этого, из США и Канады есть указания на находки фрагментарных остатков *Ophthalmosaurus* sp. (Chure, 1993; Russell, 1994), которые нет оснований считать вполне валидными. Однако очевидно, что в келловее – оксфорде данный род имел широкое распространение. Наконец, вероятные остатки этого рода – *Ophthalmosaurus undorensis* – описаны Ефимовым (1991) из кимериджа Ульяновского Поволжья. К офтальмозавринам следует отнести описанного по своеобразному переднему лапу из кимериджа Англии *Brachypterygius extremus* (см. Boulenger, 1904; Huene, 1923; Архангельский, 1999а), младшим синонимом которого оказался *Grendelius* (McGowan, 1997). Все перечисленные факты позволяют заключить, что в период времени от келловея до кимериджа включительно офтальмозаврины играли существенную роль в ассоциации ихтиозавров. Меньше свидетельств о распространении в это время представителей семейства *Stenopterygiidae*. Кроме Аргентины, их фрагментарные проблематичные остатки происходят из келловея России (Архангельский, 1999б). Ассоциацию родов ихтиозавров рассматриваемого периода времени можно охарактеризовать как *Ophthalmosaurinae* – *Stenopterygiidae*.

Единственными районами мира, где известна ассоциация родов ихтиозавров конца юры (титонского или волжского века), являются Россия (Поволжье и Подмосковье) и Аргентина (Fernandez, 1997; Gasparini, 1988). Офтальмозавры играют в этой ассоциации незначительную роль (Ефимов, 1997). Мы полагаем, что господствовавшие в Поволжье три рода – *Paraophthalmosaurus* (Архангельский, 1997; 1998а), *Otschevia* (Ефимов, 1998) и *Undorosaurus* – принадлежат к выделенному Ефимовым (1999) семейству *Undorosauridae* и к обособленному в нем (Архангельский, 1999а) подсемейству *Undorosaurinae*. Несомненным ундорозаврином является и упомянутый аргентинский род *Saurellisaurus*. В целом ассоциация родов ихтиозавров данного возраста может быть охарактеризована как *Undorosaurinae* – *Ophthalmosaurinae*.

Наконец, уже с неокома в различных районах мира установлено присутствие ряда подродов рода платиптеригийн *Platypterygius* (Германия, Россия, Аргентина, Колумбия): (McGowan, 1972; Bardet, 1992; 1995; Архангельский, 1998б). Подроды и виды этого подсемейства, представлявшего в органическом мире ихтиозавров вплоть до их полного исчезновения в конце сеномана, и составляют последнюю глобальную ассоциацию представителей подсемейства *Platypterygiinae*.

Заклучая данный обзор, мы можем подытожить, что в истории юрских и меловых ихтиозавров последовательно сменялись следующие ассо-

циации представителей определенных семейств и подсемейств: Лейас – Stenopterygiidae – Ichthyosaurinae.

Байос-кимеридж – Ophthalmosaurinae – Stenopterygiidae.

Титон (волжский век) – Undorosaurinae – Ophthalmosaurinae.

Валанжин-сеноман – Platypterygiinae.

Из вышесказанного можно видеть, что широкоплавниковые ихтиозавры занимали существенное место в сообществах вплоть до волжского века. В дальнейшем полностью господствовали узкоплавниковые.

Автор выражает глубокую благодарность К. Макгоуэну (Royal Ontario Museum, Canada) за консультации и предоставление ценных сведений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 96-05-64139) и Paleontological Society International Research Program (1999 г., проект RGO-822-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архангельский М.С.* О новом роде ихтиозавров из нижневолжского подъяруса Саратовского Заволжья // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 87–91.
- Архангельский М.С.* Об остатках ихтиозавров из волжского яруса Саратовского Заволжья // Палеонтол. журн. 1998а. № 2. С. 21–25.
- Архангельский М.С.* О роде ихтиозавров *Platypterygius* // Палеонтол. журн. 1998б. № 6. С. 65–69.
- Архангельский М.С.* Об эволюции скелета передних лап ихтиозавров и филогении группы // Вопр. стра-тигр. и палеонтол. Нов. сер. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1999а. С. 20–37.
- Архангельский М.С.* Об ихтиозавре из келловейского яруса Саратовского Поволжья // Палеонтол. журн. 1999б. № 1. С. 88–91.
- Ефимов В.М.* О первой находке ихтиозавра *Ophthalmosaurus* в кимериджских отложениях СССР // Палеонтол. журн. 1991. № 3. С. 112–114.
- Ефимов В.М.* Позднеюрские и раннемеловые ихтиозавры Среднего Поволжья и Подмосковья // Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. СГУ. 1997. 24 с.
- Ефимов В.М.* Ихтиозавр *Otschevia pseudoscythica* gen. et sp. nov. из верхнеюрских отложений Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 82–86.
- Ефимов В.М.* Ихтиозавры семейства *Undorosauridae* fam. nov. из волжского яруса верхнеюрских отложений Европейской части России // Палеонтол. журн. 1999. № 2. С. 51–58.
- Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Колледж, 1999. 230 с.
- Appleby R.M.* The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus* // Proc. Zool. Soc. London. 1956. № 3. P. 403–447.
- Bardet N.* Stratigraphic evidence for the extinction of ichthyosaurs // Terra Nova. 1992. № 4. P. 649–656.
- Bardet N.* Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mesozoique // Palaeovertebrata. 1995. V. 24. P. 177–283.
- Boulenger G.A.* A remarkable ichthyosaurian right anterior paddle // Proc. Zool. Soc. London. 1904. V. 1. P. 424–426.
- Chure D.* The first record of ichthyosaurs from Utah // Brigham Young Univ. Geol. Stud. 1993. V. 39. P. 65–69.
- Fernandez M.* A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquen basin (Argentina) // Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.). 1994. V. 31. № 3. P. 291–297.
- Fernandez M.* A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquen Basin, Northwestern Patagonia, Argentina // J. Paleontol. 1997. V. 71. P. 479–484.
- Gasparini Z.B.* *Ophthalmosaurus monocharatus* Appleby (Reptilia, Ichthyopterygia), en las calizas litograficas del area Los Catutos, Neuquen, Argentina // Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.). 1988. V. 25. № 1. P. 3–16.
- Gilmore C.W.* The osteology of *Baptanodon* // Mem. Carneg. Museum. 1905. V. 16. P. 77–129.
- Gilmore C.W.* Notes on the osteology of *Baptanodon* with a description of a new species // Mem. Carneg. Museum. 1906. V. 2. № 9. P. 325–342.
- Huene F.* Die Stammesentwicklung der Ichthyosaurier // Paläontol. Z. 1923. № 5. S. 265–271.
- Kirton A.M.* A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. Unpublished Ph.D. dissertation. Univ. of Newcastle-upon-Tyne, UK. 1983. 239 p.
- Mazin J.M.* Affinites et phylogenie des Ichthyopterygia // Geobios. 1982. № 6. P. 85–98.
- Mazin J.M.* Paleobiogeographie des reptiles marins du Trias. Phylogenie, systematique, ecologie et implications paleobiogeographiques. These de Doctorat D'etat. Mem. Sc. Terre Univ. Curie. 1988. 313 p.
- McGowan C.* The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America // Contrib. Geol. 1972. V. 11. № 1. P. 9–29.
- McGowan C.* A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with description of two new species // Life Sci. Contrib. Roy. Ont. Museum. 1974a. V. 97. P. 1–37.
- McGowan C.* A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England // Life Sci. Contrib. R. Ont. Museum. 1974b. № 100. P. 1–30.
- McGowan C.* A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with description of two new species // Palaeontogr. A. 1979. V. 166. P. 93–135.
- McCowan C.* A putative ancestor for the swordfish-like ichthyosaur *Eurhinosaurus* // Nature. 1986. V. 322. P. 454–456.
- McGowan C.* A new and typically Jurassic ichthyosaur from the Upper Triassic of British Columbia // Can. J. Earth Sci. 1996a. V. 33. P. 24–32.

McGowan C. The taxonomic status of *Leptopterygius* Huene, 1922 (Reptilia, Ichthyosauria) // *Can. J. Earth Sci.* 1996b. V. 33. P. 439–443.

McGowan C. The taxonomic status of the Late Jurassic ichthyosaur *Grendelius mordax*: a preliminary report // *J. Vertebr. Paleontol.* 1997. V. 17. 428–430.

Motani R. On the evolution and homologies of ichthyopterygian forefins // *J. Vertebr. Paleontol.* 1999. V. 19. № 1. P. 28–41.

Russell D.A. Jurassic marine reptiles from Cape Grassy, Melville Island, Arctic Canada // *Bull. Geol. Surv. Canada*, 1994. № 450. P. 195–201.

The Historical Sequence of Jurassic and Cretaceous Ichthyosaurs

M. S. Arkhangelsky

Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs revealed changes in family and subfamily composition in Stenopterygiidae and Ichthyosaurinae (Lias), Ophthalmosaurinae and Stenopterygiidae (Bajocian–Kimmeridgian), Undorsaurinae and Ophthalmosaurinae (Tithonian, Volgian Age), and Platypterygiinae (Valanginian–Cenomanian).