

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
им. Н. Г. Чернышевского

На правах рукописи

УДК 568. 15: 551. 763

ЕФИМОВ Владимир Михайлович , 1997

# ПОЗДНЕЮРСКИЕ И РАННЕМЕЛОВЫЕ ИХТИОЗАВРЫ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И ПОДМОСКОВЬЯ

(систематика, стратиграфическое распределение, тафономия)

Специальность: 04.00.09 — палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук

САРАТОВ-1997

Работа выполнена на кафедре исторической геологии и палеонтологии

САРАТОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

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


Официальные оппоненты: доктор биологических наук М. Ф. Ивахненко  
(ПИН РАН, г. Москва);  
доктор геолого-минералогических наук  
А. К. Заморёнов (НИИГГ, г. Саратов)

Ведущая организация: Кафедра палеонтологии Московского  
государственного университета  
им. М. В. Ломоносова

Защита состоится "8" января 1998 г. в 15<sup>00</sup> часов  
на заседании Специализированного совета Д 053.74.07 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 "8" декабря 1997 г.

Ученый секретарь Диссертационного Совета,  
доктор геолого-минералогических наук  Г. В. Кулёва

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. Морские рептилии мезозоя, одной из основных групп которых являются ихтиозавры - существенная глава истории жизни. С их изучением связаны важные проблемы эволюции, палеогеографии и не реализованные достаточно полно возможности обоснования стратиграфии. Данные по ихтиозаврам России из-за отсутствия до последнего времени валидных материалов существенно отстают от зарубежных. Это делает актуальной скорейшую реализацию накопленного автором нового фактического материала (включающего целые скелеты и их значительные фрагменты) из верхнеюрских и нижнемеловых отложений центральных районов Европейской России.

Цель работы. Впервые изучить систематическое разнообразие ихтиозавров из верхней юры и нижнего мела Самарского и Ульяновского Поволжья, а также Подмоскovie, выяснить их стратиграфическое распределение и основные черты истории.

### Основные задачи.

1. Детальное изучение морфологии ихтиозавров из верхнеюрских и нижнемеловых отложений исследованного района и их места в общей системе группы.
2. Изучение закономерностей стратиграфического распределения описанных таксонов ихтиозавров.
3. Анализ места ихтиозавров центральных районов Европейской России в общей исторической этапности этой группы и роль полученных данных для более полного раскрытия последней.
4. Анализ общей палеогеографической обстановки существования изученных ихтиозавров и их места в общей биогеографии этой группы.
5. Изучение закономерностей захоронения верхнеюрских и нижнемеловых ихтиозавров Ульяновского Поволжья и смежных территорий.

### Основные защищаемые положения.

1. Фауна ихтиозавров поздней юры и раннего мела в Среднем Поволжье и Подмоскovie представлена семейством *Ophthalmosauridae* Appleby с родом *Ophthalmosaurus* Seely (два вида), семейством *Stenopterygiidae* Nopcsa с родом *Jasykovia* V.Efimov (четыре вида), семейством *Undorosauridae* V.Efimov с родами *Undorosaurus*

V. Efimov (четыре вида), Otschevia V. Efimov (два вида), Plutoniosaurus V. Efimov и Simbirskiasaurus Otschev et V. Efimov.

2. Последние в истории группы ихтиозавров - раннемеловые платиптеригиусы принадлежат не к семейству Stenopterygiidae, а к установленному автором семейству Undorosauridae, вероятно, впервые появившемуся в позднеюрском "Русском морском бассейне".

3. Остатки представителей рода Ophthalmosaurus с территории исследований происходят из кимериджа, а также из волжского яруса, где играют незначительную роль. Остатки Otschevia приурочены к стратиграфическому интервалу от зоны Ilowaiskya pseudoscythica нижневолжского до низов зоны Dorsoplanites panderi среднего подъяруса волжского яруса. Остатки Jasykovia и Undorosaurus присутствуют от верхней части зоны Dorsoplanites panderi до зоны Craspedites nodiger верхнего подъяруса волжского яруса. На основе дальнейшего изучения их видового состава может быть достигнуто более детальное стратиграфическое расчленение, дополняющее шкалу по аммонитам.

Своеобразный готеривский комплекс ихтиозавров представлен родами Plutoniosaurus и Simbirskiasaurus.

4. В конце юрского периода в восточноевропейской фауне ихтиозавров преобладали узкоплавниковые с пятипальными передними лапами и смещенными из аксиального положения передним и задним пальцами, что составляло своеобразие с раннеюрским этапом группы.

5. Связь максимальных концентраций остатков морских рептилий с зонами мелководья в позднеюрском, а также с нарушением нормального кислородного режима у дна в готеривском бассейнах Восточной Европы; закономерности посмертного расчленения скелета ихтиозавров, выявленные на основе использования методики К. Хилла (Hill, 1929).

#### Научная новизна.

1. Впервые изучен на достаточно валидном материале систематический состав верхнеюрских и нижнемеловых ихтиозавров Среднего Поволжья и Подмоскovie: описаны одно новое семейство, пять родов и тринадцать видов.

2. Впервые выяснено детальное стратиграфическое распределение остатков ихтиозавров в Среднем Поволжье и Подмоскovie с привязкой к разработанной по аммонитам зональной шкале.

3. Более полно на основании новых материалов выявлены особенности позднеюрского этапа в истории ихтиозавров.

4. Получены новые наблюдения по еще мало изученной тафономии местонахождений остатков ихтиозавров.

Практическая ценность работы. В результате тщательной привязки всех находок ихтиозавров к аммонитовой шкале, выполненной, главным образом, на основе эталонного разреза Ульяновского Поволжья, заложена основа для дальнейшей разработки вопроса о стратиграфическом использовании этой группы организмов и выявлены первые конкретные возможности в этом отношении.

Реализация работы. Результаты исследований опубликованы в центральной печати. Они позволили провести переписание и переопределение остатков ихтиозавров из геологического музея им. В. И. Вернадского (Москва) и областного краеведческого музея Ульяновска. Полученные результаты переданы также в Геологическое объединение центральных районов.

Публикации и апробация работы. Результаты исследований докладывались автором на заседании геологической секции МОИП (1991, г. Москва), на межвузовском научном семинаре по методам тафономических исследований в Саратовском госуниверситете (1992, г. Саратов).

Автором опубликовано 9 работ, шесть статей находятся в печати.

Исходные материалы и личный вклад. Материал собирался автором в течение 1978-97 гг. на территории Среднего Поволжья и Подмосковья. Собран обширный материал, включающий остатки ихтиозавров, плезиозавров, плиозавров, крокодилов и завропод - всего более 150 находок, достаточных для систематического описания, и около 2000 разрозненных костей. В данной работе использовано около 50% собранного материала, относящегося к остаткам ихтиозавров.

Объем работы. Работа представлена рукописью объемом 182 машинописных страницы, состоящей из "Введения", "Заключения" и семи глав, в которых рассматриваются соответственно история изучения ихтиозавров за рубежом и в России, материалы и методы исследования, стратиграфическое распределение остатков морских рептилий в верхнеюрских и нижнемеловых отложениях района исследований, этапы исторического развития ихтиозавров и возможности их стратиграфического использования, палеогеографи-

ческие условия обитания морских рептилий в поздней юре и раннем мелу в центральных районах Европейской России, тафономия и систематическое описание ихтиозавров. В тексте приводятся 13 палеонтологических таблиц и объяснения к ним. Работа проиллюстрирована 44 рисунками. Список литературы включает 120 названий.

Автор искренне благодарит старшего научного сотрудника ВНИГНИ, кандидата геолого-минералогических наук В. В. Митта и геолога Д. А. Сумина за любезно переданный материал, собранный ими из Воскресенского месторождения фосфоритов в Московской области, а также сотрудников государственного геологического музея им. В. И. Вернадского В. И. Жегалло и Е. Ю. Закревскую, Московской городской станции юных натуралистов П. Е. Морозова, Казанского государственного университета В. Г. Хальмбаджа и Ульяновского областного краеведческого музея О. Е. Бородину и Е. Г. Чернову за предоставленную возможность изучения остатков ихтиозавров.

Сердечную благодарность автор выражает доктору геолого-минералогических наук, профессору Виталию Георгиевичу Очеву за научное руководство данной работой и многолетнюю методическую помощь в сборе материала.

В процессе выполнения работы автор пользовался устными и письменными консультациями академика Л. П. Татаринова, профессора В. А. Захарова, кандидатов наук П. А. Герасимова, Л. А. Несова, Г. К. Кабанова, А. Г. Олферьева, В. И. Барышниковой, М. Б. Ефимова, С. М. Курзанова, а также П. Ханшпергу (Франция), Ф. Бодэна (Франция), Ж. М. Мазэна (Франция), Г. Сторрса (США), С. МакГоуэна (Канада), Р. Е. Молнара (Австралия), за что всем выражает свою признательность и благодарность.

## Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХТИОЗАВРОВ

За более чем двухвековую известность ихтиозавров по этой группе появилось большое количество литературы. К концу XIX века некоторые работы по изучению ихтиозавров стали приобретать специализированную направленность: морфологическую, систематическую, филогенетическую, биомеханическую и т. д. Попытка классификации этих работ осуществлена в 1985 году Райсом и Фрэм по западно-европейским и американским монографиям.

Библиография российских работ по ихтиозаврам, а также информация о их местонахождениях сделана в 1988 году Л. А. Несовым.

За время изучения ихтиозавров неоднократно менялись взгляды как на их происхождение, так и на систематику. В 1908 году Мерриам положил в основу их систематики характер сочленения ребер с позвонками. Затем за основу было взято строение их передних лап. Вслед за В. А. Киприяновым (1881), в 1922 году Хюне подразделил всех известных ихтиозавров - триасовых, юрских, меловых на два надпорядка: *longipinnati* (узкоплавниковые) и *latipinnati* (широкоплавниковые). Относительно их происхождения Хюне несколько раз менял свою точку зрения. Тогда же он выдвинул гипотезу о их родстве с котилозаврами (на основе строения зубов и характера сочленения ребер с позвоночным столбом). В 1955 году Хюне пишет о земноводном происхождении этих рептилий, в 1960 году он отказывается от этой точки зрения в пользу происхождения от калпориноморфов.

В 1948 году Ромер производит ихтиозавров от примитивных синапсид типа офиакодонтов, сохранявших еще до известной степени амфибиотический образ жизни. В 1956 году он уже определенно высказывается в пользу происхождения их от калпориноморфов и приводит свою систематику с указанием лишь типа конечности для каждого семейства: *Mixosauridae*, *Omphalosauridae* (*longip.*), *Shastosauridae* (*longip.*), *Stenopterygiidae* (*longip.*), *Ichthyosauridae* (*latip.*).

В 1964 году в "Основах палеонтологии" Л. П. Татаринев выделяет ихтиозавров в особый подкласс, включающий в себя лишь один отряд - ихтиозавры в составе двух надсемейств: *Ichthyosauroidea* - широкоплавниковые (семейства *Mixosauridae*, *Ichthyosauridae*) и *Shastosauroidea* - узкоплавниковые (семейства *Cymbospondylidae*, *Shastosauridae*, *Stenopterygiidae*).

В 1972 году МакГоуэн уточняет понятие узко- и широкоплавниковых. В последующих работах исследователь развивает методику многомерного анализа, где проводит ревизию ихтиозаврового материала, накопленного в мире. При этом большое количество видов им было отвергнуто как невалидный материал. В 1976 году, на основе выбранной им методики, он опровергает разделение этих животных на широко- и узкоплавниковых. Однако из-за отсутствия достаточного количества материала ставить вопрос о пересмотре систематики он считал преждевременным.

В 1979 году Эпплби, критикуя метод многомерного анализа вышеназванного автора, предлагает свою систематику ихтиозавров, исходя из утверждения, что узкоплавниковый тип является предковым для всех остальных. На этой основе он создает подкласс *Ichthyopterygia* в составе четырех отрядов: *Longipinnatoidea* Huene, 1956, *Latipinnatoidea* Huene, 1948, *Heteropinnatoidea* (*Protoichthyosauridae*, *Leptoptyrygiidae*) Appleby, 1979, *Mixosauroida* Appleby, 1979. В 1961 году, говоря о гениологии, Эпплби приходит к выводу о близости ихтиозавров к завропсидным пресмыкающимся.

В 1982 году вопрос о филогении ихтиозавров на основе строения их черепа и передней конечности подробно рассматривается Мазеном. Детальное изучение височной части черепа привели его к объединению ихтиозавров, плакодонтов и завроптеригий в *Euryapsida*. Анализ главным образом морфологии передних конечностей *Ichthyosauria* позволил этому автору построить филогенетическую систематику ихтиозавров, исключая подразделение их на узко- и широкоплавниковых.

Спорность критического отношения к систематике, основанной на существовании плавников с узкой и широкой структурой, заставляет нас в настоящее время воздержаться от отказа от нее.

Хотя первые находки ихтиозавров в России были сделаны еще в 30-х годах прошлого века (Языков, 1832), сведения о них до сих пор очень бедны. Наиболее существенными являются работы В. А. Киприянова (1881) и Н. Н. Боголюбова (1910). Последний относил часто встречающиеся остатки из волжского яруса Подмосковья и Поволжья к роду *Ophthalmosaurus* из оксфорда Англии, что подтвердилось лишь частично. *Ichthyosaurus steleodon* из готерива Симбирского Поволжья был установлен упомянутым автором на недостаточно определенном материале. Таким образом, систематический состав ихтиозавров из юры и мела России и района наших исследований в частности оставался до последнего времени практически неизвестным. Нами были получены новые, изложенные ниже данные. Недавно новые материалы получены по соседней с юга территории Саратовского Поволжья (Архангельский, 1997 и др.).



## Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

География находок остатков ихтиозавров охватывает территорию Подмосковья и Среднего Поволжья. Однако систематические сборы осуществлялись в областях: Ульяновской (прибрежная полоса Куйбышевского водохранилища от села Ундоры до села Мордово), Самарской (окрестности г. Сызрани - пос. Кашпир, деревни Марьевки и села Репьевка) и Московской (окрестности г. Воскресенска - местонахождения Хорлово и Лопатино). Основным материалом по скелетам ихтиозавров был найден в Ульяновском районе Ульяновской области (близ деревни Городищи на лектостратотипе волжского яруса, а также в местонахождениях Ундоры, Детский санаторий, Захарьевский рудник и Поливна). Кроме того, нами изучены коллекции государственного геологического музея им. В. И. Вернадского, геологического музея Казанского государственного университета, отдела природы Ульяновского областного краеведческого музея.

Для верхней юры и нижнего мела Ульяновского Поволжья, столь богатых местонахождениями часто достаточно полных скелетов морских рептилий, своевременному извлечению последних препятствует быстрый размыв берега Волги. В результате в руки предыдущих исследователей обычно попадали уже сильно разрушенные, обнаженные эрозией остатки. Автору удалось преодолеть это обстоятельство путем многолетних постоянных наблюдений и поисков едва обнажившихся находок.

В отношении морфологического и систематического изучения остатков ихтиозавров следует отметить, что достаточно целые черепа их встречаются очень редко. Они или сильно разрознены, или деформированы. В связи с этим приходится в значительной мере основываться на гораздо более полно сохраняющемся посткраниальном скелете. Опыт изучения этой группы показывает, что позвоночный столб не содержит значительных данных для систематики. Тазовый пояс и задние конечности сохраняются крайне редко в виде разрозненных костей. Наиболее полный материал удалось получить по плечевому поясу и передним конечностям. Вместе с тем эти части скелета, особенно передние конечности, имеют высокую систематическую значимость, и именно их изучение позволило решить многие вопросы таксономии. При морфологическом изучении скелетов ихтиозавров автором использовалась методика измерений посткраниальных частей, применяемая в рабо-

тах МакГоуэна, а также последние работы Мазена по систематике ихтиозавров, принятые в той мере, в какой автор согласился с этими взглядами.

При раскопках нами проводились тафономические наблюдения с зарисовкой расположения скелетных остатков и замерами их пространственной ориентации. Тщательно велись сборы сопутствующих позвоночным остаткам беспозвоночных, особенно аммонитов. Важной частью проводившихся исследований была увязка распределения в разрезах находок позвоночных с зональной стратиграфической шкалой.

### Глава 3. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСТАТКОВ МОРСКИХ РЕПТИЛИЙ В ВЕРХНЕЮРСКИХ И НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Изученный район приурочен к южной части Московской синеклизы и к Ульяновско-Саратовскому прогибу. Здесь развит достаточно полный комплекс мезозойских отложений от средней юры до верхнего мела включительно. Исследованиями была охвачена часть разреза от кимериджского яруса до готерива.

Юрская система. Верхний отдел.  
Кимериджский ярус. Верхний подъярус.

Зоны Aulacostephanus eudoxus и A. autissiodorensis изучены в Ульяновском Поволжье. Они представлены известковистыми светло-серыми глинами (общая мощность до 15,5 м) с чаще разрозненными остатками морских рептилий. В верхней зоне из местонахождения Ундоры происходит ихтиозавр Ophthalmosaurus undorensis V. Efimov. Встречаются позвонки и кости конечностей плезиозавроидов и плиозавроидов. В местонахождении Дубки найдены кости конечностей завропод.

Волжский ярус. Нижний подъярус.

Подъярус изучен в пределах Ульяновского Поволжья и представлен зонами Ilowaiskyia klimovi, I. sokolovi и I. pseudoscythica. Эта часть разреза сложена темно-серыми карбонатными глинами с карбонатно-глинистыми стяжениями (общая мощ-

ность до 7,3 м). Присутствуют редкие остатки ихтиозавров и завроптеригий. В верхней из упомянутых зон (местонахождение Детский санаторий) найден расчлененный скелет ихтиозавра *Otschevia pseudoscythica* V. Efimov.

### Средний подъярус

Эти отложения изучены, как в Ульяновском и Самарском Поволжье, так и в Подмосковье. Однако определимые остатки морских рептилий происходят, в основном, пока лишь из Ульяновского Поволжья.

Зона *Dorsoplanites panderi* сложена серыми мергелистыми глинами и бурыми битуминозными сланцами (мощность до 11,5 м). Присутствует большое количество остатков морских рептилий хорошей сохранности. Преобладают ихтиозавры, из которых самым многочисленным является приуроченный к нижней части зоны род *Otschevia*: *O. pseudoscythica* V. Efimov, *O. volgensis* Kasansky, 1903. К верхней части зоны приурочены *Undorosaurus bogoljubovi* V. Efimov (местонахождение Городищи и др.), *Jasykovia jasykovi* V. Efimov (Городищи). Там же присутствуют редкие остатки *Ophthalmosaurus rjabini* Menner et V. Efimov (Детский санаторий), в прослоях между горючими сланцами в мергелистых конкрециях части скелеты плезиозавров. В верхней же части зоны (Городищи) встречены остатки морского крокодила *Metricorhynchus*.

В Самарском Поволжье описываемые отложения имеют мощность 2,6 м. Из низов зоны происходит *Otschevia volgensis* Kasansky, 1903 (местонахождение Новорачейка), а из ее верхней части многочисленные остатки рептилий (местонахождение Кашпир), среди которых опознаны кости *Jasykovia* sp. и фрагменты скелета завроптеригий.

Зона *Virgatites virgatus* сложена глауконитовыми песками и песчаниками преимущественно различных тонов зеленого цвета, с прослоями фосфоритовых желваков, часто сцементированными в конгломерат. Мощность отложений в Ульяновском Поволжье до 0,6 м, в Самарском - 0,2 м, в Подмосковье - до 0,7 м. Остатки рептилий многочисленны. В Ульяновском Поволжье преобладают хорошей сохранности ихтиозавры *Jasykovia jasykovi* V. Efimov и *Undorosaurus nessovi* V. Efimov, в Подмосковье - *U. horlovensis* V. Efimov. В. В. Митта (1995) отмечает в описываемом районе в

этой зоне фрагментарные остатки *Pliosaurus* cf. *rossicus* Novojilov, 1948 и плезиозавроида *Columbosaurus* sp. В целом остатки завроптеригий в зоне встречаются реже и обычно фрагментарны.

Зона *Epirvirgatites nikitini* сложена зеленовато-серыми глауконитовыми песчаниками, достигающими максимальной мощности до 1,0 м в Ульяновском Поволжье. Присутствуют остатки ихтиозавров и завроптеригий различной степени сохранности, часто сравнительно полные скелеты. В Ульяновском Поволжье встречены *Undorosaurus gorodischensis* V. Efimov, *Jasykovia kabanovi* V. Efimov (Городищи) и *J. jasykovi* V. Efimov (Городищи, Детский санаторий, Захарьевский рудник). Последний вид присутствует в Самарском Поволжье (Кашпир). Из Подмосковья определены *Jasykovia* sp. и *Undorosaurus horlovensis* V. Efimov. В. В. Митта (1995) в данной зоне из Лопатинского рудника отмечает остатки плезиозавроида *Muraenosaurus* (?) sp.

#### Верхний подъярус

Подъярус во всех трех исследованных районах представлен песками и зеленовато-серыми известковистыми песчаниками с желваками фосфорита, с прослоями глин. Максимальной мощности до 4 м эти отложения достигают в Самарском Поволжье. Из песчаников всех зон подъяруса известны многочисленные остатки плезиозавроидов, плиозавроидов и ихтиозавров. В основном это сильно расчлененные скелеты. Изучены лишь ихтиозавры из Ульяновского Поволжья и Подмосковья, среди которых преобладают роды *Undorosaurus* и *Jasykovia*.

Зона *Kachpurites fulgens*. Присутствует *Jasykovia kabanovi* V. Efimov (Детский санаторий). В Подмосковье в местонахождении Хордово установлены *Jasykovia sumini* V. Efimov, *J. mita* V. Efimov, *Undorosaurus horlovensis* V. Efimov. Остатки последнего вида отмечены В. В. Митта (1995) из Лопатинского местонахождения.

Зона *Craspedites subditus*. Встречены *Jasykovia jasykovi* V. Efimov, *J. kabanovi* V. Efimov (Детский санаторий), *Undorosaurus gorodischensis* V. Efimov (Городищи).

Зона *Craspedites nodiger*. В этой зоне отмечены разрозненные кости, вероятно, принадлежащие выше перечисленным видам.

В бериасском и валанжинском ярусах остатки морских рептилий на изученной территории пока не установлены.

#### Готеривский ярус

Зона Speetoniceras versicolor. Отложения представлены темно-серыми глауконитовыми песчаниками с редкими фосфоритовыми желваками и темно-серыми глинами, загипсованными, с септариями крепкого мергеля. Мощность в Ульяновском Поволжье достигает 55 м, а в Самарском 26 м. Остатки морских рептилий очень многочисленны. Преобладают ихтиозавры. Завроптеригии (плезіозавроиды и плиозавроиды) составляют пятую часть от общего числа находок. Встречаются, в основном, нерасчлененные или слабо расчлененные скелеты. В настоящее время изучена лишь часть этого обширного материала, происходящая из местонахождения Детский санаторий в Ульяновском Поволжье. Здесь присутствуют ихтиозавры *Sibirskiasaurus birjukovi* Otschev et Efimov, 1985 и *Plutoniosaurus bedengensis* V. Efimov, 1997. Из этой зоны происходит и в действительности основанный на недостаточно определимых остатках *Ichthyosaurus steleodon* Bogolubov, 1909, найденных А. П. Павловым в Городищах. В основании зоны встречены фрагментарные остатки завропод из семейства *Brachiosauridae* и кости акроподиума молодого диплодока (Захарьевский рудник). В Самарском Поволжье (Кашпир) материалы по ихтиозаврам пока не изучены.

Материалы из более молодых отложений не исследовались.

#### Глава 4. ЭТАПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ИХТИОЗАВРОВ И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Своеобразная группа рептилий - ихтиозавры нередко считается морфологически консервативной. Они появились в раннем триасе и просуществовали до позднего мела. На протяжении всей истории их череп почти не показывает сколь-либо направленной морфологической эволюции. Правда, нам крайне отрывочно известно строение неба ихтиозавров, которое могло бы продемонстриро-

вать определенные эволюционные изменения в своем строении. Вместе с тем, посткраниальный скелет претерпел вполне определенные эволюционные преобразования. Мы постараемся кратко проследить их, отметить основные исторические этапы, а также показать, что нового вносит изученный нами материал в позднеюрскую и раннемеловую историю ихтиозавров.

Первую адаптивную радиацию, по мнению Мазэна (Mazin, 1988), ихтиозавры пережили в триасовом периоде. Венцом ее в отношении продвинутой морфологии скелета и степени его специализации является семейство *Shastosauridae* Merriam, 1902. Остатки его представителей известны из Северной Америки и представлены родами: *Cymbospondylus* Leidy, 1868, *Merriamia* Bouleuger, 1904, *Toretocnemus* Merriam, 1903, *Californosaurus* Kuhn, 1934, *Shastosaurus* Merriam, 1895. В строении скелета представителей этого семейства выражены все продвинутые признаки, достигнутые в течение триасовой эволюции группы (фронтально-париетальное положение теменного отверстия, редукция метаподиев, изодонтия), а также изменения, которые в триасе характерны лишь для них: медиальный пережим плечевой кости, укороченные зигаподии. Наконец, в этом семействе проявилась максимальная специализация скелета передних конечностей, выразившаяся в редукции последних пальцев и появлении тридактилии (род *Merriamia* Bouleuger, 1904), и даже тенденция к двудактилии как у рода *Shastosaurus* Merriam, 1895, где недоразвит третий основной палец.

Новый этап в истории ихтиозавров наступает в ранней юре. В эту эпоху появляются новые семейства: *Ichthvosauridae* Bauer, 1887 с широкоплавниковым строением базальных элементов переднего плавника и *Stenopterygiidae* Woodward, 1932 - с узкоплавниковым строением. Последнее было недавно разделено Мазэном на два самостоятельных семейства: стеноптеригииды и лептоптеригииды. Однако, они достаточно близки и принимаются нами в качестве единого. Для упомянутых раннеюрских семейств характерны новые изменения в продвинутом скелете: редукция гипоцентров позвонков, начало редукции тазового пояса. Вместе с тем эти продвинутые черты существуют у них на базе не столь специализированного скелета передних плавников, как у *Shastosaurus* Merriam, 1895. Очевидно, что они происходят независимо от более архаичных предков и заняли место шастозаврид на рубеже

триаса и юры, после смены сообществ морской фауны. Как ихтиозавриды, так и стеноптеригиды показывают тенденцию к перемещению задних пальцев передних плавников в постаксиальное положение. В широкоплавниковом ласте ихтиозаврид эта тенденция проявляется слабо и выражается лишь в постаксиальном расположении пятого пальца. Гораздо сильнее она заметна у стеноптеригид. Среди них наименее специализированным является передний плавник стеноптеригиуса, у которого не только сохранился четвертый основной палец в постаксиальном положении, но и редументы пятого. Еще сильнее она выражена у других представителей семейства, таких как *Leptopterygius* Huene, 1922 и *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889, где достигнута трехпалость.

В дальнейшей истории ихтиозавров, как уже упоминалось, существует крупный пробел. Нам крайне мало известно об этой группе из средней и верхней юры. Полная информация о строении скелета известна лишь для оксфордских широкоплавниковых офтальмосавридов (английского *Ophthalmosaurus* и североамериканского *Baptanodon*). Это позволило выяснить, что он отличался от ихтиозавридов наличием ряда специализированных признаков в строении черепа и озубления, продвинутым дорзально пятым постаксиальным пальцем, отходящим непосредственно от специальной фасетки на плечевой кости. Анализ других находок из средней и верхней юры, предпринятый МакГоуэном (McGowan, 1976), привел его к заключению, что из ранее описанных форм лишь *Nannopterygius enthakiodon* (Hulke, 1871) из кимериджа Англии достаточно обоснован. Однако, детали строения этого своеобразного своими небольшими ластами ихтиозавра остались не описанными. Установленный МакГоуэном (McGowan, 1976) другой род из английского верхнего кимериджа *Grendelius* известен лишь по черепу. Об ихтиозаврах из более поздних - титовских отложений до сих пор не было определенных представлений.

Нами в Ульяновском Поволжье из отложений кимериджа описаны остатки *Ophthalmosaurus undorensis* V. Efimov, 1991. Кроме того, другой вид *Ophthalmosaurus rjabini* Menner et V. Efimov происходит здесь из зоны *Dorsoplanites panderi* средневожского подъяруса. В фондах геологического музея им. В. И. Вернадского находится небольшая группа костей ихтиозавра верхнеюрского возраста из республики Коми, относящегося к *Ophthalmosaurus rjabini* Menner et V. Efimov. Все это дает основание полагать,

что рассматриваемый род входил в состав ихтиозаврового сообщества на протяжении почти всей поздней юры, хотя, судя по редкости находок, он, очевидно, не играл значительной роли.

Описанный нами в данной работе материал из волжских отложений дает возможность представить состав сообщества ихтиозавров в конце поздней юры. Есть основания отнести его к новому этапу истории этой группы. Здесь преобладают представители с узкоплавниковым взаимоотношением костей базиподия. Они характеризуются сохранением всех пяти лучей в передних лапах и, в то же время, смещением из аксиального положения не только пятого основного пальца, но и перемещением в преаксиальное положение первого. Эта тенденция не наблюдалась в предыдущей истории ихтиозавров, за исключением разве что триасового вида *Mioxosaurus atavus* Mazin, 1988. Отмеченная ситуация - пятипалость переднего лапа и лишь смещение передних и задних пальцев является довольно четким отличием всех членов сообщества узкоплавниковых ихтиозавров конца юры от таковых раннеюрского периода. Вместе с тем, в этом описанном нами волжском сообществе ихтиозавров с конечностями узкоплавникового типа может быть выделено две различных эволюционных линии. Одна из них представляет продолжение семейства стеноптеригий. К ней относится *Jazykovia*, характеризующаяся очень сходным с родами стеноптеригий строением черепа и плечевого пояса. Череп у представителей данного узкоплавникового рода несколько "офтальмосавроподобен", с мелкими слабо закреплявшимися на челюстях зубами. Другая выделена нами в новое семейство *Undorosauridae*. Последнее, несомненно, представляет особую линию по сравнению с семейством стеноптеригий, судя по наличию пяти основных пальцев в передней конечности, не показывающей тенденции к их сокращению. При этом ширина их фаланг увеличивается, делая лапу широким и коротким. Меньшая специализация наблюдается и в строении плечевого пояса ундорозаврид, коракоид которых имеет широкую открытую переднюю вырезку и незначительно развитые акромиальные стростики лопаток. Указанием на независимое происхождение этой эволюционной линии является также неполное сращение седалишной и лобковой костей, а также сравнительно хорошо развитые задние конечности. Их размер составляет 2/3 от длины передних, при этом ширина тазового пояса равна ширине плечевого. Данное семейство в верхней юре



представлено двумя достаточно обособленными родами *Undorosaurus* и *Otschevia*. Представители ундорозавров характеризуются крупными размерами, массивным черепом, близким по форме к более поздним плутониозаврам, мощно развитыми зубами. Ихтиозавры *Otschevia* отличаются более коротким, менее массивным, широким и низким в затылочной части черепом, узкими и длинными лопастями передних ластов, средними размерами длины тела. Плечевая кость с узким диафизом, относительно вытянута и характеризуется своеобразной чертой - наличием фасетки для контакта с интермедиумом.

Хотя изученный материал по ихтиозаврам еще недостаточно велик, можно сделать некоторые выводы о **закономерностях их стратиграфического распространения** в волжском ярусе. *Otschevia* занимает наиболее узкий интервал в разрезе и встречается в верхней зоне нижневолжского подъяруса, а также в низах нижней зоны средневолжского. Она представлена одним видом - *Otschevia pseudoscythica* V. Efimov. Сравнение скелета *Ichthyosaurus volgensis* Kasansky, 1903, найденного в той же зоне в Самарском Поволжье, с *Otschevia* показало их большое сходство, так что данный вид может быть отнесен к роду *Otschevia*.

Род *Undorosaurus* впервые появляется в верхней части нижней зоны среднего подъяруса, откуда представлен единственным экземпляром, описанным нами как *Undorosaurus bogoljubovi* V. Efimov. В среднем и верхнем подъярусе мы наблюдаем массовое развитие представителей этого рода. При этом отдельные виды имеют достаточно широкий диапазон вертикального распространения. Так, вид *Undorosaurus gorodischensis* V. Efimov появляется в верхней зоне средневолжского подъяруса и прослежен нами до верхней зоны верхневолжского подъяруса. В то же время *Undorosaurus nessovi* V. Efimov отмечается только в средней зоне средневолжского подъяруса. Мы полагаем, что при накоплении нового материала удастся выявить сочетания их видов, свойственные достаточно узким стратиграфическим интервалам.

Распределение *Jasykovia* из семейства *Stenopterygiidae* во многом похоже на таковое ундорозавров. Первые представители этого рода - *Jasykovia jasykovi* V. Efimov появляются в верхней части нижней зоны средневолжского подъяруса. При этом их массовое развитие приходится на средний и верхний подъярусы волжского яруса. *Jasykovia kabanovi* V. Efimov встречен в верх-

ней зоне среднего подъяруса и в нижней зоне верхнего подъяруса волжского яруса. Для Подмосковья характерен своеобразный видовой состав упомянутых родов.

Своеобразный родовой комплекс ихтиозавров, по сравнению с волжским, выявлен автором в готериве Ульяновского Поволжья. Отсюда нами установлены *Plutoniosaurus bedengensis* V. Efimov, 1997 и *Simbirskiasaurus birjukovi* Otschev et Efimov, 1985, являющиеся более поздними представителями семейства *Undorosauridae*. Первый из них, помимо пяти основных пальцев передней конечности, обладает и дополнительными. Последний из упомянутых родов, представленный лишь черепом и позвонками и отнесенный нами при первоописании к ихтиозавридам, в действительности скорее всего близок плутонисавру. Первоначальный вывод был сделан на основании двуглавости его туловишных ребер. Но данная черта свойственна как ихтиозавридам, так и ундорозавридам, у которых одноглавые ребра появляются лишь в задней части спины.

Готеривский комплекс является наиболее ранней известной стадией последнего этапа эволюции ихтиозавров, приуроченного к раннемеловой эпохе и сеноману. До недавнего времени определимые остатки самых поздних представителей этой группы животных были известны из различных районов мира, начиная с аптского яруса и относятся к роду *Platypterygius* Huene, 1923. Этот род характеризуется, прежде всего, необычайно многопальными передними лапами. Его представители обладают пятью основными пальцами (хотя аксиальными остаются лишь три), что не отражено в филогенетической схеме эволюции ихтиозавров, созданной Маазном, а так же дополнительными сверх пяти. Возможность более обоснованно судить о происхождении платиптеригиусов появляется с выделением нами нового семейства *Undorosauridae*, которое, вероятно, и дает начало последним меловым ихтиозаврам. Следует полагать, что платиптеригиусы не имеют отношения к характеризующимся сокращением числа пальцев семействам *Stenopterygiidae* и *Leptopterygiidae*, к которым их всегда относили. В данной работе они включены нами в состав *Undorosauridae*. Это семейство, известное с поздней юры, сохраняет ряд примитивных черт (строение парапофизов позвонков, пять основных пальцев передних лап, хорошо развитый тазовый пояс и задние конечности), что дает основание искать его предков среди неизвестных пока ран-

нейрских узкоплавниковых ихтиозавров, обособившихся от линии развития стеноптеригид. Плутониозавры по строению передних лап занимают переходное положение между более ранними ундорозаврами и более поздними платиптеригиусами. Упомянутое своеобразное строение широкого переднего плавника со столь большим количеством пальцев характеризует уже меловой этап истории ихтиозавров и определенно указывает на данное геологическое время.

## Глава 5. ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ МОРСКИХ РЕПТИЛИЙ В ПОЗДНЕЙ ЮРЕ И РАННЕМ МЕЛУ В ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

В течение позднеюрской и раннемеловой эпох морские рептилии Европейской России обитали в меридианально вытянутом морском бассейне. С его сокращением (обмелением) и расширением (углублением) совпадают изменения в составе и разнообразии рептильного населения. Связь этого бассейна с Тетическим и Борреальным бассейнами то усиливалась, то ослаблялась, а с Западно-европейским морем была достаточно слаба. Все это привело к биогеографической обособленности поволжской фауны беспозвоночных. Хотя ихтиозавры поздней юры, особенно конца ее в других регионах мира остаются крайне мало известными, есть основание полагать, что поволжская и подмосковная фауна ихтиозавров, видимо, отвечая по эволюционным тенденциям общей истории этой группы, так же была в это время достаточно эндемичной. Как и некоторые таксоны обитавших здесь беспозвоночных, давшие начало широко расселившимся потомкам (Сазонова, 1977), поволжские ихтиозавры в лице ундорозаврид дали начало линии эволюции, приведшей в дальнейшем к широкому распространению в мире последних их представителей - платиптеригиусов. Во всяком случае, наиболее ранние находки явно близких к ним форм присходят пока из Поволжья.

## Глава 6. ТАФНОМИЯ ИХТИОЗАВРОВ

Данные о тафнонии ихтиозавров немногочисленны. Новый фактический материал получен автором, главным образом, при изучении 3-х километрового по протяженности Городищенского

разреза в Ульяновском Поволжье. Здесь удалось зарегистрировать более 150 находок. В рассматриваемых отложениях не встречено концентраций скелетов. Они имеют различную полноту сохранности и присутствуют единично. Большое число находок обязано значительной протяженности разреза и интенсивному размыву и оползанию побережья, вскрывающему все новые костеносные точки. Такая картина редко рассеянного захоронения скелетов позвоночных характерна для открытых сравнительно глубоких областей бассейнов, так как всплывающие при разложении трупы, в основном, прибывают к прибрежному мелководью (Schäfer, 1962). Для каждого из изучавшихся зональных подразделений разреза зафиксировано до десятка с небольшим достаточно полных остатков, захоронявшихся в глинисто-карбонатных и карбонатных илах.

Лишь в двух случаях - в зонах *Epivirgatites nikitini* в средневожском подъярусе и *Speetonicerus versicolor* в готериве количество находок существенно возрастает. В первом случае это захоронение в песчаных отложениях явно обмелевшего моря, что совпадает со временем общего сокращения размеров бассейна и с приближением к району изучавшегося разреза прибрежного мелководья. Во втором случае имела место иная ситуация. Готеривское море, в котором в районе исследований отлагались темно-серые глины и был очень обедненный бентос, очевидно, характеризовалось недостаточно нормальным газовым режимом близ дна. Это затрудняло всплытие трупов рептилий и создавало более значительные их концентрации. Соответственно, здесь присутствуют более полные, нерасчлененные скелеты, чем в предыдущем случае. Согласно классификации А. Зейлачера (Seilacher, 1970), местонахождения в зоне *Epivirgatites nikitini* могут быть отнесены к I группе - концентратов, но к своеобразному типу - ловушек в широком смысле. Местонахождения в готериве явно тяготеют к группе II - консерватам, а среди них - к стагнатам.

Наблюдения над многими костеносными точками, с использованием методики К. Хилла (Hill, 1979), позволили сделать выводы о свойственном для ихтиозавров порядке посмертного расчленения скелета.

Глава 7. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ИХТИОЗАВРОВ

Учитывая определенную спорность существующей в настоящее время систематики ихтиозавров (Appleby, 1979; Mazin, 1988), мы предпочли сохранить разделение юрских и меловых ихтиозавров на узкоплавниковых и широкоплавниковых, так как у явно родственных родов структура скелета плавников выглядит достаточно стабильно. В работе описаны одно новое семейство, три новых рода (кроме того, два установлены автором ранее), одиннадцать новых видов (и три вида, установленные автором ранее).

Отряд Ichthyosauria

Надсемейство Ichthyosauroidea Tatarinov, 1964

Семейство Ophthalmosauridae Appleby, 1955

Род Ophthalmosaurus Seeley, 1874

*O. undorensis* V. Efimov, 1991

*O. rjabini* sp. nov.

Надсемейство Shastosauroidea Tatarinov, 1964

Семейство Stenopterygiidae Nopcsa, 1923

Род Jasykovia gen. nov.

*J. jasykovi* sp. nov.

*J. mita* sp. nov.

*J. sumini* sp. nov.

*J. kabanovi* sp. nov.

Семейство Undorosauridae fam. nov.

Род Undorosaurus gen. nov.

*U. gorodischensis* sp. nov.

*U. nessovi* sp. nov.

*U. horlovensis* sp. nov.

*U. bogoljubovi* sp. nov.

Род Otschevia gen. nov.

*O. pseudoscythica* sp. nov.

*O. volgensis* Kasansky, 1903

Род Plutoniosaurus V. Efimov, 1997

*P. bedengensis* V. Efimov, 1997

Род Simbirskiasaurus Otschev et Efimov, 1985

*S. birjukovi* Otschev et Efimov, 1985

Основные результаты исследований сводятся к следующему:

1. Впервые собран обширный материал по ихтиозаврам Среднего Поволжья и Подмосквья, включающий около 130 валидных для систематического описания находок из верхнеюрских и нижнемеловых отложений.

2. Полученный материал позволил впервые изучить систематический состав позднеюрской и раннемеловой фауны ихтиозавров упомянутых регионов, включающий три семейства (одно из которых установлено автором), шесть родов (пять установлены автором) и четырнадцать видов (тринадцать установлены автором).

3. Впервые выяснено стратиграфическое распределение остатков ихтиозавров на территории Среднего Поволжья и Подмосквья, точно увязанное с аммонитовыми зонами.

4. Впервые установлены общие особенности восточноевропейской фауны ихтиозавров в конце юрского периода. Она характеризовалась преобладанием узкоплавниковых с сохранившимися пятью пальцами в скелете передних ластов и тенденцией к перемещению из аксиального положения не только первого, но и пятого пальцев.

5. Детально изучено стратиграфическое распределение таксонов ихтиозавров в волжском ярусе. Род *Otschevia* приурочен лишь к верхней зоне нижнего и низам нижней зоны среднего подъяруса, а роды *Jasykovia* и *Undorosaurus* - многочисленны в среднем и верхнем подъярусах. Дальнейшее изучение видового состава двух последних родов может послужить основанием для более детальных стратиграфических выводов.

6. Впервые выявлен своеобразный готеривский комплекс ихтиозавров, включающий роды *Undorosaurus* и *Sibirskiasaurus*.

7. Показана необоснованность отнесения более позднего мелового рода *Platypterygius* к семейству *Stenopterygiidae* и приведено обоснование включения его, как и упомянутых готеривских родов, во вновь выделенное семейство *Undorosauridae*, центром происхождения которого был, вероятно, позднеюрский бассейн Среднего Поволжья.

8. Впервые выявлены тафономические особенности образования местонахождений остатков ихтиозавров в изученных отложениях Среднего Поволжья и Подмосквья.

СПИСОК РАБОТ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

статьи. тезисы докладов

1. Новый род ихтиозавров из Ульяновского Поволжья // Палеонт. журн., 1985, 4. С. 76-80. (соавтор В. Г. Очев).
2. Морские рептилии в мезозойских отложениях Ульяновской области // Краеведческие записки, вып. 7, Куйбышев: Приволжское кн. изд-во, Ульяновское отд., 1987. С. 60-66.
3. О первой находке ихтиозавра *Ophthalmosaurus* в киммериджских отложениях СССР // Палеонт. журн., 1991. С. 112-114.
4. Тафономия морских рептилий мезозоя Ульяновского Поволжья // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол., 1991, Т. 66, вып. 1. С. 130.
5. К вопросу о тафономии морских рептилий Ульяновского Поволжья // Материалы по методам тафономических исследований. Межвуз. научн. сборник. Саратов: Изд-во СГУ, 1992. С. 62-66.
6. К вопросу об изучении морских рептилий Среднего Поволжья // Проблемы регионального природоведения. Тез. докл. науч.-практ. конф. Самара, 1993. С. 93-94.
7. Сенгилеевский государственный палеонтологический заказник // Особо охраняемые природные территории Ульяновской области (Под ред. В. В. Благовещенского), Ульяновск: Изд-во "Дом печати", 1997. С. 158-160.
8. Ульяновский государственный палеонтологический заказник // Особо охраняемые природные территории Ульяновской области (Под ред. В. В. Благовещенского), Ульяновск: Изд-во "Дом печати", 1997. С. 160-161. -
9. Новый род ихтиозавров из нижнего мела Ульяновского Поволжья // Палеонт. журн., 1997, 4. С. 77-82.
10. О находке остатков завропод в морском готериве Среднего Поволжья России // Палеонт. журн. (в печати).
11. Ихтиозавр *Otschevia pseudoscythica* gen. et sp. nov. из верхнеюрских отложений Ульяновского Поволжья // Палеонт. журн. (в печати).
12. Ихтиозавры нового рода *Jasykovia* из верхнеюрских отложений Европейской России // Палеонт. журн. (в печати).
13. Ихтиозавры семейства *Undorosauridae* fam. nov. из волжского яруса верхнеюрских отложений Европейской части России // Палеонт. журн. (в печати).
14. Marine reptiles of Russia and the former Soviet Union

// (co-authors G. W. Storrs, M. S. Arkhangelsky) (in press).

15. First record of *Metriorhynchidae* (Crocodylia, Mesosuchia) on the Upper Jurassic of Russia // (co-authors S. Hua, P. Vignaud) (in press).



Ответственный за выпуск: доктор геолого-минералогических наук Г. В. Кулёва

---

Подписано к печати 26.11.97. Усл. п. л. 1,0. Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>  
Тираж 100 экз. Заказ 3381.

Отпечатано в Ульяновской областной типографии "Печатный двор" 432005 г. Ульяновск, ул. Пушкарева, 27.