

Гушикову А.Ю.

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ИМ. Н.Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

На правах рукописи

АРХАНГЕЛЬСКИЙ МАКСИМ САВВИЧ

МОРСКИЕ РЕПТИЛИИ МЕЗОЗОЯ САРАТОВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ,
ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И БИОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

04.00.09 Палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации

на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

САРАТОВ - 1998

Работа выполнена на кафедре исторической геологии и палеонтологии Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского

Научный руководитель: доктор геолого-минералогических наук, профессор В.Г. Очев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук Е.К. Сычевская (ПИН РАН, г. Москва);
кандидат геолого-минералогических наук
Г.И. Твердохлебова (НИИГ СГУ, г. Саратов)

Ведущая организация: Научно-исследовательский институт геологии и геофизики (г. Саратов)

Защита состоится 14 мая 1998 г. в 14 часов на заседании диссертационного Совета Д 063.74.07 Саратовского госуниверситета им. Н.Г. Чернышевского по адресу: 410071 Саратов, ул. Астраханская, 83, 1 корпус, геологический факультет, аудитория 53.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Саратовского государственного университета

Автореферат разослан 1 апреля 1998 г.

Ученый секретарь диссертационного Совета, *Кулева* Кулева Г.В.
доктор геолого-минералогических наук

Актуальность исследований. Остатки мезозойских морских пресмыкающихся известны со всех континентов и издавна играют существенную роль в изучении морфологических закономерностей эволюции. Однако, наши знания о их историческом развитии, месте в морских экосистемах мезозоя очень неполны, крайне мало реализованы возможности использования различных их групп в стратиграфии. Актуальным для решения названных проблем является изучение накопленного в результате многолетних сборов материала по ихтиозаврам, а так же частично плезиозаврам и мозазаврам из Саратовского Поволжья и сопредельных районов.

Цель работы. Впервые для Саратовского Поволжья и пограничных районов Пензенской и Волгоградской областей изучить систематическое разнообразие и детальное стратиграфическое распределение юрских и меловых ихтиозавров, а так же других групп морских рептилий, выявить значение полученных данных для анализа филогении и этапности истории Ichthyopterygia.

Основные задачи. В процессе исследований автору пришлось решать следующие задачи:

1. Ревизия ранее опубликованных данных о морских мезозойских рептилиях России, выполненная автором совместно с Г.В. Сторрсом из Музея Естественной Истории в Цинциннати (США) и В.М. Ефимовым (Ульяновский музей краеведения).
2. Обобщение накопленных данных о местонахождениях морских рептилий в юрских и меловых отложениях территории исследований (выполнено совместно с сотрудниками кафедры исторической геологии и палеонтологии СГУ Е.М. Первушовым, А.В. Ивановым и Е.В. Поповым).
3. Препарировка скелетного материала по ихтиозаврам и его систематическое описание.
4. Анализ стратиграфического распределения таксонов ихтиозавров в разрезе, сопоставление полученных данных со сведениями по другим районам мира.
5. Ревизия общей системы ихтиозавров со специальным

рассмотрением спорных проблем, исторических этапов в эволюции группы. 6. Анализ места и роли морских рептилий в мезозойских экосистемах.

Основные защищаемые положения

1. Фауна ихтиозавров поздней юры и мела в Саратовском Поволжье и сопредельных районах представлена следующими таксонами: семейство Ichthyosauridae Baur, подсемейство Ophthalmosaurinae Appleby (nom. transl. Arkhangelsky, nov., ex Ophthalmosauridae Appleby): *Khudiakovia calloviensis* Arkhangelsky, gen. et sp. nov.; семейство Undorosauridae Efimov, подсемейство Undorosaurinae Efimov (nom. transl. Arkhangelsky, nov., ex Undorosauridae Efimov): *Otschevia juravlevi* (Arkhangelsky), sp. nov., *Paraophthalmosaurus saveljeviensis* Arkhangelsky, gen. et sp. nov., *P. saratoviensis* Arkhangelsky, sp. nov.; подсемейство Platypterygiinae Arkhangelsky: *Platypterygius* (*Pervushovisaurus*) *bannovkensis* Arkhangelsky, subgen. et sp. nov.

Плезиозавры, помимо ранее описанных *Pliosaurus irgisensis* (Novojilov), *Liopleurodon rossicus* (Novojilov) и *Georgiasaurus penzensis* Otschev, представлены от апта до кампана ближе не определимыми членами семейств *Elasmosauridae* и *Polycotylidae*, мозазавры (известные в Поволжье лишь с кампана) - представителями родов *Mosasaurus* и *Prognathodon*.

2. Офтальмозаврин *Khudiakovia calloviensis* Arkhangelsky - пока единственный известный в мире ихтиозавр достоверно келловейского возраста. Выявленный В.М. Ефимовым в Ульяновском и Самарском Поволжье уровень частых находок *Otschevia* в верхах нижнего (зона *Subplanites pseudoscythycus*) - низах среднего (зона *Dorsoplanites panderi*) подъярусов волжского яруса прослежен до Саратовского Заволжья, где представлен находками нового вида *Otschevia juravlevi* (Arkhangelsky) в зоне *Dorsoplanites panderi*. Он выделяется как 'слой с *Otschevia*'. *Paraophthalmosaurus* Arkhangelsky - старший синоним *Jasykovia* Efimov и является, таким образом, наиболее обычным родом в среднем (от верхов зоны *Dorsoplanites panderi*) и верхнем (зона *Craspedites*

subdites) подъярусах волжского яруса в Поволжье. Этот возрастной интервал выделяется как 'слой с *Paraophthalmosaurus*'.

3. Последний, глобально распространенный род ихтиозавров *Platypterygius* Huene (валанжин-сеноман) представлен в различных районах мира особыми, установленными автором под родами: *Platypterygius* (*Platypterygius*) Huene, *P. (Longirostria)* Arkhangelsky, *P. (Tenuirostria)* Arkhangelsky. В Саратовском Поволжье он известен с апта и по крайней мере в сеномане представлен особым подродом *Pervushovisaurus* Arkhangelsky.

4. В истории юрских и меловых ихтиозавров могут быть выделены последовательно сменяющие друг друга ассоциации: в лейасе - *Ichthyosaurinae* - *Stenopterygiidae*, в келловее-кимеридже - *Ophthalmosaurinae* - *?Stenopterygiidae*, в волжском веке - *Undorosaurinae* (возможно, эндемичная для Восточной Европы), в валанжине-сеномане - *Platypterygiinae* (явно глобальная).

5. Деление передних ластов ихтиозавров на узкие и широкие является реальной основой для обособления надсемейств *Ichthyosauroidea* Tatarinov и *Shastasauroidea* Tatarinov. Исходным для различных ветвей узкоплавниковых (*Shastasauridae*, *Stenopterygiidae* и *Undorosauridae*) был 'протоузкоплавниковый' тип строения, сохранившийся у *Mixosauridae*. *Undorosauridae* подразделяется на раннее (*Undorosaurinae*) и позднее (*Platypterygiinae*) подсемейства. Широкоплавниковые *Ichthyosauridae* подразделяются на раннее (*Ichthyosaurinae*) и позднее (*Ophthalmosaurinae*) подсемейства.

6. Трофические уровни, занятые в раннеюрское время плезиозавроидами, ихтиозавринами и некрупными стеноптеригидами, от конца поздней юры до начала позднего мела были замещены ундорозавридами, а гигантские лептоптеригиусы, занимавшие более высокий трофический уровень, сменились крупными плиозавроидами. Возможно, что экологическими заместителями ихтиозавров в послесеноманское время были продвинутые плиозавроиды и акулы-галеоморфы.

1. Впервые изучен систематический состав юрских и меловых ихтиозавров Нижнего Поволжья, установлены три новых подсемейства, два новых рода, четыре новых подрода и пять новых видов. 2. Впервые выявлено единообразие стратиграфического распределения остатков ихтиозавров в юрских и меловых отложениях для Поволжья в целом, установлены 'слои с фауной'. 3. Обосновано выделение последовательно сменяющих друг друга глобальных ассоциаций в общей истории юрских и меловых ихтиозавров. 4. Обосновано происхождение узкоплавникового типа строения передних лап ихтиозавров от выделяемого автором 'протоузкоплавникового' типа. 5. Проведен комплексный анализ места и роли морских рептилий в мезозойских экосистемах.

Практическая ценность работы. Получены дополнительные данные по возможностям использования остатков ихтиозавров в целях местной биостратиграфии.

Реализация работы. Результаты исследований опубликованы в центральной печати. Они позволили переопределить остатки ихтиоптеригий, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН, Саратовском и Пугачевском музеях краеведения, использованы в работах НИИ Геологии Саратовского госуниверситета.

Публикации и апробация работы. Результаты исследований докладывались автором на научной конференции студентов и аспирантов геологического факультета СГУ 'Геологические науки-96', Всероссийской научной конференции 'Проблемы изучения биосферы' в Саратове в 1996 году, конференции аспирантов и молодых ученых 'Геосфера-96' в МГУ, научной конференции геологического факультета СГУ и НИИ Геологии СГУ 'Геологические науки-97'.

Автором опубликовано 6 работ, 6 находятся в печати.

Исходные материалы и личный вклад. Материал накапливался в течение многолетних сборов геологов, краеведов и лично автора в основном с

территории Саратовского Поволжья. Он происходит из 49 местонахождений и хранится на кафедре исторической геологии и палеонтологии СГУ, Саратовском и Пугачевском музеях краеведения, Палеонтологическом институте РАН, представлен в основном разрозненными частями скелетов, и реже - относительно полными скелетами, черепами. В общей сложности в распоряжении автора оказалось 326 образцов. Лучшие из них явились основой для описания новых таксонов. Анализ вопросов систематики, филогении, экологии и биостратиграфии выполнены автором диссертации.

Объем работы. Диссертация представлена рукописью объемом 261 машинописная страница. В тексте приводятся 6 таблиц и пояснения к ним, а также 33 рисунка. Список литературы включает 205 наименований.

Автор выражает глубокую благодарность доктору геолого-минералогических наук, профессору В.Г. Очеву (СГУ) за научное руководство данной работой и многочисленные консультации, данные при написании диссертации, сотрудникам геологического факультета СГУ кандидатам геолого-минералогических наук доцентам Е.М. Первушову, А.В. Иванову и аспиранту Е.В. Попову за ценные материалы, консультации и полезные советы, док. геол.-мин. наук Г.В. Кулевой (НИИГ СГУ), сотрудникам Палеонтологического института РАН академику Л.П. Татаринovu, док. биол. наук М.Ф. Ивахненко, канд. биол. наук М.Б. Ефимову за предоставление описанных в предлагаемой диссертации материалов, хранящихся в фондах ПИН РАН, а также рецензии и консультации. Кроме того, мы бесконечно благодарны В.М. Ефимову (Ульяновский музей краеведения), саратовским краеведам Д.С. Худякову, Н.Н. Ильину, В.Б. Сельцеру, сотрудникам отдела природы Саратовского музея краеведения Н.М. Пантеевой и О.Н. Верновой, хранителю фондов Пугачевского музея краеведения Н.И. Сулеймановой за предоставленную возможность изучения рассмотренных в диссертации материалов, Т.В. Масловой за помощь, оказанную при оформлении работы, а

также доктору Г.В. Сторрсу (Музей Естественной Истории в Цинциннати США).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-05-64139) и Госкомвуза.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МОРСКИХ МЕЗОЗОЙСКИХ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ, РЕВИЗИЯ СТАРЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЙ

В истории изучения морских мезозойских рептилий России и бывшего СССР можно выделить несколько этапов.

Первый этап (середина первой половины XIX века до 1880 года) - первые сообщения об отдельных находках (Языков, 1832, Fischer de Waldheim, 1845, 1846, Eichwald, 1865-1868, Trautschold, 1861, 1879). Второй этап (с 1881 до 1939 года) - накопление материала из Европейской и Азиатской частей России, но большей частью фрагментарного, первые монографические работы (Kirpianoff, 1881-1883; Боголюбов, 1910, 1911, 1912, Яковлев, 1902, 1903, 1905, Православлев, 1914, Цареградский, 1927). Третий этап (с 1940 до 1963 года) - нарастание сведений о находках достаточно полной сохранности (Журавлев, 1941, 1943, Рождественский, 1947, Новожилов, 1948а, 1948б и др.). Четвертый этап (с 1964 года до настоящего времени) - появление работ с обобщением данных по бывшему СССР (Татаринов, 1964, Новожилов, 1964, Несов и др., 1988 и др.).

Ревизия старых определений, выполненная нами с Г.В. Сторрсом и В.М.Ефимовым, показала, что среди них имеются лишь немного валидных родовых и видовых таксонов. Среди ихтиозавров это единственный валидный род и вид - *Platypterygius kirpianoffi* (Romer) из альба-сеномана Курской области. Все остатки из верхней юры Европейской России до последнего времени, вслед за Н.Н. Боголюбовым, относились к роду *Ophthalmosaurus* Seeley. Лишь в последние годы В.М. Ефимовым (1991, 1997) на материалах из Среднего Поволжья и частично Подмосковья было показано, что в поздней

юре здесь существовало установленное им особое семейство *Undorosauridae*, членами которого являются так же глобально распространенный меловой род *Platypterygius* и близкие ему роды, описанные упомянутым автором из готерива Ульяновской области.

Полученные нами новые данные преимущественно по ихтиозаврам с более южной территории - Саратовского Поволжья и сопредельных районов Пензенской и Волгоградской областей изложены в нижеследующих главах.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Обобщение данных о находках мезозойских морских рептилий на территории исследований позволило зарегистрировать 49 местонахождений, охватывающих возрастной интервал от келловея до маастрихта. 19 из них содержат остатки ихтиозавров. Геологический возраст находок устанавливался путем привязки к данным по аммонитам и другим ведущим в стратиграфии группам беспозвоночных. Диагностические по остаткам ихтиозавров стратиграфические уровни выделялись как вспомогательные стратоны. При изучении скелетного материала по ихтиозаврам мы, из-за значительной вариабильности черепа у разных видов некоторых родов, опирались, главным образом, на особенности строения передних ластов, являющихся эволюционно изменчивыми и таксономически значимыми. При описании черепов была применена методика многомерного анализа, предложенная К. МакГоуэном (McGowan, 1974a).

Следы мягких органов на скелете и их функции интерпретировались на основе сравнения с систематически или экологически близкими группами современных животных.

Глава 3. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСТАТКОВ ИХТИОЗАВРОВ И ДРУГИХ ГРУПП МОРСКИХ РЕПТИЛИЙ В МЕЗОЗОЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ САРАТОВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

ЮРСКАЯ СИСТЕМА

Юрская система на рассматриваемой нами территории представлена, начиная с байосского яруса среднего отдела.

Средний отдел

Байосский и батский ярусы повсюду сложены терригенными породами морского генезиса. Мощность каждого из ярусов до 140 м. Существовавшие здесь условия мелководного бассейна благоприятны для захоронения остатков морских рептилий. Отсутствие их находок - результат редкости этих пресмыкающихся в среднеюрскую эпоху, что характерно для всех районов мира.

Келловейский ярус широко распространен, наиболее полно развит в Рязано-Саратовском прогибе в составе всех трех подъярусов. Он сложен черными, желтыми и серыми глинами общей мощностью более 50 м. Остатки ихтиозавров совместно с аммонитами *Quenstedticeras lamberti* встречены лишь в верхнем подъярусе района Саратовских дислокаций. Это ихтиозаврид *Khudiakovia calloviensis* Arkhangel'sky и зубы крупных стеноптеригид.

Верхний отдел

Оксфордский и кимериджский ярусы сложены серыми глинами и известняками. Мощность соответственно до 130 м и не более 10 м. В Саратовском Поволжье не встречено остатков морских рептилий. Однако, в Ульяновском Поволжье из кимериджа известен ихтиозаврид *Ophthalmosaurus undorensis* Efimov (Ефимов, 1991).

Волжский ярус широко распространен, но обнажен лишь на Балаковском выступе у пос. Горный. Нижний подъярус не расчленен на зоны, сложен серыми глинами с прослоями песков и алевроитов, мощностью до 9 м.

Средний подъярус расчленен на три стандартных аммонитовых зоны. Зона *Dorsoplanites panderi* представлена темно-серыми глинами с прослоями горючих сланцев и известняков общей мощностью до 15 м. У пос. Горный в Савельевском сланцевом руднике К.И. Журавлевым были собраны скелетные

остатки *Pliosaurus irgisensis* (Novojilov) и ихтиозавра, описанного нами как *Otschevia juravlevi* sp. nov. из семейства ундорозаврид. Присутствие этого ихтиозавра установлено нами так же в пандериевой зоне Кашпирского месторождения горючих сланцев у г. Сызрани. Из тех же отложений в Озинском сланцевом руднике известен плиозавр *Liopleurodon gossicus* (Novojilov).

Зона *Virgatites virgatus* имеет меньшее распространение и представлена известковистыми песчаниками, мергелями и известняками общей мощностью 8-9 м. Остатки рептилий встречены лишь в Савельевском руднике. Это описанные нами скелеты ундорозаврид *Paraophthalmosaurus saratoviensis* Arkhangel'sky и залегающий несколько выше по разрезу *P. saveljeviensis* Arkhangel'sky (Архангельский, 1997а).

Зона *Epirvgatites nikitini* известна лишь на Жигулевско-Пугачевском своде, сложена фосфоритовым конгломератом мощностью 0,5 м и пока лишена находок.

Верхневолжский подъярус распространен локально и сложен песчаниками, глинами и алевроитами мощностью 0,4 м, возрастающей, как и в других случаях, в Прикаспийской впадине. Находок рептилий в этих отложениях не сделано.

МЕЛОВАЯ СИСТЕМА

Нижний отдел

Берриасский, валанжинский, готеривский и барремский ярусы распространены достаточно широко, представлены терригенными (преимущественно песчаными) отложениями морского генезиса. Общая мощность их составляет более 100 м. Остатки морских рептилий здесь пока не встречены. Готеривский комплекс ихтиозавров описан лишь из Ульяновского Поволжья В.М. Ефимовым (1985, 1997).

Аптский ярус широко распространен, но представлен на большей части территории нижним подъярусом. Из трех выделяемых в нем аммонитовых зон

в основном развита лишь верхняя *Deshayesites deshayesi*-*D. deshyi*. Она сложена чередованием глинистых и глинисто-алевритово-песчаных пачек. Основное местонахождение остатков рептилий расположено у с. Широкий Буерак Вольского района, где встречены фрагменты черепа и нижних челюстей ихтиозавра *Platypterygius* sp.

Альбский ярус распространен практически повсеместно и представлен песчаными и глинисто-песчаными отложениями от нескольких десятков до 400 м. В данных отложениях в Саратовском Поволжье палеонтологические остатки почти отсутствуют.

Верхний отдел

Сеноманский ярус широко распространен и представлен терригенными морскими отложениями общей мощностью до 110 м, с фосфоритовым горизонтом в основании. Головоногие моллюски и фораминиферы, на которых основано его стандартное расчленение, в Саратовском Поволжье крайне редки. На разных стратиграфических уровнях яруса встречаются остатки ихтиозавров *Platypterygius* sp. и плезиозавров *Polycotylidae* и *Elasmosauridae*. К средней части разреза приурочено наиболее значительное местонахождение - у с. Нижняя Банновка Красноармейского района, где встречен череп *Platypterygius (Pervushovisaurus) bannovkensis* Arkhangelsky. Наконец из Завокзального ущелья у г. Саратова происходит пластина карапакса черепахи из сем. *Protostegidae*.

Туронский и коньякский ярусы литологически сходные и сложены карбонатными породами. Общая мощность каждого из ярусов - от нескольких до 30-40 м. Остатки морских рептилий известны лишь из фосфоритового горизонта в основании турона. Они тождественны с сеноманскими и, видимо, переотложены из этого яруса.

Сантонский ярус залегает трансгрессивно на отложениях от коньякских до аптских. В основании присутствует фосфоритовый горизонт мощностью до 1 м. Нижний подъярус (зона *Inoceramus cardisoides*) сложен карбонатно-

глинистыми и кремнистыми породами общей мощностью до 30-40 м. Верхний подъярус (зона *Oxytoma tenuicostata*) фациально сильно изменчив (от терригенных до карбонатных пород). Мощность достигает 40-60 м. Остатки рептилий крайне редки. Из базального фосфоритового горизонта происходят позвонки *Pliosauridea*, а из верхнего подъяруса - *Polycotylidae*. Лишь из Бековского района Пензенской области описан скелет плезиозавра *Georgiasaurus penzensis* Otschev (Очев, 1976).

Кампанский ярус широко распространен, присутствует в составе двух подъярусов, фациально сильно изменчив (от мел-мергельных пород на востоке до терригенных на западе) Мощность достигает 60 м. Характерно появление здесь мозазаврид. Среди последних достоверно определены *Prognathodon* sp., *Mosasaurus* sp. В Сердобском районе Пензенской области отмечены остатки черепахи сем. *Protostegidae*. Из плезиозавров присутствуют представители семейств *Polycotylidae* и *Elasmosauridae*. Общее соотношение остатков плезиозавров и мозазавров в кампане составляет 65:35.

Маастрихтский ярус фациально аналогично сильно изменчив. Максимальная мощность - более ста метров. Из маастрихта известны остатки мозазавров, для большинства из которых принадлежность к подъярису не установлена. Присутствуют *Mosasaurus* sp., *Prognathodon* sp. Остатки плезиозавров отсутствуют.

Глава 4. ОБ ОСНОВНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИХТИОЗАВРОВ

4.1. О стратиграфическом распределении ихтиозавров в юре и мелу Поволжья

Первые достоверные сведения о систематическом составе и стратиграфическом распределении ихтиозавров в юре и мелу в основном Ульяновского, а так же Самарского Поволжья и частично Подмосковья были недавно получены В.М. Ефимовым (Ефимов, 1985, 1991, 1997). Полученные нами сведения по

Саратовскому Поволжью позволяют дополнить данные В.М. Ефимова и выявить некоторые более общие закономерности.

Наиболее ранние в Поволжье находки остатков ихтиозавров происходят из келловей Саратовского Поволжья, где встречены из широкоплавниковых продвинутые ихтиозавриды *Khudiakovia calloviensis* Arkhangel'sky, а из узкоплавниковых, судя по находкам зубов, остатки крупных хищников из сем. стеноптеригиид. То, что единственная пока находка из кимериджа Поволжья, сделанная в районе Ульяновска, так же принадлежит продвинутому ихтиозавриду *Ophthalmosaurus undorensis* Efimov (Ефимов, 1991), позволяет предположить существенную роль этого широкоплавникового семейства в фауне ихтиозавров вплоть до упомянутого века. Возможно, что они преобладали над узкоплавниковыми стеноптеригидами.

Своеобразный стратиграфический уровень связан с низами среднего подъяруса волжского яруса - нижней подзоной *Pavlovia pavlovi* зоны *Dorsoplanites panderi* и частично с верхами нижнего подъяруса - зоной *Subplanites pseudoscythicus*. Здесь в Ульяновском Поволжье В.М. Ефимовым были найдены многочисленные остатки ихтиозавров, описанные им как новый род *Otschevia*. В обеих упомянутых зонах он представлен видом *O. pseudoscythicus* Efimov. В Самарском Поволжье он отнес к *Otschevia I. volgensis* Kasansky (1903) из зоны *Dorsoplanites panderi*. Нами прослежено распространение этого рода в более южных районах на том же стратиграфическом уровне. Почти целносkeletalный материал в зоне *Dorsoplanites panderi* был встречен в районе Кашпира на юге Самарского Поволжья и в Савельевском сланцевом руднике в Саратовском Заволжье. В обоих районах род представлен одним и тем же видом *O. juravlevi* (Arkhangel'sky). Эти ихтиозавры не встречены на других стратиграфических уровнях, что дает основание для выделения в пределах Поволжья вспомогательного стратиграфического подразделения 'слоев с *Otschevia*'.

Мы полагаем, что наиболее распространенным родом ихтиозавров в среднем и верхнем подъярусах волжского яруса является *Paraophthalmosaurus Arkhangel'sky* (Архангельский, 1997а). Находки этого рода, представляющие собой значительные части скелетов, были описаны нами из Саратовского Заволжья (Савельевский сланцевый рудник) с одного стратиграфического уровня - зоны *Virgatites virgatus* среднего подъяруса. Это *Paraophthalmosaurus saratoviensis* Arkh. и встреченный выше него в отложениях той же зоны *P. saveljeviensis* Arkh. В Ульяновском Поволжье и Подмосковье В.М. Ефимовым установлен род *Jasykoviia* с рядом видов (*J. kabanovi* Efimov и др.), являющийся младшим синонимом параофтальмосаура. Поэтому стратиграфический диапазон последнего рода должен в целом соответствовать интервалу от верхней части зоны *Dorsoplanites panderi* среднего подъяруса до зоны *Craspedites subdites* верхнего подъяруса, в котором В.М. Ефимовым отмечена языковия. Таким образом, для Поволжья в целом могут быть выделены 'слои с *Paraophthalmosaurus*', охватывающие упомянутый принятый В.М. Ефимовым стратиграфический диапазон. Этот вспомогательный стратон представляет, конечно, меньший практический стратиграфический интерес, чем 'слои с *Otschevia*'.

Следующий более молодой комплекс описан пока лишь из готерива Ульяновского Поволжья - *Simbirskiasaurus birjukovi* Otschev et Efimov и *Plutoniosaurus bedengensis* Efimov. Оба рода очень близки к космополитно распространенному роду платиптеригиус.

Наиболее поздние ихтиозавры во всем мире представлены единственным родом *Platypterygius* с выделенными нами четырьмя под родами. Первые представители рода известны с валанжина (Bardet, 1992). Нами установлено, что в Саратовском Поволжье находки остатков этого рода известны от апта до сеномана включительно, после чего данная группа окончательно исчезает из палеонтологической летописи.

4.2. Об общем стратиграфическом распределении ихтиозавров юры и мела

Остатки ихтиозавров известны со всех континентов, кроме Африки и Антарктиды. Тем не менее, из-за ограниченности данных, в наших знаниях об их общей исторической последовательности остаются существенные пробелы, частично восполненные новым материалом по Поволжью (рис. 1). На основе принимаемой нами систематики этой группы, изложенной в следующей главе, может быть намечена такая последовательность глобальных ассоциаций, которая вырисовывается на подсемейственно-семейственном уровнях: лейас - Ichthyosaurinae - Stenopterygiidae, келловей-кимеридж - Ophthalmosaurinae - ?Stenopterygiidae, волжский век - Undorosaurinae (возможно, эндемичная ассоциация для Восточной Европы), валанжин-сеноман - Platypterygiinae (явно глобальная).

Глава 5. ОБ ЭВОЛЮЦИИ СКЕЛЕТА ПЕРЕДНИХ ЛАСТОВ ИХТИОЗАВРОВ И ФИЛОГЕНИИ ГРУППЫ

Со времен появления работ В.А. Киприянова (Kirpianoff, 1881) и Ф. Хюне (1922) ихтиозавров по строению передних лап подразделяют на две группы: широкоплавниковых (от *intermedium* берут начало дистальные карпалии двух лучей) и узкоплавниковых (*intermedium* связан с дистальным карпале одного луча). Открытие ундорозаврид показало, что общее количество пальцев при выделении этих типов не имеет значения. Эти группы приняты нами в ранге надсемейств Ichthyosauridea и Shastasauridea (Татаринов, 1964). J.M. Mazin (1982, 1988) посчитал, что лапы вышеупомянутых типов возникли независимо в разных семействах и не отражают филогенетического родства. Нам представляется справедливой старая точка зрения (рис. 2). За исходный для ихтиозавров тип J.M. Mazin принял реконструированный им ласт *Grippia* из спета Шпицбергена, показав четыре дорсальных карпалии. Мы за исходный

Рис. 1. Общее стратиграфическое распределение ихтиозавров в юрских и меловых отложениях.

Отдел	Ярус	Ассоциация	Англия	Германия	Франция	США и Канада	Аргентина	Колумбия	Австралия	Россия
K ₂	C	Ichthyosaurinae	Platypterygius		Platypterygius					Platypterygius
	K ₁	Al							Platypterygius	
		A								
		br								
		h								
J ₃	V	Platypterygiinae		Platypterygius			Platypterygius			
	b									
	V	Undorosaurinae								
	K	Stenopterygiidae	Brachypterygius Grenocellus							
	O	Ophthalmosaurinae	Ophthalmosaurus							
J ₂	C									
	bt									
	d									
	A									
J ₁	t	Ichthyosaurinae	Leptopterygius Temnodontosaurus Eurhinosaurus	Stenopterygius Leptopterygius Eurhinosaurus	Leptopterygius					
	P									
	S		Temnodontosaurus							
	h		Ichthyosaurus							

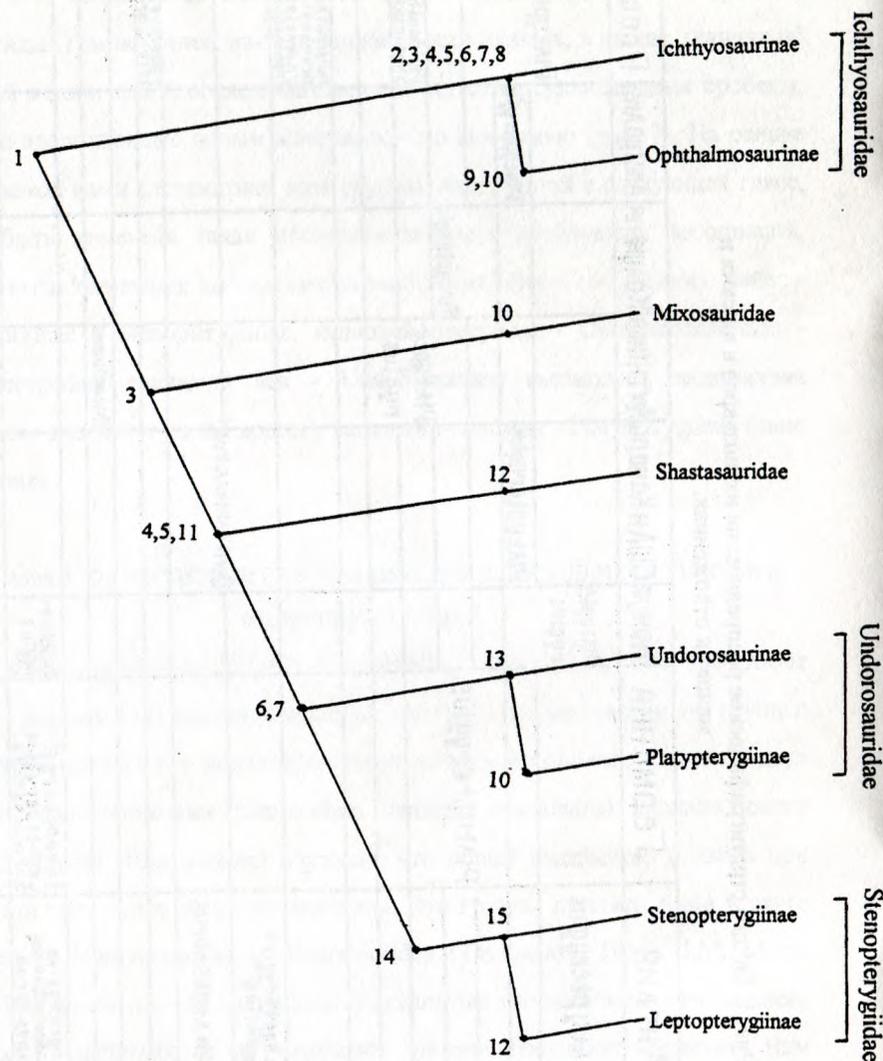


Рис. 2. Филогения ихтиоптеригий. 1-обособление вариаций А и Б в базиподии, 2-типично широкий плавник, 3-редукция метаподиев, 4-медиальное сжатие плеча, 5-изодонтия, 6-изгиб хвоста, 7-редукция костей таза, 8-основной пятый палец в постаксиальном положении, 9-смещенные из аксиального положения пальцы могут достигать плечевой кости, 10-гипердактилия, 11-типично узкий плавник, 12-тридактилия, 13-первый и пятый основные пальцы смещены из аксиального положения, 14-четвертый основной палец в постаксиальном положении, 15-двучленный тазовый пояс.

принимаем примитивный тип кисти наземного позвоночного с тремя дорсальными карпaliaми, составляющими основу I - V лучей.

Ласты наиболее ранних известных нам из триаса ихтиозавров демонстрируют варианты их строения: А) У *Utatusaurus* и, возможно, у *Grippia* (?) интермедиум контактирует с двумя базальными элементами лучей - вторым и третьим. Это, в сущности, широкоплавниковый тип. Б) У *Mixosaurus* и *Chaohusaurus*, интермедиум контактирует с базальными элементами - 2-го, 3-го (в основном) и 4-го лучей. При утере двух крайних контактов этот вариант дает типичный узкий плавник и потому назван нами 'протоузкоплавниковым'. Скорее всего первоначально у исходного таксона ихтиозавров, не встреченного еще в геологической летописи, оба упомянутых варианта существовали в качестве индивидуальной изменчивости, как это бывает при становлении устойчивых в будущем признаков. Видимо, от варианта А произошли ласты и гриппии, и утатсузавра, и позже появившихся в геологической летописи ихтиозаврид. От варианта Б произошли ласты чаохузавра и миксозаврид (последние формально из-за большого числа пальцев и широкого контакта интермедиум с лучами рассматривались как широкоплавниковые), шастазаврид и юрских узкоплавниковых.

Эволюционная ветвь широкоплавниковых ихтиозавров обособилась в надсемейство *Ichthyosauroidea*. В юре оно было широко представлено семейством *Ichthyosauridae* Baug. Раннеюрские ихтиозавриды, представленные родом *Ichthyosaurus*, обладают пятипальными передними лапами с постаксиально расположенным последним пальцем, базальный элемент которого контактирует с локтевой костью. Общность в направлении эволюции скелета передних лап - отсутствию тенденции к редукции пальцев и лишь дорсальное смещение крайних из них дает основание относить к ихтиозавридам и позднеюрские широкоплавниковые роды - *Ophthalmosaurus*, *Brachypterygius*, *Khudiakovia*. Вместе с тем, поздние роды могут быть обособлены как подсемейство *Ophthalmosaurinae*. В отличие от раннеюрских

Ichthyosaurinae, обладавших лишь слабо смещенным дорсально пятым пальцем, у них могут присутствовать дополнительные пальцы и крайние - обычно достигают контакта с плечевой костью.

Эволюционная ветвь узкоплавниковых обособилась в надсемейство Shastasauroidea Tatarinov. Протоузкоплавниковое строение ластов удержалось у линии, ведущей к Mixosauridae. Превращение их в собственно узкоплавниковые происходило, видимо, несколько различно в трех очень близких линиях: шастазаврид, стеноптеригид (включая семейство Leptopterygiidae по J.M. Mazin'у (1982, 1988), заслуживающее лишь подсемейственного обособления) и ундорозаврид (включая платиптеригиусов) и шло несколько различными путями.

У триасовых шастазаврид (к которым, видимо, близок Shonisaurus) путем смещения из аксиального положения первого и пятого пальцев (с последующей их редукцией) было достигнуто полное освобождение места под radiale и ulnare для второго и четвертого дистальных карпалей, а под intermedium соответственно для третьего carpalia distalia.

У юрских стеноптеригид происходило смещение из аксиального положения, в противоположность шастазавридам, четвертого и пятого пальцев с последующей редукцией их у разных родов и видов в различной степени. Этим путем было освобождено место под ulnare для третьего, а под intermedium - для второго дистального карпального элемента.

Третью ветвь составляет недавно установленное В.М. Ефимовым (1997) позднеюрское и меловое семейство Undorosauridae. Для него, в противоположность стеноптеригидам и шастазавридам, характерно отсутствие тенденции к редукции пальцев и сохранение, таким образом, всех пяти основных, перемещение из аксиального положения как первого, так и пятого из них (иногда до контакта с плечом), а у более поздних представителей - появление дополнительных. У представителей этого семейства, подобно шастазавридам, но в противоположность стеноптеригидам, intermedium

оказался широко контактирующим с третьим дистальным базальным элементом. Мы считаем очевидной принадлежность к этому семейству и Paraophthalmosaurus Arkhangelsky (= Jasykovia Efimov), обладающего передними лапами того же типа.

Мы выделяем в семействе Undorosauridae два подсемейства: позднеюрское Undorosaurinae и меловое Platypterygiinae Arkhangelsky, включающее формы с дополнительными пальцами.

Выше мы сосредоточились главным образом на собственно ихтиозаврах и не касались специально ранних омфалозавроидов. В соответствии с изложенным нами принимается следующая система юрских и меловых ихтиозавров:

ПОДОТРЯД ICHTHYOSAUROIDEI TATARINOV, 1964

НАДСЕМЕЙСТВО Ichthyosauroidea Tatarinov, 1964

Семейство Ichthyosauridae Baur, 1887. Подсемейство Ichthyosaurinae Baur, 1887 (nom. transl. Arkhangelsky, nov., ex Ichthyosauridae Baur): род Ichthyosaurus Konig, 1818. Подсемейство Ophthalmosaurinae Appleby, 1956 (nom. transl. Arkhangelsky, nov., ex Ophthalmosauridae Appleby): роды Ophthalmosaurus Seeley, 1874 - подроды Ophthalmosaurus Seeley, 1874, Baptonodon Marsh, 1880; Brachypterygius Huene, 1923; Khudiakovia Arkhangelsky, gen. nov.

НАДСЕМЕЙСТВО Shastasauroidea Tatarinov, 1964

Семейство Stenopterygiidae Woodward, 1932. Подсемейство Stenopterygiinae Woodward, 1932: роды Stenopterygius Jaekel, 1904; Chacaicosaurus Fernandez, 1994; возможно, Grendelius McGowan, 1976. Подсемейство Leptopterygiinae Appleby, 1979 (nom. transl. Arkhangelsky, nov., ex Leptopterygiidae Appleby): роды Leptopterygius Huene, 1922; Temnodontosaurus Lydekker, 1889; Eurhinosaurus Abel, 1909.

Семейство Undorosauridae Efimov, fam. nov. Подсемейство Undorosaurinae Efimov, subfam. nov. (nom. transl. Arkhangelsky, nov., ex Undorosauridae Efimov): роды Undorosaurus Efimov, gen. nov.; Paraophthalmosaurus Arkhangelsky, 1997; Otschevia Efimov, gen. nov. Подсемейство Platypterygiinae Arkhangelsky, subfam. nov.: роды Platypterygius Huene, 1922 - подроды Platypterygius Huene, 1922, Longirostria Arkhangelsky, subgen. nov., Tenuirostria Arkhangelsky, subgen. nov., Pervushovisaurus Arkhangelsky, subgen. nov.; Plutoniosaurus Efimov, 1997; возможно Simbirskiasaurus Otschev et Efimov, 1985

На основании главным образом функциональных особенностей зубной системы предпринят опыт реконструкции трофических связей раннеюрских, позднеюрских и поздне меловых (сеноманских и кампанско-маастрихтских) морских рептилий, в частности применительно к Поволжью. При сравнении раннеюрских экосистем с волжскими становится очевидно, что трофические уровни, занятые в раннеюрское время плезиозавроидами, ихтиозавринами и некрупными стеноптеригидами, в конце поздней юры были замещены ундорозавринами, а гигантские лептоптеригиусы, занимавшие более высокий трофический уровень, сменились крупными плиозавроидами. Из-за малых данных о ранне меловых сообществах морских рептилий, в частности в Поволжье, мы обратились сразу к рассмотрению поздне меловых фаун. В начале позднего мела в еще близком к юрским сеноманском сообществе в Поволжье, как и во всем мире, преобладали ихтиозавры, плезиозавроиды и плиозавроиды, занимавшие те же, что и в юрское время трофические уровни. Поставлен вопрос о том, что экологическими заместителями ихтиозавров в послесеноманское время могли быть не менее совершенные пловцы - мозазавры, а продвинутые плиозавроиды и акулы-галеоморфы.

Глава 7. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Большая часть валидных материалов по юрским и меловым морским пресмыкающимся с территории Саратовского Поволжья принадлежит ихтиоптеригиям. Остатки этих животных нами изучались наиболее детально. На основе лучших из них автором были описаны новые таксоны - *Khudiakovia calloviensis* Arkhangelsky, *Paraophthalmosaurus saveljeviensis* Arkhangelsky, *P. saratoviensis* Arkhangelsky, *Otschevia juravlevi* (Arkhangelsky), *Platypterygius* (*Pervushovisaurus*) *bannovkensis* Arkhangelsky. Обосновано отличие *Pervushovisaurus* от других выделенных нами подродов упомянутого рода: *Platypterygius* (из готерива и апта Германии, альба-сеномана России), *Tenuirostria* (альб и, возможно, сеноман США), *Longirostria* (альб Австралии и

неоком Аргентины). Помимо этого, в целях более полного выяснения систематического разнообразия, приведено описание ряда неточно определяемых остатков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты, полученные автором, могут быть сведены к следующему:

1. Ревизия ранее опубликованных описаний остатков мезозойских морских рептилий с территории России позволила выявить лишь немногочисленные валидные таксоны.

2. Систематизация и обобщение в основном новых данных об остатках юрских и меловых морских рептилий в Саратовском Поволжье и смежных районах Волгоградской и Пензенской областей позволили зарегистрировать на этой территории 49 местонахождений в возрастном диапазоне от келловей до маастрихта.

3. Впервые установлены систематический состав и стратиграфическое распределение остатков ихтиозавров в исследованном районе.

а) В верхнекелловейских отложениях присутствует *Khudiakovia calloviensis* Arkhangelsky, gen. et sp. nov. и фрагментарные остатки ?*Stenopterygiidae*.

б) В низах среднего подъяруса волжского яруса - в зоне *Dorsoplanites panderi* в Саратовском и Самарском Поволжье присутствует *Otschevia juravlevi* (Arkhangelsky), sp. nov., аналогично Ульяновскому Поволжью, где тот же род связан с верхами нижнего - низами среднего подъярусов. На этом основании предложено выделение - 'слоев с *Otschevia*'.

в) Наиболее распространенным родом в среднем и верхнем подъярусах (от верхов зоны *Dorsoplanites panderi* до зоны *Craspedites subdites* включительно) волжского яруса в Саратовском - Ульяновском Поволжье является *Paraophthalmosaurus*, представленный рядом видов. Для упомянутого возрастного интервала предлагается выделение 'слоев с *Paraophthalmosaurus*'.

г) От апта до сеномана на территории исследований присутствуют остатки глобально распространённого рода *Platypterygius*. В сеномане Саратовского Поволжья он представлен подродом *Pervushovisaurus Arkhangel'sky - P.(P.) bannovkensis Arkhangel'sky subgen. et sp. nov.*, для которого обоснованы отличия от других выделенных автором в результате ревизии подродов.

4. Помимо изученных ранее с территории исследований плезиозавров *Pliosaurus irgisensis* (Novojilov), *Liopleurodon rossicus* (Novojilov) из зоны *Dorsoplanites panderi* и *Georgiasaurus penzensis* Otschev из сантона, другие многочисленные остатки представителей этой группы определимы лишь с точностью до семейств *Elasmosauridae* и *Polycotyliidae* и встречены от апта до кампана. Остатки мозазаврид в рассматриваемом районе появляются с кампана. До рода определимы лишь *Prognathodon* и *Mosasaurus* (кампан-маастрихт).

5. На основе изучения эволюции главным образом передних лапсов ихтиозавров сделан вывод о филогенетической природе деления группы на широко- (надсемейство *Ichthyosauroidea*) и узкоплавниковых (надсемейство *Shastasauroidea*), а так же выявлены различные пути эволюции последних, приведшие к обособлению отдельных семейств. Семейства широкоплавниковых *Ichthyosauridae* Baum и узкоплавниковых *Undorosauridae* Efimov подразделены на подсемейства.

6. В общей истории юрских и меловых ихтиозавров выявлена смена ассоциаций, отличающихся семейственным и подсемейственным составом.

7. Предпринят опыт реконструкции экологических особенностей и, в частности трофических связей позднеюрских и поздне меловых (сеноманских) морских рептилий Поволжья и их места в экосистемах. Ставится вопрос о том, что экологическими заместителями ихтиозавров в послесеноманское время могли быть не мозазавры, а продвинутые плиозавроиды и акулы-галеоморфы.

СПИСОК РАБОТ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

статьи, тезисы докладов

1. Предварительные данные об изучении морских мезозойских рептилий Саратовского Поволжья / Сб. Материалов научн. студенч. конф. 'Геологические науки - 96'. Саратов. 1996. С. 33-35.
2. Место морских рептилий в мезозойских экосистемах и задачи их изучения в России / Тез. докл. Всероссийск. научн. конф. 'Проблемы изучения биосферы'. Саратов. 1996. С. 47-48.
3. О новом роде ихтиозавров из нижневолжского подъяруса Саратовского Заволжья / Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 87-91.
4. Итоги ревизии остатков мозазавров Нижнего Поволжья / Тез. докл. научн. конф. геологич. ф-та 'Геологические науки - 97'. Саратов. 1997. С. 17.
5. О первой достоверной находке остатков ихтиозавра *Platypterygius* в аптских отложениях Нижнего Поволжья / Учен. зап. геологич. ф-та СГУ. 1997. Сер. нов. Вып. 1. С. 57-59. (соавторы Иванов А.В., Попов Е.В.).
6. Об остатках ихтиозавров из волжского яруса Саратовского Заволжья / Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 21-25.
7. Предварительные данные об изучении морских мезозойских рептилий Саратовского Заволжья / Материалы конф. аспирантов и молодых ученых 'Геосфера - 96'. Москва. МГУ. В печати.
8. Место морских рептилий в мезозойских экосистемах и задачи их изучения в России / Сб. трудов конф. 'Проблемы изучения биосферы'. Саратов. В печати.
9. О роде ихтиозавров *Platypterygius* / Палеонтол. журн. В печати.
10. Об ихтиозавре из келловейского яруса Саратовского Поволжья / Палеонтол. журн. В печати.
11. О находках остатков черепов в верхнем мелу Нижнего Поволжья / Тр. геол. ф-та СГУ и НИИ геологии СГУ. В печати.
12. Marine reptiles of Russia and the former Soviet Union / In 'The Age of Dinosaurs of Russia and Mongolia'. Cambridge University Press. In press. (Coauthors G.W. Storrs, V.M. Efimov).