

(01) организация - переводчик (полн. и сокр.); аббревиатура ЦООНТИ/ВНО

Всесоюзный центр переводов (ВЦП)

(02) № перевода Г-85616  
организации ЦООНТИ/ВНО

(03) Ал. (04) 280 (СССР)  
город страна

(05) Дата выполнения перевода 23.12.88

(06) Язык оригинала 045 (англ.)

(07) Переводчик Гусев Б.В.

(08) редактор (09) 2,25  
объем, печ.л.

(11) Рег. №

(12) УДК

(13) индекс рубрикатора ГАСНТИ/МСНТИ

(14) Г-85616 (15) Г-85616  
организация - поставщик копии

(16) СД, из-д. 1988 (17) 570 (рус)  
под оригинал язык перевода

(18) 45 (19) 20 (20) 30  
кол-во стр. кол-во ил. кол-во выданных

(21) Автор (ы) МакГоуэн С.

(22) Заглавие перевода ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ДЛИННОПЕРЫХ ИХТИОЗАВРОВ  
С ОСОБЫМ ВНИМАНИЕМ К ЧЕРЕПУ И ПЕРЕДНЕМУ ПЛАВНИКУ

(23) Аннотация (реферат) Эволюция длинноперых ихтиозавров от среднего триаса до верхнего мела, попытка количественно выразить темпы черепной эволюции и реконструировать локомоторный облик

(24) Ключевые слова ихтиозавр длинноперый, ихтиозавр широкоперый, череп, тело, плавник передний, плавник задний, хвост, челюсть верхняя, челюсть нижняя, палец, изменение эволюционное

(25) Заглавие перевода на рус. языке

(31) Автор (ы) McGowan C.

(32) Заглавие оригинала Evolutionary trends in longipinnate ichthyosaurs  
with particular reference to the skull and fore fin

(33) Royal Ontario Museum  
коллективный автор/коллективный организатор мероприятия

(34) наименование и номер мероприятия

(35) Life Sciences Contributions  
основное заглавие источника

(36) обозначение серии; заглавие серии

(37) место издания; место проведения мероприятия - город; страна

(38) Дата 1972  
издания; проведения меропр.

(42) 1-38  
стр.

(39) 83 (41) №  
том №

(48) номер переиздания; характер переиздания

Редактор, ФИО Термова Т.И.

Заполняется на языке перевода

Для МСНТИ  
(кроме СССР)

Заполняется на языке оригинала

Сведения об источнике

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ  
ДЛИННОПЕРЫХ ИХТИОЗАВРОВ С ОСОБЫМ ВНИМАНИЕМ  
К ЧЕРЕПУ И ПЕРЕДНЕМУ ПЛАВНИКУ

Мак-Гоуэн С.<sup>х)</sup>

Содержание

Аннотация.....	2
Введение.....	3
Материалы и методы.....	10
Род <i>Platypterygius</i> .....	18
Эволюция длинноперых ихтиозавров.....	26
Эволюция черепа длинноперых.....	27
Эволюция тела длинноперых.....	34
Эволюция переднего плавника длинноперых.....	37
Интервалы размеров длинноперых.....	38
Выводы.....	41
Литература.....	44

Аннотация

История ихтиозавров коротко прослеживается от среднего триаса до верхнего мела. *Platypterygius* Von Huene , единственный меловой представитель, сравнивается с другими длинноперыми, включая *Symbospondylus petrinus* Leidy , средний триас; *Proteosaurus platyodon* (Conybeare) , нижний лейас; и *Stenopterygius quadriscissus* (Quenstedt) , верхний лейас.

Имеются несколько эволюционных трендов черепа и переднего плавника ихтиозавров<sup>10</sup>, но в то время как некоторые из этих трендов являются хорошо продвинувшимися в *Platypterygius* , другие замедляются. Диаметры орбиты и внутреннего известкового

---

<sup>х)</sup> Помощник куратора, Факультет палеонтологии позвоночных, Королевский музей провинции Онтарио, и помощник профессора, Факультет зоологии, Университет г. Торонто, Канада

кольца в *Platypterygius* являются малыми, как и в *Cymbospondylus* Leidy, в то время как эти орбиты располагаются более сзади и в этом отношении сравнимы с *Stenopterygius* Jackel. Уменьшение челюстей в *Platypterygius* является промежуточным между *Cymbospondylus* и *Stenopterygius*. Тренд переднего плавника в направлении увеличения общего числа пальцев является в *Platypterygius* более продвинутым, чем в любом другом длиннопером ихтиозавре, а плавник является уникальным из-за присутствия трех предосевых дополнительных пальцев. *Platypterygius* также отличается от других длинноперых своими пропорциями тела: череп является относительно более крупным, а хвостовой плавник — значительно меньшим.

Попытка реконструировать локомоторный облик *Platypterygius* указывает, что передние плавники использовались для движения вперед, в отличие от большинства ихтиозавров, и предполагается, что скорость и маневренность могли быть хуже, чем у юрских длинноперых.

Обсуждается эволюция длинноперых и делается попытка количественно выражать темпы черепной эволюции. Темпы изменения были самыми высокими в течение лейаса и самыми низкими в течение долгого послелейасового интервала. Замечательная однородность формы тела ихтиозавров в течение мела на примере отдельного рода *Platypterygius* подтверждает вывод о том, что темп эволюционного изменения был на своем самом низком уровне. Потеря адаптационной гибкости во время, когда быстро развивался конкурент (мозазавр), предполагается как возможная причина вымирания.

### Введение

Недавнее исследование меловых ихтиозавров<sup>IIa</sup> демонстрировало замечательную однородность в рамках известного материала, относящегося полностью к отдельному роду *Platypterygius*, который представляет длинноперых. Различие между широкоперыми и длинноперыми ихтиозаврами обсуждалось в другой работе автора<sup>IO</sup>, но здесь было бы полезно обобщить главные аспекты.

Широкошеры имеют передние плавники с четырьмя дистальными суставами, каждый поддерживающих первичный палец, в то время как длинноперки имеют только три дистальных суста-

ва и, следовательно, только три первичных пальца. Общее число пальцев увеличивается в обеих группах за счет присутствия дополнительных пальцев, а в широкоперых также за счет разветвления пальцев. Эволюционный тренд в направлении увеличения общего количества пальцев является более быстрым в широкоперых, чем в длинноперых, так что широкоперые обычно имеют более высокие количества, чем их длинноперые современники. Эти две группы могут также различаться по характеру черепов - широкоперые имеют относительно большие диаметры орбитальных и внутренних известковых колец и меньшие челюсти, чем длинноперые.

Род *Platypterygius* был широко распространенным географически и геологически. Он уже обнаружен в Англии, ФРГ, юго-западной части СССР, северо-восточной части Индии, западной части США, Аргентине, северной-центральной части шт.Квинсленд, Австралия, и Западной Антарктиде и, вероятно, был глобальным по распределению. Попадая в интервал от неокома до сеномана (до сантона, если Дандараганский мел имеет тот же возраст, что и Джинджинский мел, оба из шт.Западная Австралия<sup>25, 12</sup>), род *Platypterygius* существовал от нижнего мела до верхнего мела, длительностью около 45 млн.лет. Примечательно, что *Platypterygius*, самый последний из ихтиозавров, был длинноперым, причем последний известный широкоперый, (*Ophthalmosaurus* Seeley) вымер, видимо, в поздней юре.

Некоторые черепные тренды, видные в эволюции ихтиозавров, слабо выражались в *Platypterygius* и слабо продвинулись после стадии, представленной самым ранним известным длинноперым, *Symbospondylus*, средний триас, Северная Америка. Перед обсуждением *Platypterygius* оправданным является краткий обзор геологической истории ихтиозавров.

К сожалению, летопись ископаемых остатков ихтиозавров имеет перерывы, а остатки известны по шести горизонтам: средний триас, верхний триас, нижний лейас, верхний лейас, нижний мел и граница нижнего мела/верхнего мела. Самый ранний материал - из среднего триаса в шт.Невада и в архипелаге Шпицберген. Невадский участок давал самый ранний известный длинноперый род, *Symbospondylus*, который известен по нескольким образцам, включая хорошо сохранившиеся черепа и почти полный скелет. К сожалению, структура переднего плавника является неполной

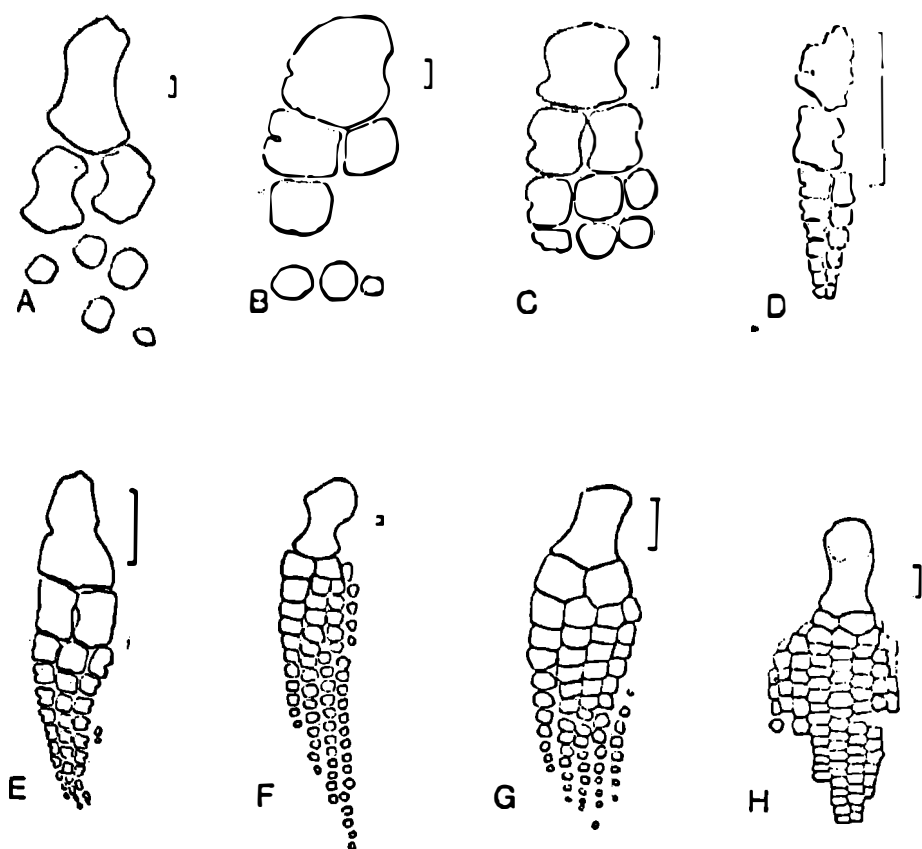


Рис. I. Передние плавники длинноперых ихтиозавров. Для простоты сравнения каждый плавник изображается так, как если бы он был девым плавником в дорсальном виде. А. *Symbospondylus petrinus*, средний триас, шт. Невада, США (Мерриам<sup>I5</sup>, с. 64); В. *Shastasaurus osmonti*, верхний триас, шт. Калифорния, США (Мерриам<sup>I5</sup>, с. 64); С. *Delphinosaurus perrini*, верхний триас, шт. Калифорния, США (Мерриам<sup>I5</sup>, с. 64); Д. *Toretocnemus californicus*, верхний триас, шт. Калифорния, США (Мерриам<sup>I5</sup>, с. 128); Е. *Merriamia zitteli*, верхний триас, шт. Калифорния, США (Мерриам<sup>I5</sup>, с. 64); Ф. *Eurhinosaurus longirostris*, верхний лейас, ФРГ (Гауфф<sup>4</sup>, вкладка 21); Г. *Stenopterygius quadriscissus*, верхний лейас, BMNH R4086; Н. *Platypterygius platydactylus*, нижний мел, ФРГ (Броили<sup>2</sup>, рис. 13). Масштабный отрезок = 4 см

(рис. 1А), но напоминает структуру *Merriamia* Boulenger (рис. 1Е), длинноперого из верхнего триаса в шт. Калифорния<sup>I5</sup>. В том же месте, где и *Symbospondylus*, встречался частичный череп непонятной рептилии, описанной Мерриамом в 1906 г. как *Omphale*

*Ophalosaurus*. Характерными для этого рода являются тупые, почкообразные зубы, расставленные в несколько рядов. Мерриам<sup>14</sup> не считал, что этот материал представляет ихтиозавра, и делал вывод о том, что, вероятно, лучше всего было помещать его в свою собственную группу. При описании среднетриасовых ихтиозавров с арх.Шпицберген Уаймен<sup>27</sup> описывал несколько осколков нижней челюсти, которые обладали зубами, сходными с зубами *Ophalosaurus*. Уаймен предположительно относил эти осколки нижней челюсти, а также другой материал, к новому роду ихтиозавров, *Pessopterix Wiman*. Мерриам<sup>17</sup> критиковал Уаймена за отнесение этих осколков нижней челюсти к ихтиозаврам. В 1916 г. Уаймен согласился с Мерриамом и делал заключение о том, что эти осколки следовало бы относить к роду *Ophalosaurus*. Следовательно, выяснялось, что *Ophalosaurus* не был ихтиозавром, но лишь формировал часть среднетриасовой фауны в шт.Невада и на арх.Шпицберген. Тем не менее, *Ophalosaurus* продолжает считаться ихтиозавром, хотя и неточно. Уже выполнено сравнение *Ophalosaurus* с плакодонтами, ринхозаврами и с плезиозаврами<sup>14</sup>, но их истинное родство пока не ясно. В дополнение к *Symbospondylus* среднетриасовый участок в шт.Невада дал еще два вида ихтиозавров — *Symbospondylus (?) natans* Merriam (1908) и *Phalarodon fraasi* Merriam (1910).

Типичный материал вида *S. natans*, который Мерриам<sup>15</sup> лишь предположительно относил к роду *Symbospondylus*, состоит из неполного переднего плавника, который, как отмечал Мерриам, несколько сходен с плавником широкоперого рода *Mixosaurus*. Уаймен<sup>28</sup> сравнивал этот плавник *S. natans* с плавником *Mixosaurus nordenskioldii* (Hulke), средний триас, арх.Шпицберген, и демонстрировал близкое сходство (Уаймен<sup>28</sup>, рис. I, 2). Из вышеуказанного представляется, что *S. natans* следовало бы относить к роду *Mixosaurus*.

Типичный материал *Phalarodon fraasi* Merriam, средний триас, шт.Невада, состоит из небольшого, частичного черепа, несущего хорошо выраженные диморфные зубы. Самые передние зубы являются почти коническими, в то время как коронки задних зубов являются плоскими. Уаймен<sup>28</sup> сравнивал *P. fraasi* со среднетриасовым шпицбергенским видом *M. nordenskioldii* и находил близкое соответствие между их диморфными зубными системами.

(ср. работу Мерриам<sup>16</sup>, вкл.40, и работу Уаймена<sup>27</sup>, вкл.5, рис.9-13). Поскольку обладание диморфной зубной системы является характеристикой рода *Mixosaurus*<sup>15</sup>, то я делаю вывод о том, что *P. fraasi* следовало бы относить к этому роду. Уаймен<sup>28</sup> также отмечал, что *M. natani* (Merriam) мог бы представлять череп *M. fraasi* (Merriam), так как они находились вместе в одном и том же горизонте, и это, по-видимому, является приемлемым выводом. Следовательно, среднетриасовый участок в шт.Невада дал два хорошо известных рода - длинноперый род *Symbospondylus* и широкоперый род *Mixosaurus*.

Первое описание ихтиозаврового материала из арх.Шпицберген (средний триас) давал Гульке<sup>6</sup>, который описывал два новых вида ихтиозавров - *Ichthyosaurus nordenskioldii* и *I. polaris*. Для каждого типовой материал был фрагментарным, но дополнительный материал описывал Уаймен<sup>27</sup>, который относил первый вид к роду *Mixosaurus*, а второй - к новому роду *Pessosaurus*. Уаймен<sup>27</sup> также описывал второй новый род *Pessopteryx*, к которому он относил четыре новых вида - *P.artica*, *P.pinguis*, *P.minor* и *P.nisseri*. В то время как *M. nordenskioldii* (Hulke) представляется некоторым количеством определенного материала, *Pessosaurus polaris* (Hulke) и четыре новых вида *Pessopteryx* известны плохо. нельзя определить, являются ли *Pessopteryx* и *Pessosaurus* широкоперыми или длинноперыми. В 1929 г. Уаймен<sup>29</sup> описывал нового ихтиозавра со Шпицбергена, которого он относил к новому виду *Grippia longirostris*. Более адекватные рисунки давал Уаймен<sup>30</sup>, и можно видеть, что *G.longirostris* обладал почковидными зубами, которые характерны для *Mixosaurus* (Уаймен<sup>30</sup>, вкл.I). По-видимому, имеется мало сомнений в том, что этот материал следует относить к роду *Mixosaurus*, и это предложение Гуене в 1930 г. в библиографической ссылке (*Neues Jahrbuch, Min. Geol. Palä.*, Vol. 3, 1930, с.264) на статью Уаймена<sup>29</sup> 1929 г., Следовательно, из среднего триаса на арх. Шпицберген извлекаются два неадекватно известных рода - *Pessosaurus* и *Pessopteryx* и два хорошо известных широкоперых вида *Mixosaurus nordenskioldii* (Hulke) и *M. longirostris* (Wiman)

Ряд хорошо сохранившихся скелетов небольшого широкоперого вида *Mixosaurus cornalianus* (Bassani) уже извлечены из Бас-

санских глинистых сланцев в Италии (верхний триас). *M. cornalianus* сходен с *M. nordenskiöldii*, но с отсутствием пост-осевого дополнительного пальца. *M. atavus* (Quenstedt) из среднего триаса в ФРГ является хорошо представленным видом, сходным с *M. cornalianus*. Некоторые ихтиозавровые позвоночные из триаса на о.Тимор, Индонезия, отнесены к роду *Michonius* 3, 5.

Четыре рода известны из верхнего триаса в шт.Калифорния — *Merriamia* Boulenger, *Shastasaurus* Merriam, *Delphinosaurus* Merriam и *Toretoscnemus* Merriam, но в каждом случае материал является неполным. Более того, только в *Merriamia* передний плавник является полным, так что наши сведения об этих ихтиозаврах пока являются фрагментарными. *Merriamia* обладал безошибочным длинноперым передним плавником, как и *Delphinosaurus* (см. рис. I). Передний плавник *Toretoscnemus*, видимо, сходен с плавником *Merriamia* (ср. рис. IO D, E). Маловероятно, что в *Toretoscnemus* было больше чем три пальца, поскольку второй палец располагается в линию с положением, когда-то занятым второй эпподией, оставляя достаточное пространство только для размещения еще одного пальца. Поэтому делается вывод о том, что передний плавник *Toretoscnemus* является длинноперым. Хотя типовой материал *Toretoscnemus* и *Merriamia* представляет маленьких особей (длины переднего плавника приблизительно равны 5 см и 12 см, соответственно), но *Delphinosaurus*, по-видимому, имел средний размер (длина переднего плавника превышает 16 см), а *Shastasaurus* (подобно *Cymbospondylus*) является предельно большим (длина переднего плавника превышает 40 см). Тогда из Американского верхнего триаса имеются четыре рода, представляющие, по крайней мере, девять видов. Однако по числу видов и состоянию сохранности никакой горизонт не может сравниваться с нижней юрой в Европе.

Большинство ихтиозавров, которые уже обнаружены, — из лейасовых отложений Англии и ФРГ. Из нижнего лейаса Англии получены четыре широкоперых вида, которые относятся к роду *Ichthyosaurus*: *I. communis* Conybeare, *I. breviceps* Owen, *I. conybeare* Lydekker и *I. tenuirostris* Conybeare. Все четыре вида представляются полными скелетами. С этими широкоперыми встречаются, по крайней мере, три длинноперых вида, включая



*Proteosaurus platyodon* (Conybeare) и два новых вида рода *Proteosaurus*, которые пока еще не описаны. Верхнелейасовые ихтиозавры в Англии обнаруживаются не часто, а хорошо известен только один вид — *Stenopterygius* (?) *acutirostris* (Owen).

Карьеры в верхнелейасовых породах у г. Хольцмаден, ФРГ, дали некоторых из лучше всего сохранившихся ихтиозавров. По-видимому все они, без исключения, относятся к длинноперым, а большинство, вероятно, относятся к родам *Stenopterygius* Jaekel и *Eurhinosaurus* Abel. Некоторыми лучше известными видами являются *S. quadriscissus* (Quenstedt) (наиболее частый), *S. crassicostatus* (Fraas), *S. megacephalus* von Huene, *hauffianus* von Huene, *S. megalorhinus* von Huene и *S. disinteger* von Huene. *Eurhinosaurus*, отчетливо отличный от *Stenopterygius*, характеризуется короткой нижней челюстью, которая не доходит до конца предельно длинного и тонкого носа. Плавники являются длинными и узкими, а угол хвостового изгиба превышает этот угол у всех других длинноперых. Известны только два вида этого рода — *E. longirostris* (Jaeger) и *E. hueni* Swinton.

После относительного обилия ихтиозавров в верхнем лейасе вновь проявляется малое количество материала до поздней юры, где обнаруживается широкоперый род *Ophthalmosaurus*. *Ophthalmosaurus*, хорошо представленный в оксфордской глине Англии, является средним по размеру (общая длина тела около 4 м). *Ophthalmosaurus* также обнаруживаются в верхнеюрской сунденской формации в западной части США и обычно относятся к роду *Baptanodon*, но дальнейший поиск в группу может хорошо продемонстрировать несоответствие этого отнесения. Вид, описанный Рускони<sup>23</sup> по юре Аргентины, *Ancanania mendozana*, основывается на неполном скелете, но плечевая кость хорошо сохранилась (Рускони<sup>23</sup>, с.65) и имеет три дистальных суставных поверхности, как в *Ophthalmosaurus* (Эндрьюс<sup>I</sup>, с.36). Более того, отдельная фаланга (Рускони<sup>23</sup>, рис.69) имеет округлые очертания, сходно с *Ophthalmosaurus*, и представляется определенным, что вид Рускони следовало бы относить к этому роду.

За исключением отдельных зубов, частей позвоночника и другого фрагментарного материала лишь немного известно об истории ихтиозавров до самого начала мела, когда появлялся *Platypterus*

rygius . *Platypterygius* был достаточно большим длинноперым с размером тела взрослой особи около 7 м. Череп обладал некоторыми характеристиками, которые плохо развились после эволюционной стадии, представленной ореднотриасовым *Symboropondylus* , а его передние плавники были уникальными (рис. IН). Предосевых дополнительных пальцев было три, что давало общее число пальцев, равное восьми, что является беспрецедентным в линии длинноперых. Следовательно, передний плавник был широким, с узким основанием, и использовался в первую очередь для загребания. *Platypterygius* обследовался в некоторых деталях с его предшественниками в попытке улучшить представления об эволюции ихтиозавров.

### Материалы и методы

Данные получались прямым измерением 22 длинноперых и непрямым измерением по фотоснимкам еще 19. Из этих образцов 10 были из среднего и верхнего триаса западной части США, 24 – из нижней юры Европы и семь из нижнего мела Австралии и западной части США. Большинство образцов считались зрелыми особями, поскольку они или были близки к максимальному размеру, зарегистрированному для конкретного таксона, или просто были большими (длина черепа превышает один метр). Три из этих образцов из Английской нижней юры (геттанг и синемюр) относятся к новому виду рода *Proteosaurus* , а поскольку этот вид пока еще не описан, он далее будет называться *Proteosaurus s...*\*

Все промеры записывались в сантиметрах, с использованием верньерного калибра, где это было возможно, и выражались в первом разряде десятичной дроби. Когда промеры выполнялись по фотоснимкам, оцененная ошибка (эмпирическая) не превышала 10%. Промеры, выполненные на черепе, показываются на рис. 2 и регистрируются в табл. I. По этим промерам выведены следующие отношения: Диаметр орбиты к длине нижней челюсти; внутренний диаметр известкового кольца к диаметру орбиты; длина внешней носовой носовой полости к диаметру орбиты; расстояние между оконечностью носа и передней границей внешней носовой полости к длине нижней челюсти; и расстояние между оконечностью носа и передней оконечностью верхней челюсти к длине нижней челюсти. Терминология, использованная при описании постчерепных структур,

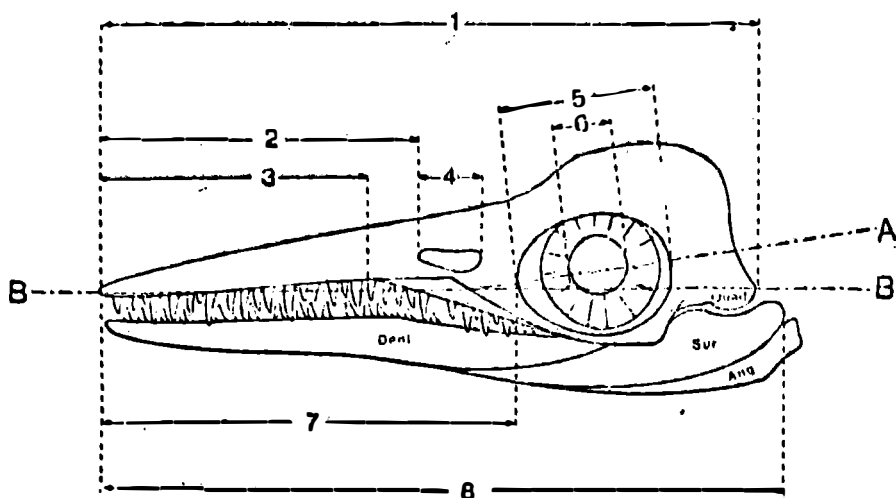


Рис.2. Диаграмма черепа ихтиозавра, показывающая те параметры, которые всегда регистрировались. I - длина черепа; 2 - расстояние между оконечностью носа и передней границей внешней носовой полости; 3 - расстояние между оконечностью носа и передней оконечностью верхней челюсти; 4 - длина внешней носовой полости; 5 - диаметр орбиты; 6 - внутренний диаметр известкового кольца; 7 - длина носа; 8 - длина нижней челюсти. Ang. = angular = угловой; Dent. = Dentary = дентарий; Quad = quadrate = вадратный; Sur = surangular = суругловой

дается на рис.3 вместе с регистрировавшимися промерами. Отметим, что длина переднего плавника измеряется от наиболее удаленной точки плечевой кости до наиболее удаленной фаланги.

Для прослеживания эволюционных изменений, происходящих в черепе в течение геологической истории длинноперых, использовался графический метод. Прежде всего, собирались все черепные данные для данного таксона и рассчитывались средние значения для отдельных отношений. Затем создавалось прямолинейное представление черепа каждого таксона в единичной длине, на котором отмечаются положения орбиты, внутреннего отверстия известкового кольца, отверстия носовой полости и передней оконечности верхней челюсти (рис.4). При получении серии прямых линий, по одной на каждый таксон, они переводились на временную шкалу, в соответствующие черепные фокусы соединялись прямыми линиями (рис.5). Имеются три возможных критических замечания по этому методу. Во-первых, результирующий график строился лишь по немно-

Таблица I

Черепные данные по длинноперым ихтиозаврам

1 Species	2 Specimen number	3 Diameter of orbit/length of jaw	4 Internal diameter of sclerotic ring/diameter of orbit	5 Length of snout/length of jaw	6 Distance between tip of snout and anterior tip of maxilla/length of jaw	7 Distance between tip of snout and anterior boundary of external naris/length of jaw	8 Length of external naris/diameter of orbit
<i>Platypterygius australis</i>	QMA F2453†	0.13	0.27	0.70	0.44	0.57	—
	UW 2421	0.12	0.33	0.75	0.44	0.64	0.48
<i>P. americanus</i>	ROM 1794	0.21	0.40	0.69	0.50	0.57	0.45
	BMNH R4086	0.18	0.44	0.69	0.52	0.59	0.41
<i>Stenopterygius quadriscissus</i>	QUM 7557	0.21	—	—	—	—	—
	ROM 3180	0.23	—	—	—	—	—
	QUM JZ163	0.21	0.28	0.68	0.41	0.58	0.31
	QUM R3300	0.18	—	0.65	0.45	0.55	0.40
	BMNH R3300	—	—	0.68	—	—	—
	Hauff 1953 pl. 4b†	0.22	—	0.68	0.51	0.61	—
<i>Hauff 1953</i>	pl. 4c†	0.21	—	0.68	0.47	0.62	—
	Hauff 1953 pl. 5†	0.20	—	0.68	0.46	0.59	—
<i>Hauff 1953</i>	pl. 7a†	0.24	—	0.65	0.50	0.59	—
	Hauff 1953 pl. 9b†	0.23	—	0.63	—	—	—

I - вид; 2 - номер образца; 3 - диаметр орбиты/длина нижней челюсти; 4 - внутренний диаметр известкового кольца/диаметр орбиты; 5 - длина носа/длина нижней челюсти; 6 - расстояние

	14 Hauff 1953 <sup>†</sup> pl. 11a <sup>†</sup>	0.26	—	0.60	—	—	—
	15 Hauff 1953 pl. 11b <sup>†</sup>	0.21	—	0.65	—	—	—
<i>S. acutirostris</i> (?)	Hauff 1953 16 pl. 19 <sup>†</sup>	0.17	0.49	0.64	0.34	0.49	0.49
<i>S. crassicostatus</i>	Hauff 1953 17 pl. 13b <sup>†</sup>	0.21	—	0.66	0.46	0.54	—
<i>S. disinteger</i>	Hauff 1953 18 pl. 18a <sup>†</sup>	0.21	0.45	0.66	—	—	—
<i>S. megacephalus</i>	Hauff 1953 19 pl. 12a <sup>†</sup>	0.20	0.40	0.65	0.45	0.53	0.40
<i>S. megalorhinus</i>	Hauff 1953 20 pl. 13a <sup>†</sup>	0.17	—	0.69	0.46	0.56	0.38
<i>Prozocaurus platyodon</i>	BMNH R1158 <sup>†</sup>	0.18	0.29	0.64	—	0.49	0.61
	BMNH 14564 <sup>†</sup>	0.17	0.25	0.64	—	0.49	0.58
<i>Prozocaurus</i> sp.*	BMNH 43971	0.20	0.26	0.59	0.39	0.44	0.66
	SMC 14	0.20	—	0.62	0.41	0.48	0.59
	BMNH R311	0.20	—	0.62	0.39	0.49	0.44
<i>Cymbospondylus petrinus</i>	UCMP 9913	0.15	0.27	0.62	0.36	0.49	0.37
	UCMP 9950	0.16	—	0.55	0.31	0.45	0.40

\* A new species of *Prozocaurus* not yet described. 21

† Measurements taken from photographs. 22

между оконечностью носа и передней оконечностью верхней челюсти/длина нижней челюсти; 7 - расстояние между оконечностью носа и передней границей внешней носовой полости/длина нижней челюсти; 8 - длина внешней носовой полости/диаметр орбиты; 9 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.4б; 10 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.4с; 11 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.5; 12 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.7а; 13 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.9б; 14 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.11а; 15 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.11б; 16 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.19; 17 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.13б; 18 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.18а; 19 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.12а; 20 - Гауфф<sup>4</sup>, вкл.13а; 21 - новый вид *Proteosaurus*, пока не описанный; 22 - промеры, сделанные по фотоснимкам

гим точкам. Во-вторых, когда вид представлялся только одной особью, то могло бы возникать смещение вследствие сравнения образцов различных возрастов. То, что график строится по относительно немногим точкам, отражает малый размер выборки, но имеются некоторые проверки, которые могут делаться, чтобы оценивать его обоснованность, и они будут обсуждаться позже. Расхождения, являющиеся результатом аллометрического роста, могут в основном отбрасываться. Обширное исследование аллометрического роста в широкоперых видах *Ichthyosaurus communis* и *I. brevis* показывали, что внутричерепной рост по большей части был изометрическим<sup>9</sup>, и это, по-видимому, также верно для длинноперего *Stenopterygius quadriscissus*. Более того, два образца, представляющие *Platypterygius australis* и *P. americanus*, и два образца, представляющие *Symbospondylus retinoides*, очевидно, все являются образцами зрелых особей. Третье, более мягкое критическое замечание к этому методу состоит в том, что с межвидовыми различиями во взрослом черепе наблюдавшиеся измерения размеров орбиты и носовой полости могли бы отражать достижение оптимального размера органа в более крупных видах. Поэтому предположим, что оптимальный размер глаза (т.е. тот размер, после которого увеличение не оказывает влияния на его эффективность) является таким, чтобы давать диаметр орбиты, скажем, 10 см. Ясно, что диаметр орбиты 10 см в виде А (рис.6), череп которого имеет длину 100 см, по-видимому, будет относительно меньшим, чем в виде В, взрослый размер которого равен 50 см. Если вид А был потомком вида В, то можно было бы понимать, что глаз уменьшался во время эволюции, т.е. делать оши-

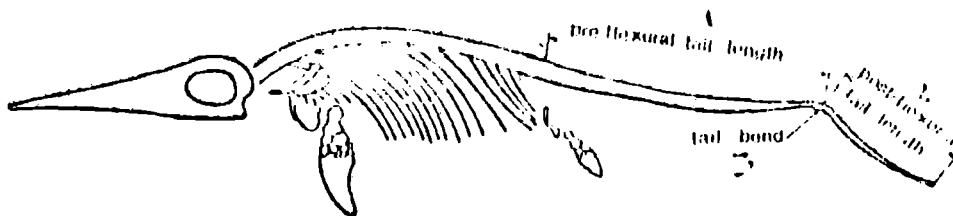


Рис.3. Обобщенное тело ихтиозавра, показывающее признаки, рассмотренные в тексте:

1 - длина предизгибной части хвоста; 2 - длина послеизгибной части хвоста; 3 - изгиб хвоста

боочное заключение. Эту проблему можно преодолевать, выполняя сравнение с другими видами со сходным размером взрослого черепа, что будет обсуждаться позже.

В эволюционной истории черепа имели место некоторые тренды, которые сразу же проявляются из графического метода, кратко описанного выше. Эти тренды обсуждаются ниже, а здесь удобно определить некоторые из использованных терминов и описать, как могут количественно выражаться темпы этих изменений. Орбита и внешние носовые полости, как правило, становились более задними по положению, что приводило к уменьшению послеорбитальной части черепа. Эти тренды сопровождались уменьшением относительного размера верхней челюсти, проявляющемся в отступании назад передней оконечности верхней челюсти. Эти три тренда в тексте называются отступанием орбиты, отступанием носовой полости и отступанием верхней челюсти. Происходили также изменения относительного диаметра орбиты, внутреннего диаметра известкового кольца и длины отверстия носовой полости.

Темпы отступания орбиты, отступания носовой полости и отступания верхней челюсти между двумя данными геологическими горизонтами измерялись графически (рис.5, см. также рис.13 и 14). Проводились линии, соединяющие точки, представляющие центры орбиты, центры внешних носовых полостей и передние оконечности верхней челюсти (рис.5, № I-3). Затем измерялись наклоны этих трех линий между различными геологическими горизонтами. Наклон данной линии между двумя данными горизонтами имеет единицы  $\text{время}/\%$  отступания. Следовательно, величина, обратная наклону, имеет единицы  $\%$  отступания/время и поэтому является мерой дей-

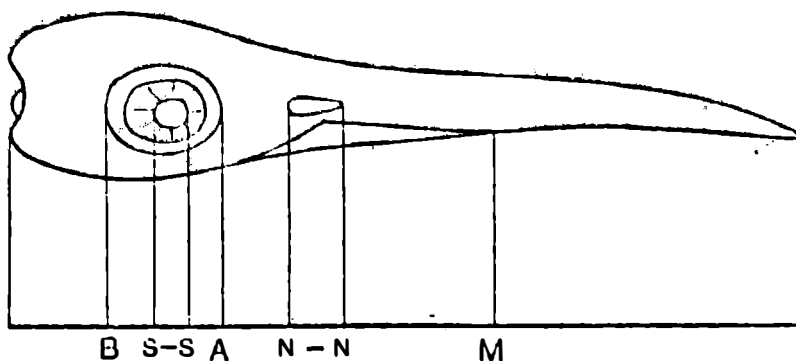


Рис.4. Обобщенный череп ихтиозавра, показывающий важные черепные переменные, превращенные в линейные фокусы. А - передняя граница орбиты; В - задняя граница орбиты; S-S - внутренний диаметр известкового кольца; N-N - длина отверстия внешней носовой полости; М - передняя оконечность верхней челюсти

ствительного темпа отступления рассматриваемого признака. Например, на рис.5 наклон линии 3 равен  $y/x$ , так что темп отступления верхней челюсти, т.е. величина, обратная этому наклону, определяется значением  $x/y$  и имеет единицы % отступления за  $10^6$  лет.

Темпы изменения диаметра орбиты, внутреннего диаметра известкового кольца и длины отверстия внешней носовой полости между двумя данными горизонтами получаются прямо. Следовательно, для сравнения темпа изменения диаметра орбиты между, скажем, средним триасом и самой нижней юрой берется разность между диаметрами орбиты ихтиозавров в этих двух горизонтах и делится на интервал времени между ними (приблизительно  $30 \times 10^6$  лет). Единицы темпа изменения - % изменения/ $10^6$  лет, но поскольку изменения размера черепных характеристик являются более быстрыми, чем темпы отступления, то более удобно было выражать изменения размеров в единицах  $4 \times 10^6$  лет, что приблизительно соответствует интервалу времени между нижним и верхним лейасом.

Графический метод, сходный с использованным при прослеживании изменений черепа, использовался для исследования эволюционных изменений, происходящих в форме тела в течение геологического времени. Поскольку рост черепа по отношению к телу не является изометрическим<sup>9</sup> и поскольку имеется тенденция к увеличению угла изгиба хвоста с размером, то для этой трактов-



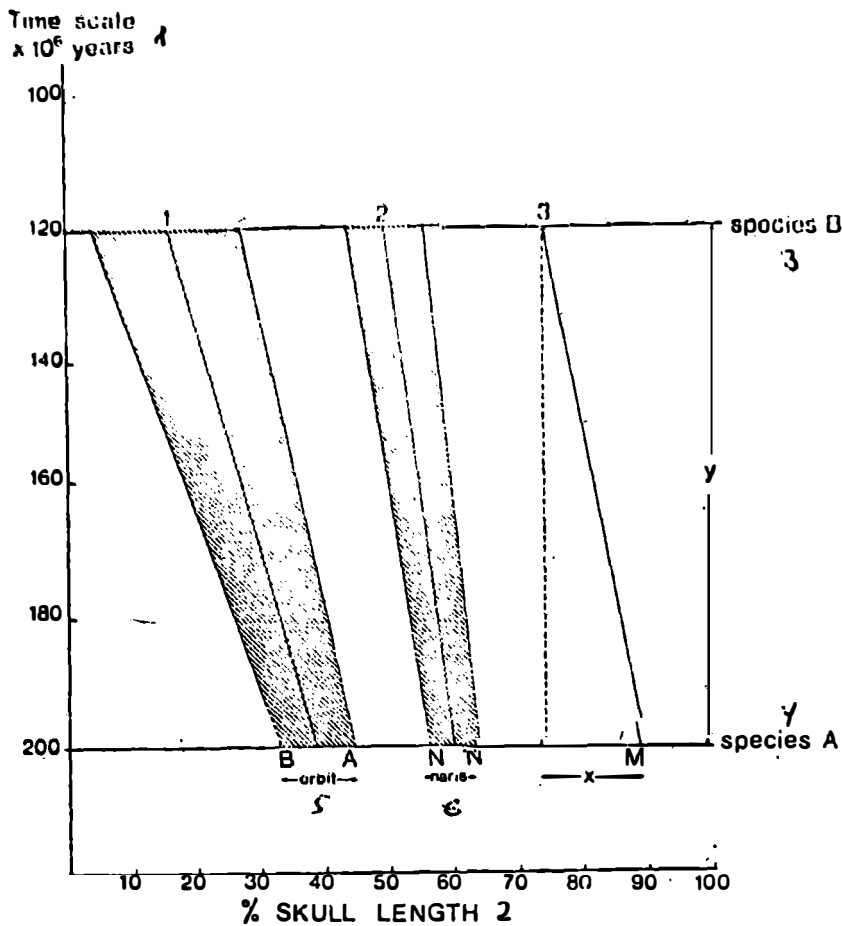


Рис.5. Представление прямыми линиями двух гипотетических видов, А и В, переведенных во временной масштаб. А – передняя граница орбиты; В – задняя граница орбиты; N–N – длина отверстия нововой полости; М – передняя оконечность верхней челюсти; 1, 2 и 3 – графики, полученные соединением фокусов, представляющих, соответственно, центр орбиты, центр носовой полости и переднюю оконечность верхней челюсти. Наклон графика 3 равен  $y/x$   
 1 – временная шкала  $\times 10^6$  лет; 2 – процент от длины черепа; 3 – вид В ; 4 – вид А ; 5 – орбита; 6 – носовая полость

ки важно выбирать взрослых особей. Сначала для каждого таксона собирались все соответствующие данные о форме тела. Затем создавалось прямолинейное представление тела для каждого таксона (рис.7), причем туловище делалось равным единичной длине. Затем представления, созданные таким временем, переводились во временной масштаб (см. рис.17).

Когда данный эволюционный тренд, например, отступление ор-

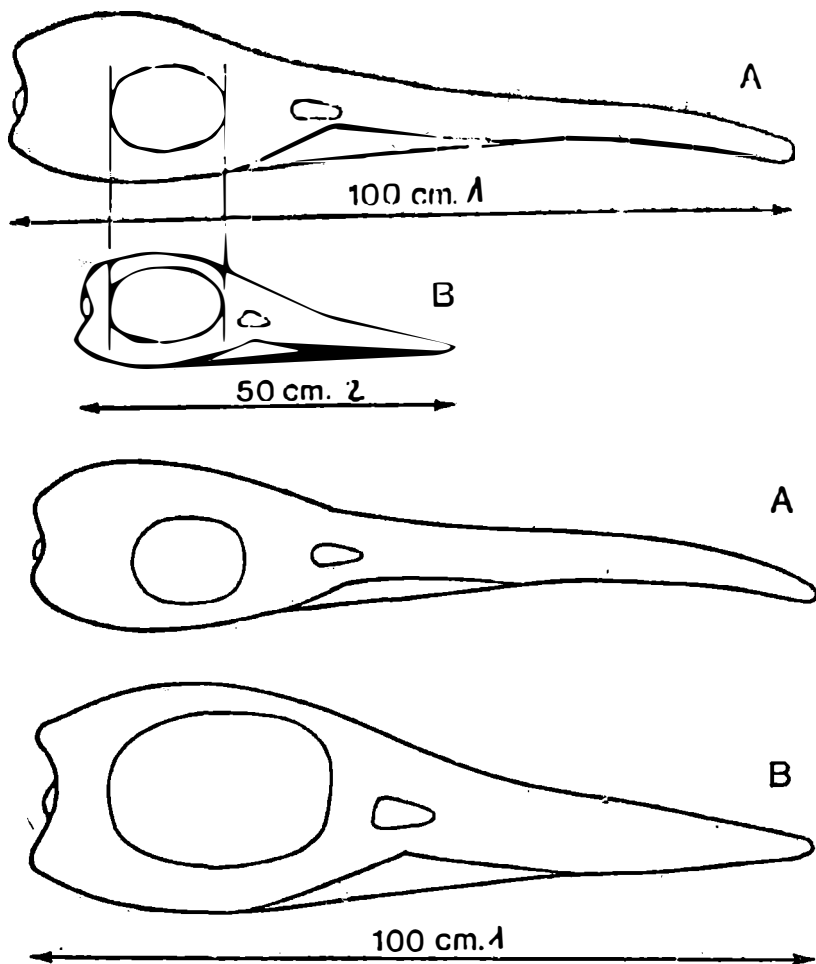


Рис.6. Сравнение черепов обобщенных ихтиозавров, переведенных в один и тот же масштаб (верхняя пара) и в один и тот же размер (нижняя пара):

I – 100 см; 2 – 50 см

биты, в данном таксоне развиты плохо, то говорят, что этот таксон является первичным в отношении этой конкретной характеристики. Когда этот тренд уже значительно развился, то говорят, что этот таксон является продвинутым в отношении этой конкретной характеристики.

В тексте статьи используются следующие сокращения для организаций: BMNH = British Museum (Natural History) = Британский музей (естественной истории), Лондон; SMC = Sedgwick Museum, University of Cambridge = Седжвикский музей, Кембриджский университет; USMP = Museum Paleontology, University of California = Музей палеонтологии, университет шт.Калифорния, г. Беркли; UW = University of Wyoming = Университет шт.Вайоминг,

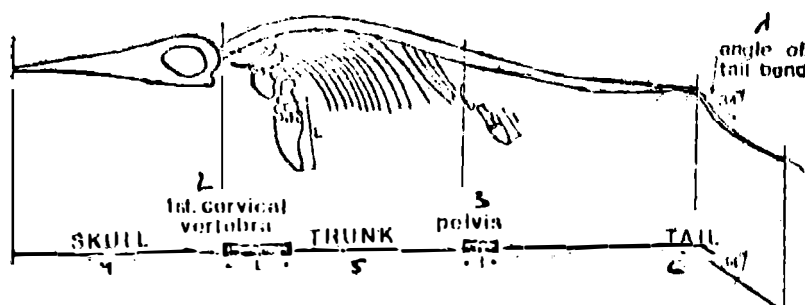


Рис.7. Превращение важных переменных тела ихтиозавра в линейные фокусы. L - длина переднего плавника; I - длина заднего плавника. Длины плавников показываются на этой диаграмме длинами черных отрезков:

I - угол изгиба хвоста; 2 - первый шейный позвонок; 3 - таз; 4 - череп; 5 - туловище; 6 - хвост

г.Ларами; OUM = Oxford University Museum = Музей Оксфордского университета; QMA = Queensland Museum, = Квинслендский музей, Австралия.

### Род *Platypterygius* (рис.8)

Систематика *Platypterygius* и структура переднего плавника детально обсуждались в другой работе автора<sup>11a</sup>. Детальное описание черепа читатель может найти в работе Ромера<sup>22</sup>. Дополнительную информацию можно найти в работах Нейса<sup>18, 19</sup> и Бройли<sup>2</sup>. Дальнейшее описание *Platypterygius* здесь было бы излишним, но было бы полезно сравнивать его с некоторыми другими длинноперыми родами.

### Сравнение черепа *Platypterygius* с черепами *Symbospondylus*, *Proteosaurus* и *Stenopterygius* (рис.9)

Череп *Platypterygius* является более тонким, чем череп *Symbospondylus*, и имеет более низкую верхушку. Орбита в *Platypterygius* меньше, но внутренний диаметр известкового кольца примерно один и тот же в обоих родах. Орбита в *Platypterygius* располагается более сзади, так что нос, соответственно, длиннее, а послеорбитальный сегмент - короче. Верхняя челюсть, крепкая в *Symbospondylus*, является более тонкой

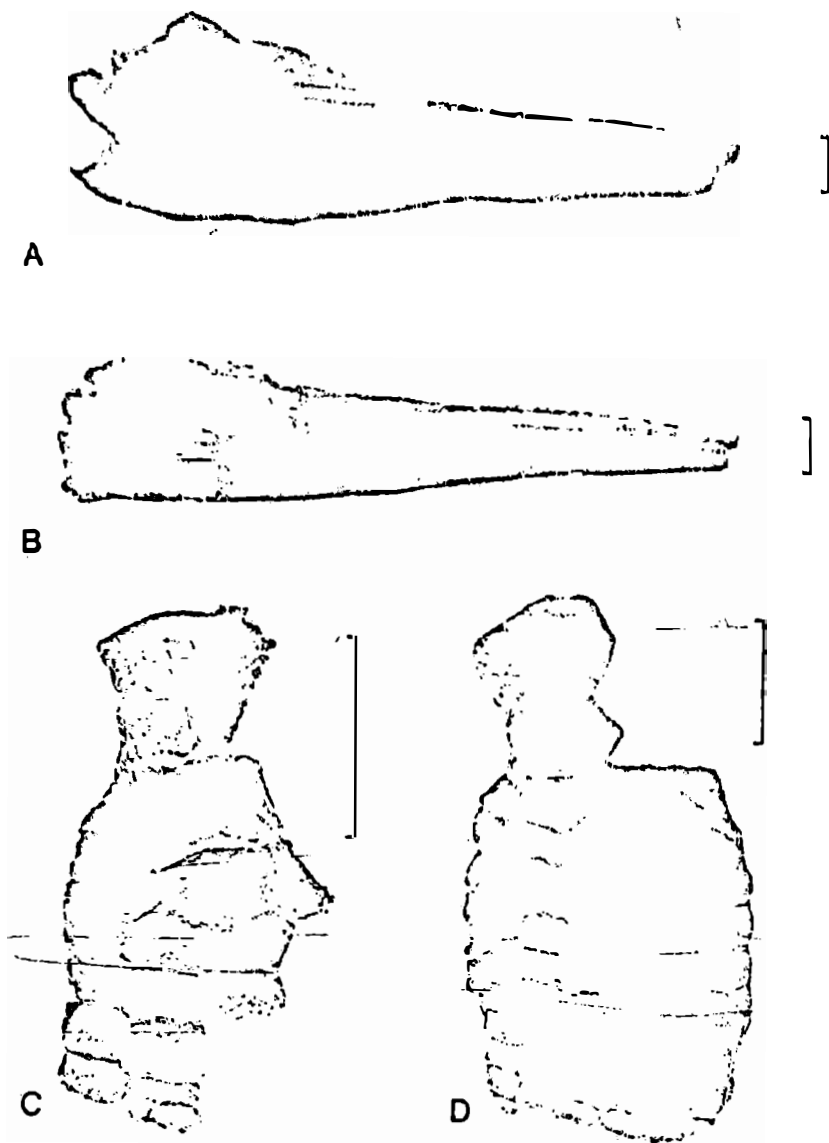


Рис.8. Сравнение *Cymbospondylus* и *Platypterygius* .  
А. *Cymbospondylus petrinus* USMP 9913 , средний триас, шт.Невада, США; В. *Platypterygius americanus* UW 2421 , граница нижний мел/верхний мел, шт.Вайоминг, США; С. *P. americanus* UW 2421, правый передний плавник, вентральный вид; D . *P. australis* QMA F3348 (и F3388 ), правый передний плавник, дорсальный вид, нижний мел, шт.Квинсленд, Австралия. Масштаб = 10 см

в *Platypterygius* и не тянется так далеко вперед. Размер отверстия внешней носовой полости является сходным в обоих родах, а зубы - редкие.

В сравнении с нижнелейасовым родом *Proteosaurus* череп

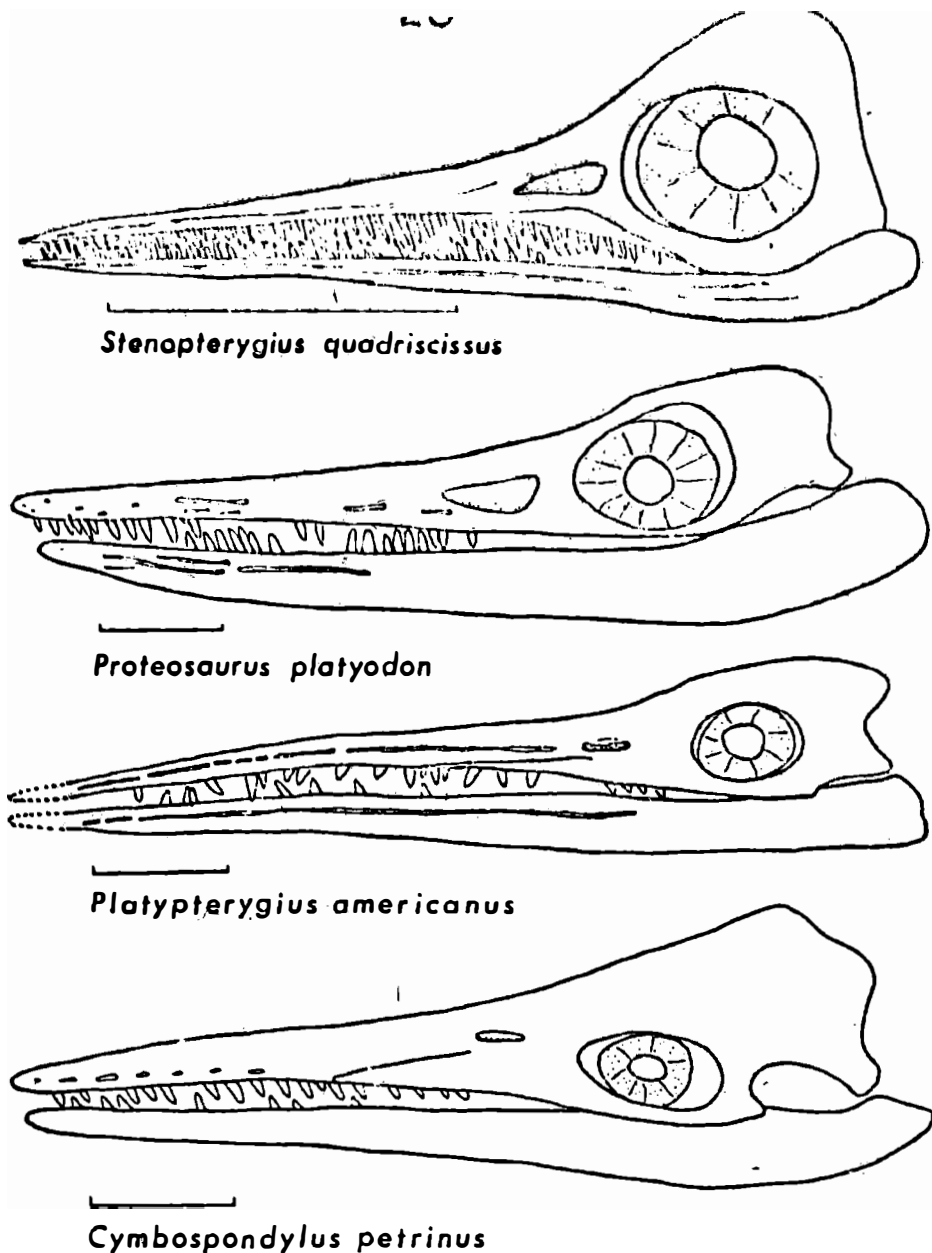


Рис.9. Сравнение черепов длинноперых ихтиозавров. *Stenopterygius quadriscissus* ROM 3180 , верхний лейас (нижний тоар), ФРГ; *Proteosaurus platyodon* BMNH R1158 , нижний лейас (геттанг-синемюр), Англия; *Platypterygius americanus* UW 242I, нижний мел (верхний альб), шт.Вайоминг, США; *Cymbospondylus petrinus* USMP 9913 , средний триас, шт.Невада, США. Масштаб = 20 см

*Platypterygius* является более тонким и имеет более узкую нижнюю челюсть. Орбита в *Platypterygius* меньше и располагается более сзади, но внутренний диаметр известкового кольца в обоих является сравнимым. Отверстие носовой полости *Platypterygius* меньше, а верхняя челюсть является более тонкой и не тянется столь далеко вперед, как в *Proteosaurus*

, Когда *Platypterygius* сравнивается с верхнелейасовым родом *Stenopterygius* , контраст поразителен. Хотя оба черепа

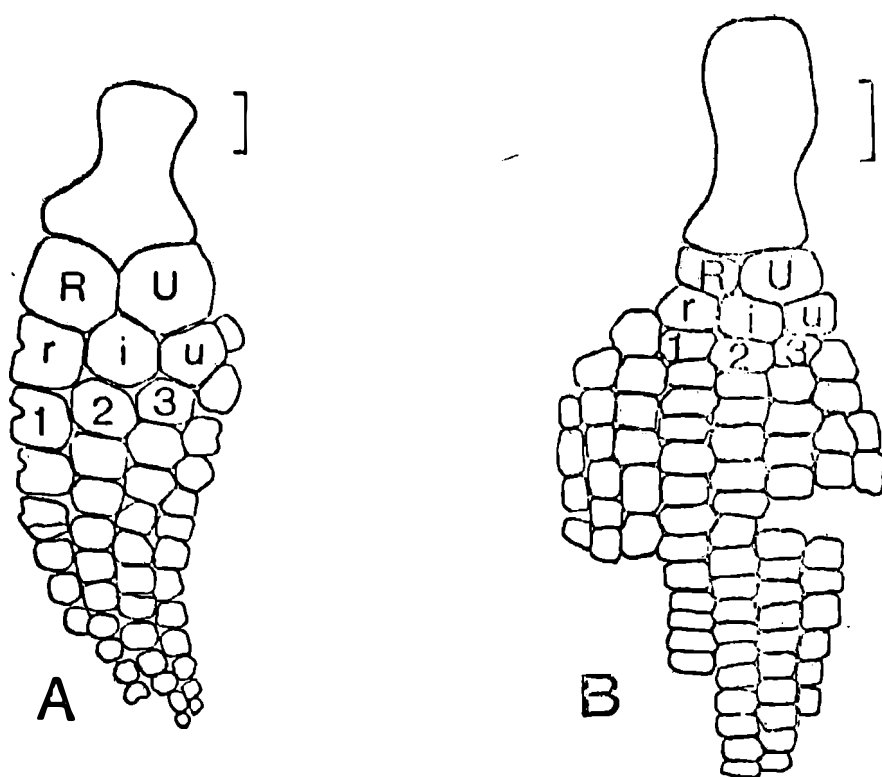
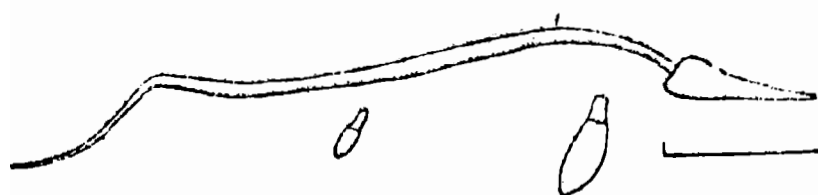


Рис.10. Сравнение передних плавников *Stenopterygius* и *Platypterygius*. А. *Stenopterygius quadriscissus* BMNH R4086, дорсальный вид (рисунок является латерально перевернутым и поэтому выглядит как левый плавник в дорсальном виде); В. Левый плавник *Platypterygius platydactylus*, дорсальный вид (из работы Броили<sup>2</sup>, рис.14). Масштаб = 4 см

являются более тонкими, с тонкими нижней и верхней челюстями, но *Platypterygius* имеет глубину черепа и диаметр орбиты, равные всего половине от *Stenopterygius*. Внутренний диаметр известкового кольца в *Platypterygius* также значительно меньше, как и длина отверстия внешней носовой полости. Хотя верхняя челюсть в обоих родах является более тонкой, но в *Platypterygius* она тянется дальше вперед.

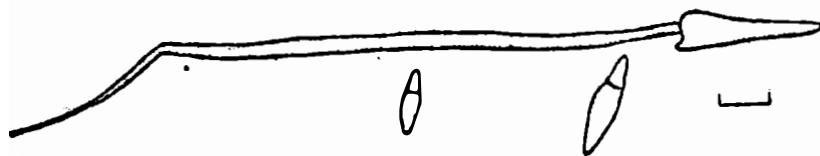
Вкратце, *Platypterygius* имеет более тонкий череп с низким верхом, а орбита несколько меньше, даже чем орбита в *Symbospondylus*. Положение орбиты является более задним, чем в любом другом роде, исключая *Stenopterygius* (в котором положение орбиты является сходным; а верхняя челюсть является более тонкой и тянется больше вперед, чем в *Stenopterygius*, но не столь далеко вперед, как в *Symbospondylus* или *Proteosaurus*).



*Stenopterygius quadriscissus*



*Platypterygius platydactylus*



*Proteosaurus platyodon*

Рис.II. Схематическое сравнение пропорций тела в *Stenopterygius quadriscissus* (из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.9Б); *Platypterygius platydactylus* (из работы Броили<sup>2</sup>, вкл.I2); и *Proteosaurus platyodon* (BMNH 2003 ). Масштаб = 50 см

### Сравнение передних плавников *Platypterygius* и *Stenopterygius* (рис.I0)

Передние плавники этих двух родов, хотя и внешне несходные, обладают несколькими общими особенностями. Плавники обоих таксонов обладают дистальной кистевой серией из трех элементов (числа I-3 на рис.I0), тремя первичными пальцами и двумя постосевыми дополнительными пальцами. Однако *Platypterygius* обладает тремя предосевыми дополнительными пальцами. Более того, в *Platypterygius* дистальные фаланги не являются значительно менее крупными, чем проксимальные, и, видимо, остаются в контакте друг с другом. Следовательно, передний плавник в *Platypterygius* является значительно более широким и более сильным, чем в *Stenopterygius* . Хотя это и не видно на рис.I0, но плечевая кость *Platypterygius* имеет хорошо выраженные дорсальный и вентральный трохантеры (для введения растягивающих и изгибающих мускулов), которые не обнаруживаются в *Stenopterygius* (см. рис.8).

Сравнение пропорций тела *Platypterygius*  
с пропорциями тела *Proteosaurus* и  
*Stenopterygius* (рис. II)

Когда сравниваются пропорции тела, то возникают трудности вследствие проблемы дифференциального роста, но при условии, что отбираются только взрослые особи, асимметрия, по крайней мере, уменьшается. Однако нельзя было искать шансы в выборе *Platypterygius*, так как пока описан только один полный образец (*P. platydactylus* Броили<sup>2</sup>, который был уничтожен во время Второй Мировой войны); но по его большому размеру вероятно, что он был взрослым. В *Proteosaurus* и *Stenopterygius* можно было выбирать самые большие особи, которые, очевидно, были взрослыми. *Proteosaurus* и *Stenopterygius* имеют сходные пропорции тела, но отличаются от *Platypterygius*. Голова *Platypterygius* значительно больше, угол изгиба хвоста больше, а послеизгибная часть хвоста значительно короче, чем в двух других родах. Передние плавники имеют пропорционально один и тот же размер во всех трех родах, но являются более широкими и более округлыми в *Platypterygius*. Длина тела впереди изгиба хвоста больше в *Platypterygius*.

Обобщение результатов

Из всех сравнений *Platypterygius* проявляется как некоторая мозаика из первичных и продвинутых характерных особенностей. В отступании орбиты и нововой полости *Platypterygius* является более продвинутым, чем *Symbospondylus* или *Proteosaurus* и сравнимым с *Stenopterygius*. Но в размере орбиты *Platypterygius* является столь же первоначальным, как и *Symbospondylus*, в то время как в уменьшении верхней челюсти он является промежуточным между *Symbospondylus* и *Stenopterygius*. Хотя предельный угол изгиба хвоста в *Platypterygius* не является беспрецедентным (угол изгиба в *Eurhinosaurus* несколько больше), но небольшая длина послеизгибного отрезка хвоста, вероятно, является беспрецедентной. Однако именно уникальная структура переднего плавника отличает *Platypterygius* от всех других ихтиозавров. Реконструкция *Platypterygius* дается на рис. 12 и сравнивается с реконструкцией *Stenopterygius quadriscissus*.



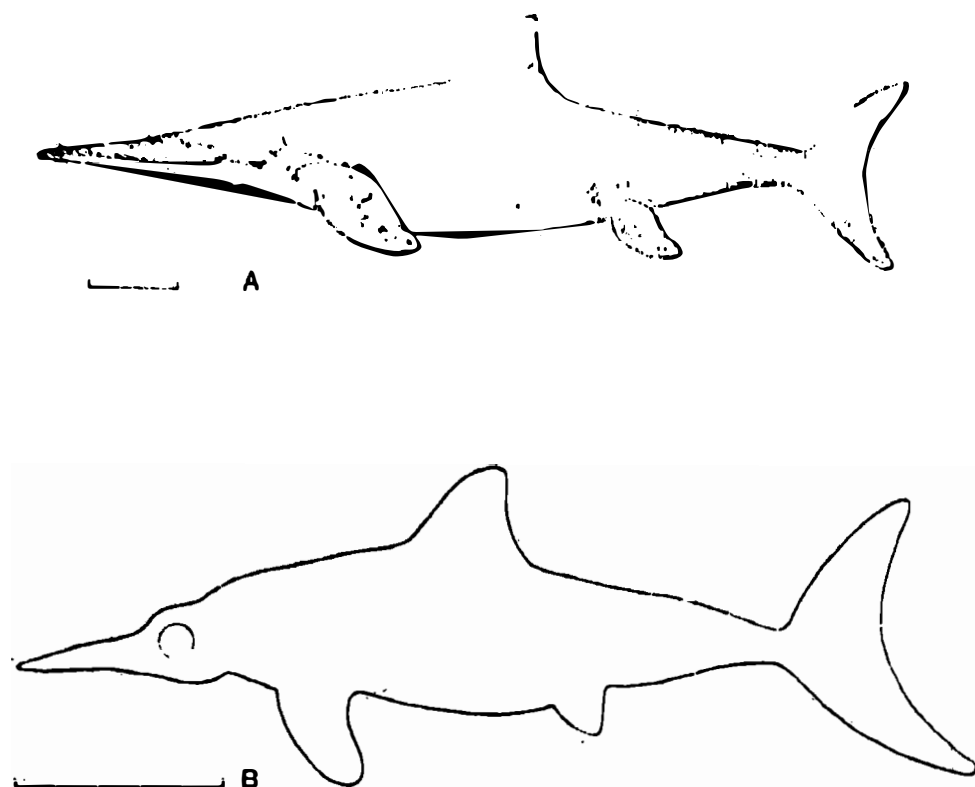


Рис.12. Сравнение формы тела в нижнеюрском и меловом длинноперых ихтиозаврах. А. Реконструкция *Platypterygius*, основанная на типовом образце *P. platydactylus* (Броили<sup>2</sup>, вкл.12), типовом образце *P. hercynicus* (Кун<sup>7</sup>, вкл.3), *P. americanis* (UW 2421.) и *P. australis* (QMA F3348) ; В. очертания тела *Stenopterygius quadriscissus* (из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.7а). Масштаб = 50 см

### Обсуждение результатов

*Platypterygius*, средне большой ихтиозавр, который достигал максимальной длины около 7 м, был больше, чем большинство лейасовых длинноперых, но меньше, чем среднетриасовый длинноперый *Symbospondylus*. Угол изгиба хвоста был большим, а послеизгибная часть хвоста — короткой. Так как хвост ихтиозавров был внешне симметричным, то его общий размер был пропорциональным длине послеизгибного сегмента. Следовательно, хвост *Platypterygius* был относительно маленьким в сравнении с хвостом лейасового длинноперего (рис.12). Во время плавания проталкивающее вперед усилие хвоста ихтиозавра сопровождалось

направленным назад толчком эпихвостовой лопасти. Относительная величина эпихвостового направленного назад толчка была обратно пропорциональной углу изгиба хвоста, в то время как направленный вперед толчок, созданный всем хвостом, был прямой функцией его размера<sup>II</sup>. Так как хвост *Platypterygius* был малым и круто изогнутым, то он должен создавать относительно меньшие направленный назад и направленный вперед проталкивающий толчки, чем хвост *Stenopterygius*. Дорсальный и вентральный трохантеры кисти *Platypterygius* были чрезвычайно развитыми и указывают на обширную мускулатуру. Сходным образом, бедро обладало большими вентральными и дорсальными трохантерами, и, видимо, ясно, что передние плавники (а, вероятно, и задние плавники) вносили вклад в направленный вперед проталкивающий толчок, тем самым увеличивая выходную мощность хвоста.

Функционально имеются два типа передних плавников — структура на широкой основе с малым относительным удлинением плавника, использованная для гидропланирования, и структура на узкой основе с большим относительным удлинением плавника, вероятно, использованная для гребли<sup>IIa</sup>. Хотя структура для гидропланирования, несомненно, наиболее частая, обнаруживается и в длинноперых, и в широкоперых, но плавник на узкой основе обнаруживается только в длинноперых (с возможным исключением *Ophthalmosaurus*) и является нечастой. *Platypterygius* имел плавник с достаточно малым относительным удлинением, и, хотя может быть парадоксальным то, что структура с малым относительным удлинением используется для гребли, существуют параллели в китах и некоторых водных ракообразных. Поэтому *Inia geoffrensis*, Амазонский дельфин, имеет широкий плавник, но с узкой основой, который часто используется для загребания (Мак-Гоуэн, личное наблюдение). Широкая область прикрепления для мускулов переднего плавника должна присутствовать в *Platypterygius*, но грудной поясик ихтиозавров не является обширно развитым, особенно в сравнении с плезиозаврами, которые использовали свои плавники почти исключительно для создания толчка.<sup>24</sup> Но имеется свидетельство того, что грудной поясик был достаточно прочной структурой и что лопатка была большой и тяжелой<sup>18, 19, IIa</sup>. Более того, в некоторых позвоночных некоторые изгибные мускулы начинаются вне грудного пояска, а ребра могли

бы обеспечить широкую область прикрепления для этих мускулов  
В *Platypterygius*

В качестве заключения, *Platypterygius* использовал свои передние плавники, главным образом, для движения вперед, усиливая толчок хвоста. Даже если это так, то использование плавников для гидропланирования не исключается, и вероятно, что они играли двойную роль. Передний плавник является менее эффективным для создания толчка, чем хвост (каждый второй взмах плавника является взмахом восстановления, в то время как каждый взмах хвоста является движущим взмахом), а так как *Platypterygius*, вероятно, получал большую часть своего движущего усилия от своих передних плавников, то эффективность плавания могла быть более низкой, чем у его лейасовых предшественников.

В *Platypterygius* орбита и внутренний диаметр известкового кольца были маленькими в сравнении с лейасовыми длинноперыми, возможно, указывая на то, что глаз функционировал при высоких интенсивностях света. Может быть, *Platypterygius* расходовал большую часть своего времени на поверхности или около поверхности и не двигался глубоко в поисках пищи. Как и в лейасовых длинноперых, длинный нос и острые зубы позволяют предполагать диету из рыб и головоногих.

### Эволюция длинноперых ихтиозавров

Эволюционная последовательность длинноперых определялась посредством оценки и сравнения наиболее хорошо известных видов по геологическому времени. К сожалению, эта последовательность могла строиться только по шести видам, представляющим четыре геологических горизонта: *Cymbospondylus petrinus*, средний триас, шт.Невада; *Proteosaurus platyodon*, нижний лейас, Англия; *Proteosaurus* sp.\* (новый вид, пока не описанный), нижний лейас, Англия; *Stenopterygius quadriscissus*, верхний лейас, ФРГ; *Platypterygius australis*, самый верхний нижний мел, шт.Квинсленд, Австралия; и *Platypterygius americanus*, граница между нижним и верхним мелом, шт.Вайоминг, США. Данные, извлеченные из этого материала, использовались для исследования эволюционных изменений, имеющих место в черепе, пропорциях тела и переднем плавнике.

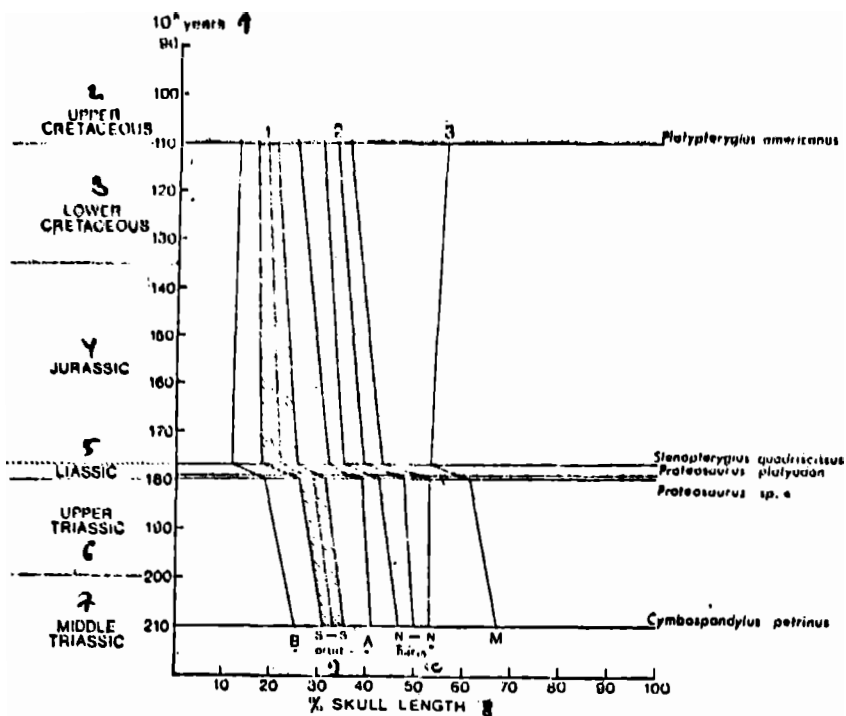


Рис.13. Изменения важных черепных характеристик в эволюции видов длинноперых ихтиозавров. А - передняя граница орбиты; В - задняя граница орбиты; S=S - внутренний диаметр известкового кольца; N=N - длина отверстия внешней носовой полости; М - передняя оконечность верхней челюсти; 1, 2 и 3 - графики, полученные соединением полюсов, представляющих, соответственно, центр орбиты, центр носовой полости и переднюю оконечность верхней челюсти:

1 -  $10^6$  лет; 2 - верхний мел; 3 - нижний мел; 4 - юра; 5 - лейас; 6 - верхний триас; 7 - средний триас; 8 - % от длины черепа; 9 - орбита; 10 - носовая полость

### Эволюция черепа длинноперых

Результаты графической трактовки (кратко описанной выше в разделе "Материалы и методы") показаны на рис.13 и 14. Когда этот метод обсуждался, то показывалось, что могли бы возникать проблемы вариаций размера взрослого черепа. Эта проблема возникает здесь потому, что *Platypterygius americanus* имел взрослый череп с длиной, более чем вдвое превышающей длину черепа *Stenopterygius quadriscissus*. Было ли здесь действительное уменьшение размера орбиты, отверстий известкового коль-

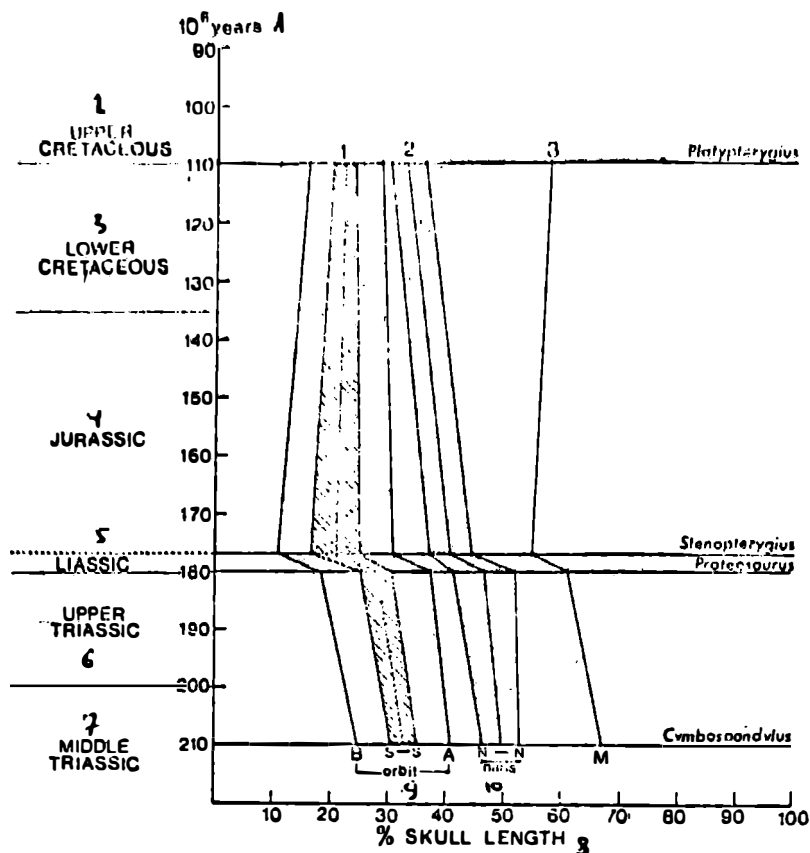


Рис.14. Изменения важных черепных характеристик в эволюции родов длинноперых ихтиозавров. А – передняя граница орбиты; В – задняя граница орбиты; S=S – внутренний диаметр известкового кольца; N=N – длина отверстия внешней носовой полости; М – передняя оконечность верхней челюсти; 1, 2 и 3 – графики, полученные соединением полюсов, представляющих, соответственно, центр орбиты, центр носовой полости и переднюю оконечность верхней челюсти:

1 –  $10^6$  лет; 2 – верхний мел; 3 – нижний мел; 4 – юра; 5 – лейас; 6 – верхний триас; 7 – средний триас; 8 – % от длины черепа; 9 – орбита; 10 – носовая полость

ца и носовой полости от лейаса до мела или лишь пропорциональное уменьшение, которое было бы менее значимым функционально? Фактически, имелось уменьшение размера, а также пропорций, как это демонстрируется сравнением *P. americanus* с видами *Stenopterygius* из верхнего лейаса со сравнимым размером взрослого черепа. Следовательно, если *S. disinteger* (Гауфф<sup>4</sup>, вкл. I8a) и *S. acutirostris* (?) (Гауфф<sup>4</sup>, вкл. I9a) с длинами черепа 97 см и 153 см, соответственно, сравниваются с *Platyptery-*

*glus americanus* (UW 2421) , с длиной черепа 122 см, и если черепа всех трех сводится к единому размеру, то видно, что отверстия орбиты, известкового кольца и носовой полости двух верхнелейасовых таксонов являются значительно большими. Следовательно, в ихтиозаврах от лейасовых до меловых времен происходило действительное уменьшение конечных размеров отверстий орбиты, известкового кольца и носовой полости.

Оставляя в стороне хорошо отмеченный пробел в нижней юре, который вскоре будет обсуждаться, по данным, показанным на рис. I3 и I4, можно делать несколько обобщений. На протяжении эволюции ихтиозавров имела хорошо заметная тенденция к движению назад орбиты и отверстия внешней носовой полости. К тому же, назад мигрировала передняя граница верхней челюсти, что было результатом уменьшения длины верхней челюсти. Эти изменения в относительном положении орбиты и внешней носовой полости сопровождались изменениями их относительных размеров.

От среднего триаса до нижнего лейаса (ранняя юра) диаметр орбиты увеличивался примерно на 25% с соответствующим увеличением примерно на 20% внутреннего диаметра известкового кольца. От нижнего лейаса до верхнего лейаса диаметр орбиты был постоянным, но внутренний диаметр известкового кольца увеличивался примерно на 40%. От верхнего лейаса до мела диаметры орбиты и известкового кольца уменьшались примерно на 40% и оба становились достаточно малыми. От среднего триаса до нижнего лейаса размер отверстия внешней носовой полости увеличивался более чем на 60%, но с нижнего лейаса до мела имелось почти устойчивое уменьшение примерно на 30%.

Возможное значение черепных изменений. Миграция назад глаза и отверстия внешней носовой полости в течение эволюционной истории ихтиозавров увеличивала относительную длину носа. Поскольку нос является зубной частью черепа, то это увеличение длины можно прокоррелировать с увеличением способности головы собирать пищу. Возможно также, что увеличение длины носа коррелировалось с улучшением обтекаемости тела. Так как глава и органы обоняния мигрировали, то оптические и обонятельные части мозга также двигались назад; как следствие, место размещения мозга становилось относительно более коротким, но значение этого не известно. Уменьшение размера верхней челюсти, по-ви-

димому, не сыграло какую-нибудь различимую функциональную роль. Окраина верхней части рта формировалась из предчелюстной и челюстной зон, но вклад последней был малым. Когда ихтиозавры развивались, то верхняя челюсть постепенно уменьшалась — тенденция, отражавшаяся в сдвиге назад передней конечности верхней челюсти (рис. 13, 14).

Изменения диаметра орбиты и внутреннего диаметра известкового кольца трактуются вместе вследствие их связи. Однако перед обсуждением значения этих изменений необходимо рассмотреть соответствующие функции этих структур. Орбита являетсяместилищем глаза и прямо пропорциональна размеру глаза. Но размер глаза не пропорционален размеру зрачка, а именно зрачок дает информацию о том, как использовался глаз. Прямое свидетельство размера зрачка может получаться от известкового аппарата. Ундервуд<sup>26</sup> обсуждал значение присутствия известковой бороздки для поддержания роговой оболочки глаза в тех современных рептилиях, которые используют глаза выше и ниже поверхности воды, а Мак-Гоуэн<sup>11</sup> демонстрировал, что такая структура отсутствовала по известковому кольцу лейасовых длинноперых. Бороздка также отсутствовала в лейасовых длинноперых, которых я обследовал, и в длинноперых *Symbospondylus petrinus* (USMP 9913) и *Platypterygius americanus* (UW 2421). Я делаю вывод о том, что бороздка, вероятно, отсутствовала у всех ихтиозавров и что они использовали свои глаза исключительно для подводного зрения.

За исключением лейасового времени изменения диаметров отверстий орбиты и известкового кольца были одной и той же величины. В течение лейаса диаметр орбиты оставался постоянным, в то время как размер известкового отверстия сильно увеличивался. Следовательно, размер зрачка увеличивался без увеличения размера глаза. Может быть, верхнелейасовые длинноперые населяли более глубокие воды, где интенсивности света были более низкими, или может быть, что мутность моря была большей, чем прежде. После позднего лейаса орбитальное и известковое отверстия постепенно уменьшались по размеру с приблизительно равными скоростями. Размеры глаза и зрачка, следовательно, уменьшались, вновь, возможно, указывая на изменение сред обитания или обстановок. Некоторые особенности послечерепного скелета *Platypterygius*, обсужденные выше, позволяют предполагать, что это животное не

двигались глубоко, что могло бы объяснять относительно малый размер известкового отверстия.

Отверстие внешней носовой камеры имеет две функции - дыхание и обоняние. Мак-Гоуэн<sup>11</sup> предполагал, что функцией обонятельного органа лейасовых длинноперых может быть определение качества воды, а не качества вдыхаемого воздуха, и что вода, вероятно, непрерывно контролировалась, когда животное погружалось. И также гипотетически предполагал, что срединно-дорсальное межносовое отверстие, структура, видная в ряде черепов широкоперых ихтиозавров из лейаса, могла функционировать в дыхании. Более того, я недавно идентифицировал ту же структуру в некоторых лейасовых длинноперых (*Proteosaurus platyodon* ROM 7972, BMNH R1155, BMNH R 215 ), и вполне могло бы быть, что это отверстие устойчиво присутствовало, по крайней мере, в лейасовых ихтиозаврах. Во время интервала между ранним триасом и началом юры размер отверстия носовой полости увеличивался, а затем следовало быстрое уменьшение в ранней части юры, т.е. тренд, который продолжался, хотя и с уменьшенной скоростью, до поздне меловых времен (рис.13, 14). Какое функциональное значение имели эти изменения? С точки зрения дыхания можно приемлемо предполагать, что для нормального дыхательного обмена имелся некоторый минимальный размер отверстия носовой полости. Отверстие носовой полости *Symbospondylus* было меньшим, чем в любом предмеловом ихтиозавре, но должно быть адекватным для дыхательного обмена. Так как *Symbospondylus* был, вероятно, самым большим ихтиозавром по массе тела, то увеличение размера отверстия носовой полости после среднего триаса не может коррелироваться с дыхательной функцией (если послетриасовые длинноперые ихтиозавры не были значительно более активными, чем *Symbospondylus*, и не требовали, соответственно, больших носовых полостей для повышенного темпа дыхательного обмена). Следовательно, приращение размера носовой полости от триаса до начала юры может коррелироваться с повышенной остротой обоняния, а не с повышенной потребностью в дыхании. Обратная связь между размером отверстий носовой полости и известкового кольца может быть значимой. Мог ли лейас быть периодом перехода от обонятельной системы восприятия к системе с преобладанием зрения? Возможно также, что уменьшение отверстия носовой полости кор-



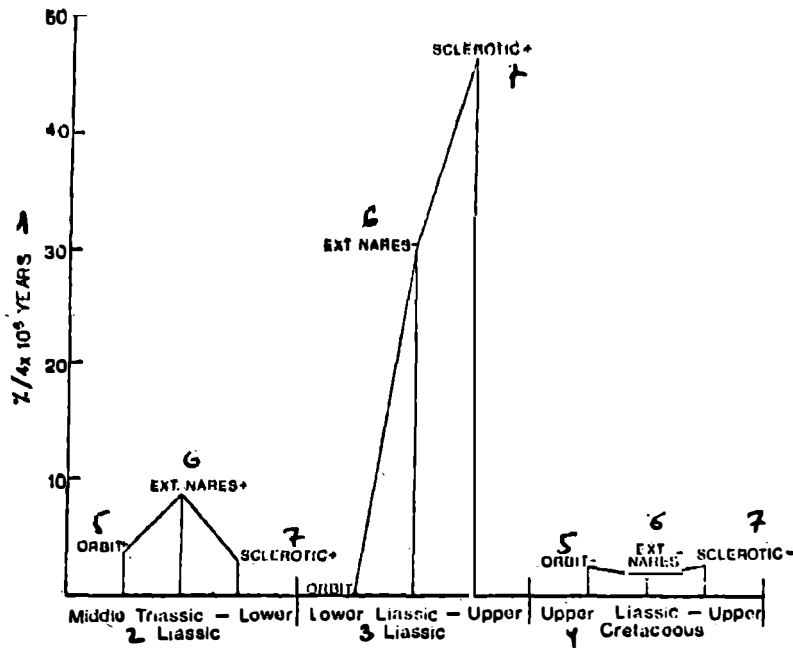


Рис.15. Темпы черепной эволюции в отношении процентного изменения диаметров орбиты и внутреннего известкового кольца и длины отверстия внешней носовой полости, измеренных в течение каждого геологического интервала. + = увеличение размера; - = уменьшение размера:

I -  $\frac{1}{4} \times 10^6$  лет; 2 - средний триас - нижний лейас; 3 - нижний лейас - верхний лейас; 4 - верхний лейас - верхний мел; 5 - орбита; 6 - внешние носовые полости; 7 - известковое кольцо

релировалось с появлением межносового отверстия.

Темпы изменения в черепной эволюции длинноперых ихтиозавров. Хотя запись окаменелостей далека от полной, но можно получить некоторое представление о скоростях, с которыми происходили эволюционные процессы черепа длинноперых (см. раздел "Материалы и методы"). Результаты показаны на рис.15 и 16. Из этого исследования возникают три обобщения: (1) В течение данного интервала времени отдельные характеристики черепа не изменялись с одинаковым темпом. Например, в течение интервала от триаса до раннего лейаса увеличение длины носовой полости происходило примерно вдвое быстрее, чем увеличение орбитального диаметра (рис.15). (2) Направление данного изменения иногда обращалось. Так, размер внешней носовой полости увеличивался в течение предлейасовых времен, а затем уменьшался (рис.15).

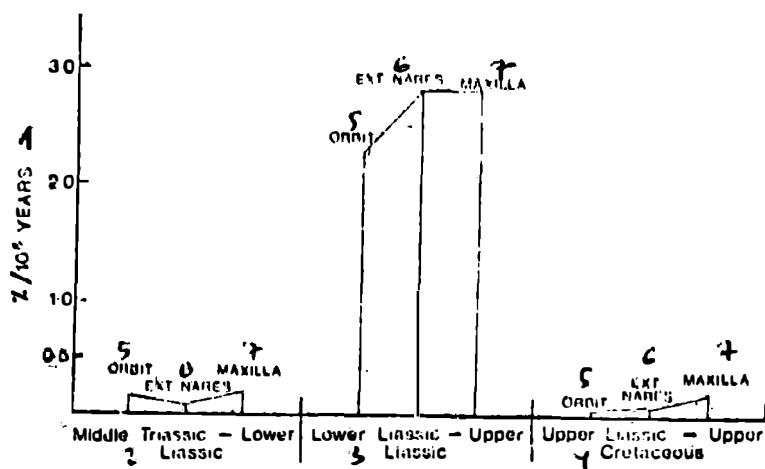


Рис.16. Темпы черепной эволюции в отношении отступления орбиты, отверстия внешней носовой полости и передней оконечности верхней челюсти, измеренных в течение каждого геологического интервала:

I -  $\%/10^6$  лет; 2 - средний триас - нижний лейас; 3 - нижний лейас - верхний лейас; 4 - верхний лейас - верхний мел; 5 - орбита; 6 - внешние носовые полости; 7 - верхняя челюсть

Сходным образом, тренды в направлении увеличения орбитального и внутреннего известкового диаметров обращались в послелейасовые времена. (3) Наиболее быстрый темп изменения имел место в течение лейаса, за интервал около 5 миллионов лет, в то время как наиболее медленный темп изменения имел место в течение интервала от позднего лейаса до позднего мела - около 65 миллионов лет.

Различные черепные характеристики не только развивались с различными скоростями в течение геологической истории длинных, но данная структура иногда находилась под воздействием двух отличных эволюционных сил (рис.15, 16). Например, диаметр орбиты оставался неизменным в течение лейасового интервала, но его темп отступления назад был максимальным. Более того, структуры, считающиеся имеющими близкую функциональную связь, не всегда развивались с одним и тем же темпом. Так, диаметры орбиты и внутреннего известкового кольца изменялись примерно с одним и тем же темпом в предлейасовом и послелейасовом интервалах, но были несходными в течение самого лейаса (рис.15). Хорошо заметные тренды в направлении увеличения орбитального

и внутреннего известкового диаметров и размера отверстия носовой полости обращались после лейаса (рис.15), а к мелу эти три структуры были относительно меньшими, чем они были даже в начале триаса. Эти изменения, несомненно, представляют пример обращения эволюционного тренда во время развития. Такое обращение не является беспрецедентным для ихтиозавров. Было показано, что плавник длинноперых, испытавший уменьшение до четырех пальцев к позднему триасу, увеличивался до пяти или более пальцев к лейасу<sup>10</sup>. Передний плавник *Platypterygius* с общим числом восемь пальцев представляет предельное выражение этой конкретной тенденции. То, что темп черепной эволюции ускорялся в течение лейаса и замедлялся в течение послелейасового интервала, уже задокументировано и, вероятно, указывает на общее замедление эволюционного процесса. Это заключение подтверждается однородностью структуры тела в меловых ихтиозаврах.

### Эволюция тела длинноперых

Вследствие неполноты большинства скелетов и малых размеров выборок выводы, сделанные по имеющимся данным, являются лишь гипотетическими. Результаты показаны на рис.17, и можно делать пять обобщений: (1) череп увеличивал длину по отношению к телу; (2) угол изгиба хвоста увеличивался; (3) предизгибный сегмент хвоста уменьшал длину; (4) послеизгибный сегмент хвоста уменьшал длину; и (5) длина переднего плавника уменьшалась. Поскольку исследовались только четыре вида, то делались перекрестные ссылки на шесть других верхнелейасовых длинноперых, для которых имелись данные (рис.18). Насколько хорошо имеющиеся данные подтверждают эти обобщения?

I. Увеличение длины черепа. Черепа шести других верхнелейасовых длинноперых (*Stenopterygius megalorhinus*, *S. megacephalus*, *S. crassicostatus*, *S. disinteger*, *S. acustirostris* (?) и *Eurhinosaurus longirostris*)<sup>4</sup> были большими (по отношению к телу), чем череп *Symbospondylus petrinus*. Более того, за исключениями *Stenopterygius quadriscissus* и *S. crassicostatus* верхнелейасовые длинноперые имели большие черепа, чем нижнелейасовый *Proteosaurus platyodon*. Следовательно, это увеличение относительной длины черепа хорошо документируется для среднетриасового - верхнелейасового интервала, но менее хоро-

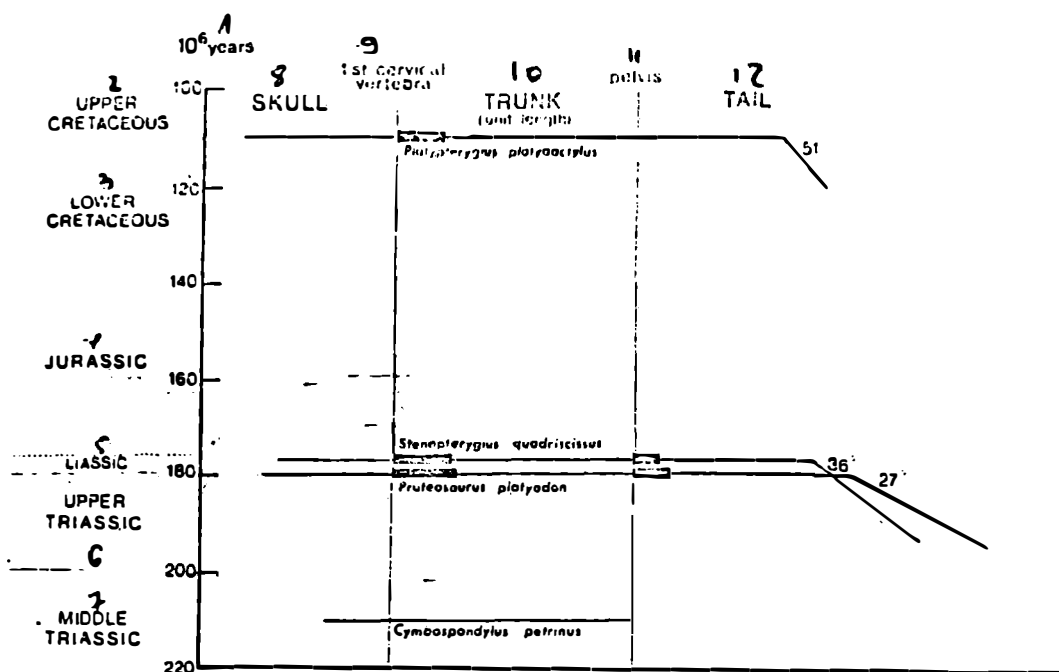


Рис.17. Изменения пропорций тела длинноперых ихтиозавров в течение эволюции. Данные основывались на превращении переменных характеристик в линейные фокусы с одной и той же длиной туловища. Черные отрезки представляют длину переднего и заднего плавников. Данные для *Cymbospondylus petrinus* являются неполными. *Platypterygius platydactylus* - из работы Броули<sup>1</sup>, вкл. 12. *Stenopterygius quadriscissus* - из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.9Б. *Proteosaurus platyodon* BMNH 2913. *Cymbospondylus petrinus* USMP 9950 :  
1 - 10<sup>6</sup> лет; 2 - верхний мел; 3 - нижний мел; 4 - юра; 5 - лейас; 6 - верхний триас; 7 - средний триас; 8 - череп; 9 - первый шейный позвонок; 10 - туловище (единичная длина); 11 - таз; 12 - хвост

то подтверждается в течение послелейасового времени. Следовательно, хотя черепа *S. quadriscissus*, *S. crassicoelatus* и *S. megalorhinus* были меньшими, чем череп *Platypterygius platydactylus*, но обратное было верным для *Eurhinosaurus longirostris* и *S. disinteger*. Более того, черепа *S. acutirostris* (?) и *S. megacerphalus* были сравнимы по размеру с черепом *Platypterygius platydactylus*. Делается вывод о том, что размер черепа увеличивался по отношению к телу и что этот тренд был наиболее заметным в течение среднетриасового - ниж-

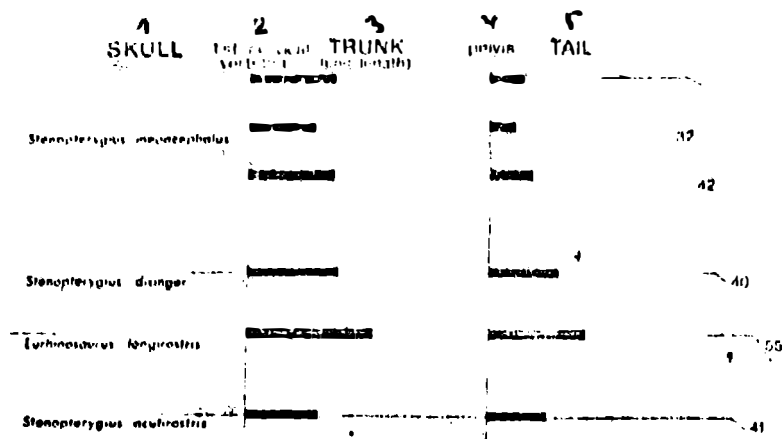


Рис.18. Данные о пропорциях тела для верхнелейасовых длинноперых, основанные на превращении переменных характеристик в линейные фокусы. Черные отрезки представляют длины переднего и заднего плавников. *S. megalorhinus* - из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.13а, *S. megacephalus* - из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.12а.

*S. crassicostatus* - из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.13б. *S. disinteger* - из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.18а. *Eurhinosaurus longirostris* - из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.21б. *S. acutirostris* (?) - из работы Гауффа<sup>4</sup>, вкл.19б:

1 - череп; 2 - первый шейный позвонок; 3 - туловище (единичная длина); 4 - таз; 5 - хвост

нелейасового времени. От верхнего лейаса до верхнего мела эта тенденция проявлялась, но была менее выраженной.

2. Увеличение угла изгиба хвоста. Угол изгиба хвоста в *platypterygius platydactylus* был большим, чем в любом из верхнелейасовых длинноперых, за исключением *Eurhinosaurus*. Более того, за исключением *Stenopterygius megalorhinus* углы в верхнелейасовых длинноперых были большими, чем в нижнелейасовом виде *Proteosaurus platyodon*. Вывод состоит в том, что имела тенденция к увеличению изгиба хвоста (сходная тенденция проявлялась в широкоперых).

3. Уменьшение предизгибного и послеизгибного сегментов хвоста. Все верхнелейасовые длинноперые имели более длинные предизгибные и послеизгибные сегменты хвоста, чем *Platypterygius platydactylus*, и, за исключением *Eurhinosaurus*, имели более короткие послеизгибные сегменты, чем *Proteosaurus*.

*platyodon*. Однако по длинам предизгибных сегментов три из верхнелейасовых длинноперых (*S. disinteger*, *S. acutirostris* (?), *E. longirostris*) превосходили *P. platyodon*. Поэтому я делаю вывод о том, что имелаась общая тенденция, чтобы сегменты хвоста становились более короткими.

4. Уменьшение переднего плавника. Хотя различия между относительными длинами переднего плавника *Protosaurus platyodon*, *Stenopterygius quadriscissus* и *Platypterygius platydactylus* не были большими и хотя не ясно, был ли передний плавник голо-типа *P. platydactylus* был полным (Броили<sup>2</sup>, рис.13), но самым маленьким, вероятно, был плавник *P. platydactylus*. Более того, передний плавник в каждом из шести верхнелейасовых длинноперых был относительно более длинным, чем в *P. platydactylus*. Следовательно, тренд в направлении уменьшения длины переднего плавника, по-видимому, подтверждается.

#### Эволюция переднего плавника длинноперых

Об отсутствии сведений о структуре переднего плавника триасовых ихтиозавров упоминалось ранее, и хотя структура переднего плавника *Symbospondylus petrinus* (средний триас) известна плохо, но для верхнетриасового вида *Merriamia zittelli* она известна<sup>13</sup>. Передний плавник *Merriamia* состоит только из трех первичных пальцев и остатка четвертого (рис.1E). Проксимальная кистевая серия включает в себя радиаль, переходное звено и локоть, а дистальная кистевая серия содержит три элемента. По имеющимся свидетельствам плавники *Toretoscnemus* и *Delphinosaurus* (оба из верхнего триаса), вероятно, были сходными<sup>15</sup>. Следовательно, к позднему триасу передний плавник длинноперых уже испытал уменьшение из предыдущего пятипальцевого состояния (обсуждение передних плавников см. в работе Мак-Гоуэна<sup>10</sup>). Информация о передних плавниках отсутствует до раннего лейаса из Англии, где регистрируются немногие длинноперые виды. Вновь передний плавник обладает только тремя пальцами, но отдельные элементы уже потеряли большую часть своего более раннего первоначального внешнего вида. Радиус и локоть являются относительно короткими, а кисти и фаланги уже стали более овальными. Некоторые элементы предосевой серии, включая радиус, уже обрезали свободные края, и сохранение этого видимого первоначального

чального характера (Лидеккер<sup>8</sup>, с. 70) обнаруживается во всех юрских длинноперых.

К позднему лейасу большинство длинноперых (рис. I F, G) имели число пальцев, равное пяти, вследствие обладания дополнительными пальцами. Все они сохраняли дистальную кистевую серию из трех элементов, а общее число элементов в каждом пальце увеличилось. Вероятно, все пятипальцевые плавники имели широкое основание (что подтверждается в нескольких из них, где мягкая часть плавника сохраняется как углистая пленка) и использовались исключительно для гидропланирования. С другой стороны, трехпальцевые плавники, как правило, были длинными и узкими, как в *S. acutirostris* (?) и *E. longirostris* (рис. I ), и, вероятно, использовались как весла.

Ничто более не известно об эволюции переднего плавника до мела и появления *Platypterygius*. Приобретение дополнительных пальцев в *Platypterygius* пошло дальше, чем в любом другом длиннопером, и впервые в известной истории ихтиозавров число предосевых дополнительных пальцев превышало один (рис. II). Хотя свободные границы радиуса и последующих радиальных элементов не обрезались, но многие кости обладали небольшими обрезаниями на своих проксимальных и дистальных границах<sup>18, 19, 11a</sup>. Как отмечалось ранее, считается, что плавник *Platypterygius* имел широкую гребную структуру, но с узким основанием. По правильным формам фаланг и по их упорядоченному размещению в вертикальных рядах этот плавник был поразительным.

#### Интервалы размеров длинноперых

Хотя максимальный достижимый размер в данном виде не может прогнозироваться без достаточно большой выборки, но таксоны, на которых основывалось обсуждение черепных особенностей, каждый представляется, по крайней мере, тремя образцами и значительно большим количеством в верхнелейасовых видах. Поэтому максимально достижимые размеры могли бы оцениваться для I4 длинноперых видов, которые сравниваются с пятью широкоперыми видами (рис. I9). Как правило, в общем длинноперые всегда были большими и значительно большими, чем их широкоперые современники. На основании только длин черепов *Symbospondylus petrinus* не был самым большим длинноперым, а его череп по отношению к его

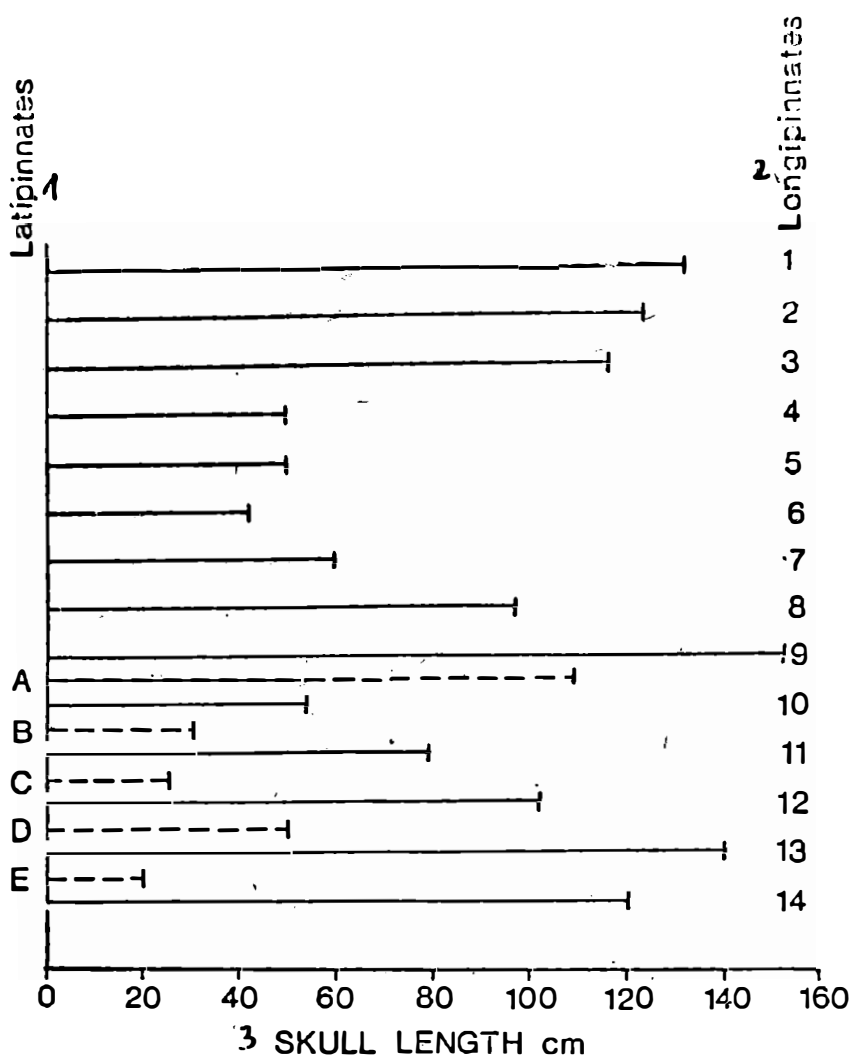


Рис.19. Приблизительные максимальные размеры некоторых видов ихтиозавров, определенные по длине черепа. Широкоперые: А) *Ophthalmosaurus* ; В) *Ichthyosaurus conybeari* ; С) *I. breviceps* ; D) *I. communis* ; Е) *Mixosaurus cornalianus* Длинноперые: 1) *Platypterygius australis* ; 2) *P. americanus* ; 3) *P. platydactylus* ; 4) *Eurhinosaurus longirostris* ; 5) *Stenopterygius megacephalus* ; 6) *S. megalorhinus* ; 7) *S. crassicostatus* ; 8) *S. disinteger* ; 9) *S. acutirostris* (?); 10) *S. quadriscissus* ; 11) *Proteosaurus* sp.\* (неописанный новый вид из нижнего лейаса Англии); 12) *Proteosaurus* sp. (второй неописанный новый вид); 13) *Proteosaurus platyodon* ; 14) *Symbospondylus petrinus*  
1 - широкоперые; 2 - длинноперые; 3 - длина черепа, см



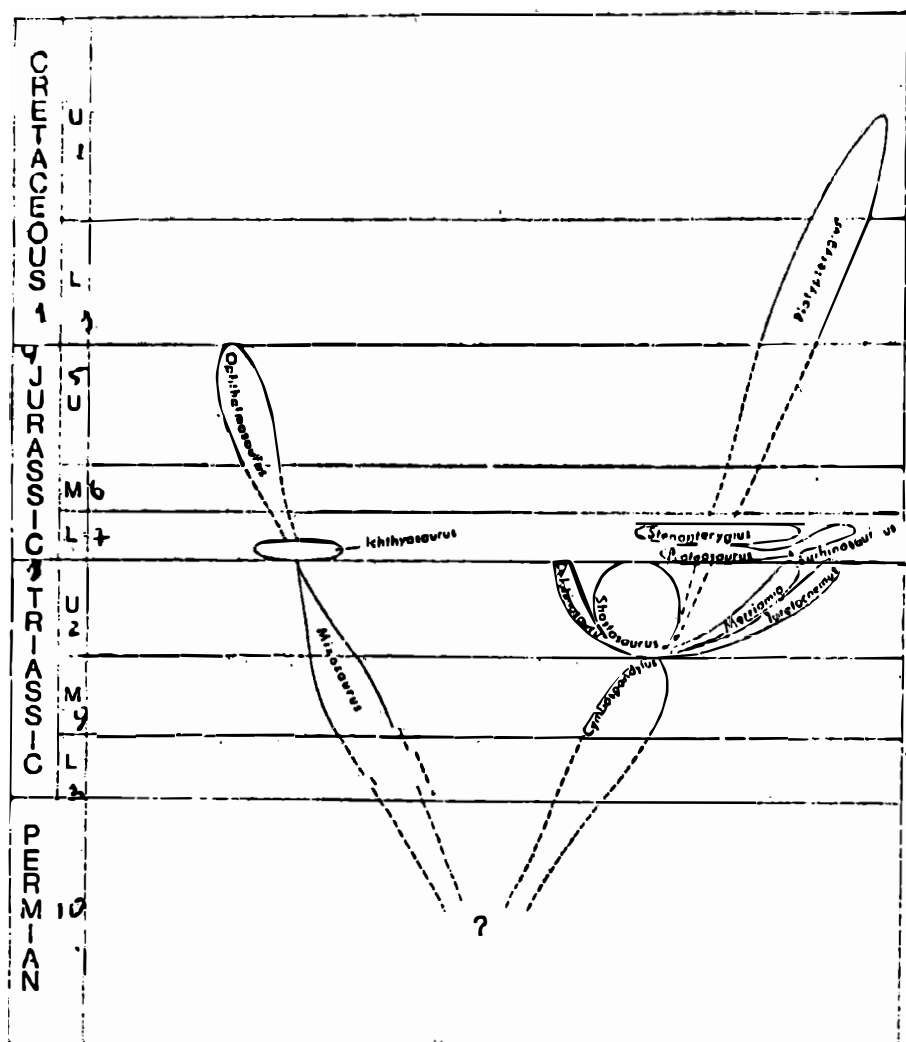


Рис.20. Филогения ихтиозавров:

I - мел; 2 - верхний; 3 - нижний; 4 - юра; 5 - верхняя; 6 - средняя; 7 - нижняя; 8 - триас; 9 - средний; 10 - пермь

телу составлял только примерно половину длины черепа *Proteosaurus platyodon*. Но по общей длине тела *S. petrinus*, вероятно, был самым большим известным ихтиозавром, достигая, по крайней мере, 10 м. *P. platyodon*, вероятно, имел длину, не сильно превышающую 9 м. За исключением *Stenopterygius acutirostris* (?), настоящего гиганта почти в 8 м (Гауфф<sup>4</sup>, вкл. I9), верхнелейасовые длинноперые были меньшими чем *P. platyodon*, обычно с длиной меньше чем 4 м. По отношению к его телу череп *Platypterygius platydactylus* несколько более чем вдвое превышал череп *S. petrinus* (см. рис. I7). Хотя череп *P. platydactylus* имел примерно тот же размер, что и череп *S. petrinus*,

но по общей длине тела *P. platydaetylus*, вероятно, был только около 7 м. Но даже при этом он был больше, чем любой верхне-лейасовый длинноперый. Полных данных по верхнетриасовым длинноперым недостаточно, но виды рода *Shastanaurus*, вероятно, имели тот же размер, что и *S. petrinus*, в то время как размер *Delphinosaurus perrini* был сравнимым с размером верхне-лейасовых видов, например, *Stenopterygius quadriscissus*. *Merriamia zittelli* и *Toretoscnemus californicus* были оба маленькими видами, вероятно, длиной только один метр, и, следовательно, были самыми маленькими из всех длинноперых. Однако возможно, что материал, отнесенный к этим двум видам, представляет незрелых особей.

### Выводы

Когда ихтиозавры впервые появлялись в записи окаменелостей, в среднем триасе, они уже были высоко адаптированными к водной моде жизни и представлялись двумя отчетливо отличными множествами — широкоперыми и длинноперыми. Широкоперые ихтиозавры всегда, как правило, имели средний размер, обычно не превышающий 4 м по общей длине тела, в то время как длинноперое множество создавало некоторых гигантов, включая *Symbospondylus petrinus* (средний триас) — самого большого из ихтиозавров с оцененной длиной взрослого тела около 10 метров. По имеющимся свидетельствам представляется, что длинноперые выживали до позднего мела, в то время как широкоперые вымерли уже к поздней юре (рис. 20). Длинноперые, по-видимому, развивались наиболее быстро в течение ранней части юры, но после этого периода эволюционный процесс замедлялся до своего самого низкого темпа. Изменяющиеся темпы эволюции в течение истории длинноперых можно прокоррелировать с изменениями в наличии пищи. Пищевой режим триасовых ихтиозавров не известен, и они могли питаться рыбами и цефалоподами (например, белемнитами, аммонитами и головоногими, которые все становились всё более обильными) и, может быть, другими морскими рептилиями, например, плакодонтами. Рыбы и цефалоподы в течение триаса не были столь обильными, как они становились к лейасу, а относительно низкий темп эволюции и скудость остатков ихтиозавров в течение триаса могут приписывать ограниченным запасам пищи. Лейасовые ихтиозавры питались рыба-

ми из родов *Lepidotes*, *Dapedium* и *Pholidophorus*, а также белемнитами и аммонитами<sup>20, II</sup>. Лейасовые моря были богаты такой добычей, а поэтому лейас был временем изобилия для ихтиозавров. Следовательно, быстрый темп эволюции и обилие остатков ихтиозавров в течение лейаса могут приписываться оптимальным условиям окружающей среды. К меловым временам морская фауна уже значительно изменилась, но нет никакой причины предполагать, что моря были сколько-нибудь менее обильными, чем они стали в течение лейаса. Телеосты в основном заменили голостиновых рыб, а развитые селацепи испытали адаптивную радиацию. Аммониты и головоногие были даже более обильными, чем в течение лейаса, а если предполагать режим питания из рыб, белемнитов, аммонитов и головоногих, то в течение мела благоприятные условия для ихтиозавров были, вероятно, не меньшими. Тогда почему темп эволюции в течение мела был столь низким и почему ихтиозавры были относительно редкими? Некоторое ухудшение записи окаменелостей могло бы быть правдоподобным объяснением — для нижнего мела морские осадочные отложения не являются обильными. Но полное отсутствие ихтиозавров в богатых Ниобрарских верхнемеловых залежах мела в западной части США<sup>21</sup> и заметная однородность всех меловых ихтиозавров, обнаруженных до сих пор<sup>IIa</sup>, дают убедительное свидетельство того, что эта группа действительно была на спаде, и нужно искать объяснение этого.

Замедление эволюционных темпов в течение послелейасового времени может коррелироваться с преобладанием более постоянных условий окружающей среды. К мелу селацепи уже завершили большую часть своей эволюции и были по существу сходными с современной фауной. Аммониты, белемниты и головоногие все еще были в большом количестве, а популяции были стабильными. Но фауна костистых рыб уже достигла стабильности, поскольку телеосты быстро разнообразились и вытесняли голостинов. Поэтому имеются некоторые основания для вывода о том, что в течение мела в морской обстановке существовала большая стабильность. Хотя большая стабильность окружающей среды могла стать фактором, вносящим свой вклад в замедляющуюся скорость эволюции, но, вероятно, он не был единственным фактором. Может быть, в течение долгого послелейасового интервала происходили некоторые генетические изменения, уменьшающие вариации. Это предположение в настоящее вре-

мя является наиболее привлекательным, поскольку оно ведет к некоторой гипотезе для конечного вымирания ихтиозавров, которая теперь будет оцениваться.

Как мы можем установить по записи окаменелостей, *Platypterygius* был единственным представителем ихтиозавров в меловые времена. Нет никаких свидетельств любых других родов, а виды, отнесенные к *Platypterygius*, выглядят очень сходными. Взрослые особи достигали длин тела около 7 м, а толкающее усилие малого хвоста дополнялось передними плавниками (а, вероятно, и задними плавниками). Этот механизм плавания, может быть, менее эффективен, чем у лейасовых длинноперых. В то время как в раннем меле потеря эффективности плавания могла не иметь следствий, она могла стать критичной к позднемеловым временам, когда ихтиозавры сталкивались с возросшей конкуренцией со стороны плезиозавров и новой конкуренцией со стороны мозазавров. Плезиозавры получали свое толкающее усилие от передних и задних лап, обширная мускулатура которых отражается в большом размере поясов. С другой стороны, мозазавры получали свое толкающее усилие от боковых ундуляций удлинённого тела и глубокого хвоста. (Во время движения вперед лапы почти определенно прижимались к телу, как в момент плавания ящериц, и использовались только в неподвижном состоянии). Следовательно, и плезиозавры, и мозазавры использовали только один метод для создания направленного вперед толчка, в то время как *Platypterygius* практиковали разделение труда. Следовательно, *Platypterygius* могли превзойти своих рептилий-современников по скорости, маневренности или способностям двигаться. Тем не менее, следует соблюдать осторожность, делая выводы о двигательном совершенстве лишь по свидетельству скелета. Например, возможности выдры (*Lutra*) действовать в водной среде вызывают удивление, но в скелете нет никаких следствий, которые указывают, что выдра столь проворна. Тогда с оговорками делается вывод о том, что *Platypterygius* могли бы быть менее эффективными по своим двигательным способностям, чем плезиозавры и мозазавры.

Мозазавры не появлялись до конца мела, а затем испытывали быстрое размножение. Видимо, в это время ихтиозавры были в эволюционном застое. Может быть, причину конечного вымирания ихтиозавров следовало бы поискать в потере адаптивной гибкости

во время, когда новый конкурент испытывал адаптивную радиацию. Хотя эта гипотеза может удовлетворительно объяснять конечное вымирание ихтиозавров, но исчезновение менее крупных длинноперых, которые столь успешно действовали в течение ранней юры (например, *stenopterygius quadriscissus*), остается неразрешенным. Можно представить себе, что для таких животных всегда имелась и имеется экологическая ниша, в настоящее время занятая дельфином (*Delphinoiden*). Может быть, *stenopterygius* существовали в течение мела, но проживали в обстановках, отличных от тех, которые занимали *platypterygius*, и исключались из записи окаменелостей. Некоторая параллель существует в верхнем лейасе; остатки широкоперых видимо отсутствуют, хотя они обнаруживаются в нижнелейасовых и верхнеюрских отложениях. Для разрешения этого вопроса нужно больше мелового материала.

### Литература

- 1 ANDREWS, C. W.  
1910 A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford clay. Part 1. London, Printed by Order of the Trustees of the British Museum. 205 pp.
- 2 BROILI, F.  
1907 Eine neuer *Ichthyosaurus* aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontographica*, vol. 54, pp. 139-162.
- 3 1931 *Miosauridae* von Timor. *Wet. Meded. Dienst Mijnb. Ned.-Oost-Indië*, no. 17, pp. 3-10.
- 4 HAUFF, B.  
1953 Das Holzmadenbuch. Ohringen, Verlag der Hohenlohe'schen Buchlandlung. 54 pp.
- 5 HUENE, F. VON  
1936 *Ichthyosaurierreste aus Timor*. *Zentbl. Minr. Geol. Paläont.*, abt. B. pp. 327-334.
- 6 HULKE, J. W.  
1873 Memorandum on some fossil vertebrate remains collected by the Swedish expeditions to Spitzbergen in 1864 and 1868. *Bih. K. Svenska VetenskAkad. Handl.*, n.s., band 1, no. 9, pp. 2-11.
- 7 KUHN, O.  
1946 Ein skelett von *Ichthyosaurus (Platypterygius) hercynicus* n. sp. aus dem Aptium von Gitter. *Ber. Naturf. Ges. Bamberg*, vol. 29, pp. 69-82.
- 8 LYDEKKER, R.  
1889 Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part 2. Containing the orders Ichthyopterygia and Sauropterygia. London, Printed by Order of the Trustees of the British Museum. 307 pp.
- 9 MCGOWAN, C.  
1969 The cranial morphology and interrelationships of the Lower Liassic ichthyosaurs. Ph. D. thesis, University of London. 493 pp.
- 10 1972 The distinction between latipinnate and longipinnate ichthyosaurs. *Life Sci. Occ. Pap.*, R. Ont. Mus., no. 20, pp. 1-12.
- 11 In  
press The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Geol.*
- 12 In  
press The systematics of Cretaceous ichthyosaurs: with particular reference to the material from North America. *Contr. Geol.*

- 14 MCWAE, J. R. II., P. E. PLAYFORD, A. W. LINDNER, B. F. GUNISTER and H. F. BAIME  
1958 The stratigraphy of Western Australia. Carlton, Victoria, Melbourne University Press on behalf of the Geological Society of Australia. 161 pp.
- 15 MERRIAM, J. C.  
1903 New Ichthyosauria from the Upper Triassic of California. Univ. Calif. Publs. Bull. Dep. Geol., vol. 3, no. 12, pp. 249-263.
- 19 1906 Preliminary note on a new marine reptile from the Middle Triassic of Nevada. Univ. Calif. Publs. Bull. Dep. Geol., vol. 5, no. 5, pp. 75-79.
- 15 1908 Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American forms. Mem. Univ. Calif., vol. 1, no. 1, pp. 1-196.
- 16 1910 The skull and dentition of a primitive ichthyosaurian from the Middle Triassic. Univ. Calif. Publs. Bull. Dep. Geol., vol. 5, no. 24, pp. 381-390.
- 17 MERRIAM, J. C. and H. C. BRYANT  
1911 Notes on the dentition of *Omphalosaurus*. Univ. Calif. Publs. Bull. Dep. Geol., vol. 6, no. 14, pp. 329-332.
- 18 NACE, R. L.  
1939 A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. Am. J. Sci., vol. 237, no. 9, pp. 673-686.
- 19 1941 A new ichthyosaur from the Late Cretaceous, northeast Wyoming. Am. J. Sci., vol. 239, no. 12, pp. 908-914.
- 20 POLLARD, J. E.  
1968 The gastric contents of an ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. Palaeontology, vol. 11, pt. 3, pp. 376-388.
- 21 ROMER, A. S.  
1966 Vertebrate Palaeontology. 3d. ed. Chicago, University of Chicago Press. 468 pp.
- 22 1968 An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. Contr. Geol. vol. 7, no. 1, pp. 27-41.
- 23 RUSCONI, C.  
1948 Ictiosaurios del Jurásico de Mendoza (Argentina). Revta. Mus. Hist. Nat. Mendoza, vol. 2, entregas 1-2, pp. 17-162.
- 24 TARLO, L. D.  
1958 The scapula of *Plicisaurus macromerus* Phillips. Palaeontology, vol. 1, pt. 3, pp. 193-199.
- 25 TEICHERT, C., and R. S. MATHIESON  
1944 Upper Cretaceous ichthyosaurian and plesiosaurian remains from Western Australia. Aust. J. Sci., vol. 6, no. 6, pp. 167-170.
- 26 UNDERWOOD, G.  
1970 The eye. In Gans, C. ed. Biology of the Reptilia. vol. 2. Morphology B. London. Academic press, pp. 1-97.
- 27 WIMAN, C.  
1910 Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergen. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 10, pp. 124-148.
- 28 1916 Notes on the marine Triassic reptile fauna of Spitzbergen. Univ. Calif. Publs. Bull. Dep. Geol., vol. 10, no. 5, pp. 63-73.
- 29 1929 Eine neue marine Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 22, no. 5, pp. 183-196.
- 30 1933 Über *Grippia longirostris*. Nova Acta R. Soc. Sci. Upsal., ser. 4, vol. 9, no. 4, pp. 1-19.