

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Зверьков Николай Геннадьевич

**ИХТИОЗАВРЫ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА
ПАНБОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ**

25.00.02 – Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва – 2021

Работа выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета
МГУ имени М.В. Ломоносова

- Научный руководитель** — **Кузнецова Татьяна Вячеславовна** – кандидат геолого-минералогических наук, доцент
- Официальные оппоненты** — **Шурыгин Борис Николаевич** – член-корр. РАН, доктор геолого-минералогических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения РАН», главный научный сотрудник лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя
- Скучас Павел Петрович** – доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», доцент по кафедре зоологии позвоночных биологического факультета
- Яхт-Языкова Елена Александровна** – доктор habilitованный в научной дисциплине - Науки о Земле (Польша), кандидат геолого-минералогических наук, Опольский университет, Институт биологии, профессор, зав. лаборатории палеобиологии кафедры биосистематики

Защита диссертации состоится «26» ноября 2021 г. в 14:30 на заседании диссертационного совета МГУ.04.04 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: **119991, Москва, Ленинские горы д. 1, МГУ имени М.В. Ломоносова, Геологический факультет, ауд. 415.**

E-mail: nvbadulina@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/392278519/>

Автореферат разослан «__» октября 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета МГУ 04.04,
кандидат геолого-минералогических
наук



Ю.А. Гатовский

ВВЕДЕНИЕ

Ихтиозавры (надотряд Ichthyopterygia Owen, 1860) – группа вторичноводных амниот, приспособившихся к жизни в воде, приняв рыбообразную форму тела, с преобразованием в плавники не только парных конечностей, но и хвоста. Появившись в начале триасового периода, ихтиозавры быстро распространились по всей планете и на протяжении большей части мезозойской эры являлись важными компонентами морских экосистем, выполняя роль хищников высоких трофических уровней (McGowan, Motani, 2003; Fischer et al., 2016; Motani et al., 2017). Ископаемая летопись ихтиозавров стратиграфически и географически неоднородна (Benson et al., 2010; Cleary et al., 2015): ихтиозавры поздней юры и раннего мела изучены хуже ранне- и среднеюрских, многие таксоны известны по единственным неполным скелетам, некоторые таксоны не подвергались ревизиям уже полтора столетия, тогда как ряд новых таксонов был выделен в последнее десятилетие без должного сравнения с ранее описанными.

Актуальность темы исследования. К настоящему времени накоплен значительный материал по позднеюрским и раннемеловым ихтиозаврам Западной Европы, европейской части России и арктических территорий, позволяющий на новом уровне провести ревизию и дополнительное изучение ихтиозавров, усовершенствовать таксон-признаковую матрицу для филогенетического анализа и оценить палеобиогеографические связи отдельных таксонов, а также перспективы применения группы для стратиграфии. Современные крупные морские позвоночные животные зачастую имеют обширные ареалы, охватывающие почти весь земной шар, и способны предпринимать значительные сезонные миграции (Boyd, 2004; Southwood, Avens, 2009; Luschi, 2013). По аналогии, а также с учетом данных о высоком метаболизме продвинутых ихтиозавров (Buffrénil, Mazin, 1990; Bernard et al., 2010; Houssaye et al., 2014, Lindgren et al., 2018), можно предположить, что ихтиозавры могли обладать широкими ареалами. В перспективе это может способствовать применению группы при корреляции отложений значительно удаленных друг от друга регионов мира, что особенно актуально для поздней юры и начала мела – временного интервала с чрезвычайно сильным провинциализмом фаун морских беспозвоночных.

Степень разработанности темы исследования. Долгое время считалось, что в поздней юре Северного полушария существовало всего три рода ихтиозавров: *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874, *Nannopterygius* Huene, 1922 и *Brachypterygius* Huene, 1922, причем последние два были известны по единичным находкам (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003). Типовые материалы по этим таксонам происходят из Англии, а находки из других регионов (включая несколько родов и видов, описанных отечественными исследователями в 1990-е гг.) западные исследователи пытались относить к английским родам *Ophthalmosaurus* и *Brachypterygius*, отмечая космополитизм и низкое таксономическое разнообразие позднеюрских ихтиозавров (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003; Maisch, 2010). В последние годы были описаны многочисленные новые роды и виды из Арктики и Европы (Maxwell, 2010; Druckenmiller et al., 2012; Roberts et al., 2014; Tyborowski, 2016; Delsett et al., 2017, 2019; Paparella et al., 2017; Ефимов и др., 2019; Jacobs, Martill, 2020). Новые работы существенно расширили знания о позднеюрских ихтиозаврах, в то время как вопрос относительно валидности и таксономического положения большинства родов и видов позднеюрских ихтиозавров из России оставался открытым. Помимо этого, с открытием многочисленных новых таксонов из разных регионов сформировались представления о провинциализме позднеюрских морских герпетофаун даже внутри Панбореальной палеобиогеографической надобласти (Roberts et

al., 2014; 2017). На настоящий момент специалистам не удалось выработать консенсуса в вопросах филогении, систематики и палеобиогеографии позднеюрских и меловых ихтиозавров. Более того, многие работы последних лет были больше сосредоточены на сравнительно-анатомических и филогенетических аспектах, принимая во внимание главным образом те материалы, которые были в распоряжении исследователей. В результате многие таксоны, описанные в XIX–XX вв., остались без должного внимания, а некоторые высказанные гипотезы плохо согласуются с современными представлениями о палеобиогеографии позднеюрской и раннемеловой эпох. Данная работа направлена на решение этих проблем, посредством описания новых находок и ревизии основных материалов по ихтиозаврам поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти.

Цель и задачи

Целью данной работы является *установление таксономического разнообразия, стратиграфического и географического распространения ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти, выявление их филогенетических связей и оценка возможностей стратиграфического применения*. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Ревизовать все ранее описанные таксоны ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти.
2. Описать новые материалы из Арктики, а также некоторые до сих пор не описанные исторические находки.
3. Установить таксономическое разнообразие ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти.
4. Обобщить сведения о стратиграфическом распределении ихтиозавров Панбореальной надобласти, включая уточнение стратиграфического положения исторических находок.
5. Уточнить филогенетические связи ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти.
6. Исходя из результатов таксономической ревизии, филогенетического анализа и данных по стратиграфическому распределению таксонов выявить связи морских герпетофаун в позднеюрское–раннемеловое время.
7. Оценить возможности применения ихтиозавров поздней юры – начала мела в стратиграфии.

Объект и предмет исследования – ихтиозавры поздней юры – начала мела Панбореальной палеобиогеографической надобласти, их таксономический состав, филогенетические связи, стратиграфическое и географическое распространение.

Фактический материал и методы исследования. Исследование основано на материалах, полученных автором в ходе полевых работ на архипелаге Земля Франца-Иосифа (далее по тексту – ЗФИ; 2015 г.) и на коллекциях российских и зарубежных музеев и институтов. В России были изучены коллекции одиннадцати учреждений: Государственного Геологического Музея им. В.И. Вернадского РАН (Москва), Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (Москва), Ульяновского областного краеведческого музея им. И.А. Гончарова (Ульяновск), Ундоровского палеонтологического музея (Ундоры, Ульяновская обл.), Краеведческого музея городского округа Сызрань (Сызрань, Самарская обл.), Саратовского областного музея краеведения (Саратов), Регионального музея землеведения Саратовского государственного

университета (Саратов), Пугачевского краеведческого музея им. К.И. Журавлева (Пугачев, Саратовская обл.), Геологического музея им. А.А. Штуkenберга Казанского университета (Казань), Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина (Самара) и Геологического музея им. А.А. Чернова института геологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар). За рубежом были изучены коллекции шести музеев: Музея естествознания при Университете Осло (Осло, Норвегия), Музея естественной истории (Лондон, Англия), Музея наук о Земле им. Седжвика (Кембридж, Англия), Музея естествознания при оксфордском университете (Оксфорд, Англия), Бристольского городского музея и картинной галереи (Бристоль, Англия) и Музея юрской морской жизни – коллекции С. Этчеса (Киммеридж, Англия).

Всего изучено 97 экземпляров, представленных полными или почти полными скелетами (8 экз.), значительными частями скелетов (20 экз.), ассоциациями костей (36 экз.) и изолированными скелетными элементами (33 экз.).

При препаровке материалов были использованы стандартные методики механической препаровки палеонтологических образцов. Фотосъемка проводилась при помощи фотокамеры Canon EOS 60D. Филогенетический анализ проводился в программе TNT 1.5 (Goloboff, Catalano, 2016). Для данного анализа была сформирована таксон-признаковая матрица, включающая 44 таксона и 134 признака. Анализ проводился с применением эвристического поиска с лимитом 10 000 деревьев и методом расщепления и воссоединения (TBR) со 100 деревьями, сохраняемыми за повтор.

Достоверность полученных результатов достигается проработкой большого объема ископаемого материала и его подробной фотодокументацией. Все морфологические описания подкреплены фотографиями соответствующих скелетных структур. В филогенетическом анализе определения состояний признаков сопровождаются иллюстрациями (Приложение 5), исключающими неоднозначные трактовки кодировок. Матрица для филогенетического анализа прилагается к работе (Приложение 5) – результаты анализа могут быть проверены независимым анализом этого набора данных. Основные результаты работы опубликованы в рецензируемых изданиях, входящих в базы данных WoS, Scopus, RSCI.

Личный вклад автора. Автором проведено изучение и описание (переописание) всех рассмотренных в работе таксонов (6 родов, 20 видов) хранящиеся в коллекциях семнадцати российских и зарубежных музеев и институтов (см. раздел «Материал и методы исследования»). Впервые такой объем материала по позднеюрским ихтиозаврам изучен одним исследователем. Автор лично изучал обнажения верхней юры и нижнего мела Подмосковья (полевые работы 2015–2017 гг.), Ульяновского и Самарского Поволжья (2015–2019 гг.), Республики Коми (2018 г.), архипелагов ЗФИ (2015 г.) и Шпицберген (2016 г.). На о. Бергхауз арх. ЗФИ автором были обнаружены остатки скелетов трех ихтиозавров, описанных в данной работе. Для филогенетического анализа автором ревизованы все ранее предложенные признаки и кодировки состояний признаков для таксонов, а также предложено 50 новых признаков. Автор установил, что многие роды и виды ихтиозавров имеют широкое географическое распространение. Обобщил и уточнил сведения о стратиграфическом распределении ихтиозавров поздней юры–начала мела Панбореальной надобласти, и предложил по ним новые стратиграфические подразделения (слои с фауной).

Научная новизна. Впервые изучен и обобщен весь доступный материал по ихтиозаврам поздней юры – начала мела из России, Англии и Норвегии. На видовом уровне ревизована система позднеюрских ихтиозавров Панбореальной надобласти.

Впервые в позднеюрских (оксфорд–кимеридж) и раннемеловых (берриас) отложениях Европейской России достоверно установлено присутствие ихтиозавров рода *Ophthalmosaurus*, что подтверждает высказанные ранее мнения о космополитности данного рода. Установлено, что роды *Arthropterygius* и *Nannopterygius*, считавшиеся одними из самых редких и плохо изученных, были широко распространены в поздней юре и начале мела. Роды *Palvennia*, *Janusaurus*, *Keilhauia* предложено рассматривать в качестве младших субъективных синонимов рода *Arthropterygius*. Роды *Paraophthalmosaurus* и *Yasykovia* предложено рассматривать в качестве младших субъективных синонимов рода *Nannopterygius*. Род *Arthropterygius* предложено рассматривать в объеме шести видов: *A. chrisorum* (типовой), *A. volgensis* comb. nov., *A. hoybergeri* comb. nov., *A. lundi* comb. nov., *A. thalassonotus* и новый неопубликованный вид из кимериджских глин Англии, описанный в работе как *Arthropterygius* sp. nov. «forma anglica». Род *Nannopterygius* предложено рассматривать в объеме пяти видов: *N. enthekiodon* (типовой), *N. savelyjeviensis* comb. nov., *N. yasykovi* comb. nov., *N. etchesi* comb. nov. и *N. borealis*. Роды *Brachypterygius* и *Grendelius* предложено рассматривать отдельно, при этом род *Brachypterygius* по монотипии, а род *Grendelius* в составе четырех видов: *G. mordax* (типовой), *G. pseudoscythicus* comb. nov., *G. zhuravlevi* comb. nov. и *G. alekseevi* comb. nov. Род *Otschevia* предлагается рассматривать в качестве младшего субъективного синонима рода *Grendelius*. Род *Undorosaurus* рассматривается в объеме пяти видов: *U. gorodischensis* (типовой), *U. nessovi*, *U. trautscholdi*, *U. kielanae* comb. nov. и ?*U. pleydelli* comb. nov. Роды *Cryptopterygius* и *Kazakhstanosaurus* предложено рассматривать в качестве младших синонимов рода *Undorosaurus*.

На основе изученных материалов разработана самая большая на настоящий момент таксон-признаковая матрица для анализа филогенетических связей позднеюрских и раннемеловых ихтиозавров (134 признака и 44 таксона), 50 признаков для анализа предложены впервые. По результатам анализа подтверждено разделение позднеюрских и раннемеловых ихтиозавров на два семейства *Ophthalmosauridae* и *Platypterygiidae*.

По результатам таксономической ревизии и филогенетического анализа продемонстрировано, что многие роды и виды ихтиозавров поздней юры – начала мела имели широкое географическое распространение. Это позволяет говорить о перспективах применения группы для стратиграфии по мере накопления данных.

Представители типично юрских родов *Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius* и *Nannopterygius* обнаружены в берриасском ярусе нижнего мела, что подчеркивает незначительность рубежа юрской и меловой систем в эволюционной истории ихтиозавров. Исходя из имеющихся данных, по ихтиозаврам поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти предложено два стратиграфических подразделения в ранге слоев с фауной.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные новые знания о таксономическом составе, филогенетических связях и географическом распространении позднеюрских ихтиозавров позволяют по-новому взглянуть на разнообразие и эволюцию ихтиозавров в поздней юре и начале мела. Эти новые данные следует учитывать при масштабных анализах динамики биоразнообразия в мезозое. Результаты данной работы могут также быть использованы в учебных курсах по палеозоологии позвоночных, палеобиогеографии и по эволюции сообществ, в обобщающих работах по ископаемым позвоночным, а также в научно-популярной литературе. Несмотря на то, что имеющиеся на настоящий момент данные по стратиграфическому распределению ихтиозавров не позволяют активно использовать группу в стратиграфических целях, новые представления

о широком распространении большинства таксонов демонстрируют перспективы группы для стратиграфии по мере накопления данных.

Основные защищаемые положения

1. По результатам ревизии ихтиозавры поздней юры и начала мела Панбореальной палеобиогеографической надобласти представлены шестью родами и двадцатью видами, из которых три вида новые и одиннадцать предложено рассматривать в новых комбинациях.
2. По результатам филогенетического анализа семейства *Platypterygiidae* и *Ophthalmosauridae* можно рассматривать в качестве валидных таксонов в составе группы без ранга *Ophthalmosauria*.
3. Большинство родов и некоторые виды ихтиозавров поздней юры и начала мела имеют субглобальное распространение.
4. В эволюции ихтиозавров на рубеже юрской и меловой систем не происходит ярких событий: типично позднеюрские роды *Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius* и *Nannopterygius* встречены в берриасском ярусе нижнего мела.
5. В пределах Панбореальной надобласти выделяются вспомогательные стратиграфические подразделения: «слои с *Grendelius*» (нижневолжский – низы средневолжского подъяруса) и «слои с *Undorosaurus gorodischensis*» (середина средневолжского – верхневолжский подъярус). Возможно выделение более дробных подразделений аналогичных биозонам, однако для этого требуются дополнительные находки.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 20 работ: 8 статей в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI, в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ, 1 глава в коллективной монографии и 11 тезисов и статей в материалах совещаний.

Основные результаты работы были доложены на 10 всероссийских и международных конференциях и совещаниях: годовичных собраниях секции палеонтологии МОИП (Москва, 2015, 2018, 2019 гг.); Всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2016, 2019 гг.); 27-й научной молодежной конференции «Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента» (Сыктывкар, 2018 г.); 5th International Palaeontological Congress (Париж, Франция, 2018 г.); The 62nd Annual Meeting of the Palaeontological Association (Бристоль, Великобритания, 2018 г.); XVII Conference of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (Брюссель, Бельгия, 2019 г.), Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора В.Г. Очева (Тольятти, 2021 г.).

Структура и объем работы. Работа изложена на 470 страницах и состоит из введения, восьми глав и заключения, а также приложения из пяти разделов общим объемом 91 страница. Работа содержит 30 текстовых рисунков и 57 фототаблиц. Библиографический список включает 314 источников, из которых 237 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю Т.В. Кузнецовой, И.С. Барскову и всем сотрудникам кафедры палеонтологии МГУ за поддержку в начале пути в науке. Автор благодарен сотрудникам многочисленных учреждений, где он изучал ископаемый материал: сотрудникам ГГМ им. В.И. Вернадского РАН (Москва), в особенности И.А. Стародубцевой; Т.В. Куражевой (ЦНИГР музей, Санкт-Петербург); М.Н.

Уразаевой (ГМ им. А.А. Штукенберга КФУ, Казань); Н.И. Сулеймановой и другим сотрудникам ПКМ им. К.И. Журавлева (Пугачев, Саратовская обл.), О.В. Бородиной, С.А. Стрюкову, Д.А. Кореповой (УКМ им. И.А. Гончарова, Ульяновск), В.М. Ефимову (до 2018 г. УПМ, Ульяновская обл.), Е.М. Первушову и А.С. Лашину (РМЗ СГУ, Саратов), Н.М. Пантеевой (СОМК, Саратов), Д.В. Варенову (СОИКМ им. П.В. Алабина, Самара), И.С. Астаховой, Л.Р. Ждановой (ГМ им. А.А. Чернова ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). При работе с зарубежными коллекциями помощь оказывали Й. Хурум, Л. Дельсетт, М. Кнутсен-Функе и Б. Функе (РМО, Норвегия); С. Чапман и З. Худжес (NHMUK, Лондон. Англия), М. Райли (CAMSМ, Кембридж, Англия), Х. Кетчум (OUMNH, Оксфорд, Англия), Д. Хатчинсон и А. Глэдстон (BRSMG, Бристоль, Англия), С. Этчес (MJML, Киммеридж, Англия).

Особую благодарность автор выражает М.А. Рогову и В.А. Захарову (ГИН РАН) за предоставленные данные и консультации по стратиграфии, а также поддержку во всех начинаниях и неоценимое содействие для участия автора в полевых работах на ЗФИ (2015 г.) и Шпицбергене (2016 г.). Автор признателен организаторам и участникам экспедиций на ЗФИ (В.А. Никишин, Н.Н. Соболев, Е.А. Кораго, Е.О. Петров, С.В. Юдин, П.В. Рекант, А.В. Шманык, П.О. Соболев, Н.Ю. Матушкин, Н.Е. Михальцов, Д.Е. Черепанов, В.Б. Ершова, А.В. Прокопьев), Шпицберген (Н.Н. Костева, М.Ю. Милославский и А.Н. Сироткин) и Тимано-Печорский регион (А.П. Ипполитов и Д.Н. Киселев).

Благодаря общению и плодотворному сотрудничеству с многочисленными коллегами, в особенности с М.С. Архангельским (СГТУ им. Ю.А. Гагарина, Саратов), И.М. Стеньшиным (Ундоровский палеонтологический музей), В.М. Ефимовым (ранее – УПМ, в наст. время независимый исследователь), П.А. Безносковым (ИГ Коми НЦ УрО РАН), Н.Е. Прилепской (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН), М.Л. Джейкобс (Портсмутский университет) и И.В. Съедугиным (независимый исследователь), удалось получить и/или улучшить результаты, изложенные в некоторых частях данной работы.

Отдельную благодарность хочется выразить своим родителям и жене за неоценимую помощь и поддержку во время написания работы.

Благодаря финансовой поддержке РФФИ (проект мол_а № 18-35-00221 «Позднеюрские и раннемеловые ихтиозавры России, их таксономический состав, филогенетические связи и палеобиогеографическое значение») автор имел возможность изучить все необходимые для работы российские и зарубежные коллекции.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА ПАНБОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ

Остатки ихтиозавров поздней юры – начала мела в России описывали, начиная с первой половины XIX в. Однако вплоть до 1990-х гг. был выделен только один таксон – *Ichthyosaurus volgensis* Kasansky, 1903 из средневожских отложений Самарского Поволжья. В конце 1990-х – начале 2000-х гг. благодаря работам В.М. Ефимова и М.С. Архангельского было описано 5 новых родов и 14 видов средне- и позднеюрских ихтиозавров из Поволжья и Подмоскovie (Ефимов, 1991, 1998, 1999а, б; Архангельский, 1997, 1998, 1999, 2001). Однако новые таксоны из России были скептически восприняты зарубежными специалистами, и все без исключения роды были сведены в синонимику к западноевропейским таксонам (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003). В последние годы исследование позднеюрских ихтиозавров России возобновилось, в том числе при участии автора – эти результаты составляют основу данной работы.

В Западной Европе активное изучение позднеюрских ихтиозавров началось раньше, чем в России: несколько новых родов и видов было описано в конце XIX – начале XX вв. (Hulke, 1871; Seeley, 1874; Lydekker, 1888; Boulenger, 1904; Huene, 1922) и позднее (McGowan, 1976). В последние годы проведены ревизии известных материалов и некоторые таксоны (роды *Brachypterygius* Huene, 1922 и *Grendelius* McGowan, 1976) предлагается считать синонимами (Moon, Kirton, 2016, 2018), однако с этими результатами не все согласны (Zverkov, Jacobs, 2021). В Норвегии активное изучение ихтиозавров верхней юры – низов мела арх. Шпицберген началось относительно недавно. Было выделено пять новых родов и видов: *Cryptopterygius kristiansenae*, *Palvennia hoybergeti*, *Janusaurus lundi* и *Keilhauia nui* (Druckemiller et al., 2012; Roberts et al., 2014; Delsett et al., 2017), однако без должного сравнения с уже известными таксонами из России и Арктической Канады (Russell, 1994; Maxwell, 2010), что послужило поводом для последующих ревизий (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019). Помимо исследований на Шпицбергене, за последние годы были описаны новые таксоны позднеюрских ихтиозавров из средневожских отложений Польши (Tyborowski, 2016) и западного Казахстана (Ефимов и др., 2019).

В данной главе также приведен обзор смены взглядов на филогенетические связи и систематику ихтиозавров.

ГЛАВА 2. СВЕДЕНИЯ ОБ ОТЛОЖЕНИЯХ, ИЗ КОТОРЫХ ПРОИСХОДИТ МАТЕРИАЛ

Приведена краткая характеристика отложений поздней юры – начала мела регионов, из которых происходит материал (Европейская Россия, арх. ЗФИ, арх. Шпицберген, Арктическая Канада, Англия). Детали по стратиграфии конкретных местонахождений и распределению находок в разрезах приведены в Приложении 1. Значительная часть изученных материалов представляет собой уже ставшие историческими сборы (конец XIX – XX вв.), для которых данные по геологии мест их сбора представлены весьма скудно, если вообще сохранились. В лучшем случае (и далеко не всегда) авторами находок фиксировались зоны по аммонитам и/или перечислялась сопутствующая фауна, по которой можно предположить примерное стратиграфическое положение материала (рис. 1). Иногда стратиграфическое положение материала в разрезе удается установить лишь по особенностям его сохранности, и анализу литологии, микрофауны и микрофлоры матрикса (Zverkov et al., 2015a, b). В некоторых случаях (например, голотипы *Arthropterygius chrisorum* и “*Otschevia*” *pseudoscythica*), указанные в описаниях стратиграфические привязки не соответствуют данным по стратиграфии местонахождений, из которых они происходят.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изученные коллекции. Для данной работы были изучены остатки ихтиозавров, хранящиеся в коллекциях одиннадцати российских и шести зарубежных (Англия, Норвегия) музеев и институтов (их список приведен в разделе «Фактический материал и методы исследования» выше). Свои сборы автор передал на хранение в ЦНИГР музей (Санкт-Петербург), где была сформирована коллекция № 13328. Всего было изучено 97 экземпляров, представленных полными или почти полными скелетами (8 экз.), частями скелетов (20 экз.), ассоциациями костей (36 экз.) и изолированными скелетными элементами (33 экз.). Их каталог приведен в Приложении 2. В России материал происходит

Система	Отдел	Ярус МСШ	Ярус бореальный	Подъярус	горизонт	ВЕП	Арктика, Север Сибири	Шпицберген	СВИТЫ	ЗФИ	Ар. Канада	Англия	серия/свита
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский	'Peregrinoceras albidum'	Tollia tolli	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Peregrinoceras albidum	Юрикий
						Surites tzikwinianus	Bojarkia mesezhnikowi					Bojarkia stenomphala	
						Surites spasskensis	'Surites analogus'					Lynnia icenii	
						Riasanites rjasanensis	Hectoroceras kochi					Hectoroceras kochi	
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский		Praetollia maynci	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Praetollia runctoni	Юрикий
						Volgidiscus singularis	Chetaites chetae					Volgidiscus lamplughii	
						Craspedites nodiger	Craspedites taimyrensis					Subcraspedites preplicomphalus	
						Garniericeras catenulatum	Craspedites okensis					Subcrasp. primitivus	
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский	Kachpurites fulgens	Praechetaites exoticus	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	?Paraceras oppressus	Юрикий
						Epivirgatites nikitini	Laugeites groenlandicus					Titanites anguiformis	
						Virgatites virgatus	Crendonites anguinus					Kerb. kerberus	
						Dorsoplanites panderi	Dorsoplanites maximum					Galbanites okusensis	
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский	Pseudovirgatites puschi	Dorsoplanites ilovaiskii	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Glaucolithes glaucolithus	Юрикий
						I. pseudoscythica	Pavlovina iatriensis					Progalbanites albanii	
						Illovaishya sokolovi	Pectinatites pectinatus					Virgatopavlovina fittoni	
						Illovaishya klimovi	Subdichotomoceras					Pavlovina rotunda	
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский	Aulacostephanus autissiodorensis	Eosphinctoceras	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Pavlovina pallasioides	Юрикий
						Aulacostephanus eudoxus	Oxydisceytes taimyrensis					Pectinatites pectinatus	
						Aulacostephanus mutabilis	Aulacostephanus eudoxus					Arkellites hudlestoni	
						Rasenia cymodoce	Aulacostephanus mutabilis					V. wheatleyensis	
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский	Pictonia baylei	Amoeboceras kitchini	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Virgatosphinctoides scitulus	Юрикий
						Amoeboceras rosenkrantzi	Rasenia borealis					Virgatosphinctoides elegans	
						Amoeboceras regulare	Pictonia involuta					Aulacostephanus autissiodorensis	
						Amoeboceras serratum	Plasmatites bauhini					Aulacostephanus eudoxus	
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский	Amoeboceras glosense	Amoeboceras glosense	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Aulacostephanus mutabilis	Юрикий
						Cardioceras tenuiserratum	Cardioceras tenuiserratum					Rasenia cymodoce	
						Cardioceras densiplicatum	Cardioceras densiplicatum					Pictonia baylei	
						Cardioceras cordatum	Cardioceras cordatum					Amoeboceras rosenkrantzi	
Юрская	Верхний	Меловая	Нижний	Берриасский	Рязанский	Quenstedtoceras mariae	Cardioceras gloriosum	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Юрикий	Amoeboceras regulare	Юрикий
							Cardioceras praecordatum					Amoeboceras serratum	
							C.obliteratum, C.scarbargense					Amoeboceras glosense	
												Cardioceras tenuiserratum	

Рис. 1. Корреляция отложений верхнего отдела юрской системы и низов меловой системы Восточно-Европейской платформы (ВЕП), Арктики и севера Сибири, и Англии на основе аммонитовых зон и их сопоставление с общей, региональной и местными стратиграфическими шкалами (по Захаров и др., 2005; Rogov, Zakharov, 2009; Рогов, 2010, 2017; Киселев и др., 2018; Rogov, 2020; Janssen et al., 2021). Серым цветом показано распространение находок ихтиозавров; светло-серым с неполной заливкой – интервалы с находками с неточной привязкой и интервалы с плохо диагностируемыми находками.

из ряда местонахождений в европейской части страны, включая находки из г. Москвы и Московской, Ульяновской, Самарской и Саратовской областей, Республики Коми и Ненецкого автономного округа, а также с арх. ЗФИ. В Норвегии материал происходит с арх. Шпицберген (главным образом с г. Янусфьеллет). В Англии материал происходит из множества местонахождений, рассредоточенных по графствам Дорсет, Уилтшир, Оксфордшир, Кембриджшир, Норфолк и Линкольншир.

Методы исследования. Часть материала была собрана и отпрепарирована автором лично. Использовались стандартные методики механической препаровки палеонтологических образцов. Фотосъемка материалов проводилась со штатива при помощи цифровой фотокамеры Canon EOS 60D со сменными объективами Canon EF 50mm f/2.5 Compact Macro и Canon EFS 18-55mm Macro 0.25m/0.8ft. Фотосъемка голотипа *Nannopterygius enthekiodon* в экспозиции Музея естественной истории (Лондон) проводилась дистанционно посредством прикрепления фотокамеры к рыболовной удочке и подсоединения ее к ноутбуку USB кабелем, с применением программного обеспечения Canon EOS Utility. Для подготовки иллюстраций и обработки фотографий применялась программа Adobe Photoshop CC 2019. Для работы с векторной графикой использовалась программа Corel DRAW 2019. Измерения элементов скелета проводились стандартным образом при помощи штангенциркуля и линейки (для крупных объектов).

Для филогенетического анализа была сформирована таксон-признаковая матрица, включающая 38 видов офтальмозаврий (а также шесть ранне- и среднеюрских таксонов в качестве аутгрупп) и 134 признака. Матрица формировалась в программе MESQUITE v.3.61 (Maddison, Maddison, 2019). Анализ проводился в программе TNT 1.5 (Goloboff, Catalano, 2016) с применением эвристического поиска (heuristic search = “traditional search” в TNT) с лимитом 10 000 деревьев и метода расщепления и воссоединения (tree bisection and reconnection, TBR) со 100 деревьями, сохраняемыми за повтор. Первый анализ был проведен без упорядоченных признаков, второй анализ – с некоторыми признаками, имеющими более двух состояний, отмеченными, как упорядоченные.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСТЕОЛОГИИ ИХТИОЗАВРОВ

В разделе дается характеристика строения скелета (череп, нижняя челюсть, зубы, позвоночный столб и ребра, аппендикулярный скелет) ихтиозавров группы *Ophthalmosauria* на примере типового рода *Ophthalmosaurus*.

ГЛАВА 5. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ

В главе приводится описание представителей двух семейств, шести родов и 20 видов ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти:

Семейство *Ophthalmosauridae* Baur, 1887

Род *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874

Ophthalmosaurus icenicus Seeley, 1874

Род *Arthropterygius* Maxwell, 2010

Arthropterygius chrisorum (Russell, 1994)

Arthropterygius hoybergeti (Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012)
comb. nov. *sensu* Zverkov et Prilepskaya, 2019

Arthropterygius lundi (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014) comb. nov.
sensu Zverkov et Prilepskaya, 2019

Arthropterygius volgensis (Kasansky, 1903) *sensu* Zverkov et Prilepskaya, 2019

Arthropterygius sp. nov. «forma anglica»

Род *Nannopterygius* von Huene, 1922

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871)

Nannopterygius etchesi (Jacobs et Martill, 2020) comb. nov.

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997) *sensu* Zverkov et Jacobs, 2021

Nannopterygius yasykovi (Efimov, 1999) *sensu* Zverkov et Jacobs, 2021

Nannopterygius borealis Zverkov et Jacobs, 2021

Семейство *Platypterygiidae* Bardet, 1995

Род *Brachypterygius* von Huene, 1922

Brachypterygius extremus (Boulenger, 1904) *sensu* Zverkov et al., 2015

Род *Grendelius* McGowan, 1976

Grendelius mordax McGowan, 1976

Grendelius pseudoscythicus (Efimov, 1998) *sensu* Zverkov et al., 2015

Grendelius zhuravlevi (Arkhangelsky, 1998) *sensu* Zverkov et al., 2015

Grendelius alekseevi (Arkhangelsky, 2001) *sensu* Zverkov et al., 2015

Род *Undorosaurus* Efimov, 1999

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 *sensu* Zverkov et Efimov, 2019

Undorosaurus nessovi Efimov, 1999 *sensu* Zverkov et Efimov, 2019

Undorosaurus trautscholdi Arkhangelsky et Zverkov, 2014

Undorosaurus kielanae (Tyborowski, 2016) *sensu* Zverkov et Efimov, 2019

?*Undorosaurus pleydelli* (Lydekker, 1890) comb. nov.

Реконструкции некоторых из вышеперечисленных видов приведены на рис. 2.

В рубриках «Замечания» при описании таксонов приводятся обоснования таксономических решений относительно синонимии ряда родов и видов.

ГЛАВА 6. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА ПАНБОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ

В результате филогенетического анализа набора данных без упорядоченных признаков получены 112 максимально парсимоничных дерева (МПД) длиной 416 шагов, с индексом консистентности (CI) = 0,373 и остаточным индексом (RI) = 0,665. Построенный на их основе строгий консенсус имеет длину 435 шагов, CI = 0,356, RI = 0,640, он достаточно хорошо разрешен, за исключением политомии наиболее продвинутых меловых ихтиозавров. Анализ набора данных с некоторыми признаками, отмеченными, как упорядоченные, дал 56 МПД длиной 419 шагов (CI = 0,370; RI = 0,669). Строгий консенсус (438 шагов; CI = 0,354; RI = 0,645) разрешен ненамного лучше, чем в предыдущем анализе, и топология остается аналогичной (рис. 3). Отличие от результатов первого анализа состоит в том, что *Gengasaurus* получен в качестве сестринского таксона к кладе, включающей *Arthropterygius* и *Nannopterygius*, а значения поддержек Бремера для *Ophthalmosauria*, *Ophthalmosauridae* и *Nannopterygius* spp. немного выше.

Полученная топология деревьев несколько отличается от результатов предыдущих работ автора (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019) и в значительной степени отличается от результатов других авторов, опубликованных в последние годы (Deltset et al., 2019; Campos et al., 2020). Результаты анализа подтверждают деление группы *Ophthalmosauria* на две клады: два семейства *Ophthalmosauridae* и *Platypterygiidae* либо,

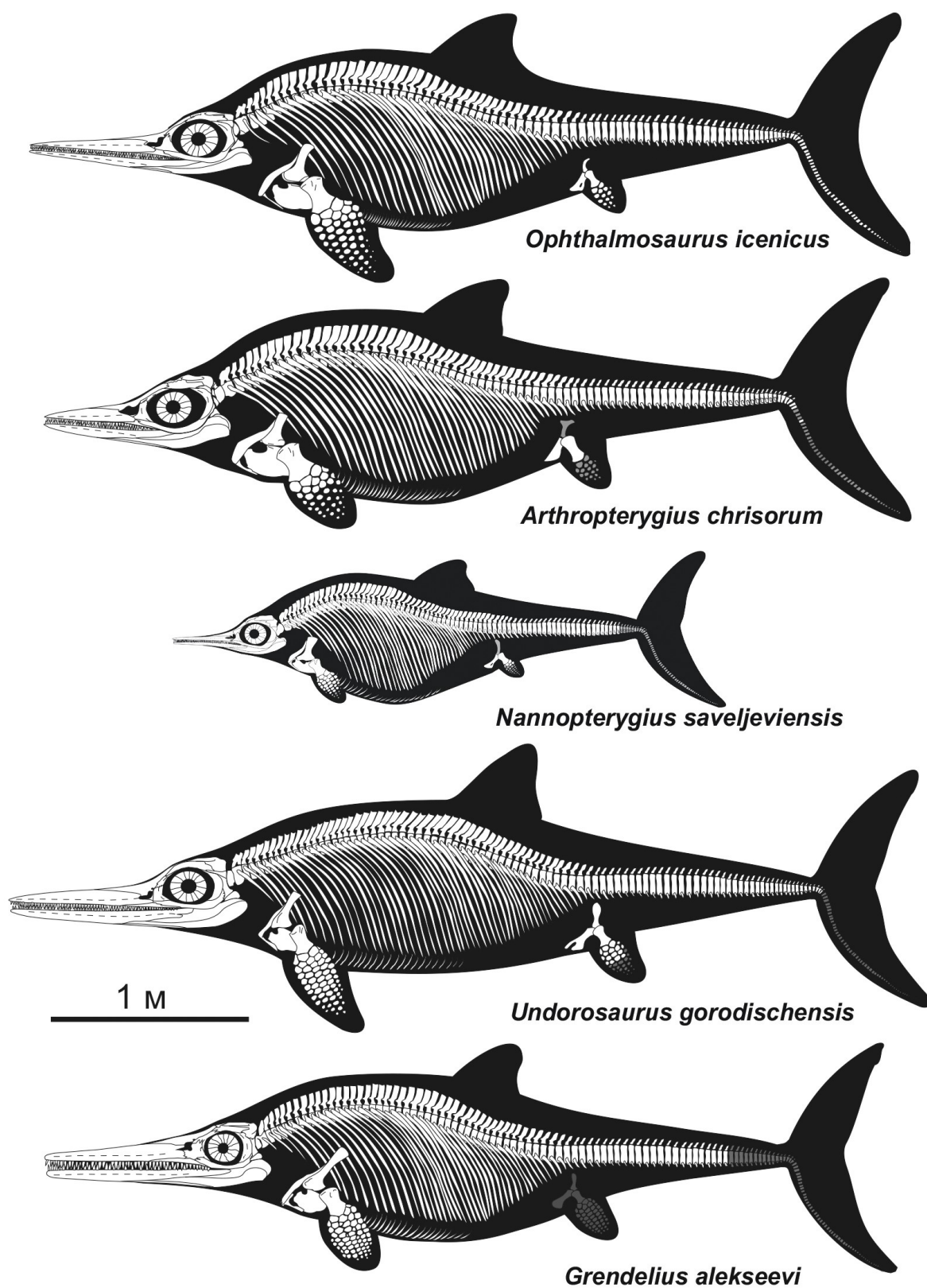


Рис. 2. Авторские реконструкции скелетов (вид сбоку) хорошо известных представителей родов ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной палеобиогеографической надобласти, описанных в данной работе. Серым цветом показаны элементы достоверно неизвестные для изображенных таксонов и близких им форм.

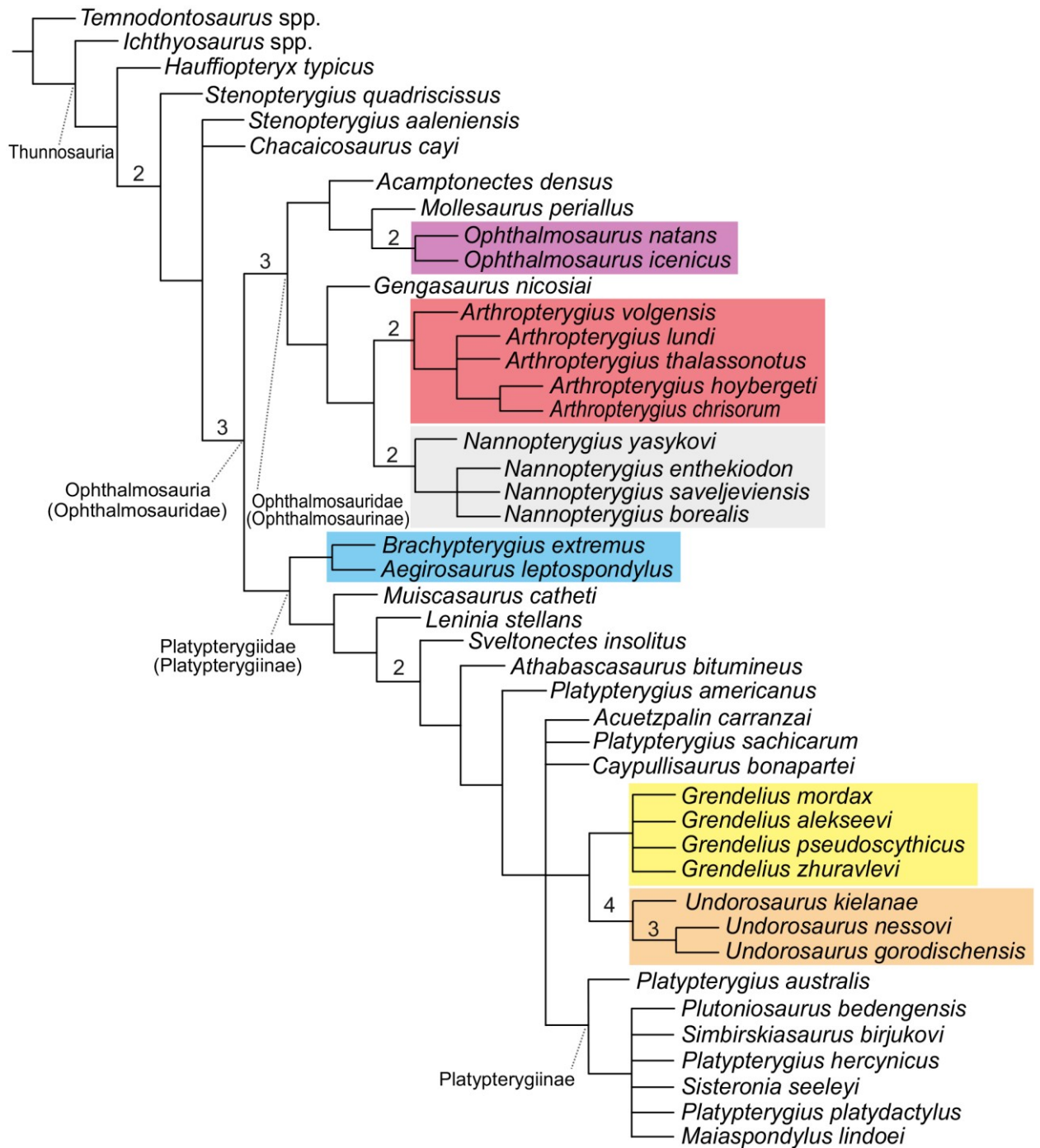


Рис. 3. Строгий консенсус 56 наиболее парсимоничных деревьев, полученных в результате анализа данных с некоторыми признаками, отмеченными, как упорядоченные (по Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 23). Цифры над узлами указывают значения поддержки Бремера (показаны значения >1). Названия клад указаны в таксономическом контексте данной работы, в скобках даны названия клад в их наиболее распространенном в настоящее время употреблении. Различными цветами выделены таксоны, рассматриваемые в данной работе.

альтернативно, два подсемейства Ophthalmosaurinae и Platypterygiinae в понимании Фишера с соавторами (Fischer et al., 2012).

Большинством современных исследователей семейство Ophthalmosauridae Baur, 1887 понимается как последний общий предок *Brachypterygius* и *Ophthalmosaurus* и все его потомки (McGowan, Motani, 2003; Ji et al., 2016). Это определение было впервые предложено Р. Мотани для клады «Ophthalmosauria», которую он посчитал соответствующей семейству Ophthalmosauridae (Motani, 1999). Немного другие варианты

определения этой группы были предложены В. Фишером с соавторами (Fischer et al., 2011) и Б. Муном (Moon, 2019). Все эти определения охватывают кладу, включающую практически все известные средне-позднеюрские и меловые таксоны ихтиозавров. Однако оригинальный диагноз семейства Ophthalmosauridae по Г. Бауру (Baur, 1887b, p. 20): «лучевая, локтевая и третья кость сочленяются с плечевой костью, зубы рудиментарные или отсутствуют», как и понимаемый Г. Бауром и другими исследователями прошлого века объем семейства (Baur, 1887a, b; Andrews, 1910; Appleby, 1956), хорошо характеризует только одну из клад в составе группы Ophthalmosauria (Ophthalmosauridae). Эту кладу В. Фишер с соавторами (Fischer et al., 2012) и некоторые другие исследователи рассматривают в качестве подсемейства Ophthalmosaurinae. В связи с этим автор данной работы считает нужным вернуться к изначальному пониманию семейства Ophthalmosauridae и считать его тождественным Ophthalmosaurinae *sensu* Fischer et al., 2012. В таком случае группу, которую сейчас принято рассматривать в качестве семейства Ophthalmosauridae, стоит рассматривать в качестве более высокоранговой группы – клады Ophthalmosauria Motani, 1999, сохранив ее изначальное филогенетическое определение. Вторая группа, входящая в состав Ophthalmosauria наряду с Ophthalmosauridae, рассматривалась Фишером с соавторами (Fischer et al., 2012) как подсемейство «Platypterygiinae Arkhangel'sky, 2001», однако авторство подсемейства Platypterygiinae принадлежит не М.С. Архангельскому, а Н. Барде, которая в 1995 году предложила для позднеюрских и меловых родов семейство Platypterygidae [*sic.*] (Bardet, 1995). Архангельский сам отметил это в своих более поздних работах (Архангельский, 2008; Архангельский др., 2008), как и тот факт, что семейство Platypterygiidae Bardet, 1995 имеет приоритет над Undorosauridae Efimov, 1999.

Из наиболее значимых результатов филогенетического анализа, представленного в данной работе, можно выделить следующие:

- Подтверждено разделение офталмозаврий на две крупные группы, что не подтверждалось результатами многих анализов последних лет (Maxwell et al., 2016; Paparella et al., 2017; Moon, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020).
- По результатам анализа, *Ophthalmosaurus icenicus* и *O. natans* формируют кладу, что позволяет говорить об избыточности восстановления рода *Baptanodon* для *O. natans*.
- Показано, что род *Arthropterygius* не является базальным представителем Ophthalmosauria и не относится к платиптеригидам, а формирует крупную группу в составе офталмозаврид, в которую входит большинство позднеюрских таксонов Арктического региона (*Palvennia hoybergeti*, *Janusaurus lundii*, *Keilhauia nui*).
- Новые данные по *Nannopterygius enthekiodon* позволили установить его филогенетическое положение внутри офталмозаврид и продемонстрировать, что формы, описанные в составе родов *Paraophthalmosaurus* и *Yasykovia*, являются ему сестринскими группами и их стоит рассматривать в составе рода *Nannopterygius*.
- Продemonстрировано, что на данный момент нет оснований считать роды *Brachypterygius* и *Grendelius* синонимами – их типовые виды занимают удаленные друг от друга положения внутри платиптеригид. *Brachypterygius extremus* формирует вместе с *Aegirosaurus leptospondylus* базальную для платиптеригид кладу. Вероятно, более полные находки для *B. extremus* позволят выявить схожесть данного таксона с *A. leptospondylus* не только в строении конечностей.

- Благодаря ревизии типовых материалов удалось существенно увеличить число закодированных признаков для *Undorosaurus gorodischensis* (до 90%). Таким образом, положение этого таксона стало более устойчивым. В отличие от предыдущих анализов (Roberts et al., 2014; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2016; Paparella et al., 2017; Delsett et al., 2017), *Undorosaurus gorodischensis* (= *Cryptoptygius kristiansenae*) не состоит в близких отношениях с офтальмосауридами, а располагается внутри платиптеригий как сестринский таксон к наиболее продвинутым меловым платиптеригидам, что подтверждает предположение, высказанное В.М. Ефимовым (1999б) о происхождении от него рода *Platyptygius*.

ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА

В данной главе проведен обзор распространения ихтиозавров поздней юры – начала мела с учетом проведенной в работе таксономической ревизии и результатов филогенетического анализа, а также данных по распространению беспозвоночных и других групп морских рептилий (Arkhangelsky et al., 2020). В эволюционной истории ихтиозавров группы Ophthalmosauria с середины юрского и до начала мелового периода (включительно) можно выделить три этапа:

1. келловейский – оксфордский века. Повсеместное доминирование рода *Ophthalmosaurus*;
2. кимериджский век – фаза *D. panderi* середины волжского века (рис. 4). Появление ряда новых родов и видов, доминирование *Arthroptygius*, *Nannopterygius* и *Grendelius*;
3. фаза *V. virgatus* волжского века – берриасский век (рис. 4). Частичная смена таксономического состава, исчезновение рода *Grendelius* и появление новых видов *Nannopterygius* и *Undorosaurus*, доминирование *Nannopterygius*, *Arthroptygius* и *Undorosaurus*.

Необходимо учитывать, что находок ихтиозавров конца юры – начала мела во всем мире все еще немного, и изложенные в данной главе предположения могут быть пересмотрены с появлением новых данных. Однако уже сейчас очевидно, что многие таксоны были очень широко распространены: большинство родов известны как минимум из Англии и Европейской России, а роды *Ophthalmosaurus* и *Arthroptygius* встречены не только в Северном, но и в Южном полушарии (рис. 4). Вероятно, что при дальнейшем сборе материала и тщательной фиксации данных о стратиграфическом положении находок, будет возможно привлечь ихтиозавров для целей биостратиграфии в глобальных масштабах.

ГЛАВА 8. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА

Ихтиозавры на рубеже юры и мела. Пионеры исследований массовых вымираний Д. Рауп и Дж. Сепкоски полагали, что на границе юры и мела происходит одно из крупных вымираний (Raup, Sepkoski, 1984), которое позднее разными авторами предполагалось и для морских рептилий, включая ихтиозавров (Bakker, 1993; Bardet, 1994, 1995; Sander, 2000; Benson et al., 2010; Benson, Druckenmiller, 2014). Эти взгляды подверглись пересмотру лишь относительно недавно благодаря работам В. Фишера с соавторами (Fischer et al., 2011a, b, 2012, 2013), которые описали новые раннемеловые таксоны и предположили, что несколько эволюционных линий ихтиозавров пересекли границу юры и мела, которая, по их мнению,

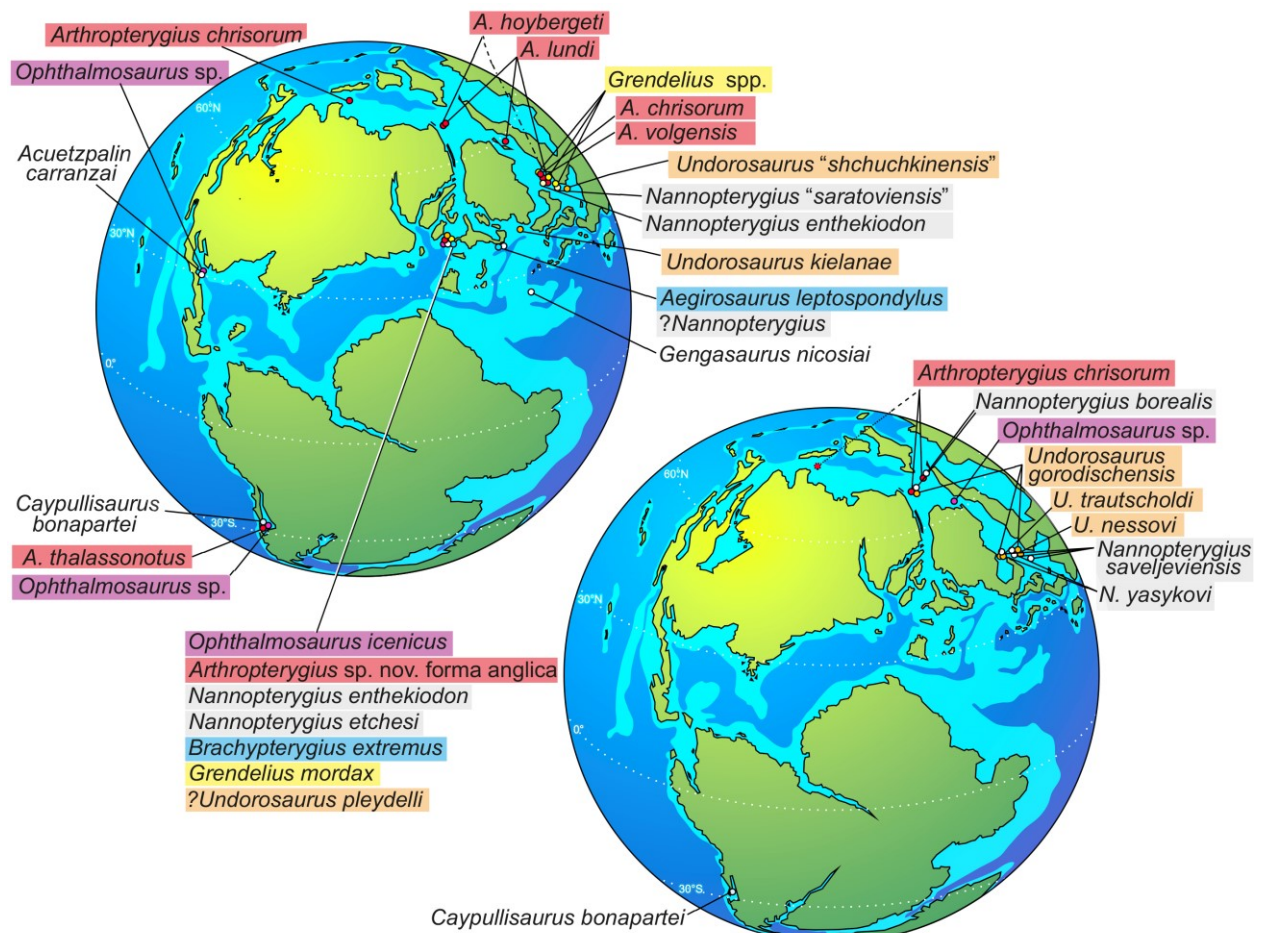


Рис. 4. Особенности географического распространения ихтиозавров в кимериджском веке – фазе *D. panderi* середины волжского века (слева) и с фазы *V. virgatus* середины волжского века по берриаский век включительно (справа) (по Zverkov, Prilepskaya, 2019, с изменениями). Цветами выделены различные роды с широким распространением, см. филогенетическую схему (рис. 3). Палеогеографическая реконструкция по Р. Блэйки с изменениями (Blakey, 2011).

не являлась значимым рубежом в эволюционной истории группы. Важно отметить, что в целом ископаемая летопись морских рептилий, включая ихтиозавров, крайне неполна с конца поздней юры (титонский/волжский века) и в начале раннего мела (берриаский–барремский века) (Fischer et al., 2011a, 2012; Zverkov et al., 2018). До недавнего времени из берриасского и валанжинского ярусов нижнего мела не было известно практически никаких находок остатков ихтиозавров. Таким образом, гипотетическое вымирание на этом рубеже могло быть следствием неполноты данных.

Важным результатом данной диссертационной работы является обнаружение свидетельств присутствия представителей трех типично юрских родов офтальмосаврий (*Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius* и *Nannopterygius*) в берриасском ярусе нижнего мела (Zverkov et al., 2015a; Zverkov, Prilepskaya, 2019; Zverkov, Jacobs, 2021). Фактически, исходя из данных по стратиграфическому распространению ихтиозавров, в их эволюционной истории на рубеже титонского и берриасского (как и волжского и рязанского) веков не происходит каких-либо ярких событий, что характерно и для беспозвоночных (Rogov et al., 2010; Rogov, 2013). Резкая смена таксономического состава ихтиозавров наблюдается лишь в готеривском веке, тогда как находки ихтиозавров из валанжинского яруса до сих пор чрезвычайно редки.

Стратиграфические подразделения по ихтиозаврам. Вопросы относительно возможности стратиграфического применения позднеюрских и раннемеловых ихтиозавров поднимались в диссертационных работах В.М. Ефимова (1998) и М.С. Архангельского (1998). Ефимов не стал предлагать какие-либо стратиграфические подразделения, тогда как Архангельский предложил два подразделения, которые были опубликованы в работе Е.М. Первушова, М.С. Архангельского и А.В. Иванова (1999). Этими авторами было предложено выделять для Ульяновского, Самарского и Саратовского Поволжья два вспомогательных стратиграфических подразделения: «слои с *Otschevia*» для верхов нижневолжского (зона *Ilowayskia pseudoscythica*) – низов средневолжского (зона *Dorsoplanites panderi*) подъярусов и «слои с *Paraophthalmosaurus*» от зоны *Virgatites virgatus* средневолжского подъяруса и до зоны *Craspedites subditus* (= зона *Garniericeras catenulatum*) верхневолжского подъяруса.

В результате систематической ревизии, представленной в данной работе, оба рода, по которым Е.М. Первушовым с соавторами (1999) выделены слои, признаны младшими синонимами других родов: род *Otschevia* – младший субъективный синоним рода *Grendelius* (Zverkov et al., 2015), *Paraophthalmosaurus* – младший субъективный синоним рода *Nannopterygius* (Zverkov, Jacobs, 2021). Роды *Grendelius* и *Nannopterygius* характеризуются более широким географическим и стратиграфическим распространением по сравнению с родами «*Otschevia*» и «*Paraophthalmosaurus*». Однако достоверные остатки представителей рода *Grendelius* известны только из нижневолжского подъяруса и низов средневолжского подъяруса (рис. 5), что подтверждает идею, высказанную Первушовым с соавторами (Первушов и др., 1999), относительно стратиграфической значимости рода и позволяет говорить о возможности использования одного из предложенных ими стратиграфических подразделений в измененном виде, как «слои с *Grendelius*».

Если рассматривать распространение ихтиозавров Панбореальной надобласти на родовом уровне, другие роды дают довольно широкие интервалы, охватывающие кимериджский и волжский ярусы, а для родов *Arthropterygius* и *Nannopterygius* еще и берриасский ярус нижнего мела (рис. 5). В то же время некоторые их виды, исходя из имеющихся данных, имеют ограниченное стратиграфическое и широкое географическое распространение. Например, находки *Nannopterygius enthekiodon* известны из верхнекимериджского–нижневолжского подъярусов Англии и из верхней части верхнекимериджского подъяруса Европейской России; остатки *Arthropterygius lundi* известны из верхов нижневолжского яруса арх. Шпицберген и низов средневолжского яруса Поволжья и Тимано-Печорского региона (Zverkov, Prilepskaya, 2019); достоверные представители *Undorosaurus gorodischensis* известны из зон *V. virgatus* – *G. catenulatum* Поволжья и зоны *C. anguinus* Шпицбергена (Zverkov, Efimov, 2019). Из этих таксонов не перекрывается со «слоями с *Grendelius*» только распространение *Undorosaurus gorodischensis*. В связи с этим автору данной работы представляется возможным выделить выше «слоев с *Grendelius*», «слои с *Undorosaurus gorodischensis*» (рис. 5).

Вызывают интерес продолжительные интервалы существования некоторых таксонов, в особенности рода *Ophthalmosaurus* – с келловейского яруса средней юры по берриасский ярус нижнего мела (рис. 5). По всей видимости, космополитизм ихтиозавров имеет двойное значение для применения группы в стратиграфии: с одной стороны, широкое распространение позволяет ожидать находки представителей одного таксона в разных частях света, с другой стороны – такие крупные и мобильные животные, приспособленные к жизни вдали от берега, могли в гораздо меньшей степени, чем беспозвоночные, подвергаться влиянию факторов внешней среды. При возникновении неблагоприятных

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе выполнения диссертационной работы были ревизованы практически все известные и доступные для изучения материалы по ранее описанным таксонам ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной палеобиогеографической надобласти, а также изучены дополнительные материалы в фондовых коллекциях 11 российских и 6 зарубежных музеев и институтов; описаны материалы, найденные автором во время экспедиции на Землю Франца-Иосифа в 2015 г.

Изученные материалы позволили установить, что ихтиозавры поздней юры и начала мела Панбореальной надобласти представлены шестью родами и двадцатью видами:

1. Род *Ophthalmosaurus* представлен в оксфордско–кимериджских отложениях Европейской России и в кимериджских отложениях Англии видом *O. icenicus*, который характерен главным образом для среднеюрского келловейского яруса Англии. В верхневолжско–берриасских отложениях севера Европейской России обнаружен неопределимый до вида представитель рода *Ophthalmosaurus*.
2. Род *Arthropterygius* по результатам ревизии принимается в объеме шести видов: *A. chrisorum* (типовой), *A. volgensis* comb. nov., *A. hoybergeri* comb. nov., *A. lundi* comb. nov., *A. thalassonotus* и новый вид из кимериджских глин Англии, описанный в данной работе как *Arthropterygius* sp. nov. forma anglica. В средневолжских отложениях Поволжья и в верхневолжско–берриасских отложениях арх. ЗФИ и арх. Шпицберген присутствуют ихтиозавры *Arthropterygius chrisorum*, известные прежде только из верхней юры Арктической Канады (по уточненным данным из волжского яруса). Три рода ихтиозавров из нижневолжских–берриасских отложений арх. Шпицберген (*Palvennia*, *Janusaurus* и *Keilhauia*) рассматриваются как младшие субъективные синонимы рода *Arthropterygius*. *Keilhauia nui* – nomen dubium (*Arthropterygius* sp. juv. cf. *A. chrisorum*). *Palvennia hoybergeri* и *Janusaurus lundi* предлагается рассматривать как валидные виды в составе рода *Arthropterygius*. “*Ichthyosaurus*” *volgensis* из средневолжских отложений Поволжья – валидный вид рода *Arthropterygius*.
3. Род *Nannopterygius*, считавшийся одним из самых редких и плохо изученных, был широко распространен в поздней юре и начале мела Панбореальной надобласти. По результатам ревизии данный род принимается в объеме пяти видов: *N. enthekiodon* (типовой), *N. saveljeviensis* comb. nov., *N. yasykovi* comb. nov., *N. etchesi* comb. nov. и *N. borealis*. Роды *Paraophthalmosaurus* и *Yasykovia* из Европейской России и род *Thalassodraco* из Англии рассматриваются в качестве младших субъективных синонимов рода *Nannopterygius*.
4. Роды *Brachypterygius* и *Grendelius* не следует считать синонимами, при этом род *Brachypterygius* предлагается рассматривать по монотипии – *B. extremus*.
5. Род *Grendelius* предлагается рассматривать в составе четырех видов: *G. mordax* (типовой), *G. pseudoscythicus* comb. nov., *G. zhuravlevi* comb. nov. и *G. alekseevi* comb. nov. Род *Otschevia* предлагается рассматривать в качестве младшего субъективного синонима рода *Grendelius*.
6. Род *Undorosaurus* предлагается рассматривать в объеме пяти видов: *U. gorodischensis* (типовой), *U. nessovi*, *U. trautscholdi*, *U. kielanae* comb. nov. и ?*U. pleydelli* comb. nov. Роды *Cryopterygius* и *Kazakhstanosaurus* предлагается рассматривать в качестве младших синонимов рода *Undorosaurus*. Удалось подтвердить валидность двух из трех видов, выделенных В.М. Ефимовым в составе рода *Undorosaurus*: *U.*

gorodischensis и *U. nessovi*. Третий вид, *U. khorlovensis*, предлагается рассматривать как младший субъективный синоним *U. gorodischensis*. Синонимия *Cryptopterygius kristiansenae* и *Undorosaurus gorodischensis* позволяет говорить о присутствии *U. gorodischensis* как в Среднерусском море, так и в бореальных морях, указывая на связь герпетофаун этих акваторий в фазы *Virgatites virgatus* – *Epivirgatites nikitini*.

По результатам филогенетического анализа расширенного набора данных (44 таксона и 134 признака, 50 из которых новые) предложена новая филогенетическая гипотеза для средне-позднеюрских и меловых ихтиозавров: они формируют кладу *Ophthalmosauria* рангом выше семейства; в составе этой клады выделяются две крупных группы, которые предлагается рассматривать в ранге семейств – *Ophthalmosauridae* и *Platypterygiidae*. Семейство *Ophthalmosauridae* Baur, 1887 включает все виды более родственные *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874, чем *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946; семейство *Platypterygiidae* включает все виды более родственные *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946, чем *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874. Новая филогенетическая гипотеза отличается от опубликованных прежде по ряду аспектов, наиболее важные из которых: *Nannopterygius* и *Arthropterygius* входят в состав *Ophthalmosauridae*; *Brachypterygius* является базальным представителем *Platypterygiidae*; *Undorosaurus* входит в состав *Platypterygiidae* и, вместе с *Grendelius*, формирует кладу, сестринскую к группе, включающей наиболее молодые меловые таксоны.

Установлено, что большинство родов ихтиозавров поздней юры – начала мела были широко распространены географически. Новые данные о географическом распространении представителей родов *Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius*, *Nannopterygius*, *Grendelius*, и *Undorosaurus* указывают на связи между бассейнами Западной Европы, Среднерусским морем и арктическими бассейнами в поздней юре и начале мела. Представители родов *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius* известны также из позднеюрских отложений Южной Америки, то есть эти роды имели глобальное распространение.

Остатки представителей типично позднеюрских родов *Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius* и *Nannopterygius* встречены в отложениях берриасского возраста (низы мела) высоких широт, в то время как таксоны, характерные для более молодых меловых интервалов (такие как *Platypterygius*), из берриасского яруса неизвестны. Это позволяет утверждать, что в эволюции ихтиозавров на рубеже юрской и меловой систем не происходит ярых событий.

Результаты таксономической ревизии указывают на потенциал в применении позднеюрских ихтиозавров для масштабных корреляций, хотя и с низкой разрешающей способностью. В пределах Панбореальной надобласти подтверждены предложенные ранее идеи о возможности выделения стратиграфического подразделения по ихтиозаврам: «слои с *Grendelius*» (нижневолжский подъярус – низы средневолжского подъяруса). Предложено подразделение «слои с *Undorosaurus gorodischensis*» (середина средневолжского подъяруса – верхневолжский подъярус). По видам родов *Arthropterygius*, *Nannopterygius*, *Grendelius* и *Undorosaurus* представляется возможным выделение более дробных подразделений, однако для этого требуются новые находки с точными стратиграфическими привязками.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также в изданиях,
рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ
по специальности 25.00.02

1. *Arkhangelsky M.S., Zverkov N.G.* On a new ichthyosaur of the genus *Undorosaurus* // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2014. Vol. 318. P. 187–196. (0,90 п.л. / вклад автора 50%) Импакт-фактор РИНЦ – 0,789
2. *Zverkov N.G., Arkhangelsky M.S., Pardo Pérez J.M., Beznosov P.A.* On the Upper Jurassic ichthyosaur remains from the Russian North // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2015a. Vol. 319. P. 81–97. (1,15 п.л. / вклад автора 70%) Импакт-фактор РИНЦ – 0,789
3. *Zverkov N.G., Arkhangelsky M.S., Stenshin I.M.* A review of Russian Upper Jurassic ichthyosaurs with an intermedium/humeral contact. Reassessing *Grendelius* McGowan, 1976 // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2015b. Vol. 319. P. 558–588. (2,49 п.л. / вклад автора 70%) Импакт-фактор РИНЦ – 0,789
4. *Архангельский М.С., Зверьков Н.Г., Спаская О.С., Евграфов А.В.* О первой достоверной находке остатков ихтиозавра *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley в оксфордско-кимериджских отложениях Европейской России // Палеонтологический журнал. 2018. № 1. С. 45–52. (0,8 п.л. / вклад автора 40%) Импакт-фактор WoS – 0,73.
5. *Zverkov N.G., Prilepskaya N.E.* A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic—earliest Cretaceous of the Boreal Realm // PeerJ. 2019. No 7. e6799. DOI:10.7717/peerj.6799 (4,79 п.л. / вклад автора 80%) Импакт-фактор WoS – 2,984.
6. *Zverkov N.G., Efimov V.M.* Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm // Journal of Systematic Palaeontology. 2019. Vol. 17. No 14. P. 1183–1213. DOI:10.1080/14772019.2018.1515793 (2,92 п.л. / вклад автора 90%) Импакт-фактор WoS – 2,566
7. *Arkhangelsky M.S., Zverkov N.G., Rogov M.A., Stenshin I.M., Baykina E.M.* Colymbosaurines from the Upper Jurassic of European Russia and their implication for paleobiogeography of marine reptiles // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. 2020. Vol. 100. P. 197–218. DOI: 10.1007/s12549-019-00397-0. (2,06 п.л. / вклад автора 40%) Импакт-фактор WoS – 1,406
8. *Zverkov N.G., Jacobs M.L.* Revision of *Nannopterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae): reappraisal of the ‘inaccessible’ holotype resolves a taxonomic tangle and reveals an obscure ophthalmosaurid lineage with a wide distribution // Zoological Journal of the Linnean Society. 2021. Vol. 191. P. 228–275. DOI:10.1093/zoolinnean/zlaa028 (4,55 п.л. / вклад автора 80%) Импакт-фактор WoS – 3,286.

Иные публикации

Глава в коллективной монографии

9. *Зверьков Н.Г., Шмаков А.С., Архангельский М.С.* Юрские морские рептилии Москвы и Подмосковья // Труды Геологического института РАН. Вып. 615. 2017. С. 230–261. (2,34 п.л. / вклад автора 80%)

Тезисы докладов

10. *Зверьков Н.Г., Архангельский М.С., Пардо Перез Дж.М., Безносков П.А.* Ихтиозавры Русского Севера и предполагаемые пути распространения позднеюрских ихтиозавров // Палеострат-2015. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. общ. при РАН. Москва, 26 – 28 января 2015 г. Тезисы докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: Изд-во ПИН РАН, 2015. С. 38. (0,065 п.л. / вклад автора 70%)

11. **Зверьков Н.Г., Архангельский М.С., Стеньшин И.М.** Пересмотр статуса рода *Grendelius* McGowan, 1976 (Reptilia: Ichthyosauria) // Палеострат-2015. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. общ. при РАН. Москва, 26 – 28 января 2015 г. Тезисы докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: Изд-во ПИН РАН, 2015. С. 38–39. (0,058 п.л. / вклад автора 70%)
12. **Зверьков Н.Г.** Филогенетические и палеогеографические связи позднеюрских ихтиозавров (Reptilia: Ichthyosauria) // XIII всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов, Палеонтологический институт РАН, Москва, Профсоюзная ул., 123, Россия, 10–12 октября 2016. С. 12. (0,097 п.л. / вклад автора 100%)
13. **Зверьков Н. Г., Архангельский М. С.** Новые находки остатков морских рептилий в верхней юре Поволжья и их палеобиогеографическое значение // Палеострат-2018. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. общ. при РАН. Москва, 29–31 января 2018 г. Тезисы докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: Изд-во ПИН РАН, 2018. С. 33. (0,051 п.л. / вклад автора 70%)
14. **Zverkov N., Efimov V.** 2018. Reassessment of *Undorosaurus* Efimov, 1999, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm // 5th International Palaeontological Congress. Abstract book. Paris. 2018. P. 78. (0,039 п.л. / вклад автора 90%)
15. **Зверьков Н.Г.** Роль Мезенско-Печорского пролива в становлении герпетофауны Среднерусского моря // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента: Материалы 27-й научной конференции. Сыктывкар: Геопринт, 2018. С. 54–57. (0,191 п.л. / вклад автора 100%)
16. **Zverkov N.** New data on *Arthropterygius* Maxwell, 2010 shows that it is not rare, but a most abundant ichthyosaur genus of the Late Jurassic and earliest Cretaceous. The 62nd Annual Meeting of the Palaeontological Association. University of Bristol, UK, 14–17 December 2018. P. 116. (0,043 п.л. / вклад автора 100%)
17. **Зверьков Н. Г.** Новые данные о строении скелета ихтиозавров *Undorosaurus* и *Arthropterygius* ставят под сомнение валидность всех родов юрских ихтиозавров Шпицбергена // Палеострат-2019. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. общ. при РАН. Москва, 28 – 30 января 2019 г. Тезисы докл. / Ред. А.С. Алексеев, В.М. Назарова. М.: Изд-во ПИН РАН, 2019. С. 29. (0,073 п.л. / вклад автора 100%)
18. **Zverkov N.G.** Fishing for an ichthyosaur: reassessment of the “inaccessible” holotype of Late Jurassic *Nannopterygius enthekiodon* helps to resolve a long-standing taxonomic tangle // Program and abstracts XVII Conference of the EAVP – Brussels, Belgium 2–6 July 2019. P. 138. (0,057 п.л. / вклад автора 100%)
19. **Зверьков Н.Г.** Ревизия музейных коллекций позднеюрских ихтиозавров Англии: таксономическое разнообразие скрыто в изолированных костях // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов шестнадцатой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Профсоюзная ул., 123, Россия, 14–16 октября 2019. С. 12. (0,064 п.л. / вклад автора 100%)
20. **Зверьков Н.Г.** О возможности применения ихтиозавров в стратиграфии // Васильев А.В., Новиков И.В., Иванов А.В., Мороз В.П., Файзулин А.И. (ред.) Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора В. Г. Очева. Москва – Самара – Тольятти: ПИН РАН – Институт географии РАН – СамГТУ – ИЭВБ РАН - филиал СамНЦ РАН, 2021. С. 18–21. (0,326 п.л. / вклад автора 100%)

Подписано в печать _____

Формат 60х90 1/16

Бумага офсетная. Печать цифровая.

Объем: усл. печ. л. 1,5

Тираж 100 экз. Заказ № _____

Отдел полиграфии Научной библиотеки МГУ им. М.В. Ломоносова
119192 Москва, Ломоносовский проспект 27