

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи



Зверьков Николай Геннадьевич

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

25.00.02 Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Научный руководитель:

кандидат геолого-минералогических наук, доцент

Кузнецова Татьяна Вячеславовна

Москва – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА ПАНБОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ.....	15
1.1. История изучения ихтиозавров поздней юры – начала мела в России	15
1.2. Изучение ихтиозавров поздней юры – начала мела в Европейских странах.....	18
1.2.1. Англия.....	18
1.2.2. Франция.....	21
1.2.3. Открытия последних лет в Норвегии и других странах.....	22
1.3. История изучения ихтиозавров поздней юры – начала мела в Северной Америке..	24
1.4. Обзор смены взглядов на филогенетические связи и систематику ихтиозавров	25
ГЛАВА 2. СВЕДЕНИЯ ОБ ОТЛОЖЕНИЯХ, ИЗ КОТОРЫХ ПРОИСХОДИТ МАТЕРИАЛ.	35
2.1. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы европейской части России	35
2.2. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Земли Франца-Иосифа	41
2.3. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Шпицбергена	43
2.4. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Арктической Канады.....	44
2.5. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Англии	44
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	47
3.1. Изученные коллекции	47
3.2. Методы исследования.....	50
3.2.1. Обработка материала и подготовка иллюстраций	50
3.2.2. Терминология	50
3.2.3. Измерения.....	51
3.2.4. Филогенетический анализ.....	51
ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСТЕОЛОГИИ ИХТИОЗАВРОВ.....	54
4.1. Череп, нижняя челюсть, зубы.....	54
4.2. Позвоночный столб и ребра	59
4.3. Аппендикулярный скелет	62
ГЛАВА 5. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ.....	66
5.1. Семейство <i>Ophthalmosauridae</i> Baur, 1887	67
5.1.1. Род <i>Ophthalmosaurus</i> Seeley, 1874	69
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i> Seeley, 1874	72
<i>Ophthalmosaurus</i> sp. indet. cf. <i>O. icenicus</i>	78
5.1.2. Род <i>Arthropterygius</i> Maxwell, 2010	79
<i>Arthropterygius chrisorum</i> (Russell, 1994)	86

<i>Arthropterygius hoybergeti</i> (Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012).....	97
<i>Arthropterygius lundi</i> (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014).....	102
<i>Arthropterygius volgensis</i> (Kasansky, 1903).....	108
<i>Arthropterygius</i> sp. nov. forma anglica	111
5.1.3. Род <i>Nannopterygius</i> von Huene, 1922	115
<i>Nannopterygius enthekiodon</i> (Hulke, 1871).....	122
<i>Nannopterygius etchesi</i> (Jacobs et Martill, 2020) comb. nov.	134
<i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Arkhangelsky, 1997).....	137
<i>Nannopterygius yasykovi</i> (Efimov, 1999).....	147
<i>Nannopterygius borealis</i> Zverkov et Jacobs, 2021	152
5.2. Семейство Platypterygiidae Bardet, 1995	154
5.2.1. Род <i>Brachypterygius</i> von Huene, 1922.....	155
<i>Brachypterygius extremus</i> (Boulenger, 1904)	157
5.2.2. Род <i>Grendelius</i> McGowan, 1976.....	160
<i>Grendelius mordax</i> McGowan, 1976	166
<i>Grendelius pseudoscythicus</i> (Efimov, 1998).....	171
<i>Grendelius zhuravlevi</i> (Arkhangelsky, 1998).....	174
<i>Grendelius alekseevi</i> (Arkhangelsky, 2001).....	180
5.2.3. Род <i>Undorosaurus</i> Efimov, 1999	188
<i>Undorosaurus gorodischensis</i> Efimov, 1999	196
<i>Undorosaurus nessovi</i> Efimov, 1999	207
<i>Undorosaurus trautscholdi</i> Arkhangelsky et Zverkov, 2014.....	211
<i>Undorosaurus kielanae</i> (Tyborowski, 2016).....	212
? <i>Undorosaurus pleydelli</i> (Lydekker, 1890) comb. nov.	213
ГЛАВА 6. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА ПАНБОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ.....	216
6.1. Результаты филогенетического анализа	216
6.2. Обсуждение результатов филогенетического анализа	219
ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА	223
ГЛАВА 8. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА	231
8.1. Ихтиозавры на рубеже юры и мела.....	231
8.2. Стратиграфические подразделения по ихтиозаврам	233
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	237
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	240
ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ.....	265
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Сведения о местонахождениях, из которых происходит изученный в работе материал, и описания разрезов	379

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Каталог изученных экземпляров ихтиозавров поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти	402
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Список сокращений анатомических терминов, используемых в фототаблицах.....	415
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Таблицы измерений	419
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Данные для филогенетического анализа	437
Приложение 5.1. Данные по таксонам, включенным в филогенетический анализ	437
Приложение 5.2. Иллюстрированный список анализируемых признаков.....	445
Приложение 5.3. Кодировки для анализа.....	467

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: она включает несколько эпизодов, когда благодаря уникальным обстановкам сохранились многочисленные скелеты (как в раннеюрских «посидониевых сланцах» Германии или среднеюрских «оксфордских глинах» Англии), разделенных значительными интервалами с редкими находками или с их полным отсутствием (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 экземплярам, некоторые таксоны не подвергались ревизиям вот уже полтора столетия, тогда как ряд новых таксонов был выделен в последнее десятилетие без должного сравнения с ранее описанными формами (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019; Zverkov, Jacobs, 2021). Все это привело к противоречиям относительно таксономического состава, филогенетических связей и географического распространения ихтиозавров поздней юры и раннего мела; при том, что позднеюрская эпоха является одним из наиболее важных интервалов в эволюционной истории этой успешной группы мезозойских морских рептилий.

На протяжении большей части юрского и в начале мелового периодов имела место глобальная дифференциация морских фаун (Захаров и др., 2001). Для периодов максимальной дифференциации биоты на земном шаре ряд авторов предлагает выделять палеобиохории наивысшего ранга – палеобиогеографические надобласти (Захаров и др., 2001; Westermann, 2000). Так, в поздней юре и начале мела в Северном полушарии выделяется Панбореальная палеобиогеографическая надобласть, которая охватывала практически все регионы, расположенные севернее 50 градуса с.ш. Большинство местонахождений позднеюрских ихтиозавров в северном полушарии (в Англии, Норвегии, Польше, Казахстане, России и Канаде) расположены в пределах Панбореальной палеобиогеографической надобласти. Данная надобласть характеризуется особым составом фауны беспозвоночных животных, что в значительной степени затрудняет корреляцию отложений районов, относившихся в поздней юре и раннем мелу к этой палеобиохории, с одновозрастными отложениями других регионов мира (Захаров и др., 2001; Westermann, 2000). В отличие от беспозвоночных, морские рептилии, по всей видимости, не настолько

сильно зависят от условий среды: их остатки обнаруживают в отложениях, формировавшихся при разной солености (нормальная соленость важна для головоногих моллюсков – ортостратиграфических групп в мезозое) и на высоких палеоширотах; таким образом, единственным естественным барьером для морских рептилий, по-видимому, являлись границы водоема, в котором они обитали.

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; Stevick et al., 2011; Luschi, 2013). По аналогии, а также с учетом данных о высоком метаболизме юрских и меловых 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 90-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 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 исследования – ихтиозавры поздней юры – начала мела Панбореальной палеобиогеографической надобласти.

Предмет исследования – таксономический состав, филогенетические связи, стратиграфическое и географическое распространение позднеюрских ихтиозавров Панбореальной палеобиогеографической надобласти.

Фактический материал и методы исследования. Исследование основано на материалах, полученных автором в ходе полевых работ на архипелаге Земля Франца-Иосифа (2015 г.) и на коллекциях российских и зарубежных музеев и институтов. В России были изучены коллекции одиннадцати учреждений: Государственного Геологического Музея имени В.И. Вернадского РАН (Москва), Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН (Москва), Ульяновского областного краеведческого музея имени 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 земледения Саратовского государственного университета (Саратов), Пугачевского краеведческого музея имени К.И. Журавлева (Пугачев, Саратовская обл.), Геологического музея имени А.А. Штукенберга 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 имени Седжвика (Кембридж, Англия), Музея естествознания при оксфордском университете (Оксфорд, Англия), Бристольского городского музея и картинной галереи (Бристоль, Англия) и Музея юрской морской жизни – коллекции Стива 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.) (см. Приложение 2).

При препаровке материалов были использованы стандартные методики механической препаровки палеонтологических образцов. Фотосъемка проводилась при помощи фотокамеры Canon EOS 60D.

Филогенетический анализ. 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. Таксон-признаковая матрица формировалась в программе MESQUITE v.3.61 (Maddison, Maddison, 2019). Филогенетический 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.

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), исключая 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.

Личный вклад автора. Автором проведено изучение и описание (переописание) всех рассмотренных в работе таксонов (6 родов, 20 видов, 97 экземпляров) хранящиеся в коллекциях семнадцати российских и зарубежных музеев и институтов (см. раздел «Материал и методы»). 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.), Земли Франца-Иосифа (2015 г.) и Шпицбергена (2016 г.). На о. Бергхауз арх. Земля Франца-Иосифа 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 позднеюрским ихтиозаврам из России, Англии и Норвегии. На видовом уровне ревизована система позднеюрских ихтиозавров Панбореальной палеобиогеографической 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* Maxwell, 2010 и *Nannopterygius* Huene, 1922, 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. hoybergeti* comb. nov., *A. lundi* comb. nov., *A. thalassonotus* и новый неопубликованный вид из кимериджских глин Англии. Род *Nannopterygius* предложено рассматривать в объеме пяти видов: *N. enthekiodon* (типовой), *N. saveljeviensis* comb. nov., *N. yasykovi* comb. nov., *N. etchesi* comb. nov. и *N. borealis*. Роды *Brachypterygius* Huene, 1922 и *Grendelius* McGowan, 1976 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* Efimov, 1998 предлагается рассматривать в качестве младшего субъективного синонима рода *Grendelius*. Род *Undorosaurus* Efimov, 1999 рассматривается в объеме пяти видов: *U. gorodischensis* (типовой), *U. nessoivi*, *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

средневожского подъяруса) и «слои с *Undorosaurus gorodischensis*» (середина средневожского – верхневожский подъярус). Возможно выделение более дробных подразделений аналогичных биозонам, однако для этого требуются дополнительные находки.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 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: годовых 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 (кафедра палеонтологии геологического факультета МГУ) за терпение, внимание и поддержку на всех этапах работы. Автор благодарен И.С. Барскову и всем сотрудникам кафедры палеонтологии МГУ за поддержку в самом начале пути в науке, что позволило, несмотря на все кажущиеся препятствия, заняться изучением именно той группы ископаемых, к которой автор проявлял наибольший интерес.

Автор благодарен сотрудникам многочисленных учреждений, где он изучал ископаемый материал. Сотрудники Государственного геологического музея имени В.И. Вернадского РАН (Москва), в особенности И.А. Стародубцева, не только предоставили возможность изучения материалов, но и оказывали радушие во время визитов автора; Т.В. Куражева содействовала скорейшему принятию находок автора в фонды Центрального

научно-исследовательского геологоразведочного музея имени академика Ф.Н. Чернышева (Санкт-Петербург); М.Н. Уразаева помогла с организацией доступа к материалам в Геологическом музее им. А.А. Штуkenберга КФУ (Казань); доступ к коллекциям и помощь при работе оказывали Н.И. Сулейманова и другие сотрудники Пугачевского краеведческого музея им. К.И. Журавлева (Пугачев, Саратовская обл.), О.В. Бородина, С.А. Стрюков, Д.А. Корепова и другие сотрудники Ульяновского областного краеведческого музея имени И.А. Гончарова (Ульяновск), В.М. Ефимов на момент его руководства Ундоровским палеонтологическим музеем (Ундоры, Ульяновская обл.), Е.М. Первушов и А.С. Лашин в Региональном музее Землеведения Саратовского государственного университета (Саратов), Н.М. Пантеева в Саратовском областном музее Краеведения (Саратов), Д.В. Варенов в Самарском областном историко-краеведческом музее им. П.В. Алабина (Самара), И.С. Астахова, Л.Р. Жданова и другие сотрудники Геологического музея им. А.А. Чернова института геологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар). При работе с зарубежными коллекциями Й. Хурум, Л. Дельсетт, М. Кнутсен-Функе и Б. Функе оказали автору теплый прием и всесторонне помогли в Музее естествознания университета Осло (Норвегия); Сандра Чапман и Зоя Худжес помогли в Музее естественной истории (Лондон, Англия), Мэт Райли в Музее наук о Земле имени Седжвика (Кембридж, Англия), Хилари Кетчум в Музее естествознания при Оксфордском университете (Оксфорд, Англия), Дебора Хатчинсон и Айла Глэдстон в Бристольском городском музее и картинной галерее (Бристоль, Англия), Стив Этчес в Музее юрской морской жизни – коллекции Стива Этчеса (Киммеридж, Англия).

Благодаря веб-сайту Александры Элбакян «Sci-Hub» был получен доступ к значительной части публикаций, процитированных в данной диссертации – автор не представляет своей работы в науке без этого ресурса.

Особую благодарность автор выражает М.А. Рогову и В.А. Захарову (Геологический институт 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 Землю Франца-Иосифа (В.А. Никишин, Н.Н. Соболев, Е.А. Кораго, Е.О. Петров, С.В. Юдин, П.В. Рекант, А.В. Шманяк, 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 имени Ю.А. Гагарина, Саратов),

И.М. Стеньшиным (ранее – Ульяновский областной краеведческий музей, в настоящее время – Ундоровский палеонтологический музей), В.М. Ефимовым (ранее – Ундоровский палеонтологический музей, в настоящее время независимый исследователь), П.А. Безносовым (Коми НЦ УрО РАН), Н.Е. Прилепской (Институт проблем экологии и эволюции имени 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

1.1. История изучения ихтиозавров поздней юры – начала мела в России

Первые находки ихтиозавров в России были совершены в первой половине XIX в. В 1829 г. П.М. Языков обнаружил остатки ихтиозавров в Симбирской губернии (Языков, 1832). Таким образом, история изучения группы в нашей стране насчитывает без малого два века, однако ее характер в целом стохастический и выделение каких-либо исторических этапов едва ли возможно. После Языкова остатки ихтиозавров из России отмечали и описывали такие известные исследователи как Э.И. Эйхвальд (Eichwald, 1841), Г.И. Фишер фон Вальдгейм (Fischer de Waldheim, 1847), К.Ф. Рулье (Рулье, 1845; Rouillier, 1847) и Г.А. Траутшольд (Trautschold, 1861, 1879). Некоторые экземпляры из их коллекций в настоящее время хранятся в Государственном геологическом музее имени В.И. Вернадского РАН (Зверьков и др., 2017). Наиболее значительной находкой XIX в. в России, сохранившейся до наших дней, является ласт ихтиозавра из Мнёвников, найденный и описанный Г.А. Траутшольдом (Trautschold, 1879), который отнес его к роду *Ichthyosaurus*.

В начале XX века П.М. Казанский (1903) описал по фрагментарному скелету молодой особи новый вид *Ichthyosaurus volgensis* Kasansky, 1903 из средневожских отложений Самарского Поволжья. Позднее данный вид был признан большинством авторов невалидным (Storrs et al., 2000; McGowan, Motani, 2003).

Н.Н. Боголюбов (1910) подытожил накопленные сведения о находках остатков позднеюрских ихтиозавров в России и сопоставил их с данными по Западной Европе и Северной Америке. Он первым предположил присутствие в позднеюрских отложениях России ихтиозавров рода *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874 (Боголюбов, 1910), хотя и не располагал остатками, которые бы достоверно относились к данному роду (Зверьков и др., 2017; Zverkov, Prilepskaya, 2019).

Период изучения ихтиозавров в СССР до 1990-х годов можно охарактеризовать скорее, как время накопления данных: благодаря активности краеведов-энтузиастов и проведению геологической съемки по всей стране были собраны интересные материалы по этим мезозойским рептилиям (Журавлев, 1941, 1943; Кабанов, 1959).

Наиболее значимые материалы были описаны лишь в конце девяностых – начале двухтысячных годов. Это связано с появлением двух исследователей, учеников известного палеонтолога В.Г. Очева – В.М. Ефимова и М.С. Архангельского, которые почти одновременно вели работу над своими кандидатскими диссертациями, посвященными ихтиозаврам европейской части России. Ими было описано 5 новых родов и 14 видов

средне- и позднеюрских ихтиозавров: *Ophthalmosaurus undorensis* Efimov, 1991, *Paraophthalmosaurus saveljeviensis* Arkhangelsky, 1997, *Paraophthalmosaurus saratoviensis* Arkhangelsky, 1997, *Brachypterygius zhuravlevi* Arkhangelsky, 1998, *Otschevia pseudoscythica* Efimov, 1998, *Khudiakovia calloviensis* Arkhangelsky, 1999, *Yasykovia yasykovi* Efimov, 1999, *Y. kabanovi* Efimov, 1999, *Y. mittai* Efimov, 1999, *Y. sumini* Efimov, 1999, *Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999, *U. nessovi* Efimov, 1999, *U. khorlovensis* Efimov, 1999, *Otschevia alekseevi* Arkhangelsky, 2001 (Ефимов, 1991, 1998а, 1999а, 1999б; Архангельский, 1997, 1998а, 1999, 2001б). Однако новые таксоны, описанные в России, были скептически восприняты зарубежными специалистами. По-видимому, это связано с тем, что к концу XX в. исследователи ихтиозавров сошлись во мнении, что таксономическое разнообразие позднеюрских и раннемеловых ихтиозавров было невысоким. Это мнение нашло отражение в ряде обобщающих работ (Motani, 1999b; Sander, 2000; Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003). В подобные представления никак не укладывались новые таксоны из России, работы по которым в это время только начали выходить из печати. Авторы некоторых из вышеупомянутых обобщающих работ даже иронично прокомментировали открытия новых российских таксонов, поспешно сведя все без исключения роды в синонимику (Maisch, Matzke, 2000). Стоит признать, что этот скепсис не был лишен оснований, ведь многие из новых таксонов, предложенных В.М. Ефимовым и М.С. Архангельским были выделены без приведения подробных описаний и изображений и без достаточного сравнения с рядом одновозрастных таксонов ихтиозавров из других регионов мира.

В последние годы исследование позднеюрских ихтиозавров России возобновилось, в том числе при участии автора данной работы. Результаты этих исследований составляют основу данной диссертационной работы. Совместно с М.С. Архангельским был переизучен ласт, описанный Г.А. Траутшольдом (Trautschold, 1879), установлена его принадлежность роду *Undorosaurus*, в составе которого выделен новый вид – *U. trautscholdi* Arkhangelsky et Zverkov, 2014. Изучение находки В.В. Меннера (предположительно, 1940-х гг.) из средневожских отложений Республики Коми позволило впервые установить присутствие в Европейской России рода *Arthropterygius* Maxwell, 2010 (Zverkov et al., 2015a). В ходе ревизии ихтиозавров, характеризующихся контактом промежуточной и плечевой костей (Zverkov et al., 2015б), была подтверждена валидность видов *Otschevia pseudoscythica* Efimov, 1998, *Brachypterygius zhuravlevi* Arkhangelsky, 1998 и *Otschevia alekseevi* Arkhangelsky, 2001, при этом всех их было предложено рассматривать как новые комбинации в составе рода *Grendelius* McGowan, 1976. В 2016 г. М.С. Архангельским и Н.Г. Зверьковым были изучены остатки ихтиозавра из отложений оксфордско-кимериджского возраста Самарского Поволжья, позволившие впервые достоверно установить присутствие

западноевропейского вида *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 в России (Архангельский и др., 2018). Типовой (и единственный) экземпляр *Ophthalmosaurus undorensis* Efimov, 1991 был признан недиагностичным, а статус келловейского таксона *Khudiakovia calloviensis* Arkhangel'sky, 1999 остается под вопросом, хотя его близость *Ophthalmosaurus* не вызывает сомнений (Архангельский, 2008; Архангельский и др., 2018). В 2017 г. Н.Г. Зверьковым с соавторами проведен обзор морских рептилий юрского возраста Московского и близлежащих регионов. На этой территории установлено присутствие неопределимых офтальмосавридов в келловее. Ревизован таксономический состав ихтиозавров волжского возраста, среди которых присутствуют представители родов *Undorosaurus* и *Paraophthalmosaurus* (согласно более поздним работам считается синонимом *Nannopterygius*), а также материалы, которые возможно определить только до уровня семейства Ophthalmosauridae (Зверьков и др., 2017). В начале 2019 г. Н.Г. Зверьковым и В.М. Ефимовым была проведена ревизия рода *Undorosaurus*. Была подтверждена валидность двух из трех видов, выделенных В.М. Ефимовым: *U. gorodischensis* и *U. nessovi*. Показано, что голотип *U. khorlovensis* слишком фрагментарный и не несет признаков, позволяющих надежно отличать данный таксон от типового вида. Продемонстрировано, что голотип *Cryopterygius kristiansenae* Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012 из волжского яруса Шпицбергена не имеет существенных отличий от *Undorosaurus gorodischensis*, являясь наиболее полным экземпляром, который возможно отнести к данному виду. Таким образом, род *Cryopterygius* было предложено рассматривать как младший синоним рода *Undorosaurus*. Второй вид *Cryopterygius*, *C. kielanae* Tborowski, 2016 из волжского яруса Польши, предложено рассматривать в качестве валидного вида в составе рода *Undorosaurus*. Также в 2019 г. была проведена ревизия рода *Arthropterygius* (Zverkov, Prilepskaya, 2019). Описаны новые находки из берриаса Земли Франца-Иосифа и исторические материалы из волжских отложений Поволжья, а также ревизован ряд форм, описанных норвежскими исследователями со Шпицбергена в 2012–2018 гг. С учетом новых данных, а также благодаря более детальному изучению материалов по *Palvennia hoybergeti* Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012, *Janusaurus lundi* Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014 и *Keilhauia nui* Delsett, Roberts, Druckenmiller et Hurum, 2017 в коллекции университета Осло удалось обосновать, что все эти таксоны следует рассматривать в составе рода *Arthropterygius*. *Keilhauia nui* был признан недиагностичным, остальные два вида признаны валидными. Также в составе рода *Arthropterygius* как валидный вид было предложено рассматривать *I. volgensis* Kasansky, 1903. Детальное изучение плечевых костей офтальмосавридов с применением многофакторного анализа позволило показать, что, по крайней мере, некоторые роды и виды офтальмосавридов,

включая *Arthropterygius* и *Undorosaurus*, можно легко распознать, основываясь исключительно на морфологии плечевых костей. В 2021 г. опубликована ревизия рода *Nannopterygius* (Zverkov, Jacobs, 2021). На основании 37 экземпляров, включая все типовые материалы и новые находки, показано, что российские роды *Paraophthalmosaurus* и *Yasykovia* являются младшими синонимами *Nannopterygius* из верхнего кимериджа Англии. Таким образом, данный род, прежде известный по единственному экземпляру, оказался одним из наиболее распространенных в поздней юре Северного полушария. По результатам ревизии *Nannopterygius* включает три позднеюрских вида (*Nannopterygius enthekiodon* Hulke, 1871, *N. saveljeviensis* (Arkhangelsky, 1997) и *N. yasykovi* (Efimov, 1999)), а также новый вид из берриаса Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа – *Nannopterygius borealis* Zverkov et Jacobs, 2021. Виды *Paraophthalmosaurus saratoviensis* Arkhangelsky, 1997 и *Yasykovia mittai* Efimov, 1999 было предложено считать *nomina dubia*, вид *Y. kabanovi* Efimov, 1999 – младшим субъективным синонимом *N. saveljeviensis*, вид *Y. sumini* Efimov, 1999 – младшим субъективным синонимом *N. yasykovi* (Zverkov, Jacobs, 2021).

Таким образом, к моменту написания данной работы, из верхней юры и низов мела России известны следующие таксоны ихтиозавров:

Роды (5): *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874; *Nannopterygius* Huene, 1922; *Grendelius* McGowan, 1976; *Undorosaurus* Efimov, 1999; *Arthropterygius* Maxwell, 2010.

Виды (14): *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874; *Nannopterygius saveljeviensis* (Arkhangelsky, 1997); *N. yasykovi* (Efimov, 1999); *N. borealis* Zverkov et Jacobs, 2021; *Grendelius pseudoscythicus* (Efimov, 1998); *G. zhuravlevi* (Arkhangelsky, 1998); *G. alekseevi* (Arkhangelsky, 2001); *Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999; *U. nessovi* Efimov, 1999; *U. trautscholdi* Arkhangelsky et Zverkov, 2014; *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1994); *A. volgensis* (Kasansky, 1903); *A. hoybergeti* (Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012), *A. lundi* (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014).

1.2. Изучение ихтиозавров поздней юры – начала мела в Европейских странах

1.2.1. Англия

Первые находки изолированных позвонков и фаланг позднеюрских ихтиозавров были сделаны в кимериджских глинах южного берега Англии в 20-х гг. XIX в. (De la Beche, Conybeare, 1821). Однако эти скудные остатки не шли ни в какое сравнение с уже известными на тот момент по полным скелетам раннеюрскими формами из Дорсета, и поэтому не привлекали особого внимания исследователей. Ричард Оуэн (Owen, 1840) был первым, кто описал новые таксоны позднеюрских ихтиозавров по изолированным

позвонкам из кимериджских глин Англии: *Ichthyosaurus thyreospondylus* Owen, 1840 и *I. trigonus* Owen, 1840. В настоящее время очевидно, что такие материалы неопределимы до родового и видового уровня (McGowan, Motani, 2003). Ряд таксонов, основанных на фрагментарных материалах из средней и верхней юры Англии был выделен Гарри Сили при каталогизации коллекций геологического музея Кембриджского университета (Seeley, 1869): *Ichthyosaurus chalarodeirus* Seeley, 1869, *Ichthyosaurus hygrodeirus* Seeley, 1869, и *Ichthyosaurus megalodeirus* Seeley, 1869, все они в настоящее время считаются невалидными (McGowan, Motani, 2003; Moon, Kirton, 2018). Гораздо более интересные экземпляры были описаны Джоном Халком. В 1870 году он описал челюсти с зубами необычной морфологии, с расширенными корнями и тонкими коронками; он предложил для них условное название “*Enthekiodon*” (Hulke, 1870). Годом позже Халк описал практически полный скелет из кимериджских глин Англии (Hulke, 1871). У данного экземпляра были такие же характерные зубы, как и у формы описанной годом ранее. По этой причине, новый вид получил название *Ichthyosaurus enthekiodon* Hulke, 1871. Этот вид позднее был назначен типовым для рода *Nannopterygius* Huene, 1922.

С 1867 года в карьерах по добыче кирпичной глины (свита оксфордских глин, соответствующая среднему келловее – низам оксфорда) около Питерборо сборы морских рептилий начали вести братья Чарльз и Альфред Лидс. По их сборам Г. Сили (Seeley, 1874) выделил новый таксон ихтиозавров – *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874. Лидсы собрали огромную коллекцию фауны из оксфордских глин, по их материалам Ч. Эндрюс позже составил «Описательный каталог морских рептилий...» (Andrews, 1910, 1913), где помимо множества других таксонов морских рептилий детально описал и изобразил материалы по *Ophthalmosaurus icenicus*, который, таким образом, стал наиболее хорошо изученным среднеюрским ихтиозавром.

В начале 20 века Джордж Альберт Буланже описал из коллекции Лондонского музея естественной истории новый вид, *Ichthyosaurus extremus* Boulenger, 1904, на основании изучения изолированной правой передней конечности (NHMUK R3177), характеризующейся наличием контакта промежуточной и плечевой костей. В 1986 г. Джастин Б. Делэр (Delair, 1986) выявил в коллекции музея Уэстон-сьюпер-Мера переднюю левую конечность "которая во всем идентична NHMUK R3177, кроме того, что относится к противоположной стороне тела" (Delair, 1986, p. 131). Детали о месте находки и стратиграфическом уровне не были достоверно известны; предположительно обе конечности происходят из основания свиты кимериджских глин близ Уэймута на южном берегу Англии (Delair, 1986). В целом, для первой половины 20 века можно констатировать спад интереса к средне и позднеюрским ихтиозаврам. Исключение составляет обзор

раннеюрских ихтиозавров Ф. фон Хюне (Huene, 1922), который помимо прочего предложил ряд новых родов и для позднеюрских форм из Англии: *Ichthyosaurus enthekiodon* и *Ichthyosaurus extremus* стали типовыми видами новых родов *Nannopterygius* и *Brachypterygius* соответственно (Huene, 1922). Также им был выделен род *Macropterygius*, валидность которого сейчас не признается (McGowan, Motani, 2003; Zverkov, Jacobs, 2021).

Ревизия рода *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874 была проведена Робертом Эпплби (Appleby, 1956, 1958), он пересмотрел коллекции Лидсов и обсудил изменчивость рода *Ophthalmosaurus*. Р. Эпплби посчитал, что наличие задних вырезок коракоида имеет таксономическое значение, и формы без вырезок отнес к новому виду *Ophthalmosaurus monocharactus* Appleby, 1956. Однако впоследствии эта точка зрения не нашла поддержки (McGowan, Motani, 2003; Moon, Kirton, 2016).

В 1976 г. Кристофер Макгоуэн провел очередную ревизию позднеюрских ихтиозавров Англии (McGowan, 1976). Определив статус большинства таксонов как *nomina dubia* и *nomina nuda* он описал из кимериджских глин по черепу новый род и вид – *Grendelius mordax* McGowan, 1976. В 1983 г. Анжела Киртон защитила диссертацию по средне-позднеюрским ихтиозаврам Англии (Kirton, 1983), где тщательно переописала *Ophthalmosaurus icenicus*, а также распознала 5 валидных таксонов в верхней юре Англии: *Ophthalmosaurus icenicus*, *Nannopterygius enthekiodon*, *Brachypterygius extremus* и *Grendelius mordax*. Киртон первой высказала предположение, что роды *Brachypterygius* и *Grendelius* могут быть синонимами. Диссертация Киртон была опубликована в частично обновленном виде лишь в 2016, 2018 гг. (Moon, Kirton, 2016, 2018). В 1997 г. Кристофер Макгоуэн сообщил о новой находке, у которой передняя конечность устроена аналогично *Brachypterygius extremus*, в то время как череп сходен с *Grendelius mordax*, предположив, таким образом, что эти роды следует считать синонимами (McGowan, 1997). Впоследствии и типовые виды этих родов было предложено считать синонимами (McGowan, Motani, 2003).

Монография Бенджамина Муна и Анжелы Киртон (Moon, Kirton, 2016, 2018) стала наиболее серьезным обобщением по средне- и позднеюрским ихтиозаврам Англии. Во многом эта работа представляет собой опубликованные результаты диссертации Киртон, однако были также описаны новые материалы, которые авторы отнесли преимущественно к *Brachypterygius extremus* (рассматривая его как старший синоним *Grendelius mordax*). Было предложено считать валидным род *Macropterygius* (Moon, Kirton, 2018), который авторы предложили временно рассматривать валидным без видов. Также ими было отмечено присутствие *Ophthalmosaurus* в кимериджских глинах Англии.

В начале 2020 г. автор диссертации совместно с Меган Джейкобс опубликовали результаты переизучения голотипа *Nannopterygius enthekiodon* и описания новых дополнительных материалов (статья вошла в печатный номер в 2021 г.; Zverkov, Jacobs, 2021). Это позволило существенно уточнить диагнозы рода и вида и исправить ряд неточностей в работе Муна и Киртон (Moon, Kirton, 2018). Также было отмечено, что род *Macropterygius* не может рассматриваться в качестве валидного таксона, в связи с тем, что голотип его типового вида недиагностичен, также, как и материалы по всем другим видам, которые когда-либо относили к этому роду.

В конце 2020 г. Меган Джейкобс и Дэвид Мартилл описали новый род и вид из кимериджских глин (зона *Pectinatites pectinatus*), назвав его *Thalassodraco etchesi* Jacobs et Martill, 2020. Важно отметить, что по результатам филогенетического анализа Джейкобс и Мартилла данный таксон находится внутри клады, сформированной видами рода *Nannopterygius* (Jacobs, Martill, 2020), что, по мнению автора данной работы, говорит о неуместности выделения для данного вида отдельного рода.

Таким образом, к моменту написания данной работы из верхней юры Англии считаются валидными следующие таксоны ихтиозавров:

Роды (5): *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874; *Nannopterygius* Huene, 1922; *Brachypterygius* Huene, 1922; *Grendelius* McGowan, 1976 и *Thalassodraco* Jacobs et Martill, 2020 (рассматривается как синоним *Nannopterygius* в данной работе).

Виды (5): *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874; *Nannopterygius enthekiodon* (Hulke, 1871) *sensu* Zverkov et Jacobs, 2021; *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904); *Grendelius mordax* McGowan, 1976 (*sensu* Zverkov et al., 2015); *Thalassodraco etchesi* Jacobs et Martill, 2020 (*Nannopterygius etchesi* comb. nov. в данной работе).

1.2.2. Франция

Первые значительные находки позднеюрских ихтиозавров Франции описал М.А. Валансьен (Valenciennes, 1861a, b). Он отнес их к новым видам: *Ichthyosaurus cuvieri* Valenciennes, 1861 и *Ichthyosaurus normanniae* Valenciennes, 1861. Позднее находки ихтиозавров из верхней юры (титона) Франции описывали М.Г. Ленье (Lennier, 1887), который изобразил материалы, описанные Валансьеном, и М.Х.-Э. Саваж (Sauvage, 1888, 1902a, b, c, d). Саваж указал присутствие пяти видов ихтиозавров в верхней юре Франции (Sauvage, 1902b): *Ichthyosaurus ovalis*, *Ichthyosaurus thyreospondylus*, *Ichthyosaurus trigonus*, *Nannopterygius enthekiodon*, и *Ophthalmosaurus cuvieri*. Позже он описал другие находки из верхней юры северной Франции (Sauvage, 1911), отнес их к *Nannopterygius enthekiodon*, *Ophthalmosaurus cuvieri* и *Ichthyosaurus trigonus*. Среди прочего он описал неполную

конечность, которую Ф. фон Хюне (Huene, 1922) наряду с другими фрагментарными материалами отнес к новому роду *Macropterygius*. Все вышеупомянутые находки считаются утраченными в ходе Второй мировой войны, поэтому проверить достоверность данных им определений не представляется возможным, однако в экспозиции Национального музея естествознания (Париж) сохранился слепок голотипа *Ichthyosaurus cuvieri*, что позволяет заключить, что данная форма относится к роду *Grendelius* (личные наблюдения автора, 2018 г.). После войны из кимериджа и титона Франции были описаны некоторые другие находки посткраниальных остатков ихтиозавров, которые были отнесены к *Ophthalmosaurus* (Mariette, 1952; Bardet *et al.* 1997), однако в целом изучение позднеюрских ихтиозавров Франции приостановилось в конце прошлого века.

На момент написания данной работы в верхнем отделе юрской системы Франции установлено присутствие двух родов ихтиозавров: *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874 и *Grendelius* McGowan, 1976. Однако ни одна из находок ихтиозавров не может быть уверенно определена до вида.

1.2.3. Открытия последних лет в Норвегии и других странах

С 2004 г. международная команда исследователей под руководством Йорна Хурума (музей естествознания Осло, Норвегия) начала проводить масштабные раскопки позднеюрских морских рептилий на архипелаге Шпицберген. Первые результаты их исследований были опубликованы в 2012 году в тематическом номере Норвежского геологического журнала. Команда Хурума выделила ряд новых родов и видов морских рептилий, в том числе два новых рода и вида ихтиозавров: *Cryptopterygius kristiansenae* и *Palvennia hoybergeti* (Druckenmiller *et al.*, 2012). Позднее были выделены еще два рода и вида: *Janusaurus lundi* Roberts *et al.*, 2014 из средневожских отложений и *Keilhauia nui* Delsett *et al.*, 2017 из верхневожских либо берриасских отложений. По результатам филогенетических анализов, таксоны со Шпицбергена формировали кладу (Roberts *et al.*, 2014, Roberts *et al.*, 2014); таким образом, норвежские исследователи пришли к выводу о высоком таксономическом разнообразии и при этом эндемизме позднеюрских ихтиозавров Шпицбергена (Roberts *et al.*, 2014; Delsett *et al.*, 2017).

В 2019 году Н. Зверьков с соавторами ревизовали таксоны со Шпицбергена (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019). Род *Cryptopterygius* было предложено считать младшим синонимом *Undorosaurus* (с синонимией их типовых видов), роды *Palvennia*, *Janusaurus* и *Keilhauia* было предложено считать младшими синонимами *Arthropterygius*. При этом два вида было предложено считать валидными как новые комбинации (*A. hoybergeti* и *A. lundi*), а один из экземпляров, отнесенных к *Palvennia hoybergeti* Л. Дельсетт

с соавторами (Delsett et al., 2018), был отнесен к типовому виду *A. chrisorum* (Zverkov, Prilepskaya, 2019). Типовой экземпляр вида *Keilhauia nui* – неполный скелет ювенильной особи – было предложено рассматривать как неопределимого представителя рода *Arthropterygius*; таким образом, таксон *Keilhauia nui* предложено считать *nomen dubium* (Zverkov, Prilepskaya, 2019). Однако норвежские исследователи не спешат соглашаться с данным мнением: в конце 2019 г. они опубликовали работу с описанием дополнительных материалов, настаивая, что все таксоны со Шпицбергена валидны (Delsett et al., 2019). Аргументацию этого мнения они пообещали представить в отдельной работе, которая до сих пор не опубликована.

Помимо исследований на Шпицбергене, за последние годы были описаны новые таксоны позднеюрских ихтиозавров из средневожских отложений Польши и западного Казахстана.

В 2016 г. по фрагментарным остаткам, включающим несколько фрагментов черепных костей с зубами, часть позвоночного столба, лопатку, фрагмент коракоида, неполный передний лап и бедренную кость, из средневожских отложений (зона *Zaraiskites scythicus*, подзона *Z. zarajskensis*) Польши был описан новый вид *Cryptopterygius kielanae* Tyborowski, 2016. Ввиду синонимии родов *Cryptopterygius* и *Undorosaurus*, данный вид было предложено рассматривать с долей условности как валидный вид рода *Undorosaurus* (Zverkov, Efimov, 2019).

В 2019 г по неполному скелету из средневожских отложений западного Казахстана был описан новый таксон – *Kazakhstanosaurus shchuchkinensis* Efimov, Akhmedenov et Yakupova, 2019 (Ефимов и др., 2019). Повторное описание данного экземпляра, не имеющее каких-либо значительных отличий от работы Ефимова с соавторами (Ефимова и др., 2019), было опубликовано в 2021 г. (Якупова, 2021). Исходя из опубликованных описаний и фотографий, данный таксон не имеет значительных отличий от *Undorosaurus gorodishensis* Efimov, 1999, что будет рассмотрено подробнее в главе 5 данной работы.

Таким образом, к моменту написания данной работы из Норвегии, Польши и Казахстана было описано шесть видов в составе пяти родов (*Cryptopterygius*, *Palvennia*, *Janusaurus*, *Keilhauia*, *Kazakhstanosaurus*). Из них, согласно опубликованным мнениям автора диссертации (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019), считаются валидными следующие таксоны:

Роды (2): *Undorosaurus* Efimov, 1999 (старший синоним *Cryptopterygius* Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012); *Arthropterygius* Maxwell, 2010 (старший синоним *Palvennia* Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012, *Janusaurus* Roberts, Druckenmiller,

Sætre et Hurum, 2014 и *Keilhauia* Delsett, Roberts, Druckenmiller et Hurum, 2017); *Kazakhstanosaurus* Efimov, Akhmedenov et Yakupova, 2019 (рассматривается в качестве синонима *Undorosaurus* в данной работе).

Виды (5-?6): *Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999 (*sensu* Zverkov et Efimov, 2019); *U. kielanae* Tyborowski, 2016 (*sensu* Zverkov, Efimov, 2019); *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1994; *sensu* Zverkov, Prilepskaya, 2019); *A. hoybergeti* (Druckenmiller et al., 2012; *sensu* Zverkov et Prilepskaya, 2019); *A. lundi* (Roberts et al., 2014 *sensu* Zverkov et Efimov, 2019); *Kazakhstanosaurus shchuchkinensis* Efimov, Akhmedenov et Yakupova, 2019 (*Undorosaurus* cf. *gorodischensis* в данной работе).

1.3. История изучения ихтиозавров поздней юры – начала мела в Северной Америке

Первые ихтиозавры Нового Света были описаны в конце XIX в. Отниел Чарлз Марш выделил новый род и вид – *Sauranodon natans* Marsh, 1879. Родовое название оказалось преокупированным, поэтому было предложено замещающее название – *Baptanodon* Marsh, 1880. В конце XIX – начале XX вв. в составе этого рода было описано несколько видов: *Baptanodon natans* (Marsh, 1879), *B. discus* Marsh, 1880, *B. marshi* Knight, 1903, *B. robustus* Gilmore 1905 и *B. reedi* Gilmore 1907. Все эти виды в настоящее время рассматриваются как синонимы *Baptanodon natans* Marsh, 1879 (McGowan, Motani, 2003). Находки происходят из оксфордских отложений штата Вайоминг (США), и многие из них были представлены достаточно полными скелетами с черепами. В Вайоминге продолжают находить новые экземпляры представителей данного вида (Massare et al., 2014). Однако до сих пор предметом обсуждения остается синонимия *Baptanodon* и *Ophthalmosaurus* (Fischer et al., 2012; Архангельский и др., 2018). Хотя синонимия этих родов поддерживается большинством исследователей начиная с конца XIX в. (Lydekker, 1888; Andrews, 1910; Appleby, 1956; Appleby, 1956; Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003; Maisch, 2010), некоторые современные исследователи предполагают, что роды *Baptanodon* и *Ophthalmosaurus* следует рассматривать отдельно (Fischer et al., 2012; Fernández, Campos, 2015; Campos et al., 2020), тогда как другие считают даже типовые виды данных родов синонимами (Roberts et al., 2014).

В 1994 г. по материалам из верхней юры о. Мелвилл Канадского Арктического архипелага Дейл А. Расселл установил новый вид *Ophthalmosaurus chrisorum* Russell, 1994. Позднее Эрин Максвелл, переизучив голотип, выделила род *Arthropterygius* Maxwell, 2010, предложив новую комбинацию – *A. chrisorum* (Russell, 1994) (Maxwell, 2010).

Следует упомянуть также находку фрагментарных остатков крупного неопределимого офтальмосавриды из раннекимериджских отложений Британской Колумбии (Sissons et al., 2015).

Подводя итог, на момент написания данной работы из североамериканских позднеюрских отложений, относящихся к Панбореальной палеобиогеографической надобласти, известны два рода и вида ихтиозавров: *Ophthalmosaurus natans* (Marsh, 1879) и *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1994) *sensu* Maxwell, 2010.

1.4. Обзор смены взглядов на филогенетические связи и систематику ихтиозавров

Несмотря на то, что изображения и описания остатков ихтиозавров встречаются в литературе начиная с конца XVII в. (Lhwud, 1699). Только с находкой значительной части скелета Джозефом и Мэри Эннингами в 1810 г., за которой практически сразу последовали и другие, началось изучение группы (McGowan, Motani, 2003). Первоначально систематическое положение ихтиозавров вызывало разногласия: их считали то рыбами, то промежуточными формами между рыбами и рептилиями, то между амфибиями и рептилиями, то специализированными рептилиями (Home, 1814, 1819a, b; De la Beche, Conybeare, 1821; Conybeare, 1822). Для этих животных Кёнигом (König, 1818) условно было предложено название *Ichthyosaurus*, и, хотя оно являлось *nomen nudum*, оно так прочно вошло во всеобщее употребление, что использовалось в качестве родового названия для почти всех видов ихтиозавров описанных в течение XIX и начала XX вв.

Первую группу надродового уровня для ихтиозавров – «семейство» Ichthyosauroidae – предложил Леопольд Фитцингер, включив помимо собственно рода *Ichthyosaurus*, несколько родов других крупных мезозойских позвоночных: плезиозавра (род *Plesiosaurus*), динозавра (род *Iguanodon*) и рыбу (род *Saurocephalus*) (Fitzinger, 1826). Позднее Анри де-Бленвиль в 1835 г. выделил отряд Ichthyosauria (de Blainville, 1835). Группу Ichthyosauridae, с суффиксом и окончанием таксона ранга семейства, но включающую Ichthyosauria, выделил Шарль Люсьен Бонапарт в 1840 г. (Bonaparte, 1840). В 1859 г. Ричард Оуэн предложил название Ichthyopterygia в ранге отряда (Owen, 1860), однако впоследствии некоторые авторы повысили ранг этой группы до подкласса (Romer, 1956; Татаринов, 1964).

Первая попытка систематики ихтиозавров была предпринята В.А. Киприяновым (Kiprijanoff, 1881), который предложил разделить их на две группы *latipennipedes* (широкоплавниковые) и *longipennipedes* (узкоплавниковые) по строению конечностей, а также по ряду краниальных и посткраниальных признаков. Каждую из этих групп он

подразделял еще на две: «platyodontes» и «tenuirostres» для узкоплавниковых и «communes» и «compylodontes» для широкоплавниковых. Однако все эти подразделения он предлагал внутри рода *Ichthyosaurus*.

С открытиями новых триасовых и позднеюрских родов ихтиозавров в конце XIX - начале XX вв. исследователи начали предлагать для них и новые семейства. О.Ч. Марш описал из верхней юры Северной Америки род *Sauranodon* и предложил для него семейство Sauranodontidae и отряд Sauranodonta (Marsh, 1879), вскоре заменив преоккупированное родовое название на *Baptanodon* с, соответственно, заменой названий семейства и отряда (Marsh, 1880). В 1887 г. Георг Баур выделил новый род триасовых ихтиозавров *Mixosaurus*, а также семейство Mixosauridae (Baur, 1887a). Еще одно семейство он предложил для выделенного Г. Сили в 1874 г. среднеюрского рода *Ophthalmosaurus* – Ophthalmosauridae, тогда как все остальные формы остались в семействе Ichthyosauridae. Интересно, что в англоязычном переводе статьи Баура (Baur, 1887b), он, по-видимому, заметил, что, ввиду близкого родства, если не тождественности родов *Ophthalmosaurus* и *Baptanodon*, приоритет имеет семейство Baptanodontidae Marsh, 1880 и использовал уже его в своей классификации.

Последующие исследователи вплоть до 90 гг. XX в. во многом следовали традиции начатой Киприяновым и разделяли ихтиозавров на широко- и узкоплавниковых, придавая этим категориям различные ранги (Lydekker, 1888, 1889; von Huene, 1916, 1922, 1948, 1951, 1956; McGowan, 1972a; Appleby, 1979), хотя и не без исключений (Merriam, 1902, 1908; Kuhn, 1934). В это время был выделен ряд новых семейств для триасовых и юрских форм: Shastasauridae Merriam, 1902, Stenopterygiidae Woodward in Zittel, 1932, Cymbospondylidae von Huene, 1948, Californosauridae von Huene, 1948, Macropterygiidae von Huene, 1951, Temnodontosauridae McGowan, 1974, Leptopterygiidae Appleby 1979, Protoichthyosauridae Appleby, 1979. В целом, все эти попытки классификаций основывались на нескольких признаках, которым тот или иной исследователь придавал особую значимость (рис. 1а, б).

Большое влияние на филогению и систематику ихтиозавров оказали работы К. Макгоуэна, который провел серию фенетических и морфометрических исследований (McGowan, 1972a, 1974a, b, 1976, 1979). Макгоуэн пересмотрел таксономию группы на видовом уровне для всех юрских и более поздних ихтиозавров, а также представил для них фенограммы (McGowan, 1974a, b, 1976, 1979). В своих последних работах он пришел к выводу, что разделение ихтиозавров на широко- и узкоплавниковых не имеет под собой достаточных оснований (McGowan, 1976).

Новый виток в изучении филогении и систематики ихтиозавров начался с 1980-х гг. с применением кладистических методов для изучения филогенетических связей внутри

группы. Первым, кто применил данный метод для изучения родственных связей ихтиозавров, стал Ж. М. Мазин, опубликовавший результаты своих исследований в 1982 г. (Mazin, 1982). Однако, в то время метод парсимонии при выборе конкурирующих гипотез не получил широкого применения, а компьютерные программы для анализов, как и сами компьютеры, еще не были общедоступны, поэтому Мазин изобразил дерево (рис. 1в), назначив по одному-два общих производных признака (синапоморфии) для поддержки каждого узла, в определенной мере, по своему усмотрению. Подобные анализы небольших наборов данных и с ручным построением дерева применяли некоторые другие исследователи конца XX в. (Kirton, 1983; Maisch, Matzke, 1997; Maisch, 1998a; Nicholls et al., 1999). Компьютерную программу для кладистического анализа ихтиозавров впервые использовал Джек М. Каллавей в своей диссертации (Callaway, 1989). Он провел филогенетический анализ только для семейства Shastasauridae, используя 33 остеологических признака для семи таксонов, по его мнению, входящих в данное семейство, а также двух аутгрупп (*Grippia* и *Petrolacosaurus*).

В то время как зарубежные исследователи к концу XX в. уже отказались от широко- и узкоплавниковых категорий в систематике ихтиозавров, отечественные авторы продолжали руководствоваться этой парадигмой (Архангельский, 1997, 1998а, 1999, 2001; Ефимов, 1998а, 1999а, б). Возможно, отчасти именно из-за использования устаревших систем их работы были встречены скептически иностранными коллегами. В том числе критике подверглось и предложенное В.М. Ефимовым (1999б) семейство Undorosauridae (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003).

Значительный скачок в понимании филогении ихтиозавров произошел в 1999–2000 гг., когда были опубликованы сразу три масштабных и независимых кладистических анализа, каждый из которых включал множество оперативных таксономических единиц (ОТЕ; таксонов) и более 100 признаков (Motani, 1999b; Sander, 2000; Maisch, Matzke, 2000). Несмотря на ряд отличий в топологии полученных деревьев (рис. 1г–е), все эти работы продемонстрировали несостоятельность разделения ихтиозавров на основе строения конечностей, а также продемонстрировали постепенную эволюцию группы, при которой складывается система с группами, вложенными одна в другую. Рёске Мотани (Motani, 1999b) предложил сразу несколько новых названий для таких групп (клад), от большей к меньшим (рис. 1д): Eoichthyosauria (Euichthyosauria (Mixosauria, Merriamosauria (Shastasauria, Parvipelvia (Eurhinosauria, Thunnosauria (Ophthalmosauria)))). Клады Mixosauria и Ophthalmosauria Мотани отождествлял с семействами, выделенными Бауром (Baur, 1887а, б), хотя для офтальмосаврий он ошибочно указал авторство Эпплби (Appleby, 1956), так как не знал, что в оригинальной версии работы Баура, написанной на немецком

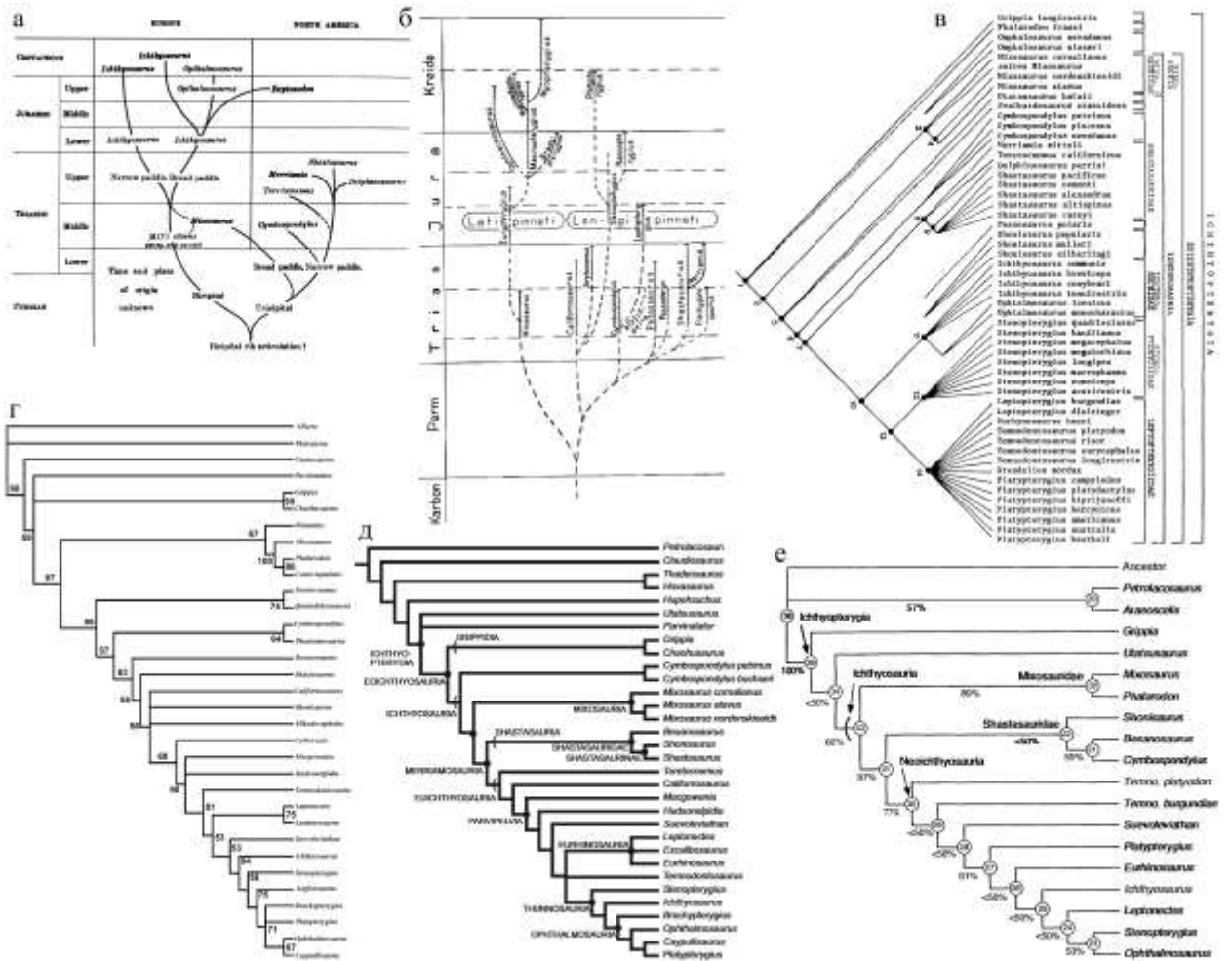


Рис. 1. Филогенетические гипотезы из работ начала XX в. и результаты первых масштабных филогенетических анализов: а – (Merriam, 1908); б – (von Huene, 1956); в – (Mazin, 1982); г – (Maisch, Matzke, 2000); д – (Motani, 1999b); е – (Sander, 2000).

языке, уже было выделено семейство Ophthalmosauridae (Baur, 1887a; McGowan, Motani, 2003). Мартин Сандер в своем анализе (Sander, 2000) в дополнение к кладам Мотани предложил еще одну новую группу – Neoichthyoosauria, включающую всех юрских и меловых ихтиозавров. Михаэль Майш и Андреас Матцке (Maisch, Matzke, 2000) тоже выделили новую группу – Hueneosauria, включающую общего предка *Mixosaurus* и *Ophthalmosaurus* и всех его потомков, то есть включающую группы *Mixosauria* и *Merriamosauria* в понимании Мотани. Несомненной заслугой этих авторов является возрождение семейства Ophthalmosauridae, которое к тому моменту не использовали уже более века, рассматривая род *Ophthalmosaurus* в составе ихтиозаврид. Стоит отметить, что ввиду общепризнанной на тот момент синонимии родов *Ophthalmosaurus* и *Barytanodon* как Мотани, так и Майш с Матцке использовали семейство Ophthalmosauridae Baur, 1887 несмотря на приоритет Barytanodontidae Marsh, 1880 (МКЗН Ст. 40). За последующие двадцать лет исследований название Ophthalmosauridae уже настолько прочно вошло в

употребление, что восстановить историческую справедливость не представляется возможным (МКЗН Ст. 23.9.1.). Однако, здесь важно отметить и другой момент: понимание объема семейства Ophthalmosauridae в ранних работах (Baur, 1887a; Andrews, 1910; Appleby, 1956) существенно отличается от предложенных как Мотани, так и Майшем с Матцке, которые рассматривали в составе этого семейства все средне-позднеюрские и меловые роды ихтиозавров известные на тот момент. Эту точку зрения своего рода «узаконили» Макгоуэн и Мотани в своей знаменитой монографии по ихтиозаврам (McGowan, Motani, 2003).

В дальнейшем филогенетические анализы в основном основывались на матрицах Мотани, частично дополняя и расширяя их (Thorne et al., 2011; Cuthbertson et al., 2013a, b; Fröbisch et al., 2013; Ji et al., 2016; Jiang et al., 2017; Motani et al., 2017; рис. 2). Параллельно некоторые исследователи начали сосредотачивать внимание и на отдельных кладах ихтиозавров. Так многие исследователи занялись выяснением родственных связей внутри клад Parvipelvia, Thunnosauria и, прежде всего, Ophthalmosauria/Ophthalmosauridae (Fernández, 2007; Maxwell, 2010; Druckenmiller, Maxwell, 2010; Fischer et al., 2011b, 2012, 2013; Maxwell et al., 2012). Наиболее глубокий анализ филогении офтальмосаврид был проведен В. Фишером с соавторами (Fischer et al., 2011b, 2012, 2013, 2014a, c; рис. 3). Изначально он включал порядка 15 ОТЕ и около 50 признаков, но вскоре объем матрицы дошел до 36 ОТЕ и 88 признаков (Fischer et al., 2016).

Важным достижением В. Фишера является демонстрация разделения Ophthalmosauridae (*sensu* McGowan, Motani, 2003; Maisch, 2010) на две группы, которые было предложено рассматривать в качестве подсемейств Ophthalmosaurinae Baur, 1887 и Platypterygiinae Arkhangelsky, 2001 (Fischer et al., 2012; рис. 3). Другие авторы, изучавшие офтальмосаврид, предпочитали брать за основу своих анализов вариации матриц Фишера, лишь незначительно их дополняя несколькими новыми признаками и таксонами (рис. 4; Roberts et al., 2014; Zverkov et al., 2015b; Maxwell et al., 2016; Delsett et al., 2017, 2019; Paparella et al., 2017; Campos et al., 2020).

В 2019 году был опубликован наиболее масштабный филогенетический анализ ихтиозавров, включающий 113 видов (включая ихтиозавроморф) и 287 признаков (Moon, 2019; рис. 2з, и). Однако представленная Бенджамином Муном матрица является некритической компиляцией всех опубликованных на тот момент матриц, без попыток ревизии кодировок, даже несмотря на то, что у разных авторов кодировки для одних и тех же таксонов различаются кардинально. Хотя некоторые авторы пытаются использовать эту матрицу в своих исследованиях (Maxwell et al., 2019; Maxwell, Cortes, 2020; Klein et al., 2020), ее разрешающая способность чрезвычайно низкая и, для продвинутых ихтиозавров,

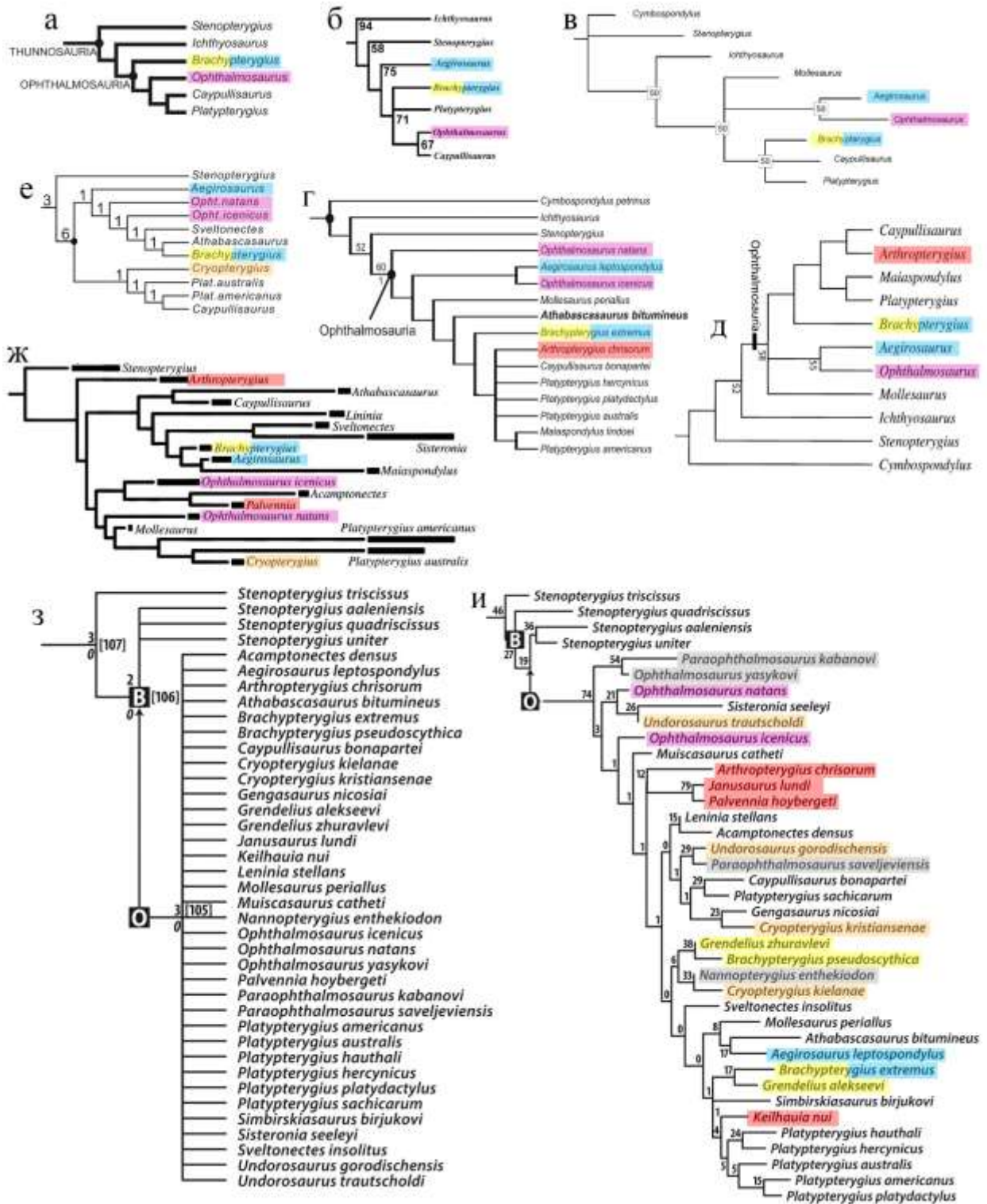


Рис. 2. Результаты филогенетических анализов: а – (Motani, 1999b); б – (Maisch, Matzke, 2000); в – (Fernández, 2007); г – (Druckenmiller, Maxwell, 2010); д – (Maxwell, 2010); е – (Ji et al., 2016); ж – (Motani et al., 2017); з, и – (Moon, 2019). Цветами выделены таксоны, рассматриваемые в данной работе. Данная цветовая схема применяется во всей работе для возможности сравнения результатов различных анализов.

не позволяет получить ничего кроме нескольких политомий (рис. 2з, и).

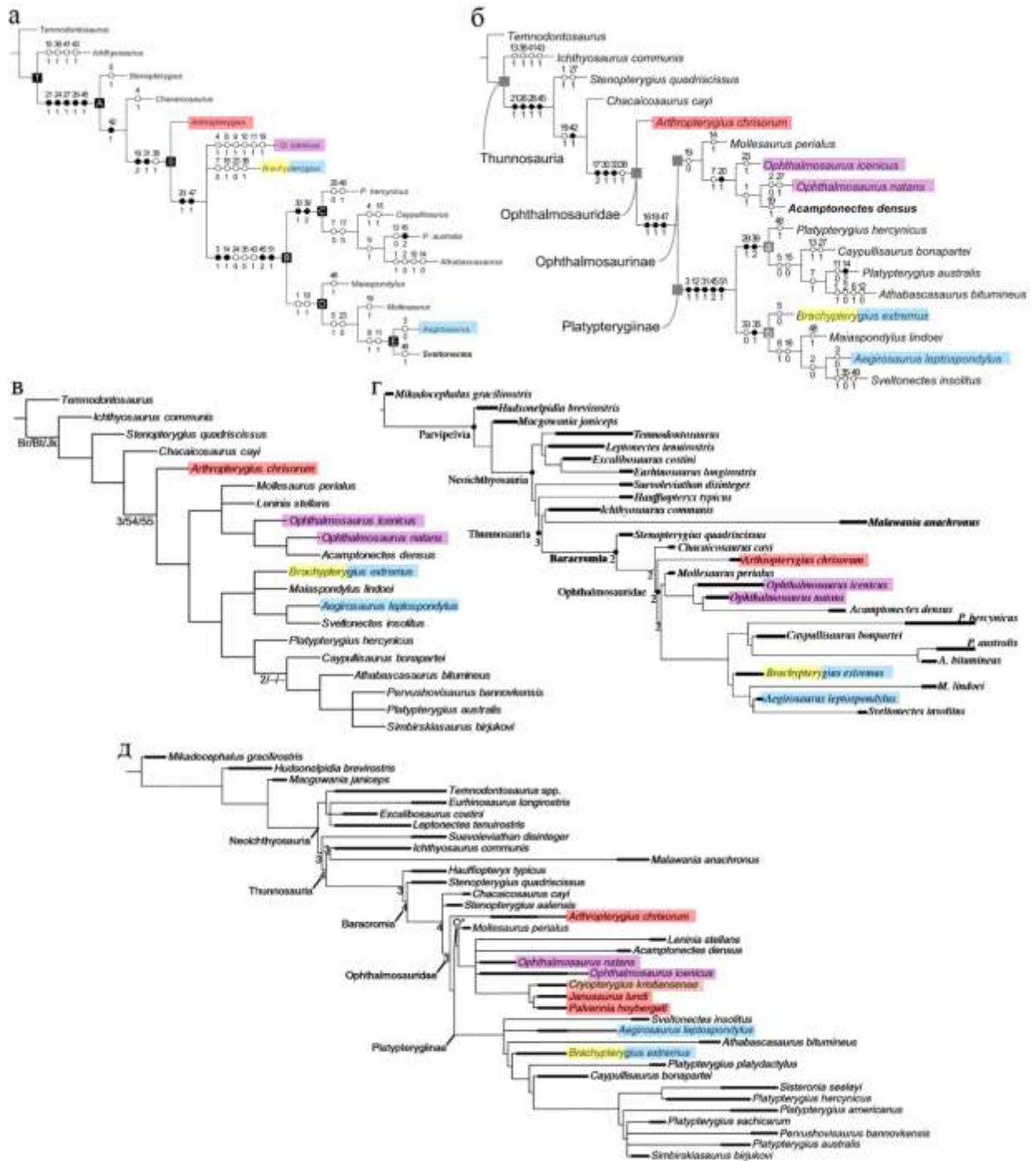


Рис. 3. Результаты филогенетических анализов из работ В. Фишера с соавторами: а – (Fischer et al., 2011b); б – (Fischer et al., 2012); в – (Fischer et al., 2014c); г – (Fischer et al., 2013); д – (Fischer et al., 2016). Цветами выделены таксоны, рассматриваемые в данной работе. Данная цветовая схема применяется во всей работе для возможности сравнения результатов различных анализов.

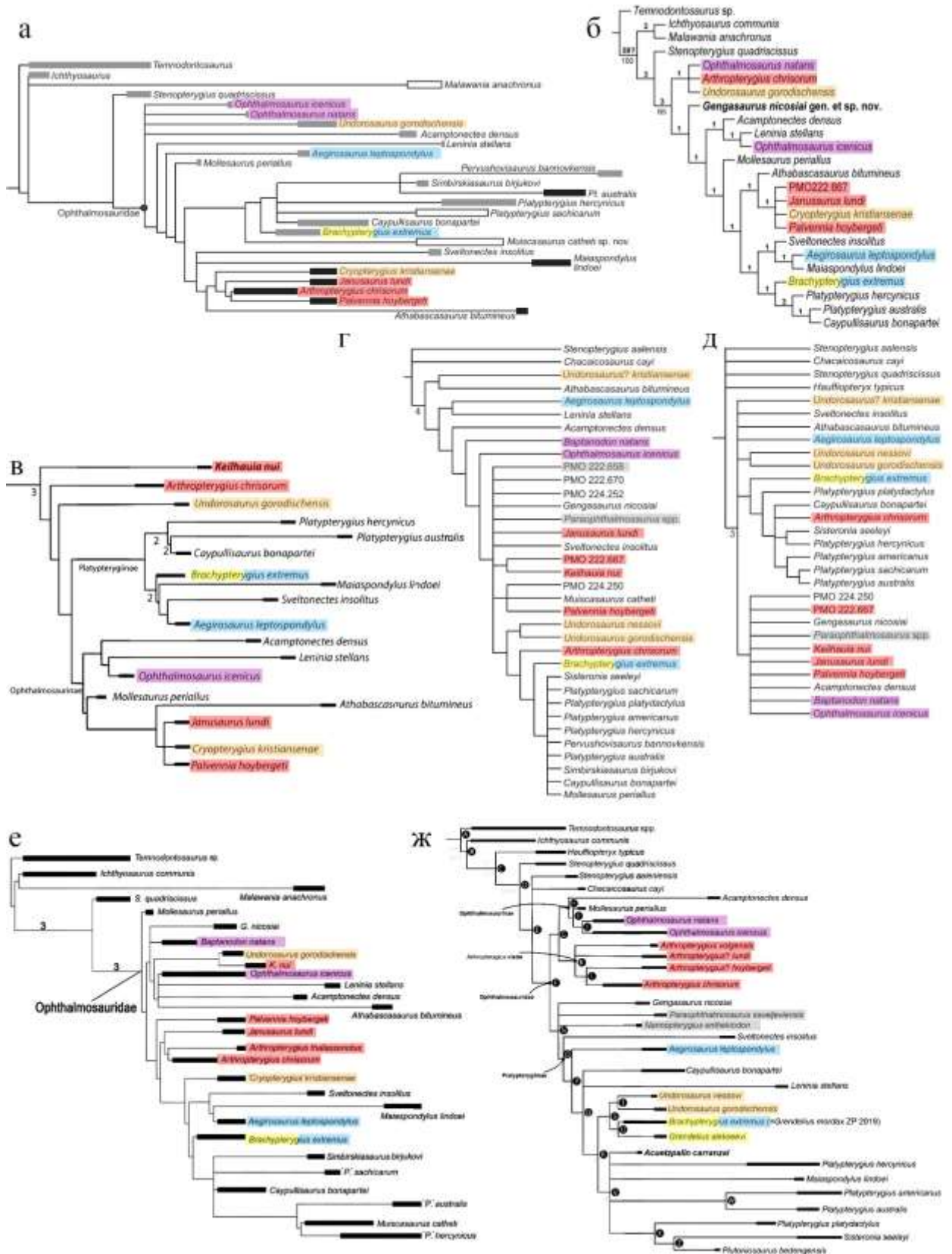


Рис. 4. Результаты филогенетических анализов из работ различных авторов, опубликованных в период 2016–2020 гг.: а – (Maxwell et al., 2016); б – (Paparella et al., 2017); в – (Delsett et al., 2017); г, д – (Delsett et al., 2019); е – (Campos et al., 2020); ж – (Barriontos-Lara, Alvarado-Ortega, 2020). Цветами выделены таксоны, рассматриваемые в данной работе. Данная цветовая схема применяется во всей работе для возможности сравнения результатов различных анализов.

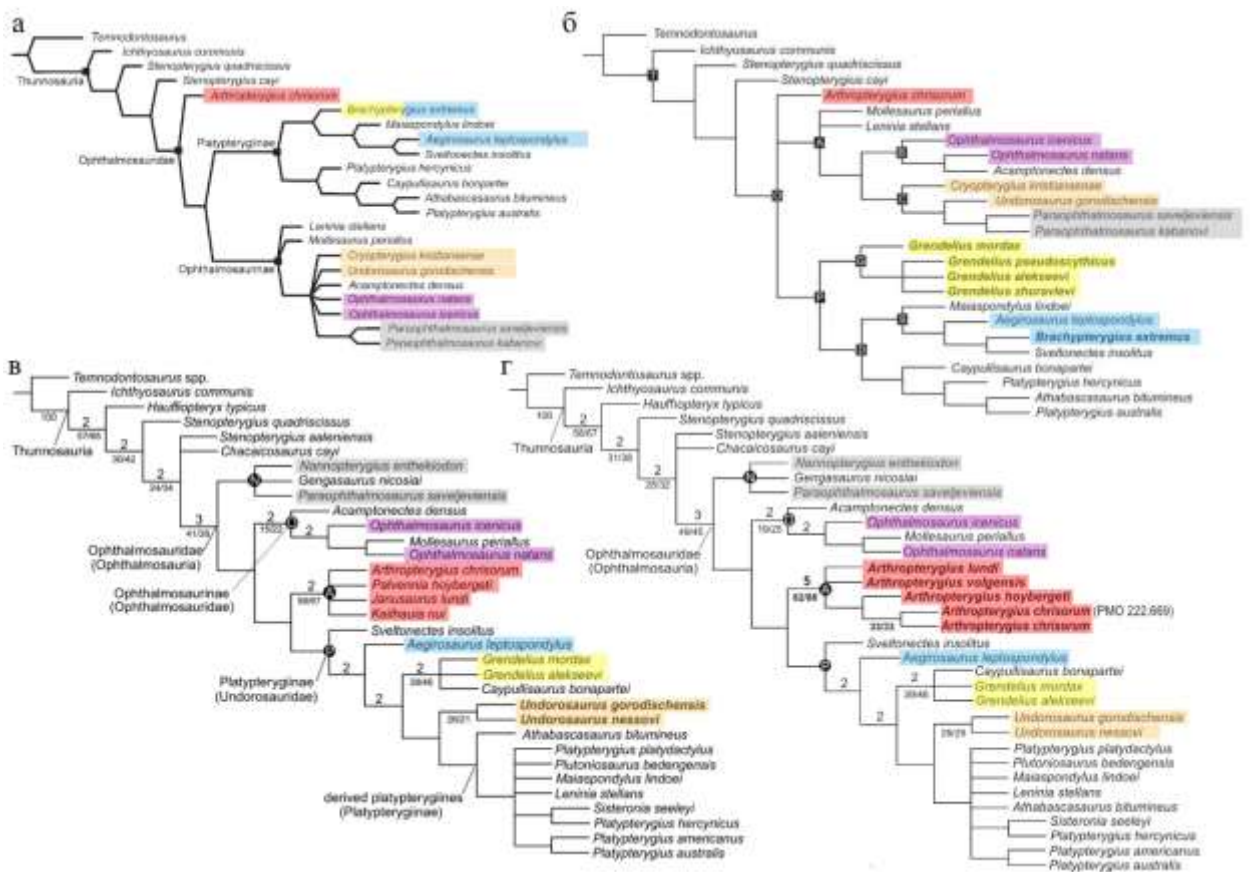


Рис. 5. Результаты филогенетических анализов из различных работ автора диссертации, опубликованных в период 2014–2019 гг.: а – (Arkhangelsky, Zverkov, 2014); б – (Zverkov et al., 2015b); в – (Zverkov, Efimov, 2019); г – (Zverkov, Prilepskaya, 2019). Цветами выделены таксоны, рассматриваемые в данной работе. Данная цветовая схема применяется во всей работе для возможности сравнения результатов различных анализов.

Начиная с 2019 г. Н.Г. Зверьков с соавторами опубликовали серию работ с ревизиями позднеюрских бореальных родов ихтиозавров (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019; Zverkov, Jacobs, 2021). Их таксон-признаковые матрицы основывались во многом на матрицах Фишера, однако число таксонов и количество признаков были увеличены вплоть до 44 ОТЕ и 134 признаков (Zverkov, Jacobs, 2021), из них 49 признаков были предложены впервые. В ходе ревизий, проведенных данными авторами, ряд позднеюрских родов и видов было предложено рассматривать в качестве синонимов, таким образом, для некоторых ОТЕ возрос процент закодированных признаков. Среди прочего результатами этих работ было подтверждено разделение группы Ophthalmosauridae (*sensu* McGowan, Motani, 2003; Maisch, 2010) на две группы (рис. 5). Однако в работе Н. Зверькова и В. Ефимова (Zverkov, Efimov, 2019) был поднят вопрос: насколько оправдано рассматривать эти группы в качестве подсемейств в составе семейства Ophthalmosauridae, если одна из этих групп соответствует семейству Ophthalmosauridae Ваур, 1887 в его изначальном понимании (Ваур, 1887а; Andrews, 1910; Appleby, 1956), тогда как другая соответствует семейству Undorosauridae

Efimov, 1999. Тем более что подсемейство *Platypterygiinae* Arkhangelsky, 2001 (*sensu* Fischer et al., 2012) Архангельским рассматривалось в составе семейства *Undorosauridae*.

Другим важным моментом, до сих пор не получившим достаточного внимания в работах последних двух десятилетий, является то, что авторство подсемейства *Platypterygiinae* принадлежит не 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. Однако в составе семейства *Platypterygiidae*, по мнению Архангельского, возможно выделить подсемейства *Platypterygiinae* Bardet, 1995 и *Undorosaurinae* Efimov, 1999 (Архангельский, 2008).

В данной работе семейства *Ophthalmosauridae* Baur, 1887 и *Platypterygiidae* Bardet, 1995 рассматриваются как валидные таксоны в составе клады *Ophthalmosauria* Motani, 1999. Система офтальмозаврий принимается согласно результатам филогенетического анализа, опубликованным в работе Н. Зверькова и М. Джейкобс (Zverkov, Jacobs, 2021).

ГЛАВА 2. СВЕДЕНИЯ ОБ ОТЛОЖЕНИЯХ, ИЗ КОТОРЫХ ПРОИСХОДИТ МАТЕРИАЛ

Рассматриваемый в работе материал охватывает значительную территорию (большую часть Европы, включая арктические острова). Учитывая разнообразие и сложность строения осадочных толщ, распространенных на столь обширной площади, едва ли возможно охарактеризовать стратиграфию конкретных местонахождений детально в данной главе. Кроме того, это представляется нецелесообразным, учитывая специфику материала: скелеты крупных позвоночных – это довольно редкие находки, и, фактически, для одного разреза или одного стратиграфического интервала в конкретной местности за многие годы мониторинга может быть сделана единственная находка остатков крупного позвоночного. Таким образом, для каждой находки имеет смысл приводить описание разреза и фиксировать ее положение в нем. Однако значительная часть изученных материалов представляет собой уже ставшие историческими сборы, для которых данные по геологии мест их сбора представлены весьма скудно, если вообще сохранились. В лучшем случае авторами находок фиксировались зоны по аммонитам или перечислялась сопутствующая фауна, по которой можно предположить примерное стратиграфическое положение материала (см. Приложение 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). Таким образом, автор приводит в данной главе лишь обобщенные краткие характеристики отложений, из которых происходит материал, разделив их по территориям и дополнив приложением с общими сведениями о стратиграфии конкретных местонахождений и описаниями разрезов (Приложение 1).

2.1. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы европейской части России

В европейской части России средне- и позднеюрские отложения субмеридионально простираются через всю Восточно-Европейскую платформу, занимая обширные площади и трансгрессивно залегая на породах триаса либо, чаще, палеозоя (Унифицированная..., 2012). Отложения представлены преимущественно терригенными и карбонатно-терригенными мелководно-морскими образованиями с большим количеством перерывов различной продолжительности (Унифицированная..., 2012). Тимано-Печорский регион и территория архипелага Земля Франца-Иосифа (ЗФИ) в мезозое были частью Баренцево-морского седиментационного бассейна, в который также входил и архипелаг Шпицберген. Юрские отложения этого седиментационного бассейна преимущественно

терригенные: мощные толщи песков, песчаников, глин алевролитов и аргиллитов (Репин и др., 2007).

Верхний отдел юрской системы на территории Европейской России и Арктики представлен всеми ярусами. Находки остатков морских рептилий встречаются неравномерно по разрезам: в оксфордском и кимериджском ярусах, а также в нижневолжском подъярусе они единичные, в то время как начиная со средневолжского подъяруса их частота существенно возрастает (Ефимов, 1987, 1992; Архангельский, 2001а).

2.1.1. Оксфордский и кимериджский ярусы

Оксфордскому ярусу, а также низам кимериджского яруса на территории Восточно-Европейской платформы соответствует михаленинский горизонт, установленный в 2006 г. (Постановления..., 2006). Его стратотип расположен на берегу р. Унжа между пос. Унжа и г. Макарьев в Костромской обл. (Месежников и др., 1989; Głowniak et al., 2010). В пределах Ульяновско-Саратовского прогиба горизонт сложен серыми известковистыми глинами; в Московской синеклизе – глинами темно-серыми с желваками фосфоритов (Унифицированная..., 2012). Михаленинский горизонт включает десять аммонитовых зон, восемь из которых относятся к оксфордскому ярусу, это снизу-вверх: *Vertumnicerias mariae*, *Cardioceras cordatum*, *Cardioceras densiplicatum*, *Cardioceras tenuiserratum*, *Amoeboceras alternoides*, *Amoeboceras serratum*, *Amoeboceras regulare* и *Amoeboceras rosenkrantzi*; еще две аммонитовых зоны относятся к нижнему кимериджу: *Pictonia baylei* и *Rasenia cymodoce* (рис. 6).

Верхнекимериджскому подъярусу соответствует выделенный А.Г. Олферьевым по данным бурения в Украинской синеклизе игуменковский горизонт (Унифицированная ..., 1993). На большей части Европейской России этот горизонт размыт; в Ульяновско-Саратовском прогибе и Саратовско-Волгоградской зоне представлен серыми глинами; в Московской синеклизе присутствует нижняя часть горизонта, представленная темно-серыми глинами; реже сохраняется весь горизонт (Северо-Среднерусская зона), представленный в этом случае глинами серыми глауконитовыми и спонголитом (Унифицированная ..., 2012). Игуменковский горизонт включает три аммонитовых зоны *Aulacostephanus mutabilis*, *Aulacostephanus eudoxus* и *Aulacostephanus autissiodorensis* (рис. 6).

Система	Юрская					Меловая																			
	Верхний		Нижний			Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский		Оксфордский	

Рис. 6. Корреляция отложений верхнего отдела юрской системы и низов мела 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; Рогов, 2010, 2017; Киселев и др., 2018; Rogov, 2020; Rogov, Zakharov, 2009; Janssen et al., in press). Серым цветом показано распространение находок ихтиозавров; светло-серым с неполной заливкой – интервалы с находками с неточной привязкой и интервалы с плохо диагностируемыми находками.

Отложения оксфордского и кимериджского возраста Европейской России достаточно хорошо коррелируются с одновозрастными отложениями Арктики и Западной Европы, однако они до сих пор наиболее слабо охарактеризованы фауной позвоночных: В.М. Ефимов отмечал редкость остатков морских рептилий в отложениях данного стратиграфического интервала (Ефимов, 1987, 1992). Из достоверно верхнекимериджских отложений (зона *Aulacostephanus mutabilis*) Среднего Поволжья происходит фрагментарный скелет крупного ихтиозавра, описанный В.М. Ефимовым как новый вид – *Ophthalmosaurus undorensis* Efimov, 1991; сейчас этот таксон считается невалидным, типовой материал рассматривается как *Ophthalmosauridae indet.* (Архангельский и др., 2018). В то же время описанная с участием автора из отложений этого возраста Самарской области (Заводское обнажение) находка неполного скелета ихтиозавра *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 подчеркивает значимость этого временного интервала для понимания истории юрских ихтиозавров Европейской России и свидетельствует о перспективах поисков в нем остатков морских рептилий (Архангельский и др., 2018). Из зоны *Aulacostephanus autissiodorensis* Заводского обнажения также известна плечевая кость *Nannopterygius enthekiodon*, описанная в данной работе.

2.1.2. Волжский региоярус

Верхний ярус юрской системы на Восточно-Европейской платформе – волжский региоярус – был выделен С.Н. Никитиным (1881). На территории Европейской России волжские отложения широко распространены в Московской синеклизе и Ульяновско-Саратовском прогибе, протягиваясь широкой полосой с юга на север. На севере встречаются в Сысольско-Вятско-Камской впадине и Печорской синеклизе; на западе – в Украинской и Польско-Литовской синеклизах; в Каспийской синеклизе вскрыты скважинами (Унифицированная ..., 2012). Волжский региоярус составляют ветлянский и ундорский горизонты (Унифицированная ..., 2012).

Разногласия о корреляции волжского яруса с подразделениями тетической шкалы имеют место, начиная с его установления и по сей день, что связано с высоким провинциализмом фаун. В то время как нижняя граница волжского и титонского ярусов практически синхронные (Rogov, 2010), их верхние границы не совпадают. Многие исследователи сейчас отмечают, что постановление МСК (Постановления МСК..., 1997) о признании ниже- и средневолжского подъярусов соответствующими титонскому ярусу и отнесении верхневолжского подъяруса к берриасу является поспешным и едва ли соответствует действительности (Унифицированная..., 2012). Учитывая последние результаты голосования рабочей группы по границе юры-мела (которые предложили

проводить границу систем по тинтиннидам, в основании зоны *Calpionella alpina*) и судя по палеомагнитным данным, границу юры и мела (в ее нынешнем понимании) в Панбореальной надобласти следует проводить внутри верхневолжской аммонитовой зоны *Craspedites taimyrensis* (в Сибири) и, соответственно, *Craspedites nodiger* (на Восточно-Европейской платформе) (Rogov, 2014) (рис. 6).

Ветлянский горизонт был выделен Д.Н. Соколовым (1901) в Оренбургской юре. Стратотип – берег р. Ветлянки, Оренбургская обл. Понимается в объеме нижневолжского подъяруса и зоны *Dorsoplanites panderi* средневолжского подъяруса (рис. 6). В Печорской синеклизе и Сысольско-Вятско-Камском прогибе нижняя часть горизонта размыта, верхняя представлена глинами известковистыми, в нижней части битуминозными, и горючими сланцами; в Московской синеклизе (северная ее часть) от размыва уцелела преимущественно верхняя часть горизонта, представленная глинами и алевролитами с прослоями фосфоритов, реже битуминозными сланцами; в Ульяновско-Саратовском прогибе горизонт представлен глинами известковистыми со стяжениями мергеля и битуминозными сланцами (Унифицированная..., 2012).

Ветлянский горизонт включает пять аммонитовых зон. Четыре из которых составляют нижневолжский подъярус: *Illovaiskyia klimovi*, *Illovaiskyia sokolovi*, *Illovaiskyia pseudoscythica*, и *Pseudovirgatites puschi* (рис. 6). Остатки ихтиозавра (*Otschevia pseudoscythica* Ефимов, 1998) указывались для зоны *Illovaiskyia pseudoscythica* (Ефимов, 1998а), однако эта стратиграфическая привязка неоднозначная (Приложение 1; местонахождение «Детский санаторий»); в целом данные об ихтиозаврах нижневолжского подъяруса Европейской России отсутствуют.

Пятая аммонитовая зона *Dorsoplanites panderi* – средневолжская. В разрезах Среднего Поволжья эта зона представлена мощными отложениями известковистых глин со стяжениями мергеля и черными сланцами. В расположенных севернее разрезах Московской области зона имеет небольшую мощность и представлена глинами и алевролитами с прослоями фосфоритов. Повсеместно охарактеризована остатками позвоночных: наиболее интересные и значимые находки позднеюрских морских рептилий происходят именно из этой зоны (Боголюбов, 1910; Журавлев, 1941, 1943; Новожилов, 1948, 1964; Архангельский, 1998а, 2000, 2001а, б). Основные местонахождения с находками из зоны *D. panderi* это: Гордищи и «Детский санаторий» в Ульяновском Поволжье (из которых происходят голотипы *Grendelius pseudoscythicus* и *G. alekseevi*, а также находки *Nannopterygius sp.*, *Arthropterygius chrisorum*, *A. lundii*, *A. cf. hoybergeti*), Кашпир и Новая Рачейка в Самарском Поволжье (где найден голотип *Arthropterygius volgensis*, а также остатки *A. lundii* и *Grendelius zhuravlevi*) и Савельевский сланцевый рудник в Саратовском

Заволжье (из которого происходят голотипы *Grendelius zhuravlevi* и «*Paraophthalmosaurus saratoviensis*»). Более подробная информация может быть найдена в Приложении 1.

Ундорский горизонт назван по одноименной свите (Унифицированная..., 1993). Стратотип – обнажение на Волге ниже д. Городище Ульяновской обл. Понимается в объеме зоны *Virgatites virgatus* средневожского – зоны *Craspedites nodiger* верхневожского подъярусов (Унифицированная ..., 2012). Некоторые исследователи включают в его состав также зону *Volgidiscus singularis*, имеющую крайне ограниченное распространение (Киселев и др., 2018). Формально ундорский горизонт сопоставляется с верхами титона – зоной *Tirnovella occitanica* берриаса (Постановления МСК..., 1997), хотя палеонтологические и палеомагнитные данные свидетельствуют о недостаточной обоснованности такой корреляции (Хоша и др., 2007; Брагин и др., 2013; Rogov, 2014).

В Московской синеклизе ундорский горизонт представлен фосфатоносными глауконитовыми и кварцевыми песками и песчаниками, в Сысольско-Вятско-Камской впадине – известковистыми глинами, местами с прослоями мергелей или горючих сланцев. В Печорской синеклизе – глинами и глинистыми алевролитами. В Ульяновско-Саратовском прогибе и Прикаспийской синеклизе на севере преобладают пески и песчаники с фосфоритами, на юге – известняки, глинистые мергели, переслаивание брекчий каменной соли, ангидритов, глин, алевролитов и песчаников (Унифицированная..., 2012).

Ундорский горизонт включает шесть аммонитовых зон. Зоны *Virgatites virgatus* и *Epivirgatites nikitini* относятся к верхам средневожского подъяруса (рис. 6). Зона *Virgatites virgatus* сильно конденсирована в разрезах Среднего Поволжья и, как правило, представлена нижней подзоной, или же находки характерных видов встречаются переотложенными в фосфоритах из основания зоны *Epivirgatites nikitini*. В отличие от расположенных севернее разрезов Московской и Ярославской области в Среднем Поволжье зона охарактеризована исключительно виргатитидами (Рогов и др., 2015). В разрезах Московской области зона представлена темными песчанистыми глинами с прослоями и рассеянными в толще стяжениями фосфорита, общей мощностью до 1,2 м (Герасимов и др., 1995) и характеризуется остатками морских рептилий (Митта, 1984; Герасимов и др., 1995). Основные местонахождения этого возраста: Еганово и Лопатинский рудник в Подмоскowie (откуда известны представители родов *Undorosaurus* и *Nannopterygius*; см. Приложение 1); Городищи, «Детский санаторий» и Сланцевый рудник в Ульяновском Поволжье (откуда происходят типовые материалы по *Undorosaurus gorodischensis* и *U. nessovi*, а также многочисленные находки *Nannopterygius saveljeviensis*; см. Приложение 1); Кашпир в Самарском Поволжье (*Nannopterygius*) и Карьер у пос. Горный в Саратовском Заволжье (голотип *Nannopterygius saveljeviensis*).

Верхневолжский подъярус составляют четыре зоны: *Kachpurites fulgens*, *Garniericeras catenulatum* эквивалентная зоне *Craspedites subditus*, *Craspedites nodiger* и *Volgidiscus singularis* (рис. 6). Остатки позвоночных верхневолжского подъяруса Восточно-Европейской платформы изучены хуже, чем более древние средневолжские, однако в зоне *Garniericeras catenulatum* Ульяновского Поволжья В.М. Ефимовым найден неполный скелет *Undorosaurus gorodischensis* (Ефимов, 1999б), а также скелеты ихтиозавров рода *Nannopterygius* («*Yasykovia*»; Ефимов, 1999а). В подмосковных местонахождениях из отложений этого возраста указаны находки представителей рода *Nannopterygius* (голотипы «*Yasykovia mittai*» и «*Y.sumini*»; Приложение 1).

2.1.3. Рязанский региоярус

В европейской части России выше волжского региояруса широко распространены сильно конденсированные терригенные отложения: преимущественно пески и песчаники, как правило фосфатизированные, мощностью не превышающие 2–3 м (Сазонова, 1977; Кейси и др., 1977; Месежников и др., 1979; Олферьев, 2013; Митта, 2014; Рогов и др., 2015). Впервые эти отложения в качестве самостоятельной стратиграфической единицы выделил Н.А. Богословский (1895) предложив название «рязанский горизонт». Рязанские отложения повсеместно залегают на подстилающих образованиях с перерывом. По аммонитам в них выделяют три зоны (Рогов и др., 2015; рис. 6). Определимые до уровня рода и тем более вида находки ихтиозавров в рязанском региоярсе Европейской России до сих пор неизвестны и в целом находки морских рептилий в этом интервале крайне редки (Zverkov et al., 2018).

2.2. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Земли Франца-Иосифа

В настоящее время нет единого мнения по поводу местных подразделений юрских отложений Земли Франца-Иосифа (ЗФИ). В объяснительных записках к государственной геологической карте РФ предложены две свиты – тегетхофская (прибрежноморские и континентальные отложения плинсбах–тоарского возраста) и ганзинская (морские отложения верхнетоарского–титонского возраста), которая перекрывается алевритисто-песчанистой ламонской «свитой», соответствующей низам меловой системы (Объяснительная..., 2004, 2006; рис. 7). Н.Н. Костева (2002, 2005) выше тегетхофской свиты предлагает выделять фиумскую свиту, соответствующую среднему отделу юрской системы практически в полном объеме, а также включающую низы оксфордского яруса, и хеферовскую свиту, соответствующую верхнему отделу юрской системы и захватывающую низы меловой системы (верхнеоксфордский подъярус – низы

берриасского яруса; рис. 7). Хеферовская свита, по Н.Н. Костевой, фациально замещается имеющей более ограниченное распространение ламонской «толщей» (рис. 7), представленной песчанистыми породами и имеющей позднеюрско-раннемеловой возраст (Костева, 2005). Репин с соавторами (Репин и др., 2007), следуя более ранним работам (Киричкова и др., 1998), рассматривают в составе ламонской «серии» среднеюрско-раннемелового возраста несколько свит: средне-верхнеюрскую нордбруковскую свиту, верхнеюрскую кользатскую свиту и нижнемеловую клагенфуртскую свиту (рис. 7).

Для волжских отложений ЗФИ данные по аммонитам скудны, в настоящее время точно установлено присутствие некоторых средневолжских и верхневолжских аммонитов (Рогов и др., 2016).

В то время как для триасовых отложений ЗФИ остатки морских рептилий отмечались неоднократно (Объяснительная..., 2006), а некоторые находки были описаны (Сенников, Архангельский, 2010), о морских рептилиях из юрских и меловых отложений ЗФИ практически ничего не было известно. Позвонок плезиозавра из предположительно оксфордских отложений о. Гукера был описан в 1936 г. А.Н. Рябининым (Рябинин, 1936), позднее о находке скелета морской рептилии (предположительно плезиозавра) в волжских отложениях о. Земля Вильчека упоминал В. Д. Дибнер (Dibner, 1998). В связи с этим недавно описанные новые находки ихтиозавров из берриасских отложений о. Бергхауз (см. Приложение 1) представляют несомненный интерес (Zverkov, Prilepskaya, 2019; Zverkov, Jacobs, 2021).

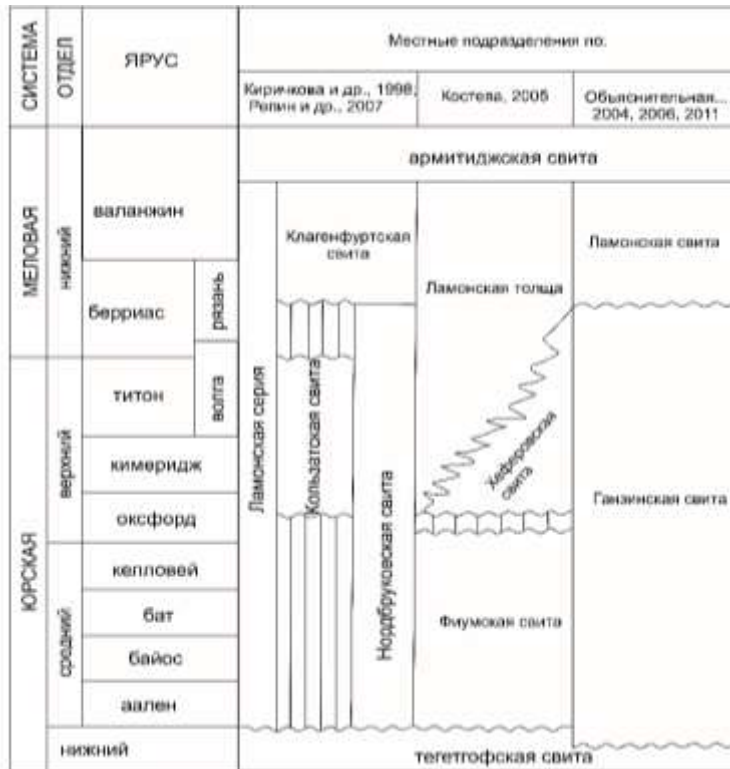


Рис. 7. Местные подразделения юры и нижнего мела архипелага Земля Франца-Иосифа в работах разных исследователей.

2.3. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Шпицбергена

В центральной части Шпицбергена верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы представлены подсерией янусфьеллет серии адвентдален и включают две свиты: агардфьеллет преимущественно позднеюрского возраста и рюрикфьеллет раннемелового возраста (Dallmann et al., 1999). Свита агардфьеллет имеет мощность от 90 до 350 м и представлена терригенной тощей: плохо сортированными глинистыми песчаниками и алевролитами в основании, постепенно переходящими вверх по разрезу в более тонкозернистые осадки (пачки оппдален, лардифьеллет и оппдалсата). Ее верхняя бóльшая часть представлена темными аргиллитами, алевролитами и черными сланцами с прослоями алевролитов, слагающими пачку слотсмая. По всей свите встречаются остатки беспозвоночных, позволяющие установить оксфордский, кимериджский и волжский ярусы (Dallmann et al., 1999; Рогов, 2010). Осадконакопление проходило преимущественно в обстановках открытого шельфа (Dallmann et al., 1999). Важно отметить, что свита агардфьеллет характеризуется наличием крупных третичных надвигов и дислокаций, а также неотектоническими гравитационными и криодислокациями, что существенно затрудняет стратиграфический контроль.

Пачка слотсмая свиты агардфьеллет является основным источником находок остатков морских рептилий (Delsett et al., 2016; 2017; Приложение 1). Она имеет мощность 70–100 м и представлена темно-серыми аргиллитами с местными проявлениями черных сланцев, содержащих красные и желтоватые конкреции сидерита, а также прослой сидерита и доломита. В кровле пачки огрубление осадка с последовательностью сланец-алевролит-песчаник. Верхняя граница проходит по основанию заметно более рыхлого слоя красновато-желтой или зеленоватой пластичной глины, которая носит название миклегардфьеллет и относится к основанию вышележащей свиты рюрикфьеллет (Dallmann et al., 1999).

Свита рюрикфьеллет представлена темными сланцами с глинисто-сидеритовыми и алевролитовыми конкрециями; ее мощность может достигать 400 м (176 м в стратотипе), вверх по разрезам наблюдается огрубление осадка (Dallmann et al., 1999). Ввиду отсутствия в свите рюрикфьеллет достоверных находок остатков морских рептилий, ее дальнейшая характеристика в данной работе не приводится.

Основное местонахождение позднеюрских и раннемеловых морских рептилий на Шпицбергене – г. Янусфьеллет. Здесь из свиты агардфьеллет указаны находки, стратиграфическое распределение которых охватывает нижеволжский и верхневолжский подъярусы, а также, возможно, берриасский ярус нижнего мела (Delsett et al., 2016, 2017,

2018), однако точное стратиграфическое положение отдельных находок неизвестно (см. Приложение 1). По аммонитам удалось установить, что голотип «*Cryptoptygius kristiansenae*» (*Undorosaurus gorodischensis*) происходит из средневожской зоны *Crendonites anguinus* (Zverkov, Efimov, 2019), а голотип «*Janusaurus*» *lundii*, судя по фото найденного с ним аммонита, имеет нижневожский возраст (см. Приложение 1).

2.4. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Арктической Канады

Последовательность средне-верхнеюрских отложений Канадского арктического архипелага в определенной степени схожа с таковой Баренцевоморского седиментационного бассейна, однако остатки морских рептилий здесь не так хорошо известны, что, по-видимому, связано с меньшей интенсивностью исследований. Наиболее значимая находка – скелет ихтиозавра, голотип *Arthroptygius chrisorum* (Russell, 1994), происходит из свиты дир-бей разреза мыса Грасси (о. Мелвилл) и, весьма вероятно, имеет вожский возраст (см. Приложение 1).

Позднеюрские отложения в данном регионе залегают на песчаниках свиты хикклс-коув (Hiccles Cove Formation), датируемых верхним батом – келловеем (Poulton, 1994), и представлены черносланцевыми свитами (формациями) рингнес и дир-бей (Ringnes Formation и Deer Bay Formation). Свита рингнес датируется оксфордом – ранним кимериджем, ее мощность в разрезе мыса Грасси достигает до 20 м, в других разрезах о. Мелвилл ее мощность не превышает 30 м (Poulton, 1994). Максимальная мощность свиты рингнес на островах Канадского арктического архипелага не превышает 60 м. (Embry, 1994). Свита дир-бей охватывает верхи кимериджского яруса, вожский ярус, а также низы меловой системы (берриасский и частично валанжинский ярусы) (Poulton, 1994), ее мощность может превышать 300 м. (Embry, 1994). На некоторых островах Канадского арктического архипелага свиты рингнес и дир-бей разделены и частично фациально замещаются песчаниками свиты эйвингэк (Awingak Formation) (Poulton, 1994), мощность которой так же может превышать 300 м. (Embry, 1994), однако в разрезе мыса Грасси данная свита полностью выклинивается (Embry, 1994; Poulton, 1994).

2.5. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы Англии

В Англии верхний отдел юрской системы представлен в нижней части – верхами свиты оксфордских глин, большая часть которой имеет келловейский возраст, и перекрывающимися их слоями серии кораллиан оксфордского возраста (рис. 6); их, в свою очередь, перекрывает мощная тоща кимериджских глин кимериджско–средневожского

возраста, выше которой залегают портландская и пурбекская серии средневожско – берриасского возраста.

2.5.1. Свита кимериджских глин

Свита кимериджских глин (Kimmeridge Clay Formation; далее – кимериджские глины) Англо-Парижского бассейна тесно связана со свитой оксфордских глин (Oxford Clay Formation), формируя значительную часть серии анхольм. Кимериджские глины залегают выше серии кораллиан (Corallian Group) оксфордского возраста. В слоях серии кораллиан остатки ихтиозавров встречаются редко и представлены изолированными и неопределимыми до уровня рода элементами скелета (Moon, Kirton, 2016; Foffa et al., 2018).

Кимериджские глины представлены преимущественно известковистыми глинами и мергелями, обогащенными органикой, с частыми прослоями горючих сланцев и горизонтами конкреций (Cox, Gallois, 1981). Максимальная мощность этой свиты может достигать 500 м. на южном берегу Англии, в Дорсете, где она полностью сложена глинами и сланцами с подчиненными прослоями известняков и септариевыми конкрециями (Arkell, 1933). Во внутренних частях Англии, в Суиндоне и в окрестностях Оксфорда, строение кимериджских глин неоднородно: зона *Pectinatites pectinatus* верхнего кимериджа здесь представлена песками со стяжениями песчаников (Arkell, 1933); мощность кимериджских глин здесь сокращается до 90 м в Суиндоне и до 30—45 м в Оксфорде. Свита традиционно делится на две пачки: нижние кимериджские глины охватывают интервал пяти аммонитовых зон *Pictonia baylei* – *Aulacostephanus autissiodorensis* (рис. 6); верхние кимериджские глины охватывают восемь зон в интервале *Pectinatites elegans* – *Virgatopavlovia fittoni* (рис. 6). Таким образом, свита кимериджских глин соответствует кимериджскому ярусу и нижневожскому подъярусу, а также низам средневожского подъяруса бореальной шкалы (рис. 6), что соответствует кимериджскому ярусу и нижнему подъярусу титонского яруса (при его двучленном делении) международной шкалы.

Остатки морских рептилий стратиграфически распространены достаточно равномерно, встречаясь на разных уровнях. Наиболее значимые находки ихтиозавров из нижних кимериджских глин представлены голотипом *Nannopterygius enthekiodon*, происходящим, вероятно, из одной из зон *Aulacostephanus* spp. бухты Киммеридж (Arkell, 1933), голотипом *Brachypterygius extremus*, происходящим из основания кимериджских глин окрестностей Уэймута (Delair, 1986), и передней конечностью *Arthropterygius* sp. в коллекции С. Этчеса, происходящей из этой же местности и интервала. Также из нижних кимериджских глин (зоны *R. cymodoce* – *A. mutabilis*) происходит голотип *Undorosaurus pleydelli* из Гиллингема, и дополнительный экземпляр этого таксона из Маркет-Рейзена (наиболее вероятно из зоны *R. cymodoce*).

Наиболее интересные находки ихтиозавров из верхних кимериджских глин Англии с привязками до уровня аммонитовой зоны хранятся в Музее юрской морской жизни Стива Этчеса (MJML; см. Etches, Clarke, 1999). Среди них новые материалы по *Nannopterygius enthekiodon*, происходящие из аммонитовых зон *V. scitulus* – *P. hudlestoni* (Zverkov, Jacobs, 2021), а также голотип «*Thalassodraco*» *etchesi* из зоны *P. pectinatus* (см. Приложения 1, 2). Из других материалов с известным стратиграфическим уровнем наиболее значим типовой экземпляр *Grendelius mordax*, происходящий предположительно из зоны *V. wheatleyensis* графства Норфолк (McGowan, 1976). Более подробная информация о местонахождениях и возрасте находок приведена в Приложении 1.

2.5.2. Портландская и пурбекская серии

Выше свиты кимериджских глин на юге Англии залегают гораздо менее мощные (не превышающее 75 м) и более плотные отложения портландской серии, разделяющейся на свиты портландского песка и портландского камня. Свита портландского песка, несмотря на свое название, сложена главным образом мергелями, алевролитистыми глинами, и цементным камнем, а также битуминозными известняками, нередко глауконитовыми (Arkell, 1933). Свита портландского камня, имеющая мощность около 30 м, сложена песчаниками и известняками, повсеместно содержащими остатки гигантских аммонитов-перисфинктид и богатую фауну беспозвоночных (Arkell, 1933). Остатки ихтиозавров в портландской серии редки и немногочисленны, в основном это позвонки (Delair, Wimbledon, 1993). Наиболее значимые находки – правая и левая плечевые кости *Platpterygiidae* gen. et sp. indet. из портландского камня окрестностей Суиндона (экз. OUMNH J1585 и J1586; см. Приложение 1).

Портландскую серию на юге Англии перекрывает пурбекская серия, представленная тонкопереслаивающейся последовательностью морских солоноватоводных и озерных слоев с разнообразной фауной общей мощностью до 120 м (Arkell, 1933). Из пурбекских морских слоев, соответствующих берриасу, известен неполный скелет неопределимого до рода ихтиозавра (экз. OUMNH J13795) из окрестностей г. Суонедж графства Дорсет (Delair 1969; Ensom et al., 2009).

На восточном побережье Англии в графстве Линкольншир верхней части волжского и рязанскому региону соответствуют песчаники спилсби (Casey, 1973; рис. 6). Из волжской части этих песчаников описаны основная затылочная и плечевая кости небольших ихтиозавров (Fischer et al., 2012), по мнению автора данной работы, близких *Nannopterygius*, а также неопределимые коронка, позвонки и фаланга крупного ихтиозавра (Green, Lomax, 2014).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Изученные коллекции

Для данной работы были изучены остатки ихтиозавров, хранящиеся в коллекциях российских музеев и институтов: Государственного Геологического Музея имени В.И. Вернадского РАН (Москва), Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН (Москва), Ульяновского областного краеведческого музея имени И.А. Гончарова (Ульяновск), Ундоровского палеонтологического музея (Ундоры), Краеведческого музея городского округа Сызрань (Сызрань, Самарская область), Саратовского областного музея краеведения (Саратов), Музея естествознания Саратовского государственного университета (Саратов), Пугачевского краеведческого музея имени К.И. Журавлева (Пугачев, Саратовская область), Геологического музея имени А.А. Штукенберга 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).

Из зарубежных коллекций, были изучены материалы по позднеюрским и раннемеловым ихтиозаврам в Музее естествознания при Университете Осло (Осло, Норвегия), Музее естественной истории (Лондон, Англия), Музее наук о Земле имени Седжвика (Кембридж, Англия), Музее естествознания при оксфордском университете (Оксфорд, Англия), Бристольском городском музее и картинной галерее (Бристоль, Англия) и Музее юрской морской жизни – коллекции Стива Этчеса (Киммеридж, Англия).

Свои сборы автор передал на хранение в Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей имени академика Ф.Н. Чернышева (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 к данной работе. В России материал происходит из ряда местонахождений в европейской части страны, включая находки из Москвы и Подмосковья, Ульяновской, Самарской и Саратовской областей, Республики Коми и Ненецкого автономного округа, а также с арх. Земля Франца-Иосифа (рис. 8). В Норвегии материал происходит с арх. Шпицберген, г. Янусфьеллет и г. Виманфьеллет (рис. 9; подробности см. *Delsett et al., 2016*). В Англии материал происходит из множества местонахождений, рассредоточенных по графствам Дорсет, Уилтшир, Оксфордшир, Кембриджшир, Норфолк и Линкольншир (рис. 9).

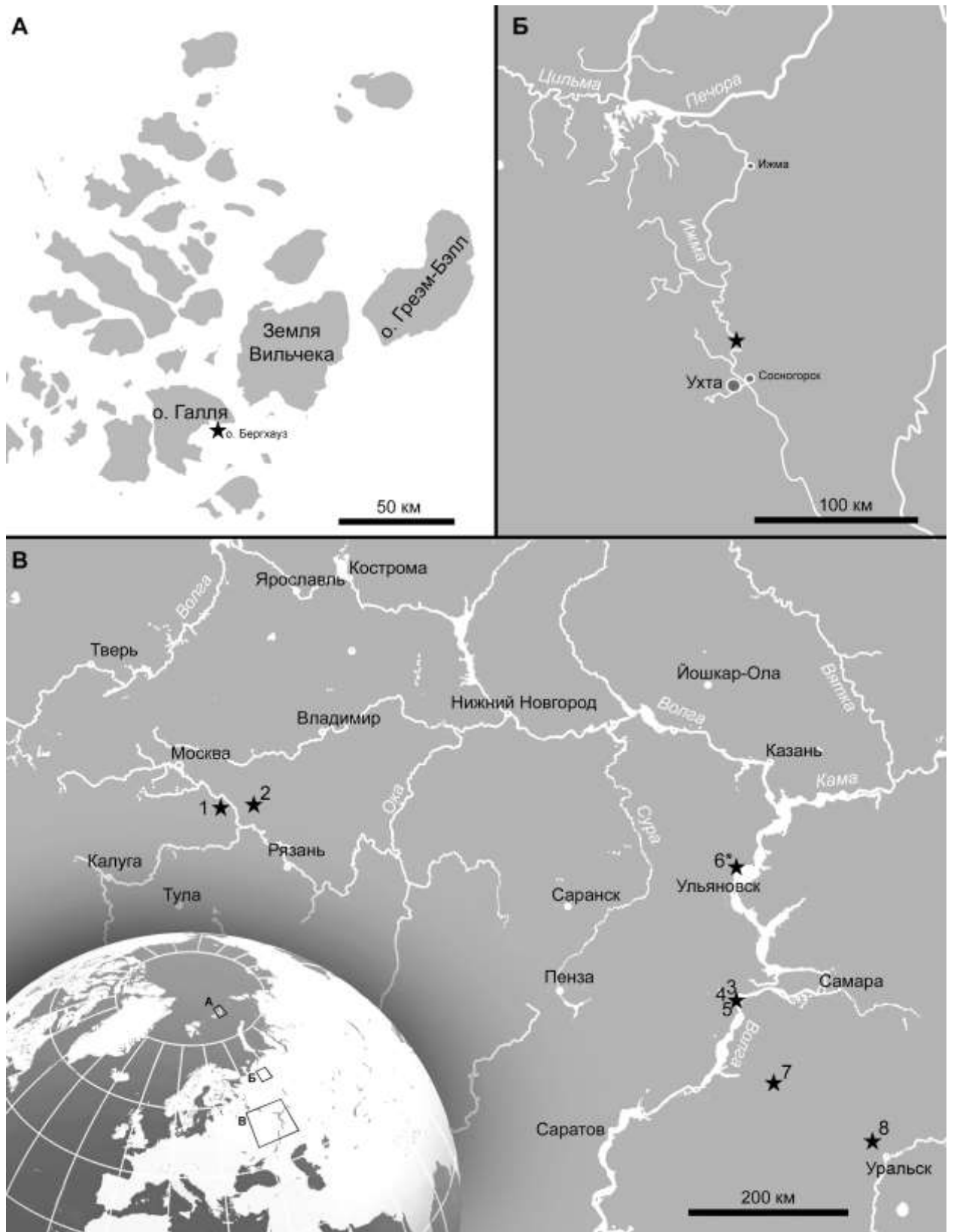


Рис. 8. Карта местонахождений остатков ихтиозавров поздней юры – начала мела в России и Казахстане. А – часть архипелага ЗФИ, звездочкой отмечен остров Бергхауз; Б – дер. Порожск на р. Ижма (Респ. Коми); В – центр европейской части России, местонахождения отмечены цифрами: 1 – Еганово, 2 – Лопатинские рудники, 3 – Заводское, 4 – Новая Рачейка, 5 – Кашпир (3-5, Самарская обл.), 6* – Городищи и близлежащие местонахождения (Ульяновская обл.), 7 – Савельевский сланцевый рудник (Саратовская обл.), 8 – д. Щучкино (Западно-Казахстанская обл., Казахстан).

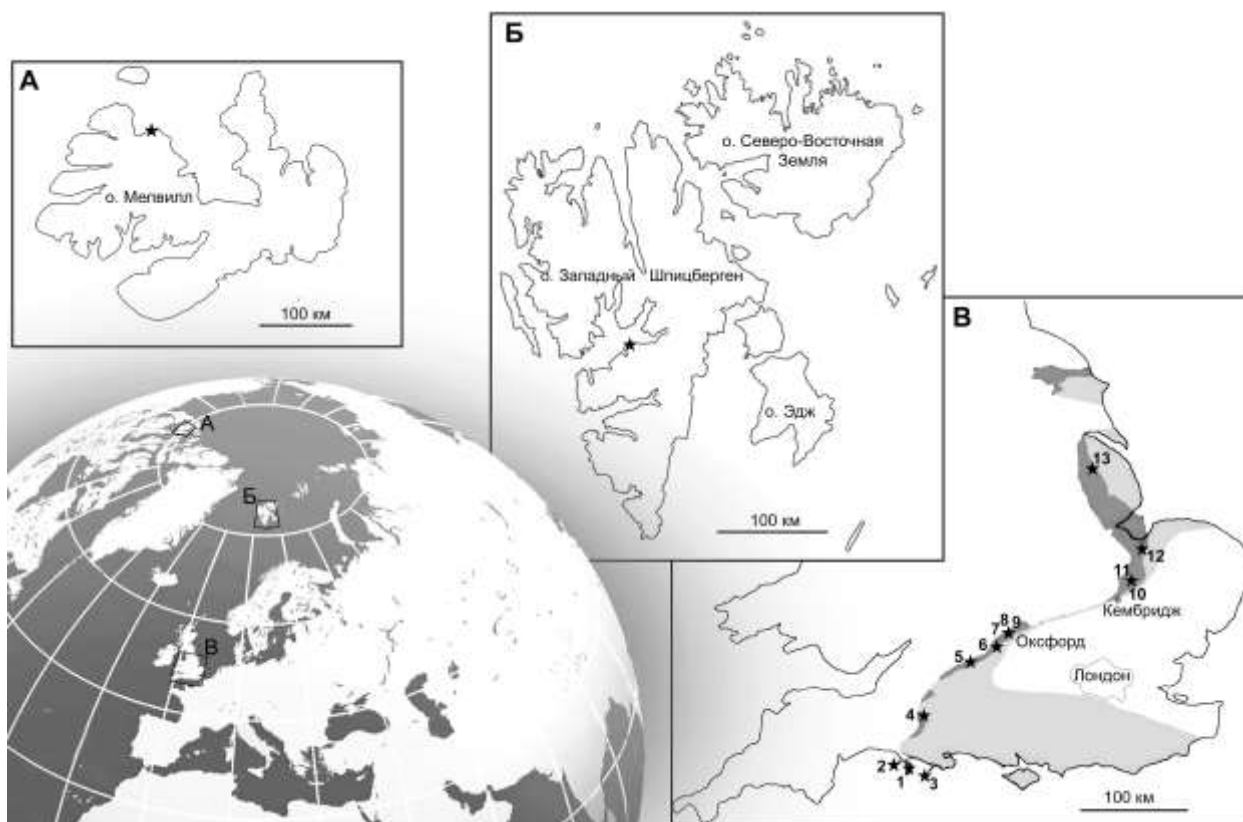


Рис. 9. Карта местонахождений остатков ихтиозавров поздней юры – начала мела в Арктической Канаде (А), на Шпицбергене (Б) и в Англии (В). В Англии местонахождения отмечены цифрами: 1 – о. Портланд, графство Дорсет, 2 – Уэймут, графство Дорсет, 3 – серия местонахождений в бухте Киммеридж, графство Дорсет, 4 – Гиллингем, графство Дорсет, 5 – Суиндон, графство Уилтшир, 6 – Абингдон, графство Оксфордшир, 7 – Камнор, Оксфордшир, 8 – Оксфорд, Буллингдон, и 9 – Оксфорд, Шотовер (графство Оксфордшир), 10 – Или, графство Кембриджшир, 11 – Четкишем, графство Кембриджшир, 12 – Стоубридж, графство Норфолк, 13 – Маркет-Рейзен, графство Линкольншир. На карте Англии (В) темно-серым цветом показана область распространения естественных обнажений свиты киммериджских глин, светло-серым цветом – область распространения свиты под перекрывающими отложениями, по (Gallois, 2004).

Сокращения учреждений

ГГМ, Государственный геологический музей имени В.И. Вернадского Российской академии наук (Москва, Россия); ГИН, Геологический институт РАН (Москва, Россия); ГМ КФУ, Геологический музей имени А.А. Штукенберга Казанского университета (Казань, Россия); КИЦ, Геологический музей им. А.А. Чернова института геологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, Россия); ПИН, Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН (Москва, Россия); ПКМ, Пугачевский краеведческий музей имени К.И. Журавлева (Пугачев, Саратовская область, Россия); СГУ, Региональный музей Землеведения Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского (Саратов, Россия); СКМ, Краеведческий музей городского округа Сызрань (Сызрань, Самарская область, Россия); СОИКМ, Самарский областной историко-краеведческий музей им. П.В. Алабина (Самара, Россия); СОМК, Саратовский областной музей краеведения (Саратов, Россия);

УКМ, Ульяновский областной краеведческий музей им. И.А. Гончарова (Ульяновск, Россия); **УПМ**, Ундоровский палеонтологический музей (Ундоры, Ульяновская область, Россия); **ЦНИГР**, Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей имени академика Ф.Н. Чернышева (Санкт-Петербург, Россия); **BRSMG**, Бристольский городской музей и картинная галерея (Бристоль, Англия); **CAMSM**, Музей наук о Земле им. А. Седжвика (Кембридж, Англия); **CMN**, Канадский музей природы (Оттава, Канада); **DORCM**, Музей графства Дорсет (Дорчестер, Дорсет, Англия); **MJML**, Музей юрской морской жизни, коллекция Этчеса (Киммеридж, Дорсет, Англия); **NHMUK**, Музей естествознания (Лондон, Англия); **OUMNH**, Музей естествознания при оксфордском университете (Оксфорд, Англия); **PMO**, Музей естествознания при Университете Осло (Осло, Норвегия); **WESTM**, Музей Уэстон-сьюпер-Мэра (Уэстон-сьюпер-Мэр, Англия).

3.2. Методы исследования

3.2.1. Обработка материала и подготовка иллюстраций

Часть материала была собрана и отпрепарирована автором лично (экз. ЦНИГР 3-16/13328, 17-44/13328, 45/13328), также был дополнительно отпрепарирован один экземпляр из музейных фондов (экз. ГГМ 1731-01–15). При препаровке материалов были использованы стандартные методики механической препаровки палеонтологических образцов. Препаровка проводилась вручную, с применением шила, игл, щеток и кисточек, а также электрического гравера Dremel.

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 уменьшения бликов от стекла витрины был применен поляризационный фильтр.

Для подготовки иллюстраций и обработки фотографий применялась программа Adobe Photoshop CC 2019. Для работы с векторной графикой использовалась программа Corel DRAW 2019.

3.2.2. Терминология

Применяемые в данной работе номенклатура элементов скелета, остеологическая и анатомическая терминология основаны на русскоязычных переводах «Анатомии позвоночных» А. Ромера и Т. Парсонса (1992) и «Terminologia anatomica» (Колесников, 2003). Список сокращений анатомических терминов приведен в Приложении 3.

3.2.3. Измерения

Измерения элементов скелета проводились стандартным образом при помощи штангенциркуля и линейки (для крупных объектов). Схемы измерений приведены на рис. 10 и 11, таблицы измерений представлены в Приложении 4.

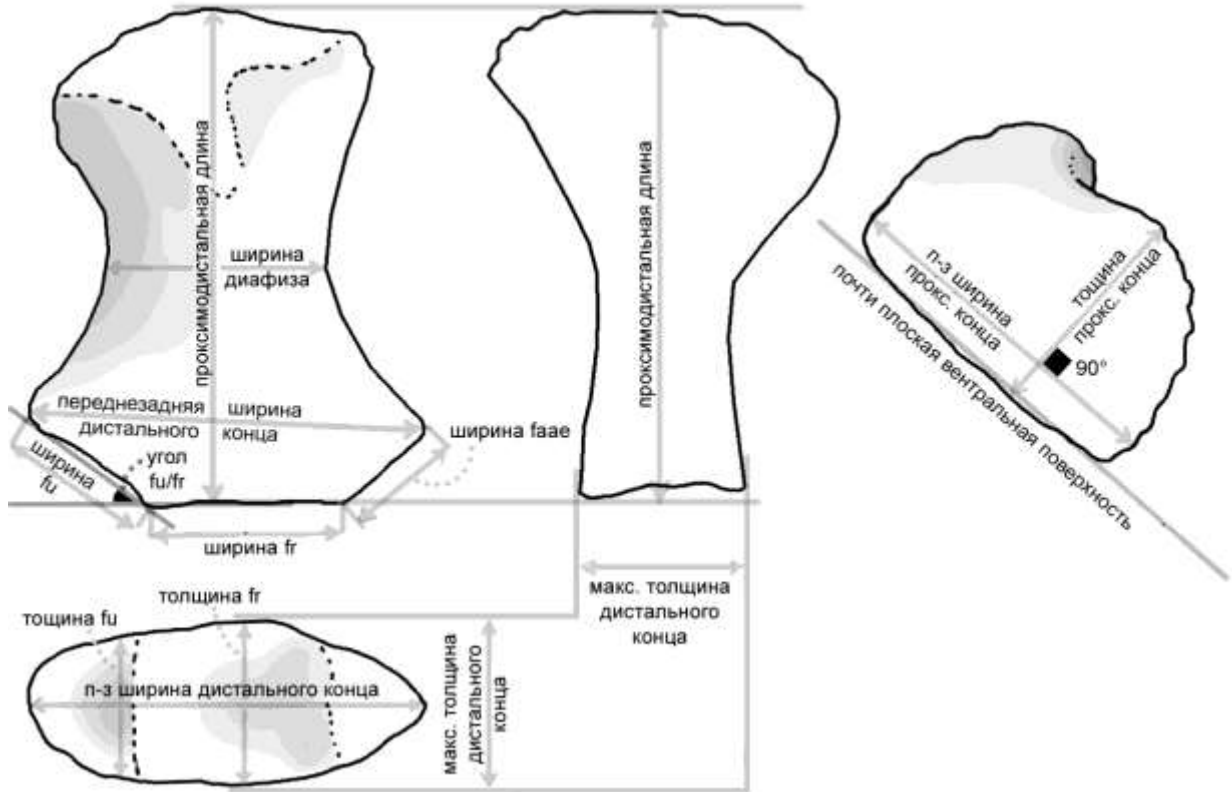


Рис. 10. Уточненная схема измерений плечевой кости офтальмозаврий.

3.2.4. Филогенетический анализ

Для определения филогенетических связей таксонов, рассматриваемых в данной работе, был проведен филогенетический анализ. За основу была взята матрица, разработанная В. Фишером (Fischer et al., 2012), включающая 17 таксонов и 51 признак, с дополнениями из работ (Fischer et al., 2014 a, b, c; 2016). Некоторые признаки были взяты из работ других исследователей (Motani 1999a; Roberts et al., 2014; Zverkov et al., 2015b; Maxwell et al., 2016). Дополнительно были изменены определения 15 признаков и предложено 50 новых признаков (см. Приложение 5.2). В анализ были включены новые таксоны из последних опубликованных работ (Roberts et al., 2014; Maxwell et al., 2016; Paparella et al., 2017; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2020; Zverkov, Jacobs, 2021). Большинство раннеюрских и все триасовые таксоны, присутствующие в матрицах В. Фишера (Fischer et al., 2016) и Б. Муна (Moon, 2018), не были включены, как и признаки, применяемые только для решения их филогенетических отношений и не

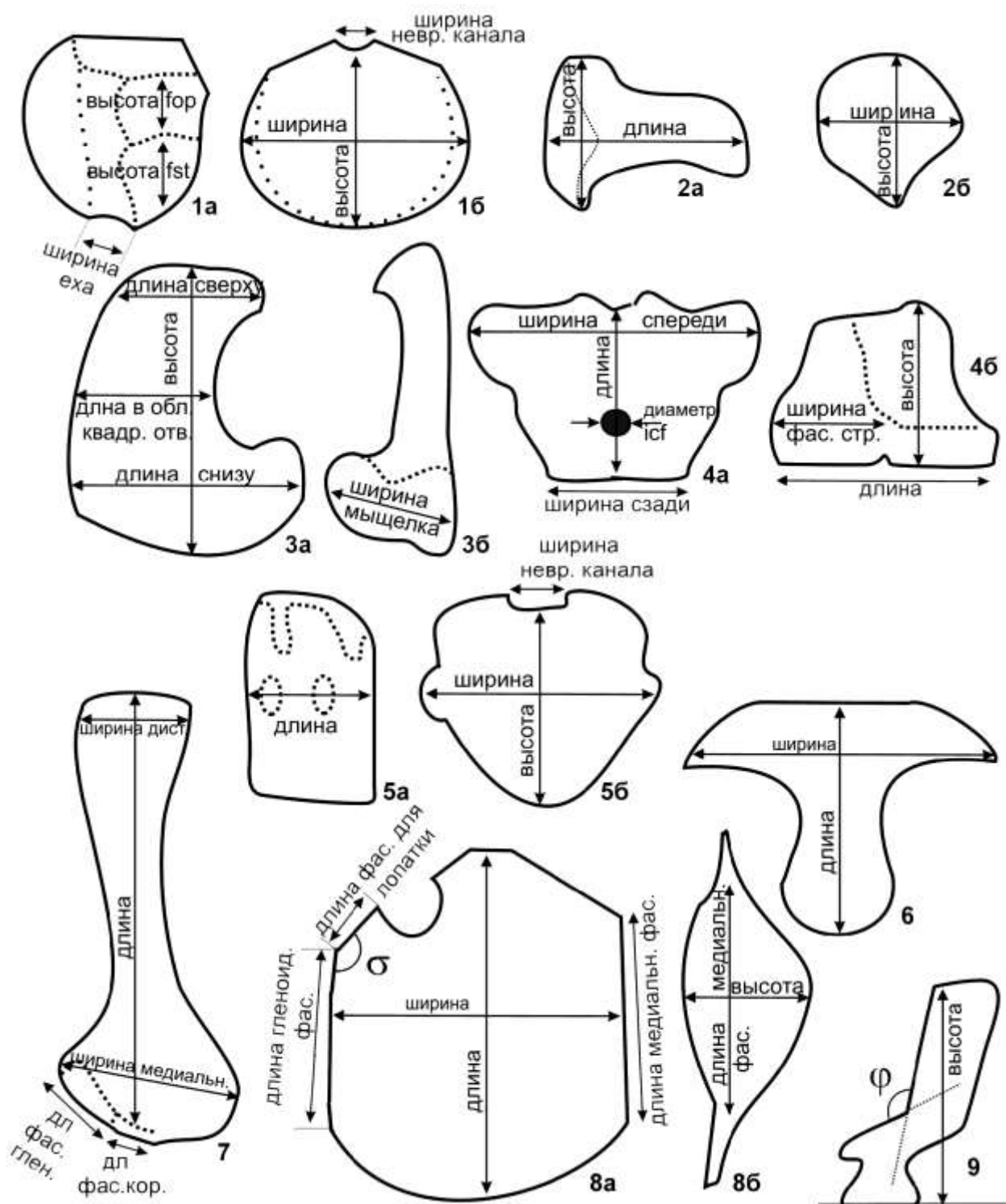


Рис. 11. Схема измерений различных элементов скелета ихтиозавров: 1 – основная затылочная кость, вид сбоку (1а) и сзади (1б); 2 – стремечко, вид сзади (2а) и медиально (2б); 3 – квадратная кость антеролатерально (3а) и постеролатерально (3б); 4 – базисфеноид вентрально (4а) и латерально (4б); 5 – комплекс сросшихся атланта-аксиса, латерально (5а) и спереди (5б); (аналогично проводятся измерения остальных тел позвонков); 6 – межключица; 7 – лопатка; 8 – коракоид вид сверху (8а) и медиально (8б), σ – угол между фасеткой для лопатки и гленоидом; 9 – невральная дуга; φ – угол между плоскостью передних зигапофизов и передним краем остистого отростка. Сокращения см. в Прил. 3.

выраженные у офтальмосаврий. Это решение связано с тем, что первостепенной задачей данной работы является выявление филогенетических связей внутри клады *Ophthalmosauria* Motani, 1999 (сем. *Ophthalmosauridae sensu* Fischer et al., 2012).

Для ряда таксонов были изменены кодировки некоторых признаков (см. Приложение 5.1). Новые признаки были закодированы на основе литературных данных и собственных наблюдений автора (см. Приложение 5).

В результате была составлена таксон-признаковая матрица, включающая 44 таксона: 38 видов офтальмосаврий, а также шесть ранне- и среднеюрских таксонов в качестве аутгрупп (*Temnodontosaurus* spp., *Ichthyosaurus* spp., *Hauffiopteryx typicus*, *Stenopterygius quadriscissus*, *Stenopterygius aalenensis*, *Chacaicosaurus cayi*) и 134 признака (см. Приложение 5.3.). Таксон-признаковая матрица формировалась в программе MESQUITE v.3.61 (Maddison, Maddison, 2019). Филогенетический 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. Признаки при анализе были невзвешенными и неупорядоченными. Значение индексов распада (поддержек Бремера) также рассчитывались в программе TNT 1.5.

В дополнение был проведен анализ этого же набора данных с некоторыми признаками, имеющими более двух состояний (и, очевидно, представляющими переходные ряды), отмеченными как упорядоченные. Для обоснования этого подхода см., например, (Brazeau, 2011). Это признаки, отражающие редукцию участия слезной кости в формировании края наружной ноздри (признак 20); сокращение замыщелковой области основной затылочной кости (признак 51); увеличение антеромедиального отростка коракоида (признак 92); увеличение угла между сочлененными коракоидами (признак 95); развитие акромиального отростка лопатки (99); увеличение дельтопекторального гребня плечевой кости (признак 107); появление и увеличение фасетки преаксиального дополнительного элемента (признак 112); увеличение ширины передней конечности за счет преаксиальных (признак 119) и постаксиальных (признак 120) дополнительных пальцев; изменение формы ишиопубиса (признак 126) и степень развитости гребней бедренной кости (признак 128). Появление производных состояний этих признаков хорошо соотносится со стратиграфическим распределением таксонов (у более стратиграфически молодых – производные состояния); следовательно, эти признаки, с большой вероятностью, отражают истинные эволюционные переходы. В остальном протокол был, как и в первом анализе.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСТЕОЛОГИИ ИХТИОЗАВРОВ

Наиболее детально остеология продвинутых (юрских и меловых) ихтиозавров охарактеризована в работах Ч. Эндрюса (Andrews, 1910), Р. Эпплби (Appleby, 1956), А. Киртон (Kirton, 1983; Moon, Kirton, 2016), а также в восьмом томе справочника по палеогерпетологии, посвященном ихтиоптеригиям (McGowan, Motani, 2003). Иллюстрировать морфологию офтальмосаврий удобнее всего на примере хорошо изученного *Ophthalmosaurus icenicus* (рис. 12). Характеристика филогенетически и таксономически значимых для офтальмосаврий признаков с иллюстрациями их состояний приведена в Приложении 5.2.

4.1. Череп, нижняя челюсть, зубы

Череп для удобства будет рассматриваться по следующим отделам: наружные покровные элементы черепа, покровные элементы небного комплекса и мозговая коробка.

Наружные покровные элементы черепа включают множество парных элементов, это: несущие зубы предчелюстные (*os praemaxillare*) и верхнечелюстные кости (*os maxillare*); формирующие продольный ряд вдоль дорсальной стороны черепа носовые (*os nasale*), лобные (*os frontale*) и теменные кости (*os parietale*); окружающие орбиту предлобные (*os prefrontale*), заднелобные (*os postfrontale*), слезные (*os lacrimale*), скуловые (*os jugale*) и заглазничные (*os postorbitale*) кости; формирующие «заглазничную перегородку» (сильно суженные височную и щечную области) квадратноскуловая (*os quadratojugale*), чешуйчатая (*os squamosum*) и надвисочная (*os supratemporale*) кости (рис. 12в, г).

Для ихтиозавров характерны длинные челюсти, образующие ростр, сформированный преимущественно предчелюстными костями. Ростральная часть с каждой стороны несет один ряд зубов, расположенных в альвеолярных бороздах у юрских и меловых форм. Альвеолярные борозды верхней челюсти расположены на предчелюстной и верхнечелюстных костях (рис. 12д). Вдоль латеральной стороны предчелюстной кости протягивается характерный желоб, постепенно погружающийся внутрь кости и открывающийся прерывистой серией отверстий ближе к кончику ростра. При жизни эта структура, вероятно, несла нервы и кровеносные сосуды.

Наружные ноздри ихтиозавров располагаются непосредственно перед орбитами (рис. 12в). Чаще всего они имеют овальные очертания, однако у позднеюрских и меловых форм ноздря может быть частично или полностью разделена перегородкой, сформированной выростами верхнечелюстной и носовой костей. Край ноздри формируют спереди и снизу предчелюстная кость, сверху и сзади – носовая и слезная кость (рис. 12в). У некоторых

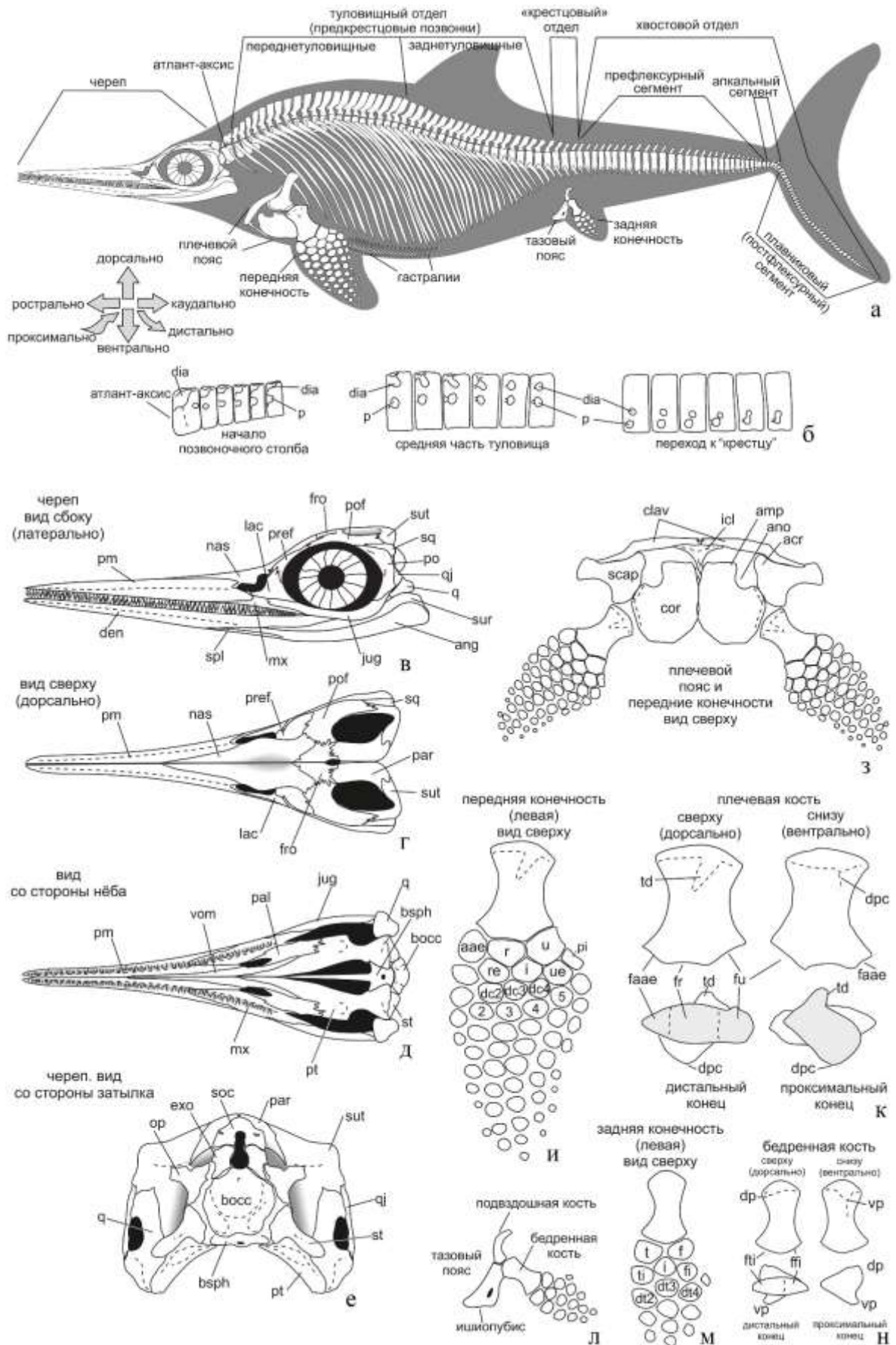


Рис. 12. Схема скелета (вид сбоку) и отдельные части и элементы скелета ихтиозавра *Ophthalmosaurus icenicus*. На основе (Moon, Kirton, 2016) с изменениями и дополнениями. Сокращения расшифрованы в Приложении 3.

таксонов слезная кость не участвует в формировании края ноздри, который в таком случае ограничен дорсальным отростком верхнечелюстной кости. На дорсальной стороне ноздри носовая кость может формировать отросток (*processus narialis*). У некоторых позднеюрских и большинства меловых форм этот отросток объединяется с восходящим отростком верхнечелюстной кости, разделяя наружную ноздрю на два отверстия. У ряда таксонов носовые кости над верхним краем наружной ноздри несут своеобразные выступы, которые в англоязычной терминологии часто называют «lateral wing». Носовые кости вклиниваются между предчелюстными и выходят далеко в сторону кончика морды, продолжаясь под перекрывающими их предчелюстными костями. Носовые кости сочленяются медиально встык, без сложных швов, иногда область сочленения прогибается, формируя депрессии и окна на дорсальной стороне вдоль симфиза (рис. 12г, *nas*). Задние части носовых костей перекрывают парные лобные кости так, что только их небольшая часть видна дорсально (рис. 12г, *fro*). На стыке между лобными и теменными костями расположено теменное отверстие. У некоторых форм это отверстие полностью окружено лобными костями. Задние края лобных костей сочленяются с передними краями теменных костей. Теменные кости, являясь наиболее массивными из всех покровных элементов черепа, соединяются утолщенными медиальными краями, несущими ряды борозд и пластин, которые формируют прочный схиндилез. Теменные кости образуют значительную часть крыши черепа (рис. 12г, *par*). Постеролатерально теменная кость вытягивается в виде косоугольного отростка с неровной поверхностью для сочленения с надвисочной костью. Вентрально теменные кости несут небольшие выросты для верхних крыловидных костей (эпиптеригоидов). Сами эпиптеригоиды у продвинутых ихтиозавров не окостеневают.

Одной из основных особенностей ихтиозавров являются крупные орбиты, занимающие практически всю постростральную часть черепа. Их края образованы снизу скуловыми костями, сзади – заглазничными костями, спереди – слезными костями, антеродорсально – предлобными костями, дорсально – заднелобными костями (рис. 12в). Орбиты имеют овальные очертания. В каждой орбите располагается хорошо окостеневшее склеротикальное кольцо, состоящее из различного числа отдельных костных пластинок, как правило, их от 12 до 16. Конфигурация склеротикального кольца напоминает тарелку с сильно загнутыми краями и большим центральным отверстием. Каждая пластинка может быть разделена на сужающуюся к центру латеральную часть, которая плавно перегибаясь переходит в периферическую часть, поддерживающую край кольца. Периферическая часть пластинок у некоторых таксонов сильно утолщена. Внутренняя поверхность пластинок является относительно ровной, внешняя поверхность покрыта мелкими бороздками. Смежные пластинки плотно примыкают друг к другу, частично перекрываясь.

Заглазничная (посторбитальная) часть черепа ихтиозавров сильно сужена. Заглазничная кость при виде сбоку имеет форму полумесяца, ее задний край контактирует с квадратноскуловой костью (рис. 12в, *po*). Квадратноскуловая кость представляет собой веерообразный элемент: ее вентральная часть расширена, образуя эллиптическую фасетку для сочленения с квадратной костью, непосредственно над поверхностью челюстного сустава (рис. 12в, *e, qj*). Надвисочная кость, образующая постеродорсальный край черепа, имеет сложную конфигурацию (рис. 12в, *г, e, sut*). Постеромедиально она утолщена и несет эллиптическую фасетку, которая сочленяется с отростком теменной кости, иногда с образованием сложного шовного соединения. Вентролатерально надвисочная кость несет углубленный паз для сочленения с дорсальной частью квадратной кости; латерально формирует широкий пластинчатый вырост, обрамляющий постеролатеральный край височного окна, здесь она контактирует с заднелобной, чешуйчатой, квадратноскуловой и иногда заглазничной костями. Передний край височного отверстия формирует заднелобная кость (рис. 12г, *prof*). Треугольная в очертаниях чешуйчатая кость (рис. 12в, *sq*) находится в контакте с вентролатеральным краем надвисочной кости. Эта кость представляет собой тонкий элемент, перекрывающий соседние и слабо прикрепленный к остальной части черепа (таким образом, легко отделяющийся и теряющийся при захоронении). Филогенетически значимые признаки в строении наружных покровных элементов черепа приведены в Приложении 5.2 (признаки 8, 9, 11–41).

Покровные элементы небного комплекса представлены парными покровными костями: крыловидными (*os pterygoideum*), небными (*os palatinum*) костями, сошниками (*vomer*) и непарным парасфеноидом (*os parasphenoideum*) сросшимся с базисфеноидом (*os basisphenoideum*) без следов шва (рис. 12д). Верхняя крыловидная кость (*os epipterygoideum*), по-видимому, не окостеневала у офтальмозаврий. Небная кость и сошник формируют постеромедиальный край внутренней ноздри. Крыловидная кость имеет сложную конфигурацию: ее передняя небная ветвь представляет собой пластину, сочленяющуюся с небной костью и сошником и продолжающуюся вперед в виде длинного и тонкого отростка. Задняя часть крыловидной кости формирует три ветви (дорсальную, медиальную и латеральную) для сочленения с базисфеноидом и с квадратной костью (рис. 12д, *e, pt*). Медиальный край крыловидной кости вогнут, формируя обширную межкрыловидную впадину. В задней части нёба выступают челюстные мышечки квадратных костей (их наиболее расширенные части), формирующие сустав для сочленения с нижней челюстью. Квадратная кость представляет собой массивный элемент уховидной формы (рис. 12е, *q*), сочленяющийся по сильно изогнутому внешнему краю вентральной и дорсальной частями с утонченной пластинчатой квадратноскуловой костью

(рис. 12е, *qj*), таким образом, замыкая квадратное отверстие. Медиально, примерно в центре квадратной кости, расположена фасетка для стремечка. Дорсальная часть квадратной кости плотно сочленяется с надвисочной костью. Ее наиболее постеролатерально отогнутую часть обычно называют затылочной пластиной («occipital lamella» в англоязычной литературе). Филогенетически значимые признаки в строении квадратной кости приведены в Приложении 5.2 (признаки 42–45).

Мозговая коробка. Затылочную область черепа и основание мозговой коробки образуют основная затылочная кость (*os basioccipitale*), и клиновидная кость (*os basisphenoideum*), парные боковые затылочные (*os exoccipitale*), заднеушные (*os opisthoticum*) и переднеушные кости (*os prooticum*), и верхнезатылочная кость (*os supraoccipitale*). Массивное стремечко (*os stapes*), плотно сочленяется с основной затылочной костью и клиновидной костью медиально, с крыловидной костью постеровентрально и с квадратной костью латерально (рис. 12е, *st*). Стенки мозговой коробки и внутреннее ухо в значительной степени состояли из хряща, поэтому отчетливых контактов между слагавшими их костными элементами не наблюдается.

Основная затылочная кость (базиокципитале) представляет собой массивный элемент со сферическим затылочным мыщелком, отделенным канавкой замыщелковой области от фасеток для контактов с другими затылочными костями (рис. 12е, *bocc*). Таксономически (и филогенетически) важными признаками основной затылочной кости являются: форма мыщелка, ширина замыщелковой области, наличие и характер периферийных канавок вокруг мыщелка, наличие вентральной вырезки/гребня на замыщелковой области, наличие клиновидного выроста на передней стороне элемента; расположение ямки от хорды и расположение и соотношение фасеток для контактов с другими затылочными костями (см. Приложение 5.2, признаки 51–60).

Клиновидная кость (основная кость, базисфеноид) также представляет собой массивную кость пентагональных очертаний при виде снизу (рис. 12д, *bsph*). Базисфеноид срастается с тонким и заостренным парасфеноидом, который зачастую откалывается при захоронении. К базисфеноиду вентрально прикрепляются крыловидные кости. В передней части по бокам базисфеноида расположены базиптеригоидные отростки. Тело базисфеноида насквозь пронизывает канал для внутренних сонных артерий, который открывается на передней стороне элемента под спинкой турецкого седла. Филогенетически значимые признаки в строении базисфеноида приведены в Приложении 5.2 (признаки 46–50).

Нижняя челюсть ихтиозавров сложена несколькими покровными элементами: зубной (*os dentale*), надугловой (*os supraangulare*), угловой (*os angulare*), пластинчатой (*os spleniale*), предсочленовой (*os prearticulare*) и сочленовой (*os articulare*) костями.

Большую часть латеральной стороны ветви нижней челюсти формирует зубная кость (рис. 12в, *den*) при участии в задней части надугловой кости и угловой кости (рис. 12в). Зубная кость несет альвеолярную борозду, в которой расположены зубы. Латеральная поверхность зубной и надугловой костей несут продольную борозду, аналогичную таковой на верхней челюсти. Вероятно, в этой борозде располагались нервы и кровеносные сосуды. Медиальная поверхность нижней челюсти образована почти исключительно пластинчатой костью с незначительным включением в задней части нижней челюсти угловой и предсочленовой костей. Пластинчатая кость облегает большую часть вентральной и медиальной поверхности мандибулы, формируя медиальную стенку меккелева канала. Ее передний край в области симфиза раздваивается. Предсочленовая кость, имеющая вентральный контакт с сочленовой костью в задней части, увеличивается в высоте в передней части, формируя медиальную поверхность ветви мандибулы, до того, как перекрывается пластинчатой костью. Сочленовая кость представляет собой седловидный элемент, который крепится к медиальной поверхности заднего края надугловой кости, формируя часть челюстного сустава наряду с надугловой костью. Сзади на дорсальной поверхности надугловая кость несет низкий гребень – паракоронаидный отросток, за ним расположен еще один отросток, также служивший для прикрепления челюстной мускулатуры. Филогенетически значимые признаки в строении нижней челюсти приведены в Приложении 5.2 (признаки 75–82).

Зубы у всех юрских и меловых ихтиозавров расположены в альвеолярных бороздах. Коронка составляет чуть более трети длины зуба. Она слегка лабиолингвально изогнута, имеет бороздчатую поверхность, образованную складками плицидентина. В верхней части коронки бороздки зачастую сглаживаются, не достигая ее вершины. В основании коронки у некоторых форм имеется опоясывающее утолщение. Под коронками находятся гладкие участки дентина. Корни у различных форм могут иметь округлое, либо субквадратное сечение, их поверхность может быть как гладкой, так и покрытой продольными складками, выраженными в различной степени у разных форм. Филогенетически значимые признаки в строении зубов приведены в Приложении 5.2 (признаки 1–6).

4.2. Позвоночный столб и ребра

Позвоночный столб. Четкое выделение отделов позвоночного столба у ихтиозавров затруднено из-за особенностей строения, связанных с адаптацией к жизни в воде. Р. Эпплби (Appleby, 1956) предлагал выделять у ихтиозавров шейный отдел позвоночника по наличию

сросшихся диапофизов с фасетками невральных дуг. В таком случае к нему относятся первые 20-25 позвонков. Однако, как справедливо отметила А. Киртон (Kirton, 1983; Moon, Kirton, 2016), четко и однозначно выделить отделы позвоночного столба ихтиозавров не представляется возможным из-за наличия постепенных переходов. Так постепенное отделение диапофизов от фасеток невральных дуг прослеживается у офталмосавров в серии из, по меньшей мере, пяти позвонков – с 22 по 27 (рис. 12а, б). Сложности возникают с переходом от туловищного к хвостовому отделу и выделением крестцового отдела, который предположительно расположен у *Ophthalmosaurus* в районе 40–45 позвонка. В данной работе принимаются следующие отделы позвоночника: комплекс атланта и эпистрофея (единственные позвонки, которые можно считать шейными), предкрестцовый отдел, включающий переднетуловищный и заднетуловищный сегменты, хвостовой отдел, включающий, помимо основного (префлексурного) сегмента, апикальный и плавниковый (постфлексурный) сегменты (рис. 12а).

Атлант и эпистрофей (аксис) у поздних ихтиозавров всегда сросшиеся в единый комплекс (*atlas+axis*), у некоторых форм заметны следы шва между позвонками (Прил. 5.2, признак 86). Комплекс атланта-аксиса имеет треугольные очертания, клиновидно сужаясь вентрально, иногда формируя киль (Прил. 5.2, признак 85). Затруднения в правильной ориентировке комплекса решаются по следующим критериям: (1) высота сочленовной поверхности аксиса зачастую больше, чем у атланта; (2) диапофиз и парапофиз на атланте контактируют с передними краями несущих их позвоночных тел; (3) на вентральной стороне передней поверхности атланта имеется большая треугольная фасетка для интерцентра. Бугорки для причленения ребер – диапофизы и парапофизы развиты слабо, как на атланте, так и на аксисе.

Предкрестцовые позвонки изменяются в каудальном направлении следующим образом: тела позвонков увеличиваются в размере, особенно в высоту, диапофизы, сливающиеся с фасетками невральных дуг впереди, постепенно смещаются вентрально, теряя с ними контакт; парапофизы также смещаются вентрально; диапофизы постепенно редуцируются и сливаются с парапофизами, образуя единую реберную фасетку (рис. 12б). Первые 20–25 позвонков можно называть переднетуловищными: для них характерны сочленовные поверхности от сердцевидных до округлых очертаний и диапофизы не отделенные от фасеток невральных дуг. Заднетуловищные позвонки можно выделить, начиная с позвонка, на котором происходит полное отделение диапофиза от фасетки невральной дуги и до первого позвонка, на котором диапофиз сливается с парапофизом. В районе 40–45 позвонков (у *Ophthalmosaurus*) происходит слияние диапофиза и парапофиза, с формированием сначала гантелевидных, а затем овальных фасеток (рис. 12б). Примерно

в этом регионе расположен пояс задних конечностей, поэтому часть этих позвонков можно условно считать крестцовыми (рис. 12а, б), хотя корректнее сказать, что это переходная область между туловищным и хвостовым отделами, так как тазовые кости к осевому скелету у юрских и меловых ихтиозавров напрямую не прикрепляются, и крестец как таковой не формируется. Хвостовые позвонки характеризуются низко расположенными округлыми реберными фасетками. Высота хвостовых позвонков постепенно увеличивается в каудальном направлении, что сопровождается уменьшением их длины, так что тела позвонков приобретают более уплощенную, дискообразную форму. Начиная приблизительно с середины префлексурного сегмента хвоста, наблюдается постепенное уменьшение размеров тел позвонков. В апикальном сегменте хвоста тела позвонков клинообразно сужаются вентрально, формируя перегиб. Непосредственно в плавниковом (постфлексурном) сегменте наблюдается резкое уменьшение диаметра тел позвонков, таким образом, положение хвостового плавника отмечается своего рода перетяжкой. Тела позвонков в плавниковом сегменте могут быть латерально сжатыми, либо иметь приблизительно равные высоту и ширину (Прил. 5.2, признак 88).

Невральные дуги ихтиозавров не срастаются с телами позвонков. Они характеризуются простым строением с двумя «ножками», обрамляющими спинномозговой канал, и направленным вверх уплощенным остистым отростком. Пре- и постзигапофизы у ихтиозавров слитые. Высота остистых отростков невральных дуг стремительно увеличивается на первых нескольких позвонках и далее остается стабильной, а в заднетуловищном отделе начинает снижаться. Наблюдается изменение их общих пропорций: отростки более узкие в передней части, расширяются в задней. Интересной особенностью является то, что дистальные края остистых отростков зачастую глубоко вогнуты, что свидетельствует о не окостеневших дистальных продолжениях, сформированных хрящевой тканью. Невральные дуги и остистые отростки уменьшаются в размере на протяжении всего хвостового отдела, кроме того, они утрачивают зигапофизы.

Ребра имеются на протяжении большей части позвоночного столба, начиная с атланта. Первые несколько ребер короткие, но их длина быстро увеличивается, так что примерно начиная с четвертого-пятого ребра они достигают почти максимальной длины. Ребра двухголовчатые в передней части тела, становятся одноголовчатыми при переходе на хвостовой отдел. Как и у большинства других позвоночных, ребра в туловищном отделе ихтиозавров плавно изгибаются, придавая телу округлое сечение. Хвостовые ребра прямые и короткие; переднехвостовые могут иметь расширенные дистальные концы. Ребра уменьшаются в размерах в каудальном направлении, становясь совсем маленькими уже в задней части префлексурного сегмента хвостового отдела. Проксимальный конец каждого

туловищного ребра сжат в переднезаднем направлении. Их передняя и задняя поверхности несут срединные борозды, что придает ребру от Т-образного до гантелевидного поперечное сечение в проксимо-дистальном направлении. Наиболее дистальные части ребер имеют округлое сечение.

4.3. Аппендикулярный скелет

Плечевой пояс включает парные лопатки, коракоиды и ключицы, а также непарную межключицу (рис. 12з). Коракоиды сочленяются медиально, межкоракоидные фасетки наклонены таким образом, что латеральные края коракоидов расположены дорсальнее медиальных краев. Лопатка сочленяется с передней фасеткой коракоида, вместе они формируют впадину плечевого сустава (гленоид). Ключицы сочленяются медиально в пальчатом перекрывающемся соединении. Соединенные ключицы сочленяются с передними краями лопаток и протягиваются почти до их дистальных концов. Т-образная межключица перекрывает задним концом коракоиды с вентральной стороны; ее передний край поддерживает ключицы (рис. 12а, з).

Лопатка (*scapula*) представляет собой изогнутую, удлиненную и уплощенную кость с расширяющимся медиальным (проксимальным) краем (рис. 12з, *scap*). Проксимальная сочленовная поверхность зачастую S-образно изогнута и расширяется в области фасетки для плечевого сустава. Средняя фасетка для сочленения с коракоидом имеет небольшие размеры, спереди расположен изгибающийся вентрально акромиальный отросток (рис. 12з, *acr*), который может быть отделен от коракоидной фасетки вырезкой. У офтальмозавра акромиальный отросток не сочленяется с передним краем коракоида, хотя у некоторых форм (*Stenopterygius*, *Nannopterygius*) сильно разросшиеся акромиальные отростки сочленялись с коракоидами (Johnson, 1979; Zverkov, Jacobs, 2021). Дистальная часть лопатки (дорсальная ветвь) вытянутая и узкая, имеет ремневидную (либо стержневидную) форму и расширяется на конце. Филогенетически значимые признаки в строении лопатки перечислены в Приложении 5.2 (признаки 98–101).

Коракоид (*os coracoideum*) имеет округлую форму (рис. 12з, *cor*). Большую часть медиального края коракоида занимает медиальный симфиз линзовидных очертаний для сочленения с коракоидом противоположной стороны. В сочлененном состоянии дорсальные плоскости коракоидов формируют угол, выраженный у разных таксонов в разной степени. Латеральный край коракоида несет эллиптические грани чуть меньшего размера, чем медиальный симфиз. Спереди располагается небольшая треугольная фасетка для сочленения с лопаткой, сзади – поверхность, участвующая в формировании гленоидной впадины (плечевого сустава). Все суставные поверхности коракоидов бугристые и при жизни были покрыты большим количеством хряща. На переднем крае коракоида,

медиальнее фасетки для лопатки у большинства форм имеются полукруглые вырезки (рис. 12з, *ano*). Также у некоторых форм на коракоидах могут присутствовать задние вырезки. Передние края коракоидов формируют антеромедиальные выросты (рис. 12з, *amp*), в разной степени развитые у различных таксонов. Филогенетически значимые признаки в строении коракоидов приведены в Приложении 5.2 (признаки 91–97).

Ключица (*clavicula*) представляет собой изогнутый пластинчатый (либо стержневидный) элемент. Медиально она сочленяется с межключицей, а ее боковая ветвь сочленяется спереди с дорсальной ветвью лопатки.

Межключица (*interclavicula*) представляет собой Т-образный элемент, с расходящимися в бока латеральными ветвями и отходящим назад постеромедиальным отростком, который в зависимости от таксономической принадлежности может быть узким, либо лопатовидно расширенным. Филогенетически значимые признаки ключиц и межключицы приведены в Приложении 5.2 (признаки 102–105).

Передняя конечность (рис. 12и) состоит из плечевой кости (*humerus*), к которой дистально причлеляются элементы эпиподия: лучевая (*radius*) и локтевая (*ulna*) кости, а также у некоторых форм пре- и постаксиальные дополнительные элементы, и иногда промежуточная кость (*intermedium*, интермедиум). Дистальная часть конечности (автоподий) ихтиозавра сложена мозаикой из многочисленных и однообразных по своему строению элементов.

Плечевая кость у ихтиозавров короткая и массивная. Проксимальный конец плечевой кости утолщенный, тогда как дистальный обычно дорсовентрально уплощен и расширен в переднезаднем направлении. Проксимальный конец плечевой кости обладает сильно бугристой поверхностью, что свидетельствует о наличии большого количества хрящевой ткани в плечевом суставе. На дорсальной стороне плечевой кости расположен удлиненный дорсальный гребень (рис. 12и, *k*), который отходит от проксимального конца, примерно на одинаковом удалении от переднего и заднего краев кости. Быстро уменьшаясь в высоте дистально, он едва достигает середины диафиза. Если смотреть на плечевую кость с проксимальной стороны, дорсальный гребень будет иметь вид широкого пластинчатого отростка (рис. 12к, *td*). На вентральной стороне плечевой кости располагается невысокий гребень, близко подходящий к переднему краю кости – дельтопекторальный гребень. В отличие от дорсального гребня, дельтопекторальный гребень плохо просматривается в проксимальном ракурсе у большинства юрских форм, но хорошо развит у многих меловых. Дистальный конец плечевой кости широко вытянут в плоскости плавника, и несет три фасетки (у *Ophthalmosaurus*): для дополнительного преаксиального элемента эпиподия, лучевой и локтевой костей (рис. 12к). Фасетки для лучевой и локтевой костей крупные,

вогнутые, имеют округлые очертания. Фасетка для дополнительного преаксиального элемента небольшая, занимает передний край кости. Вся дистальная поверхность фасеток сильно морщинистая, что свидетельствует о большом количестве хрящевой ткани в суставах между плечевой костью и элементами эпиподия. У многих особей на плечевой кости имеются бугорки на дорсальной и вентральной поверхностях, непосредственно над фасеткой для локтевой кости. Иногда развит только один бугорок, иногда бугорки вовсе отсутствуют. Эти бугорки служили для крепления мускулатуры. Сложная форма плечевой кости позволяет выделить в ее строении семь филогенетически значимых признаков (Прил. 5.2, признаки 106–112).

Лучевая и локтевая кости – элементы пентагональных очертаний (рис. 12и). Их проксимальные поверхности могут быть выпуклыми, формируя «втульчатое» сочленение с соответствующими вогнутыми фасетками плечевой кости. Дополнительный преаксиальный элемент может иметь округлые либо полукруглые очертания в зависимости от присутствия на его переднем крае перихондрального окостенения. Обычно этот элемент имеет более слабый контакт с плечевой костью, чем лучевая и локтевая кости, у некоторых форм этот элемент вообще не контактирует с плечевой костью. Филогенетически значимые признаки в строении элементов эпиподия приведены в Приложении 5.2 (признаки 113–116).

Кости запястья представлены тремя проксимальными элементами: *ulnare*, *intermedium*, *radiale*, а также тремя дистальными карпaliaми четвертого, третьего и второго пальцев. От дистальных карпалей отходят соответствующие метакарпалии, а от *ulnare* метакарпалия пятого пальца (рис. 12и). От постеродистального края локтевой кости отходит гороховидная кость, исполняющая роль метакарпалии шестого постаксиального дополнительного пальца. Первый по счету палец – преаксиальный дополнительный – является новообразованием, ввиду того, что истинный первый палец ихтиозавры утратили еще в позднем триасе (Motani, 1999a). Для пальцев характерна гиперфалангия, фаланги могут иметь округлую или полигональную форму (рис. 12и). Филогенетически значимые признаки в строении элементов дистальной части конечности приведены в Приложении 5.2 (признаки 117–125).

Тазовый пояс у ихтиозавров сформирован подвздошной и сросшимися седалищной и лобковой костями. Кости таза не прикреплены к позвоночному столбу, вследствие этого тазовый пояс и связанные с ним конечности, зачастую, смещаются из прижизненного положения в процессе захоронения. Подвздошная кость (*os ilium*) слегка изогнута, стержневидной формы, имеет уплощенный дорсальный край и расширяется вентрально, где сочленяется со сросшимися между собой лобковой (*os pubis*) и седалищной (*os ischii*) костями (рис. 12л). У юрских и меловых ихтиозавров лобковая и седалищная кости слиты

в единый элемент, который принято называть ишиопубис (рис. 12л). Этот элемент имеет прямоугольные очертания, расширяясь в дистальном направлении. Седалищная кость шире лобковой и между ними обычно сохраняется небольшое запирающее отверстие; хотя у стратиграфически наиболее молодых и эволюционно продвинутых таксонов оно может отсутствовать (Прил. 5.2, признак 126).

Задняя конечность у офтальмосаврий меньше передней (рис. 12а). Она состоит из удлиненной бедренной кости (*femur*) и многочисленных округлых либо полигональных элементов, включая большую (*tibia*) и малую (*fibula*) берцовые кости, *fibulare*, *intermedium*, *tibiale*, дистальные тарсалии и фаланги пальцев, а также дополнительные окостенения (рис. 11м).

На дорсальной стороне бедренной кости расположен дорсальный гребень (рис. 12н, *dp*), более узкий и менее мощный, чем вентральный (рис. 12н, *vp*), расположенный, соответственно, на вентральной поверхности. Если смотреть со стороны проксимального конца, то дорсальный гребень расположен немного ближе к переднему краю бедра, чем вентральный (рис. 12н). Вентральный гребень является более выраженным, и поверхность по его переднему краю сильнее вогнута, чем у дорсального гребня. В эволюции ихтиозавров отмечается усиление дорсального и вентрального гребней бедренной кости (Прил. 5.2, признак 128). Дистальный конец бедренной кости расширен и несет фасетки для сочленения с большой и малой берцовыми костями – короткими элементами округлых очертаний. От них отходят кости предплюсны: *tibiale*, *intermedium*, *fibulare* и дистальные тарсалии 2–4-го пальцев. От дистальных тарсалий отходят метатарсалии и фаланги пальцев, редуцированные у некоторых форм (в том числе у *Ophthalmosaurus*) до нескольких небольших элементов (рис. 12м). У некоторых офтальмосаврий в эпиподии задних конечностей присутствуют дополнительные пре- и постаксиальные окостенения, контактирующие с бедренной костью (Прил. 5.2, признаки 131, 132). В эволюции офтальмосаврий отмечается увеличение числа пальцев и количества фаланг не только в передних, но и в задних конечностях (Прил. 5.2, признак 134).

ГЛАВА 5. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ

Класс Reptilia Laurenti, 1768

Надотряд Ichthyopterygia Owen, 1860

Отряд Ichthyosauria de Blainville, 1835

Инфраотряд Euichthyosauria Motani, 1999

Группа без ранга Parvipelvia Motani, 1999

Группа без ранга Neoichthyosauria Sander, 2000

Надсемейство Ichthyosauroida Fitzinger, 1826

Группа без ранга Ophthalmosauria Motani, 1999

Группа без ранга Ophthalmosauria Motani, 1999

Филогенетическое определение (по Motani, 1999b). Группа, включающая последнего общего предка видов *Brachypterygius extremus* и *Ophthalmosaurus icenicus* и всех его потомков.

Диагноз (по Motani, 1999b). Замышелковая область основной затылочной кости редуцирована; угловая кость значительно выражена в латеральной проекции, и заходит вперед так же далеко, как надугловая кость; перед лучевой костью присутствует дополнительный преаксиальный элемент эпиподия, от которого дистально отходит палец.

В дополнение к оригинальному диагнозу, по результатам филогенетического анализа, представленным в данной работе, группу характеризуют следующие синапоморфии: выраженный нисходящий ноздревой отросток носовой кости (признак 13: состояние 1); отсутствие наружного контакта лобной и предлобной костей (29:0); антеромедиальный вырост надвисочной кости (32:1); отсутствие заднего «полкообразного» фланга теменной кости (37:1); редуцированная замышелковая область основной затылочной кости (51:1); редкция переднего колышковидного выроста основной затылочной кости (54:1); хорошо выраженная при виде сбоку угловая кость, составляющая половину или больше высоты задней части челюсти (83:1); пластинчатый дорсальный гребень плечевой кости (106:1); проксимальный и дистальный концы плечевой кости почти равные по ширине при виде сверху (108:1); отсутствие вырезов на элементах, расположенных по переднему краю конечности (118:1); наличие пре- и постаксиальных дополнительных пальцев в передних конечностях (119:1; 120:1); исходно «широкоплавниковый» тип строения передней конечности с дистальным контактом ульнаре и пятой метакарпалии (121:1); бедренная кость с хорошо развитым пластинчатым вентральным гребнем (128:1).

Состав. Два семейства: Ophthalmosauridae Baur, 1887 и Platypterygiidae Bardet, 1995.

Замечания. Группа Ophthalmosauria была предложена Р. Мотани (Motani, 1999b) как клада без ранга, которая должна соответствовать семейству Ophthalmosauridae. В качестве семейства ее стали рассматривать, начиная с работ Майша и Матцке (Maisch, Matzke, 2000, p. 98, 100) и продолжают во всех современных работах. Важно отметить, что понимание объема семейства Ophthalmosauridae в ранних работах (Baur, 1887a; Andrews, 1910; Appleby, 1956) существенно отличается от преобладающего в современных работах понимания его объема, когда в состав этого семейства включают почти все средне-позднеюрские и меловые роды ихтиозавров. По этой причине в данной работе клада Ophthalmosauria понимается как группа рангом выше семейства, тогда как семейство Ophthalmosauridae принимается в объеме, близком к его первоначальному определению. Подробнее см. раздел 1.4 данной работы.

5.1. Семейство Ophthalmosauridae Baur, 1887

Vaptanodontidae: Marsh, 1880, p. 491; Baur, 1887b, p. 840.

Ophthalmosauridae: Baur, 1887a; Andrews, 1910, p. 2; Appleby, 1956, p. 444; [Ефимов, 1998б, с. 96]

Ancanamuninae: Rusconi, 1942, p. 1.

Ophthalmosaurinae: Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Krüger, Fritz, Pardo Pérez, Tainsh, Appleby, 2012, p. 20.

Типовой род. *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874.

Филогенетическое определение (по Fischer et al., 2012). Все виды более родственные *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874, чем *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946 (определение по ветви).

Диагноз (по Fischer et al., 2012, с изменениями). Умеренно хорошо развитая замышелковая область основной затылочной кости, широкая и вогнутая по периферии мышелка по крайней мере в латеральной проекции (сильно сокращена в латеральной проекции и плохо просматривается сзади у большинства представителей Platypterygiidae); дистальная фасетка плечевой кости для лучевой кости обращена дистально, для локтевой – постеродистально (также имеет место у некоторых платиптеригиид – *Undorosaurus*, *Maiaspondylus* и у некоторых видов *Platypterygius*; у большинства платиптеригиид фасетка лучевой кости отклонена антеродистально); крупная локтевая кость с вогнутым окостеневшим задним краем (состояние инвертировано у *Arthropterygius* и *N. borealis*;

задний край лучевой кости не окостеневший у всех представителей семейства *Platypterygiidae*).

Синапоморфии группы по результатам филогенетического анализа в данной работе: выраженный пластинчатый латеральный выступ носовой кости над наружной ноздрей (признак 15: состояние 1); обширная фасетка для стремечка на заднеушной кости (64:1); фасетка лучевой кости обращена дистально, локтевой – постеродистально (110:1); хорошо развитая фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного пальца (112:1) (инверсия у *N. enthekiodon*); вогнутый и окостеневший задний край локтевой кости (116:1) (инверсия у *Arthropterygius* и *N. borealis*).

Состав. 6 – ?7 родов: *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874, *Nannopterygius* von Huene, 1922, *Mollesaurus* Fernández, 1999, *Arthropterygius* Maxwell, 2010, *Acamptonectes* Fischer et al., 2012; *Gengasaurus* Paparella et al., 2017; возможно, *Muiscasaurus* Maxwell et al., 2016 (по результатам Páramo-Fonseca et al., 2021).

Замечания. Приведенные диагноз и филогенетическое определение В. Фишер с соавторами изначально давали для подсемейства *Ophthalmosaurinae* (Fischer et al., 2012).

Распространение. Средний отдел юрской системы – нижний отдел меловой системы; байосский – аптский (?альбский) ярус; повсеместно.

5.1.1. Род *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874¹

Ophthalmosaurus: Seeley, 1874, p. 699; Lydekker, 1888, p. 310; 1889, p. 9; Gilmore, 1905, p. 124; Andrews, 1910, p. 2; von Huene, 1922, p. 97; Kuhn, 1934, p. 36; Appleby, 1956, p. 444; Татаринов, 1964, с. 345; [Kirton, 1983, p. 11]; Motani, 1999b, p. 485; Sander, 2000, p. 19; Maisch, Matzke, 2000, p. 78 [pars]; McGowan, Motani, 2003, p. 113 [pars]; Архангельский, 2008, 259; Maisch, 2010, p. 166 [pars]; Ji, Jiang, Motani, Rieppel, Hao, Sun, 2016, p. 13; Moon, Kirton, 2016, p. 11 [pars].

Sauranodon: Marsh, 1879, p. 86 (название преокупировано)

Baptanodon: Marsh, 1880a, p. 491; Lydekker, 1889, p. 9; Knight, 1903, p. 76; Gilmore, 1905, p. 120.

Microdontosaurus: Gilmore, 1902, p. 3.

Apatodonosaurus: Mehl, 1927, p. 234; 1928, p. 119.

Ancanamunia: Rusconi, 1942, p. 2.

?*Khudiakovia*: Архангельский, 1999, с. 88.

Типовой вид. *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 из свиты оксфордских глин (келловейский ярус) Англии.

Диагноз. Ихтиозавры умеренно крупных размеров, длиной до 4–5 метров, обладающие следующими уникальными признаками: предчелюстные и зубные кости заостряются на передних концах челюстей, но не контактируют медиально; основная затылочная кость с умеренно сокращенной замыщелковой областью и выраженной вентральной вырезкой; стремечко без перегиба, с умеренно крепким латеральным отростком; антеродистальная фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного элемента эпиподия имеет треугольные очертания с заостренным передним краем.

¹При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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 of the Russian Academy of Sciences. 2015a. Vol. 319. P. 81–97. (1,15 п.л. / вклад автора 70%)

2. **Архангельский М.С., Зверьков Н.Г., Спасская 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%)

Видовой состав. Помимо типового вида, *Ophthalmosaurus natans* (Marsh, 1879) из позднеюрских (оксфордских) отложений США.

Сравнение. Ближе всего по строению черепа и аппендикулярного скелета к представителям рода *Arthropterygius*. Заглазничная часть черепа укороченная, как у *Arthropterygius* и *Nannopterygius*; надноздревой отросток предчелюстной кости редуцирован, как у *Arthropterygius* (хорошо развит и доходит до края ноздри у *Nannopterygius*); подноздревой отросток не контактирует со скуловой костью, в отличие от *Nannopterygius*; слезная кость формирует большую часть заднего края наружной ноздри, как у *Arthropterygius*; подорбитальная перегородка скуловой кости грацильная, но более прямая, не так изогнута вентрально, как у *Arthropterygius* и *Nannopterygius*; чешуйчатая кость крупная, как у *Nannopterygius*, имеет треугольные очертания, более дорсовентрально узкая у *Arthropterygius*; теменная кость без сагиттального возвышения с грацильным отростком для надвисочной кости, как у *Arthropterygius*; медиальный симфиз теменных костей протяженный, в отличие от *Arthropterygius*; основная затылочная кость с умеренно редуцированной замыщелковой областью, хорошо просматривающейся сзади, как у *Mollesaurus* и *Acamptonectes* (почти не просматривается сзади у *Arthropterygius* и *Nannopterygius*, хотя в латеральной проекции их замыщелковая область еще достаточно широкая); округлые очертания фасеток основной затылочной кости для боковых затылочных костей как у большинства офтальмосавридов (заостренные передние края у *Acamptonectes*); фасетка для стремечка хорошо видна в латеральной проекции, как у других офтальмосавридов и в отличие от сильно сдвинутой к переднему краю у *Arthropterygius*; соотношение длины к ширине у базисфеноида 1,26–1,46 у *Ophthalmosaurus*, что близко к пропорциям у *Acamptonectes* (1,32) и *Mollesaurus* (1,46), и в среднем превышает пропорции у *Nannopterygius* (1,2) и *Arthropterygius* (1,0–1,33) (Приложение 4, Табл. 10); заднее отверстие для внутренних сонных артерий в центре вентральной стороны базисфеноида, как у *Mollesaurus* и *Acamptonectes* (близко к заднему краю, либо на задней стороне у *Nannopterygius* и *Arthropterygius*); длинный и утонченный параокципитальный отросток заднеушной кости, как у *Acamptonectes* и в отличие от короткого и массивного отростка у большинства офтальмосавридов; умеренно крепкий отросток стремечка, как у *Nannopterygius* и *Mollesaurus*, и в отличие от утонченного у *Arthropterygius* и *Acamptonectes*; квадратная кость с развитым антеромедиальным выступом как у *Nannopterygius* и в отличие от *Arthropterygius* и *Acamptonectes*; относительно слабо развитые зубы как у *Arthropterygius* и *Acamptonectes*; коракоиды округлых очертаний как у *Arthropterygius* и *Acamptonectes* (вытянутые у *Nannopterygius*); угол медиального сочленения коракоидов около 150–170°, как у большинства офтальмосавридов (в отличие от близкого к прямому 90–100° у

Arthropterygius, и развернутого у *Nannoptygius*; расширенный проксимальный конец лопатки с хорошо развитым акромиальным отростком, как у *Arthropterygius* и *Acamptonectes*; умеренно высокие ключицы, менее высокие и массивные, чем у *Arthropterygius* и *Nannoptygius*; межключица с тонким прямым задним срединным отростком без срединного утолщения, в отличие от *Arthropterygius*; плечевая кость как у большинства офтальмосаврий с тремя дистальными фасетками – направленной постеродистально фасеткой локтевой кости, смотрящей дистально фасеткой лучевой кости и хорошо выраженной фасеткой преаксиального дополнительного элемента; фасетка преаксиального элемента треугольных очертаний с заостренным передним краем (уникальное состояние), ближе всего к субтреугольным фасеткам у некоторых видов рода *Arthropterygius* (*Arthropterygius lundi* и *A. hoybergeti*); метакарпalia 5 контактирует с ульнаре дистально (т.е. ‘широкоплавниковое’ состояние) в отличие от *Nannoptygius*; интермедиум с двумя хорошо развитыми дистальными фасетками для четвертой и третьей дистальных карпалей, как у *Arthropterygius*; задний край локтевой кости вогнутый и заостренный, вовлечен в перихондральное окостенение, как у *Nannoptygius*, *Acamptonectes* и *Gengasaurus* (и в отличие от *Arthropterygius*); элементы автоподия округлые при виде сверху, свободно расположенные в плавнике как у большинства видов *Arthropterygius* и *Nannoptygius*; бедренная кость с двумя дистальными фасетками как у *Arthropterygius*.

Замечания. Некоторые авторы (Maisch, Matzke, 2000; McGowan, Motani, 2003; Maisch, 2010; Moon, Kirton, 2016) включали в состав данного рода виды, изначально описанные в составе родов *Paraophthalmosaurus* Arkhangelsky, 1997, *Mollesaurus* Fernández, 1999, *Undorosaurus* Efimov, 1999 и *Yasykovia*, Efimov, 1999. Ревизии последних лет не находят поддержки данных точек зрения (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Jacobs, 2021). Другие авторы, напротив, предлагают считать род *Ophthalmosaurus* монотипичным, а вид *O. natans* использовать в оригинальной комбинации: *Baptanodon natans* (Fernández, Campos, 2015; Delsett et al., 2019; Barrientos-Lara, Alvarado Ortega, 2020; Campos et al., 2020). Данные точки зрения основаны лишь на результатах филогенетических анализов этих авторов, при которых обсуждаемые виды не формируют кладу. Морфологических сравнений рассматриваемых видов не проводилось, как и анализов распределения состояний признаков и обсуждений причин таких результатов анализов. С учетом, что вид *O. natans* нуждается в ревизии, а кодировки в вышеупомянутых работах проводились на основе описаний и иллюстраций из работ конца XIX – начала XX вв., такие таксономические мнения стоит считать недостаточно обоснованными. В данной работе род *Ophthalmosaurus* рассматривается в объеме двух видов.

Распространение. Средний отдел юрской системы – нижний отдел меловой системы, келловейский – берриасский ярусы; Англия, Франция, США, Мексика, Аргентина, европейская часть России.

***Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874**

(Табл. I–III)

Ichthyosaurus megalodeirus: Seeley, 1869, p. 111. ?[*nomen oblitum*]

Ophthalmosaurus icenicus: Seeley, 1874, p. 707, pls 45, 46; 1893, p. 151, fig. 1; Lydekker, 1888, p. 310; 1889, p. 9, fig. 7; 1890, p. 267, fig. 62; Mansell-Pleydell, 1890; fig. 2; Gilmore, 1905, p. 125; 1907, fig. 2 [*cop.* Seeley, 1874]; 1908, p. 437; Andrews, 1907, p. 203, figs 1–5; 1910, p. 1, figs 1–42, pls 1, 2; 1915, pl. 5; von Huene, 1922, p. 89, pl. 19, fig. 10 [*cop.* Andrews, 1910]; Kuhn, 1934, p. 36; Appleby, 1956, p. 444; 1958, pp. 8, 10, pl. 6; 1979, p. 931, fig. 10D; McGowan, 1976, figs 2D, E; [Kirton, 1983, p. 11, figs 1–36, pls 1–3]; Massare, 1987, p. 137, fig. 6B; Martill, 1991, p. 229, fig. 10.5A; Maisch, 1997, figs 2–5; 1998b, fig. 1; Motani, 1999a p. 39, fig. 7A [*mod.* Kirton 1983]; 1999b p. 485, figs 2G, 3G [*mod.* Kirton, 1983], 5N, 6L; Sander, 2000, p. 19, figs 2F, 3D, 4F, 13; Maisch, Matzke, 2000, p. 78, figs 8, 12, 13, 19C–F, 23, 28 [все *pars*]; McGowan, Motani, 2003, p. 113, fig. 93 [*cop.* Motani, 1999c, fig. 2G], pls 16, 17 [*pars*]; Massare, Buchholtz, Kenney, Chomat, 2006, figs 3B–5; Araújo, Smith, Liston, 2008, figs 2, 7, 8; Maxwell, 2010, fig. 2L [*mod.* Kirton, 1983]; Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Krüger, Fritz, Pardo Pérez, Tainsh, Appleby, 2012, figs 5H, I, 6H; Maxwell, Zammit, Druckenmiller, 2012, p. 1209, fig. 1P–T; Moon, Kirton, 2016, p. 14, text-figs 1, 4–36; pls 1–30; Архангельский, Зверьков, Спасская, Евграфов 2018, с. 48, рис. 1, табл. 8, 9.

Ichthyosaurus megalodirus [*sic.*]: Lydekker, 1889, p. 37; von Huene, 1922, p. 93. ?[*nomen oblitum*]

Ophthalmosaurus [*sic.*] *icenicus*: Kuhn, 1946, p. 78 [*lapsus calami*]; Mazin, 1982, p. 97.

Ophthalmosaurus monocharactus: Appleby, p. 444, pl. 1., pl. 2, fig. 2; Appleby, 1958, pp. 9–10, 35, pl. 1; Martill, 1991, p. 229, fig. 10.5B.

Ophthalmosaurus sp.: Appleby, 1958, pp. 13, 39, pls 2–5, 7; Martill, 1987, p. 543, fig. 1; Maisch, 1997, figs 2–5.

?*Khudiakovia calloviensis*: Архангельский, 1999, с. 89, рис. 1; Первушов, Архангельский, Иванов, 2000, рис. 10.

?*Ophthalmosaurus calloviensis*: Архангельский, 2008, с. 259, рис. 12

Голотип. Музей естествознания (Лондон, Англия) NHMUK PV R2133, неполный скелет, включающий значительную часть костей черепа и пояс передних конечностей;

Англия, графство Кембриджшир, Питерборо; верхняя юра, средняя юра, келловейский ярус, свита оксфордских глин; Seeley, 1874, pls 45, 46, figs 1, 2.

Паратип. NHMUK PV R2134, левая передняя конечность из типового местонахождения и стратиграфического уровня; Seeley, 1874, pl. 46, fig. 3.

Диагноз. См. диагноз рода, ввиду того, что вид *Ophthalmosaurus natans* нуждается в ревизии и его отличия от типового вида неочевидны (Moon, Kirton, 2018).

Описание.

В данном разделе приведено описание материала из верхней юры России и Англии.

Квадратная кость (экз. СМК ОФ 242/3) (табл. I, фиг. 4) представляет собой массивный элемент С-образной формы с обширной постеродистальной вырезкой (квадратным отверстием) (табл. I, фиг. 4а–в). Затылочная пластина хорошо развитая, нависает над квадратным отверстием; ее поверхность составляет с птеригоидной пластиной угол в 100°. Фасетка для стремечка слабо вогнутая, располагается в центре медиальной поверхности кости (табл. I, фиг. 4б, в). Передний край птеригоидной пластины вогнутый (табл. I, фиг. 4а, б). Сочленовные мышцелки для соединения с челюстными костями хорошо развиты и разделены неглубоким желобком (табл. I, фиг. 4в, г). Мыщелок для сочленовной кости более мощный и немного больше выдается вентрально, чем мышцелок для надугловой кости (табл. I, фиг. 4в).

Основная затылочная кость (экз. СМК ОФ 242/1) (табл. I, фиг. 1а-г) представляет собой массивный элемент субсферической формы с выпуклым затылочным мышцелком. Замыщелковая область кости редуцирована, но выступает в задней проекции за пределы мышцелка латерально и вентрально, обладает выраженной вентральной вырезкой (табл. I, фиг. 1а, вп). Ямка от хорды располагается чуть выше середины высоты затылочного мышцелка. Фасетки для боковых затылочных костей крупные, овальные в очертаниях, с закругленными передними краями, вытянуты в переднезаднем направлении и разделены довольно широким выступом, формирующим дно спинномозгового канала. Данная структура не выступает вперед и не формирует переднего бугорка (табл. I, фиг. 1а). Фасетки для стремечек имеют значительные размеры, субтреугольные очертания, они расположены на антеролатеральных поверхностях основной затылочной кости (табл. I, фиг. 1в, 1г). Фасетки для заднеушных костей меньше фасеток для стремечек (соотношение высоты 1:3), они имеют овальные очертания и расположены на антеролатеральных поверхностях, в их дорсальной части (табл. I, фиг. 1в, 1г). Антеровентральная фасетка для клиновидной кости имеет пентагональные очертания и разделена глубокой медиальной бороздой (табл. I, фиг. 1в).

Стремечко (экз. СМК ОФ 242/2) (табл. 1, фиг. 2) обладает крупной медиальной головкой, характерной для всех представителей семейства Ophthalmosauridae (см. Fischer et al., 2012), и латерально направленным отростком, контактирующим с квадратной костью. Высота медиальной головки превышает ее ширину. Медиальная головка разграничена на три фасетки (табл. I, фиг. 2д): крупную антеромедиально направленную, для базисфеноида, постеродистально направленную фасетку меньших размеров для основной затылочной кости. Небольшая и плохо выраженная фасетка для заднеушной кости располагается на дорсальной поверхности медиальной головки стремечка. Дистальная часть латерального отростка стремечка слабо расширена и несет овальную фасетку для квадратной кости (табл. I, фиг. 2а–г). Вентральный край стремечка образует вырост для контакта с медиальной пластинкой птеригоида. Гиоидный отросток развит слабо (табл. I, фиг. 2б).

Сочленовная кость (экз. СМК ОФ 242/4) субтрапецевидной формы, углы закруглены (табл. I, фиг. 3). Наряду с надугловой костью она формировала суставную поверхность нижней челюсти. Латеральная поверхность сочленовной кости плоская, медиальная – выпуклая.

Фрагмент нижней челюсти представлен угловой костью (экз. СМК ОФ 242/5), относящийся к задней трети длины левой ветви (область под орбитой). В передней части сохранившегося фрагмента на вентральной поверхности имеется фасетка для причленения пластинчатой кости. На дорсальной поверхности расположены желоба для сочленения с надугловой и предсочленовными костями.

Позвоночный столб и ребра.

Атлант и аксис (табл. II, фиг. 6) (экз. СМК ОФ 242/6) срослись без следов четкого шва. Позвонки несколько вытянуты и сужаются вентрально (табл. II, фиг. 6а, 6в). Их вентральная поверхность округлая, шероховатая, у аксиса несет обширную фасетку для интерцентра (табл. II, фиг. 6в, д). Диапофизы и парапофизы атланта слиты между собой и с передним краем позвонка (табл. II, фиг. 6б). Диапофизы аксиса сливаются с фасетками невральных дуг и косо направлены антеровентрально, парапофизы аксиса небольшие, округлые (табл. II, фиг. 6б).

Два переднотуловищных позвонка (экз. СМК ОФ 242/7, 8) в поперечном сечении заострены вентрально. Диапофизы слиты с площадками для невральных дуг, но отделены от переднего края тела. Парапофизы неправильно-овальной формы, ориентированы субвертикально, с передним краем тела не слиты, располагаются в середине высоты позвонка.

Еще один из переднотуловищных позвонков (экз. СМК ОФ 242/9) вентрально закруглен. Характеризуется слиянием диапофизов, как с площадками для невральных дуг,

так и с передним краем тела позвонка. Парапофиз неправильно-овальный, располагается в середине высоты тела, отделен от его переднего края.

Экземпляр СМК ОФ 242 включает многочисленные обломки ребер, некоторые фрагменты достигают длины 35-40 см. Все они в средней части длины имеют овальное поперечное сечение. Ближе к проксимальному концу, передняя и задняя поверхности ребер несут борозды, что придает им сечение в форме «8».

Лопатка (экз. СМК ОФ 242; табл. II, фиг. 5) довольно сильно расширена в проксимальной части. Фасетка для коракоида имеет форму капли, заостренной кпереди. В области плечевого сустава кость наиболее сильно расширена. Диафиз осевой части лопатки медиолатерально уплощен. Ширина в области диафиза приблизительно равна ширине дистального края кости (табл. II, фиг. 5).

Коракоид (экз. СМК ОФ 242/11; табл. II, фиг.1) имеет характерную для офтальмозавров округлую форму (Moon, Kirton, 2016). Кость крупная, несет обширную переднюю вырезку (табл. II, фиг.1а). Медиальная фасетка линзовидная в поперечном сечении, сдвинута к переднему краю, где значительно всего расширяется (табл. II, фиг.1б). Вентральная поверхность кости седловидная: вал протягивается от антеромедиального края коракоида к гленоидной впадине. Угол между лопаточной и гленоидной фасетками – 90°. Гленоидная фасетка каплевидная в поперечном сечении, заострена в каудальном направлении. Фасетка для лопатки обращена вперед. Антеромедиальный вырост коракоида небольшой. Задний край кости сильно уплощен.

Плечевая кость экз. СМК ОФ 242 (табл. II, фиг. 2), а также изолированные плечевые кости СОИКМ вр. 0328.1.08 (из того же местонахождения и стратиграфического интервала) и экз. OUMNH J48754, OUMNH J48755, NHMUK 47885, NHMUK 42283 из кимериджских глин Англии (табл. III) сходны по форме с плечевой костью типового экземпляра NHMUK PV R2134 (табл. IV, фиг. 1). Проксимальный конец плечевой кости расширен и имеет форму неправильной трапеции (табл. II, фиг. 2а; табл. III, фиг. 1д, 2д, 3д, 4д). Угол перекрытия длинных осей дистального и проксимального концов составляет 85°. На дорсальной поверхности находится довольно сильный дорсальный гребень, косо направленный в сторону фасетки для лучевой кости. На вентральной поверхности располагается широкий и уплощенный дельтопекторальный гребень (табл. II, фиг. 2а, 2г; табл. III, фиг. 1в, 2в, 3в). Дистальный конец несет три фасетки: для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей. Фасетка для преаксиального дополнительного элемента имеет субтреугольные очертания (табл. II, фиг. 2б; табл. III, фиг. 1е, 2е, 3е). Фасетки для лучевой и локтевой костей – слабо вогнутые, овально-округлых очертаний. Углы между фасетками для лучевой и локтевой костей и преаксиального дополнительного элемента у экз. СМК ОФ

242, соответственно – 50° и 45° (табл. II, фиг. 2в). Фасетка лучевой кости превосходит по дорсовентральной ширине фасетку для локтевой кости, что отличает экз. СМК ОФ 242 от паратипа NHMUK PV R2134, и других экземпляров, у которых фасетки для локтевой и лучевой костей имеют одинаковую ширину (табл. III, фиг. 1е, 2е, 3е; табл. IV, фиг. 1д). Однако, подобное расширение фасетки для локтевой кости наблюдается у некоторых экземпляров *Ophthalmosaurus icenicus* из оксфордских глин Англии, например, экз. NHMUK PV R 2160 (Andrews, 1910).

Локтевая кость у экз. СМК ОФ 242 крупная, ее передний край контактировал с лучевой костью, антеровентральный – с интермедиумом, дистальный – с ульнаре и постеродистальный – с гороховидной костью. Задний край локтевой кости прямой, заостренный и вовлечен в перихондральное окостенение (табл. II, фиг. 3), что характерно для всех офталмозаврин (*sensu* Fischer et al., 2012). Проксимальная поверхность слабо выпуклая.

Преаксиальный дополнительный элемент имеет округлые очертания и несет слабо выпуклую фасетку для плечевой кости. По заднему краю этот элемент контактировал с лучевой костью, постеровентрально – с радиале. Передний край кости заострен, но не вовлечен в перихондральное окостенение. Промежуточная кость (интермедиум) имеет форму ромба; дистальные фасетки для второй и третьей дистальных карпалей близки по размерам. Все имеющиеся элементы автоподия утолщены и имеют закругленные углы или округлые очертания (табл. II, фиг. 3), аналогично таковым типового экземпляра (табл. IV, фиг. 2).

Размеры. Приложение 4, табл. 1

Замечания. Рубрики «Диагноз» и «Сравнение» при описании данного вида опущены, ввиду того, что второй вид рода, *Ophthalmosaurus natans*, нуждается в ревизии и его отличия от типового вида неочевидны (Moon, Kirton, 2018).

В 1869 г., в каталоге коллекций позвоночных музея Вудварда Г. Сили (Seeley, 1869) предложил вид *Ichthyosaurus megalodeirus*. Этот вид лишь изредка упоминался другими авторами (Lydekker, 1889; Huene, 1922; McGowan, Motani, 2003; Moon, Kirton, 2016), при этом Макгоуэн и Мотани, и Мун и Киртон, признали, что экземпляр, для которого было предложено данное видовое название, относится к тому же виду, что и типовой материал *Ophthalmosaurus icenicus*, однако рассматривали *Ichthyosaurus megalodeirus* как *nomen nudum*, ввиду того, что характеристика экземпляра, предложенная Сили, по их мнению, едва ли может рассматриваться как описание и поэтому не удовлетворяет ст. 12 МКЗН (Moon, Kirton, 2016). С этими мнениями едва ли можно согласиться, так как характеристика экземпляра изложена Сили на четырех страницах, не только с кратким описанием

морфологии отдельных костей, но и с указаниями, в отдельных случаях, на отличия от других форм. Таким образом, описание *Ichthyosaurus megalodeirus* Seeley, 1869 полностью соответствует критериям пригодности МКЗН, как опубликованное до 1930 г., соответствующее всем положениям ст. 11 и ст. 12.1. МКЗН (сопровождается описанием). В связи с этим, данное видовое название следует считать старшим субъективным синонимом *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874. Однако в связи с тем, что, насколько известно автору, данное видовое название употреблялось в качестве валидного лишь трижды (причем два раза с ошибкой в видовом названии), в то время как видовое название *Ophthalmosaurus icenicus* имеет широчайшее употребление в литературе и за последние 50 лет было использовано в сотнях работ, представляется необходимым считать младшее название «*nomen protectum*», а старшее – «*nomen oblitum*». Ввиду того, что соблюдены только требования ст. 23.9.1.2. МКЗН (*Ophthalmosaurus icenicus* находится в преобладающем употреблении), тогда как требования ст. 23.9.1.1. МКЗН не соблюдены (старший синоним употреблялся в качестве валидного названия после 1899 г.) для применения такого решения. по-видимому, требуется обратиться в комиссию с просьбой о принятии соответствующего решения (Рекомендация 23А МКЗН). Более того, не совсем ясно, можно ли считать употребления названия «*Ichthyosaurus megalodirus*» (Lydekker, 1889; von Huene, 1922) «простым пречислением в реферативных публикациях» (ст. 23.9.6. МКЗН), не влияющими на требования ст. 23.9.1.1. В данной работе используется находящееся в преобладающем употреблении видовое название *O. icenicus*, а *I. megalodeirus* условно рассматривается как *nomen oblitum*.

Описанный из кимериджских отложений Поволжья по позвонкам и плечевой кости *Ophthalmosaurus undorensis* Efimov (Efimov, 1991) был отнесен к роду *Ophthalmosaurus* лишь по наличию трех дистальных фасеток плечевой кости. Однако данный признак не является особенностью рода *Ophthalmosaurus* (Fischer et al., 2012; Zverkov et al., 2015a). Единственным признаком, отличающим “*O. undorensis*” от *O. icenicus*, Efimov счел относительно увеличенную толщину «запястной части плавника» (Efimov, 1991, с. 114). Однако, данное состояние характерно и для других офтальмосаврий со схожей морфологией плечевых костей: волжских *Arthropterygius* Maxwell, 2010 и *Undorosaurus* Efimov, 1999 (Efimov, 1999б; Maxwell, 2010; наблюдения автора). В связи с этим, вид *O. undorensis* предлагается считать *nomen dubium*, а его типовой экземпляр рассматривать, как *Ophthalmosauridae* indet.

Распространение. Келловейский, кимериджский и волжский ярусы; Англия, европейская часть России.

Материал. Материал из кимериджского и волжского ярусов России и Англии включает: СКМ ОФ 242/1-19, фрагменты скелета крупного ихтиозавра; Самарская область, городской округ Сызрань, Заводское обнажение; оксфордский-кимериджский ярусы; СОИКМ вр. 0328.1.08 – плечевая кость из того же местонахождения и стратиграфического интервала; OUMNH J48754, OUMNH J48755, NHMUK 47885, плечевые кости из окрестностей Оксфорда, Англия; кимериджский–волжский ярусы, свита кимериджских глин; NHMUK 42283, плечевая кость с о. Портланд, Дорсет, Англия; кимериджский–волжский ярусы, свита кимериджских глин.

Ophthalmosaurus* sp. indet. cf. *O. icenicus

(Табл. IV, фиг. 3)

Описание и сравнение. Плечевая кость несет три дистальных фасетки для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей (Табл. IV, фиг. 3а, б). Фасетка преаксиального дополнительного элемента слабо вогнута и имеет треугольные очертания с заостренным передним краем, что характерно для представителей рода. Фасетки для лучевой и локтевой костей глубоко вогнутые (Табл. IV, фиг. 3б). Проксимальные сочленовные поверхности элементов эпиподия, соответственно, сильно выпуклые (Табл. IV, фиг. 4, 5), как у некоторых представителей рода *Arthropterygius* (Maxwell, 2010). В этом заключается основное отличие экз. КНЦ 415/38 от типичных передних конечностей *O. icenicus*, имеющих плоские или слабо вогнутые суставные поверхности в запястье (Табл. IV, фиг. 1д). Таким образом, экз. КНЦ 415/38 не представляется возможным отнести к виду *O. icenicus*, несмотря на то что треугольная фасетка для преаксиального дополнительного элемента не известна ни у каких других офтальмосавридов.

Материал. КНЦ 415/38, неполный ласт, включающий дистальную часть плечевой кости в сочленении с элементами эпиподия и мезоподия; Заполярный район Ненецкого автономного округа, 7 км выше по течению от устья р. Волонга; верхи волжского – низы берриасского яруса по палинокомплексу (Zverkov et al., 2015a).

5.1.2. Под *Arthropterygius* Maxwell, 2010²

Arthropterygius: Maxwell, 2010, p. 403; Zverkov, Arkhangelsky, Pardo Pérez, Beznosov, 2015, p. 84; Zverkov et Prilepskaya, 2019, p. 12; Campos, Fernández, Herrera, 2020, p. 184.

Palvennia: Druckenmiller, Hurum, Knutsen, Narkem, 2012, p. 326; Delsett, Druckenmiller, Roberts, Hurum, 2018, p. 8.

Janusaurus: Roberts, Druckenmiller, Sætre, Hurum, 2014, p. 4.

Keilhauia: Delsett, Roberts, Druckenmiller, Hurum, 2017, p. 7; Delsett, Roberts, Druckenmiller, Hurum, 2019, p. 720.

Типовой вид. *Ophthalmosaurus chrisorum* Russell, 1994; верхний отдел юрской системы, ?волжский ярус Арктической Канады (остров Мелвилл).

Диагноз. Ихтиозавры от средних до крупных размеров (3–5 м) обладающие следующими уникальными признаками: квадратная кость со слабым медиолатерально узким челюстным мышцелком; заднее отверстие для внутренних сонных артерий открывается в задней части базисфеноида; фасетка базисфеноида для основной затылочной кости сдвинута дорсально и занимает при виде сверху бóльшую площадь, чем дорсальная площадка; основная затылочная кость с фасетками для стремечек сильно сдвинутыми к переднему краю и плохо просматривающимися сбоку; чрезвычайно утонченный латеральный отросток стремечка; задний медиальный отросток ключицы несет утолщение в средней части; мощные дорсовентрально высокие ключицы; коракоиды большие и широкие, сочленяются под углом близким к 90°; вентральный перегиб плечевой кости между фасетками для лучевой и локтевой костей (соотношение ширины фасетки локтевой к фасетке лучевой кости составляет 0,8).

Сравнение. Заглазничная часть черепа укороченная, как у *Ophthalmosaurus* и *Nannopterygius*; надноздревой отросток предчелюстной кости редуцирован, как у *Ophthalmosaurus* (хорошо развит и доходит до края ноздри у *Nannopterygius*); слезная кость формирует большую часть заднего края ноздри, как у *Ophthalmosaurus*; подорбитальная перегородка скуловой кости грацильная, дугообразно изогнутая, в большей степени, чем у *Ophthalmosaurus*; чешуйчатая кость присутствует, имеет треугольные очертания, как у

² При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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%)
2. **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%)

Ophthalmosaurus, *Nannopterygius*, но дорсовентрально более узкая, чем у этих родов; теменная кость без сагиттального возвышения с грацильным отростком для надвисочной кости, как у *Ophthalmosaurus*, хотя медиальный симфиз теменных костей у *Arthropterygius* развит слабее; основная затылочная кость с сильно редуцированной, не просматривающейся сзади, замыщелковой областью (редуцирована в большей степени чем у *Ophthalmosaurus*, *Mollesaurus*, *Acamptonectes*); округлые очертания фасеток основной затылочной кости для боковых затылочных костей как у большинства офтальмозаврий (заостренные передние края у *Acamptonectes*); фасетка для стремечка сдвинута к переднему краю основной затылочной кости и практически не просматриваются латерально (хорошо видны в латеральной проекции у других офтальмозаврий); соотношение длины к ширине у базисфеноида 1,0–1,33, что немногим уступает, но близко к пропорциям, наблюдаемым у большинства офтальмозаврий (1,26–1,46 у *Ophthalmosaurus* (по измерениям Andrews, 1910); 1,2 у *Nannopterygius*; 1,32 у *Acamptonectes*; см. Приложение 4, табл. 10); короткий и массивный как у большинства офтальмозаврий параокципитальный отросток заднеушной кости, в отличие от длинного и утонченного у *Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*; сильно утонченный отросток стремечка, как у *Acamptonectes*, в большей степени чем у *Ophthalmosaurus*, *Mollesaurus* и *Nannopterygius*; небольшая квадратная кость с достаточно слабо развитым челюстным мышцелком в отличие от большинства офтальмозаврий; относительно слабо развитые зубы как у *Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*. Большие коракоиды неправильно-овальных очертаний, с длиной незначительно превышающей ширину (схожи с таковыми *Ophthalmosaurus*); близкий к прямому (90° – 100°) угол медиального сочленения коракоидов (более тупой у большинства офтальмозаврий (150° – 170°), в том числе у *Ophthalmosaurus*, приближается к 180° у *Nannopterygius*); расширенный проксимальный конец лопатки с хорошо развитым акромиальным отростком, как у *Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*; медиолатерально сжатый диафиз лопатки, овальный в сечении, как у *Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*; в отличие от *Nannopterygius* отсутствует передняя вырезка лопатки; широкие и высокие ключицы, более массивные чем у *Ophthalmosaurus*; межключица с тонким прямым задним срединным отростком как у остальных офтальмозаврид, но в отличие от них несущим срединное утолщение; метакарпalia 5 контактирует с ульнаре дистально (т.е. ‘широкоплавниковое’ состояние) в отличие от *Nannopterygius*; промежуточная кость с двумя хорошо развитыми дистальными фасетками для четвертой и третьей дистальных карпалей, как у *Ophthalmosaurus*; задний край локтевой кости округлый, без перихондрального окостенения, в отличие от вогнутого у *Ophthalmosaurus*, *Nannopterygius* и *Acamptonectes*; фаланги округлые, свободно

расположенные в плавнике как у *Ophthalmosaurus*; бедренная кость проксимодистально удлинённая, с узким дистальным концом несущим две фасетки как у *Ophthalmosaurus*.

Замечания.

О статусе родов *Palvennia*, *Janusaurus* и *Keilhauia* и об объёме рода *Arthropterygius*.

Если исходить исключительно из данных по неполному голотипу *A. chrisorum*, аутапоморфиями *Arthropterygius* можно назвать следующие признаки: базисфеноид с отверстием для внутренних сонных артерий, открывающимся сзади; фасетка базисфеноида для основной затылочной кости обращена постеродорсально и занимает половину элемента при виде сверху (сходное состояние наблюдается у *Nannopterygius*, имеющих значительно меньшие размеры); замыщелковая область основной затылочной кости широкая сбоку и практически не просматривающаяся сзади; фасетка основной затылочной кости для стремечка смещена на переднюю поверхность и почти не просматривается при виде сбоку; наличие вентрального перепада между фасетками лучевой и локтевой костей, при этом фасетка локтевой кости уступает в дорсовентральной толщине фасетке лучевой кости (Maxwell, 2010; Zverkov et al., 2015a). Все эти особенности выражены в типовых экземплярах родов *Palvennia*, *Janusaurus* и *Keilhauia*, за исключением случаев, когда элемент неизвестен или не доступен для прямого наблюдения: базисфеноид в основном скрыт под другими элементами в голотипе *Janusaurus lundi*; плечевая кость у голотипа *Palvennia hoybergeti* неполная; базисфеноид и основная затылочная кость не сохранились в голотипе *Keilhauia nui*, основная затылочная и плечевая кости отсутствуют в голотипе *Ichthyosaurus volgensis*. Угловатые проксимальные поверхности элементов эпиподия для сочленения с плечевой костью у голотипа *Arthropterygius chrisorum* также считались аутапоморфией *Arthropterygius* (Maxwell, 2010). Однако позже это состояние было обнаружено у других форм (например, Zverkov et al., 2015a), и в этом отношении его следует учитывать с осторожностью.

Л. Дельсетт с соавторами посчитали голотип *Keilhauia nui* (PMO 222.655) принадлежащим зрелой особи, однако изучение этого экземпляра автором данной работы не позволило подтвердить ни одного из аргументов, предложенных Дельсетт с соавторами в качестве индикаторов зрелости экземпляра (Delsett et al., 2017). Данный экземпляр слишком фрагментарный и плохо сохранившийся, поверхность всех костей сильно выветрелая, поэтому он может быть отнесен к роду *Arthropterygius* только в открытой номенклатуре. Соответственно, *Keilhauia nui* рассматривается в данной работе как *nomen dubium*, а род *Keilhauia* как младший синоним *Arthropterygius*.

На рис. 13 приведены изображения важных перекрывающихся элементов скелета между *A. chrisorum* (голотип, CMN 40609 и новые экземпляры с земли Франца-Иосифа),

«*Keilhauia nui*» (голотип, PMO 222.655), «*Palvennia*» *hoybergeti* (голотип, SVB 1451 и отнесенный к этому виду Дельсетт с соавторами [Delsett et al., 2018] экземпляр PMO 222.669), «*Janusaurus*» *lundi* (PMO 222.654) и «*Ichthyosaurus*» *volgensis* (КФУ 982 / P-213) и сравнение их с другими хорошо известными одновозрастными таксонами близких размеров (*Ophthalmosaurus*, *Undorosaurus*, *Grendelius*).

В первоописании *Palvennia hoybergeti* (Druckenmiller et al., 2012) единственными рассматриваемыми перекрывающимися элементами с голотипом *A. chrisorum* (CMN 40608) были основная затылочная кость, комплекс атланта-аксиса и антеродистальный фрагмент плечевой кости. Авторы сравнили только основную затылочную кость с таковой *A. chrisorum*, и отметили их сходство: «*pri vide sзади, основная затылочная кость Palvennia имеет почти овальные очертания, виден только мыщелок, более похожий на Arthropterygius (Maxwell, 2010) и Platypterygius australis (Kear, 2005)*» (Druckenmiller et al., 2012, p. 337; перевод автора). В качестве различия между этими таксонами была предложена следующая особенность: «*у Arthropterygius передняя поверхность элемента несет ямку от хорды и отчетливый передний выступ [basioccipital peg], которые отсутствуют у Palvennia*» (Druckenmiller et al., 2012, p. 337). Наблюдения автора данной работы не подтверждают последний вывод. Передний выступ основной затылочной кости, интерпретированный Максвелл (Maxwell, 2010) как «incipient basioccipital peg», также присутствует у *P. hoybergeti* (SVB 1451) и *J. lundi* (PMO 222.654), хотя и несколько менее выражен. Об этом переднем выступе сообщалось и для некоторых других офтальмозавридов (см. Moon, Kirton, 2016). Хотя эта структура является гомологичной остроконечному переднему выступу основной затылочной кости базальных неоиختиозавров, состояние, наблюдаемое у *Arthropterygius*, нельзя рассматривать как плезиоморфное, как это было закодировано в некоторых предыдущих работах (Fischer et al., 2011b, 2012). Наличие или отсутствие ямки от хорды на передней поверхности элемента у экз. SVB 1451 проверить сложно. Она была описана как отсутствующая в этом экземпляре (Druckenmiller et al., 2012), однако особенности сохранности не позволяют дать утвердительного заключения. Кроме того, значение этого признака (наличие/отсутствие передней ямки от хорды) едва ли высоко: у таксонов, для которых известно более двух экземпляров, например, *Ophthalmosaurus icenicus*, выражены оба состояния (личные наблюдения автора экземпляров *O. icenicus* в коллекциях CAMSM и NHMUK). Замышелковая область основной затылочной кости *A. chrisorum* CMN 40608 чрезвычайно уменьшена и полностью не видна при виде сзади, как и у *P. hoybergeti* (SVB 1451) и *Janusaurus lundi* (Roberts et al., 2014; хотя у последнего этот элемент относительно плохо сохранился. Однако замышелковая область у всех этих экземпляров широкая в переднезаднем направлении при

виде сбоку, в отличие от *Grendelius* spp. (рис. 13). Максвелл (Maxwell, 2010) интерпретировала часть замышелковой области как фасетку для стремечка, вероятно, из-за плохой сохранности голотипа (CMN 40608). Фактически, фасетка стремечка у экз. CMN 4060 смещена на переднюю поверхность и практически не видна сбоку (см. Maxwell, 2010, fig. 2D). Это уникальное состояние выражено у всех экземпляров, отнесенных к роду *Arthropterygius* в данной работе, для которых известна основная затылочная кость (CMN 40608, SVB 1451, PМО 222.654, PМО 222.667, PМО 222.669).

Экземпляр PМО 222.669 описанный Дельсетт с соавторами (Delsett et al., 2018) как второй экземпляр *P. hoybergeti* обладает всеми аутапоморфиями *A. chrisorum*. Однако Дельсетт с соавторами привели лишь краткое сравнение PМО 222.669 и голотипа *A. chrisorum*, главным образом в их исправленном диагнозе для *P. hoybergeti*. Согласно этим сравнениям, *P. hoybergeti* отличается от *A. chrisorum* по следующим признакам: отсутствие ямки от хорды на передней поверхности основной затылочной кости и переднего кольшковидного выступа (см. комментарии выше); прямоугольная в очертаниях сочленовная кость с небольшой талией в средней части; чуть более вытянутая и узкая передняя вырезка коракоида; проксимодистально более короткий дорсальный гребень плечевой кости (это может быть объяснено онтогенетической изменчивостью, см. обсуждение онтогенетических изменений в описании *A. chrisorum*); не столь выпуклые суставные грани элементов эпиподия (также может быть связано с изменчивостью). Автор данной работы считает, что ни одно из этих отличий не является достаточным для различения видов.

Перекрывающимися элементами между экз. PМО 222.669 и голотипом *A. chrisorum* (CMN 40608) являются основная затылочная кость, базисфеноид, сочленовная кость, комплекс атланта-аксиса и другие позвонки, элементы пояса передних конечностей и передние конечности. Для сравнения этих экземпляров особенно ценны элементы базикrania и плечевая кость, несущие ряд аутапоморфных признаков (рис. 13). Основные затылочные кости PМО 222.669 и CMN 40608 очень похожи и имеют особенность, не наблюдаемую у других офтальмосавридов: фасетка для стремечка смещена вперед и плохо видна сбоку (это состояние характерно только для голотипов *Palvennia hoybergeti* (SVB 1451) и *Janusaurus lundii* (PМО 222.654), а также для экз. PМО 222.667, описанного Дельсетт с соавторами как *Keilhauia* sp. (Delsett et al., 2019). Базисфеноиды этих экземпляров (PМО 222.669 и CMN 40608) имеют отверстие для внутренних сонных артерий, открывающееся на задней стороне и не просматривающееся на вентральной стороне. Это состояние известно исключительно для *A. chrisorum* и является аутапоморфным. У голотипа

таксон / экз.	таксономия в данной работе							Ophthalmosaurus icenicus	Undorosaurus gorodischensis	Grendelius alexsevi			
	Arthropterygius chrisorum												
	A. sp. juv. of A. chrisorum	A. chrisorum	A. hoybergeti	A. lundí	A. volgensis								
элемент	таксономия в предыдущих работах других авторов												
	A. chrisorum (holotype)	(referred)	(referred)	Keilhauia nui (holotype) PMO 222.655	Paivennia hoybergeti (referred) PMO 222.669	Paivennia hoybergeti (holotype) SVB 1451	Janusaurus lundí (holotype) PMO 222.654				I. volgensis (holotype) Kev 982/P-213		
	CMN 40609	ЦНИГР 17-44/13328	ЦНИГР 3-16/13328										
базисфеноид				NA			NA						
основная затылочная кость		NA	NA	NA					NA				
стремечко	NA	NA	NA	NA					NA				
заднеушная к.	NA	NA	NA	NA									
квадратная кость	NA			NA				NA					
теменная кость	NA	NA		NA									
скуловая кость	NA		NA	NA					NA				
сочленовная кость		NA	NA	NA									
межключица	NA			NA	NA	NA	NA						
ключица	NA		NA										
лопатка	?												
коракоид		NA					NA						
	?	NA		NA			NA						
плечевая кость								NA					

Рис. 13. Сравнение избранных элементов скелета экземпляров из Европейской России и Арктики, отнесенных в данной работе к роду *Arthropterygius*, а также их сравнение с другими хорошо известными одновозрастными крупноразмерными таксонами (*Ophthalmosaurus*, *Undorosaurus*, *Grendelius*). По (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 21).

P. hoybergeti (SVB 1451), заднее отверстие для внутренних сонных артерий заметно смещено на вентральную сторону, образуя глубокую вырезку (рис. 13). Плечевые кости экз. PMO 222.669 и CMN 40608 имеют сильный вентральный перекося между фасетками для лучевой и локтевой костей, причем дорсовентральная толщина лучевой фасетки значительно превышает толщину локтевой фасетки (аутапоморфия *A. chrisorum*). Проксимальные концы обсуждаемых плечевых костей сильно вытянуты в переднезаднем

направлении с редуцированным дельтопекторальным гребнем, смещенным к его переднему краю – среди других офтальмосаврий подобное состояние известно для *Undorosaurus gorodischensis* (Zverkov, Efimov, 2019). Фасетка для преаксиального дополнительного элемента эпиподия плечевой кости обширная, такая же широкая и близкая по размеру к фасетке лучевой кости (это состояние, типичное для *A. chrisorum*, также встречается у мелового платиптеригида *Maiaspondylus* (Zverkov, Grigoriev, 2020), но не у каких других офтальмосаврий, включая голотип *Palvennia hoybergeti*.

Действительно, экз. РМО 222.669 и голотип *P. hoybergeti* (SVB 1451) имеют очень похожее строение крыши черепа, включая одну особенность, которая считалась аутапоморфией *P. hoybergeti* – «очень большое теменное отверстие» (Delsett et al., 2018). Однако лобная область и, следовательно, форма теменного отверстия до сих пор неизвестны для ряда позднеюрских ихтиозавров, включая *Brachypterygius extremus*, *Grendelius* spp., *Undorosaurus* spp. и для голотипа *A. chrisorum*. Наличие производного состояния этого признака нельзя исключать ни у одного из перечисленных таксонов. В связи с этим диагностическая ценность данного признака существенно снижается. В то же время существует ряд отличий экз. РМО 222.669 от голотипа *P. hoybergeti* (SVB 1451). Это расположение заднего отверстия базисфеноида для внутренних сонных артерий; чрезвычайно укороченный и высокий параокципитальный отросток заднеушной кости (относительно удлиненный и дорсовентрально сжатый у SVB 1451; см. описание ниже); тонкая дистальная часть латерального отростка стремечка (расширен в SVB 1451, см. описание ниже); заметно менее расширенный медиолатерально антеромедиальный вырост надвисочной кости; редуцированный дельтопекторальный гребень плечевой кости смещенный к ее переднему краю (хорошо выражен у SVB 1451, см. описание ниже); большая полукруглая фасетка преаксиального дополнительного элемента эпиподия на плечевой кости (сравнительно небольшая и сужающаяся спереди у SVB 1451); крупный и округлый в очертаниях преаксиальный дополнительный элемент эпиподия (этот элемент относительно небольшой в SVB 1451, полукруглый в очертаниях, с почти прямым передним краем, см. описание ниже).

Изучение экз. РМО 222.669 не выявило каких-либо дополнительных различий в перекрывающемся материале как с голотипом *A. chrisorum* (CMN 40608), так и с другими образцами, отнесенными в данной работе к *A. chrisorum* (особенно ЦНИГР 3–16/13328 и 17–44/13328). Таким образом, РМО 222.669 рассматривается в данной работе как *A. chrisorum*.

Предложенный в данной работе гиподигм *A. chrisorum* существенно расширяет знания о строении скелета данного вида, а также дает дополнительные скелетные элементы

(надвисочная, заднелобная, скуловая, теменная, квадратная, заднеушная кости, стремечко, межключица, ключица и лопатка) для сравнения с *Palvennia hoybergeti* и *Janusaurus lundi*. Наряду с результатами филогенетического анализа, представленного в данной работе, все это позволяет утверждать, что виды *P. hoybergeti* и *J. lundi* незначительно отличаются друг от друга и от *A. chrisorum* и таким образом едва ли могут рассматриваться как представители отдельных родов. Поэтому, роды *Palvennia* и *Janusaurus* в данной работе рассматриваются как младшие субъективные синонимы рода *Arthropterygius*.

Видовой состав. Помимо типового вида, *Arthropterygius volgensis* (Kasansky, 1903), волжский ярус, средний подъярус, Поволжье; *A. hoybergeti* (Druckenmiller et al., 2012), волжский ярус, средний подъярус, Шпицберген; *A. lundi* (Roberts et al., 2014), волжский ярус, средний подъярус, Шпицберген, Поволжье, Тимано-Печорский регион; *A. thalassonotus* титонский ярус, Патагония, Аргентина (Fernández, Maxwell, 2012; Campos et al., 2020); *Arthropterygius* sp. nov. forma *anglica*, новый вид из свиты кимериджских глиен Англии.

Распространение. Верхний отдел юрской системы – нижний отдел меловой системы, ?оксфордский, кимериджский, волжский и берриасский ярусы (титонский ярус для находки из Аргентины); Арктическая Канада, Норвегия (Шпицберген), европейская часть России и Русский Север (Поволжье, Тимано-Печорский регион, ЗФИ), Англия, Аргентина (провинция Неукен).

Arthropterygius chrisorum (Russell, 1994)

(Табл. V–X)

?*Ophthalmosaurus thyreospondylus*: Боголюбов, 1910, с. 474

Ophthalmosaurus chrisorum: Russell, 1994, p. 198, fig. 3

Arthropterygius chrisorum: Maxwell, 2010, p. 404, figs 2–5; Zverkov, Prilepskaya, 2019, p. 15, figs 2–8.

Palvennia hoybergeti: Delsett, Druckenmiller, Roberts, Hurum, 2018, p. 10, figs. 12–21 [*pars*].

Голотип. Канадский музей природы (Оттава, Канада) CMN 40608, части скелета крупного ихтиозавра: основная затылочная кость, базисфеноид, сочленовные кости, комплекс атланта-аксиса и семь позвонков из разных отделов позвоночного столба; лопатки, правый коракоид, элементы эпиподия и интермедиумы левой и правой конечностей, отдельные фаланги, бедренные кости; Арктическая Канада, остров Мелвилл; верхняя юра, волжский ярус, свита дир-бей; Russell, 1994, fig. 3.

Диагноз. Большой ихтиозавр до 6 м длиной, отличающийся от других представителей рода следующими признаками: квадратная кость без антеромедиального выступа и с сильно опущенным вентрально мышцелком для сочленованной кости, формирующим угловатый вентральный выступ; базисфеноид трапециевидных очертаний наиболее расширенный в области базиптеригоидных отростков; заднее отверстие базисфеноида для внутренних сонных артерий во взрослом состоянии не просматривается с вентральной стороны; латеральные ветви межключицы широкие и закругленные на концах; проксимальный конец плечевой кости вытянутый в переднезаднем направлении, с дельтопекторальным гребнем сильно оттянутым вперед, так что ширина проксимального конца плечевой кости существенно превышает его высоту; резко выраженный перегиб вентральной поверхности плечевой кости между дистальными фасетками для лучевой и локтевой костей; обширная фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного элемента, сопоставимая в размерах с фасеткой для лучевой кости.

Описание дополнительных материалов

Череп.

Наружные покровные элементы черепа в целом охарактеризованы Дельсетт с коллегами (Delsett et al., 2018) для экземпляра РМО 222.669. Стоит привести лишь некоторые уточнения к их описанию.

Теменные кости характеризуются очень коротким медиальным симфизом и расположенной за ним глубокой вырезкой (табл. V, фиг. 6б, рпо). Постеролатеральный отросток для сочленения с надвисочной костью относительно узкий, не превышающий ширины передней части теменной кости (табл. V, фиг. 6б).

Надвисочные кости у экз. РМО 222.669 формируют расширенные передние отростки, которые перекрывают сверху медиальный край заднелобной кости, формируя боковую грань верхнего височного окна (табл. V, фиг. 6б). Фасетка для такого выроста надвисочной кости наблюдаются на фрагменте заднелобной кости экз. ЦНИГР 17-44/13328 (табл. VII, фиг. 1б). У экз. ЦНИГР 3-16/13328 надвисочные кости сохранились в виде двух фрагментов постеромедиальных ветвей для сочленения с теменными костями по ним возможно сказать, что фасетка для теменной кости глубоко вогнутая, имеет треугольные очертания (табл. VI, фиг. 5, 6).

Предлобные кости при виде сверху скрыты под расширенными передними флангами заднелобных костей и задними разрастаниями носовых костей, и практически не просматриваются (табл. V, фиг. 6).

Скуловая кость, сохранившаяся у экз. ЦНИГР 17-44/13328, утонченная, сильно дугообразно изогнутая (табл. VII, фиг. 5). Задний фланг скуловой кости сужен в

переднезаднем направлении, его задний край прямой (табл. VII, фиг. 5). Подглазничная перегородка дугообразно изогнута и уплощена в задней части, в средней части ее сечение становится округлым.

Квадратная кость пропорционально небольшая, слабо С-образно изогнутая, вдоль заднего края ограниченная довольно глубокой вырезкой квадратного отверстия (табл. V, фиг. 5, табл. VI, 3, 4). Задняя часть затылочной пластины сохранилась только у одного из доступных экземпляров (РМО 222.669): она хорошо развита и сильно выдается постеролатерально, формируя верхний край квадратного отверстия (табл. V, фиг. 5). Фасетка для стремечка четко выражена, располагается в центре медиальной поверхности кости. Передний край птеригоидной пластины выпуклый. Мышечки для соединения с челюстью развиты неравномерно и разделены перепадом: мышцелок для сочленованной кости значительно сильнее выдается вентрально, формируя V-образный выступ (табл. VI, фиг. 3б–г, 4а, в).

Основная клиновидная кость (базисфеноид) характеризуется вытянуто-трапециевидными очертаниями в вентральной проекции (табл. V, фиг. 4; табл. VI, фиг. 1а). Базиптеригоидные отростки развиты относительно слабо, направлены антеролатерально. Соотношение максимальной медиолатеральной ширины элемента к его длине составляет 1.33. Заднее отверстие для внутренних сонных артерий открывается на задней стороне базисфеноида и почти не просматривается вентрально (табл. V, фиг. 5; табл. VI, фиг. 1а). Передняя поверхность базисфеноида высокая и широкая, практически вертикальная, слабо отклонена назад по отношению к вентральной плоскости (табл. VI, фиг. 1в, г; 2в, г). В ее центре расположено переднее отверстие для внутренних сонных артерий; трабекулярные выступы, обычно хорошо развитые под этим отверстием, плохо выражены у всех экземпляров, отнесенных к *A. chrisorum*, включая голотип. Фасетка для основной затылочной кости сильно сдвинута дорсально и занимает больше половины площади в дорсальной проекции (табл. VI, фиг. 1б; 2б). Фасетки для птеригоидов относительно небольшие, каплевидные. Фасетки для стремечек ромбовидные, косо наклоненные вперед в верхней части (табл. VI, фиг. 1г; 2в).

Заднеушная кость известна только для экз. РМО 222.669. Параокципитальный отросток очень короткий и массивный (табл. V, фиг. 1). Фасетка для надвисочной кости дорсовентрально высокая, имеет треугольные очертания (табл. V, фиг. 1а, б). Фасетка для стремечка пропорционально небольшая, имеет треугольные очертания (табл. V, фиг. 1в). Фасетка для основной затылочной кости высокая, имеет форму квадранта с закругленным постеродорсальным краем; она крупнее фасетки для стремечка (табл. V, фиг. 1а, в).

Медиальная сторона элемента сохранилась плохо и отпечатки полукружных каналов слуховой капсулы неразличимы.

Боковая затылочная кость столбчатая, пропорционально высокая с относительно укороченным основанием (табл. V, фиг. 3). На медиальной стороне элемента видны три отверстия для подъязычных (XII) нервов, уменьшающихся в переднем направлении.

Стремечко известно только для экз. РМО 222.669. Данный элемент обладает массивной медиальной головкой и утонченным боковым отростком. Фасетки медиальной поверхности стремечка для базисфеноида, основной затылочной кости и для заднеушной кости четко разграничены (табл. V, фиг. 2б, в). Медиальная головка стремечка имеет овальные очертания; ее высота заметно превышает ширину. Боковой отросток стремечка сильно повернут в антеровентральном направлении (табл. V, фиг. 2б). Дистально он сужается, оканчиваясь слабо утолщенной фасеткой для сочленения с квадратной костью.

Нижняя челюсть.

Пластинчатая кость представляет собой вытянутый медиолатерально уплощенный элемент покрывающий значительную часть медиальной стороны нижней челюсти (табл. VII, фиг. 6в, г). Передний край пластинчатой кости разветвлен (у экз. ЦНИГР 17-44/133282 сохранилась только верхняя ветвь), ветви утолщены и их медиальные стороны покрыты бороздами – они участвовали в формировании челюстного симфиза. Большая часть кости представляет собой пластину с S-образным сечением, которая облекает снизу угловую кость, а медиально формирует стенку меккелева канала. На медиальной стороне кости присутствует продольная серия небольших отверстий.

Надугловая кость представляет собой удлинённый и медиолатерально уплощенный элемент, утолщенный вдоль дорсального края (табл. VII, фиг. 6). Высота кости достаточно быстро падает в передней части, и она выклинивается. Медиальная поверхность кости несет продольное углубление для меккелева канала. Вдоль латеральной поверхности кости протягивается желоб (*fossa surangularis*), который завершается в задней части овальным в очертаниях отверстием, пронизывающим кость. Паракоронаидный отросток невысокий и округлый, за ним расположен хорошо развитый уплощенный направленный медиодорсально отросток для крепления *Musculus adductor mandibulae externus* (следуя интерпретации Kirton, 1983).

Угловая кость формирует значительную часть нижней стороны челюсти (табл. VII, фиг. 6). Вдоль ее дорсальной стороны протягивается желоб, разделенный на несколько узких борозд – его латеральная часть служит фасеткой для надугловой кости, средняя часть – дном меккелева канала, а медиальная часть – фасетками для пластинчатой кости и

предсочленовой кости. Постеродистальная часть латеральной стороны угловой кости формирует высокую стенку, покрывающую надугловую кость сбоку (табл. VII, фиг. ба, б).

Предсочленовная кость представляет собой очень тонкую и высокую пластину, частично формировавшую медиальную стенку меккелева канала (она сохранилась только у экз. ЦНИГР 17-44/133282 и притом в виде небольшого фрагмента).

Позвоночный столб.

Комплекс атланта-аксиса представляет собой единый элемент, утративший следы шва (табл. VIII, фиг. 3). Позвонки сужаются вентрально, при этом их вентральная поверхность закругленная, без кия; у атланта она несет обширную фасетку для интерцентра (табл. VIII, фиг. 3а). Сочленовные поверхности глубоко вогнутые. В центре сочленовной поверхности атланта расположена глубокая ямка от хорды (табл. VIII, фиг. 3а). Диапофизы и парапофизы атланта не слиты между собой, но соединены с передним краем (табл. VIII, фиг. 3б). Диапофизы аксиса сливаются с фасетками невральных дуг и косо направлены антеровентрально, парапофизы аксиса небольшие, округлые (табл. VIII, фиг. 3б).

Переднетуловищные позвонки в поперечном сечении слабо заострены вентрально (табл. VIII, фиг. 4). Диапофизы слиты с площадками для невральных дуг и с передним краем тела позвонка; округлые парапофизы с передним краем тела не слиты, располагаются в середине высоты позвонка (табл. VIII, фиг. 4б).

Заднетуловищные позвонки существенно крупнее переднетуловищных, их сочленовные поверхности имеют округлые очертания диапофизы и парапофизы сильно возвышаются над телом позвонка (табл. VIII, фиг. 5). Ближе к крестцовому отделу форма сочленовных поверхностей изменяется – верхняя часть становится зауженной. Диапофиз и парапофиз спускаются в нижнюю половину высоты тела (табл. VIII, фиг. 6).

Ребра имеют характерное бинокулярное сечение на протяжении большей части своей длины, становясь округлыми в сечении на дистальных концах.

Пояс передних конечностей.

Лопатка состоит из сильно медиолатерально уплощенной осевой части и существенно расширенного проксимального конца (табл. X, фиг. 3). Проксимальный конец слабо S-образно изогнут; на его переднем крае расположен хорошо развитый и резко отогнутый вентрально акромиальный отросток. Задняя часть проксимального конца лопатки расширена, она несет фасетку для сочленения с коракоидом и гленоидную фасетку (табл. X, фиг. 3в).

Коракоид широкий и уплощенный (табл. X, фиг. 4); его длина превышает ширину (соотношение длины к ширине у молодого экз. ЦНИГР 3-16/13328 составляет 1.1). Передний край коракоида несет обширную полукруглую переднюю вырезку. Медиальная

часть коракоида наиболее утолщена и формирует сочленовную поверхность линзовидных очертаний. Коракоиды стыковались под значительным углом, около 100° (табл. X, фиг. 4а). Латеральный край несет четко разграниченные фасетки для лопатки и плечевого сустава, ориентированные друг к другу под углом около 130° (табл. X, фиг. 4б). Антеромедиальный вырост коракоида относительно хорошо развит и выступает вперед (у ЦНИГР 3-16/13328 он развит слабей и менее выдается вперед, чем у типового экземпляра, что, по всей вероятности, связано с возрастом). Задний край кости уплощенный полукруглый, слабо оттянутый назад.

Ключица представляет собой массивный уплощенный элемент слабо дугообразно изогнутый и обладающий высокой передней стенкой на большем своем протяжении (табл. IX, фиг. 3). Латеральная ветвь ключицы значительно утолщена и на конце резко сужается, формируя стержневидный латеральный отросток для контакта с осевой частью лопатки (табл. IX, фиг. 3а, б); на ее задней стенке перед этим сужением расположена шероховатая площадка, сочленявшаяся с акромиальным отростком (табл. IX, фиг. 3б).

Межключица в полном виде известна только для ГГМ 1573, и представляет собой крупный Т-образный элемент с утонченными желобообразными латеральными ветвями и прямым узким задним срединным отростком (табл. VIII, фиг. 2). Вентральный выступ не выражен. Характерной особенностью межключицы данного таксона является вздутие в средней части заднего срединного отростка (табл. VIII, фиг. 2, msth). Латеральные ветви равномерно широкие на всем протяжении и закругленные на концах.

Передняя конечность.

Плечевая кость широкая и массивная, ее проксимальный и дистальный концы расширены, при этом в диафизе она тоже достаточно широкая (табл. VIII, фиг. 1; табл. IX, фиг. 1; табл. X, фиг. 2). Проксимальный конец кости сильно вытянут в переднезаднем направлении, в поперечном сечении он имеет форму трапеции с закругленными углами (табл. VIII, фиг. 1г; табл. IX, фиг. 1д, 2; табл. X, фиг. 2е). Перекрут дистального и проксимального концов практически не выражен, угол перекрута их длинных осей дистального не превышает 70° . На дорсальной поверхности кости, в середине проксимальной части расположен хорошо выраженный дорсальный гребень, прямо направленный в сторону фасетки для лучевой кости. В передней части вентральной поверхности, располагается сильно сдвинутый вперед, угловатый дельтопекторальный гребень. Три четко обособленных вогнутых фасетки расположены на дистальном конце кости: для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей (табл. VIII, фиг. 1в; табл. IX, фиг. 1г; табл. X, фиг. 2д). Фасетка для преаксиального дополнительного элемента обширная, имеет полукруглые очертания и сопоставима в

размерах с фасеткой для лучевой кости (табл. VIII, фиг. 1в; табл. IX, фиг. 1г). Фасетки для лучевой и локтевой костей характеризуются овально-округлыми очертаниями, при этом ширина фасетки для лучевой кости существенно больше ширины фасетки локтевой кости (соотношение 0,7–0,78), таким образом на вентральной поверхности между этими фасетками наблюдается резкий перепад (табл. VIII, фиг. 1в; табл. IX, фиг. 1г).

Эпиподиальная часть конечности сформирована локтевой и лучевой костями, и преаксиальным дополнительным элементом (табл. IX, фиг. 1а).

Локтевая кость крупная, имеет неправильно-овальные очертания в дорсальной проекции (табл. IX, фиг. 1а; табл. X, фиг. 2а). Спереди она контактировала с лучевой костью, антеровентрально – с интермедиумом, дистально с ульнаре и постеродистально, вероятно, с гороховидной костью. Задний край локтевой кости округлый, не окостеневший.

Лучевая кость характеризуется типичными для офтальмозаврий симметрично-пентагональными очертаниями в дорсальной проекции (табл. IX, фиг. 1а; табл. X, фиг. 2а). Дистально она несет две фасетки – для интермедиума и радиале.

Преаксиальный дополнительный элемент имеет овально-округлые очертания, он становится более уплощенным по переднему краю, но не окостеневаает (табл. IX, фиг. 1а).

Элементы автоподия имеют круглые очертания. Они были свободно расположены в конечности, практически не соприкасаясь друг с другом, и окруженные большим количеством хрящевой ткани. Ульнаре антеродистально несет фасетку для четвертой дистальной карпалии и дистально фасетку для пятой метакарпалии, таким образом формируя «широкоплавниковый» тип лапы согласно Зверькову с соавторами (Zverkov et al., 2015b). Интермедиум имеет округло-ромбовидные очертания и дистально несет две соразмерных фасетки для четвертой и третьей дистальных карпалей. Проксимально он глубоко вклинивается между лучевой и локтевой костями, но не достигает плечевой кости, у разных экземпляров это состояние выражено в разной степени от значительного у голотипа и ЦНИГР № 3-16/13328, до слабого у ЦНИГР № 17-44/133282.

Пояс задних конечностей.

Сохранилась центральная часть ишиопубиса экз. ЦНИГР 17-44/133282 (табл. IX, фиг. 5), по ней можно сказать что ишиопубис был сильно медиолатерально уплощенным (пластинчатым) и, по-видимому, не имел запирающего отверстия.

Задняя конечность.

Бедренная кость грацильная, обладает удлиненным диафизом (табл. IX, фиг. 4). Дистальный конец кости слабо расширен. Соотношение длины бедренной кости к длине плечевой кости составляет 0.67 у голотипа, 0.74 у ЦНИГР 17-44/133282. Задний и передний края бедренной кости закруглены (табл. IX, фиг. 4в, г). Проксимальный конец имеет

треугольные очертания. Вентральный гребень хорошо развит, расположен примерно на середине ширины вентральной стороны кости и немного сдвинут вперед. Дорсальный гребень развит слабо и сдвинут к переднему краю бедренной кости (табл. IX, фиг. 4д). Дистальный конец несет две слабо разграниченных вогнутых фасетки приблизительно равных размеров для большой и малой берцовых костей (табл. IX, фиг. 4е).

Размеры. Приложение 4, Табл. 2–4; работы Э. Максвелл (Maxwell, 2010), Л. Дельсетт и др. (Delsett et al., 2017, 2018), Зверькова и Прилепской (Zverkov, Prilepskaya, 2019).

Изменчивость. Судя по доступным сериям для квадратной кости и базисфеноида морфология и пропорции костей черепа не претерпевали существенных изменений с возрастом (рис. 14, 15). Квадратная кость сохраняет слабо развитый челюстной сустав с характерно V-образно выступающим вентрально мыщелком для сочленованной кости. Базисфеноид сохраняет пропорции – ширина превышает длину, наибольшая ширина – в передней части, в области базиптеригоидных отростков. При этом заднее отверстие базисфеноида для внутренней сонной артерии просматривается вентрально у самой молодой особи (ЦНИГР № 3-16/13328) но у более взрослых экземпляров оно уже полностью сдвинуто в заднюю часть элемента и отделено от вентральной поверхности костной перегородкой. Коракоиды молодой особи характеризуются округлыми очертаниями с широким и не сильно выдающимся вперед антеромедиальным отростком, у взрослой особи коракоиды становятся более вытянутыми в переднезаднем направлении в том числе благодаря развитию антеромедиального отростка. Морфология плечевой кости сохраняется с возрастом практически без изменений (рис. 14). Особенную значимость это наблюдение принимает в связи с крупными размерами фасетки для преаксиального дополнительного элемента у всех экземпляров, включая самых молодых, так как некоторые авторы прежде высказывали предположения, что размер фасетки преаксиального дополнительного элемента у офталмозаврий может существенно увеличиваться с возрастом (Fischer et al., 2014). В действительности можно наблюдать лишь незначительное увеличение данной фасетки: уже у молодых особей эта фасетка очень сильно развита. Соотношение длины базисфеноида к длине плечевой кости (одно из немногих соотношений, которые удается получить для оценки изменения пропорций черепа и конечностей, учитывая неполноту всех экземпляров) у молодой мелкой особи (ЦНИГР № 3-16/13328) – 0,6, у молодой особи средних размеров (ЦНИГР 17-44/133282) – 0,46, у крупного взрослого (голотип, CNM 40608) – 0,36. Таким образом, пропорции тела у данного таксона изменялись характерным для ихтиозавров образом, демонстрируя типичный аллометрический рост (McGowan, 1973a; Johnson, 1977; Deeming et al., 1993) – молодые особи обладали пропорционально крупным черепом и маленькими конечностями,

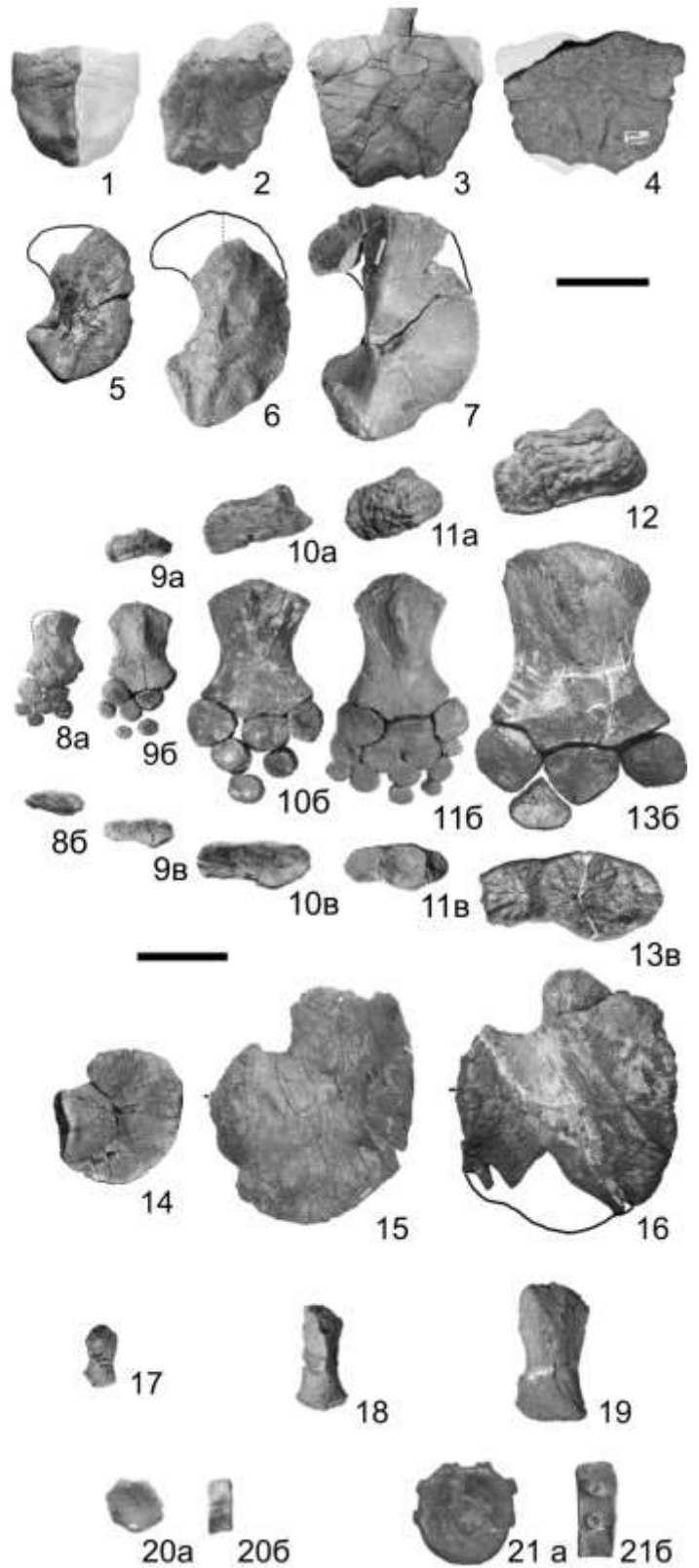
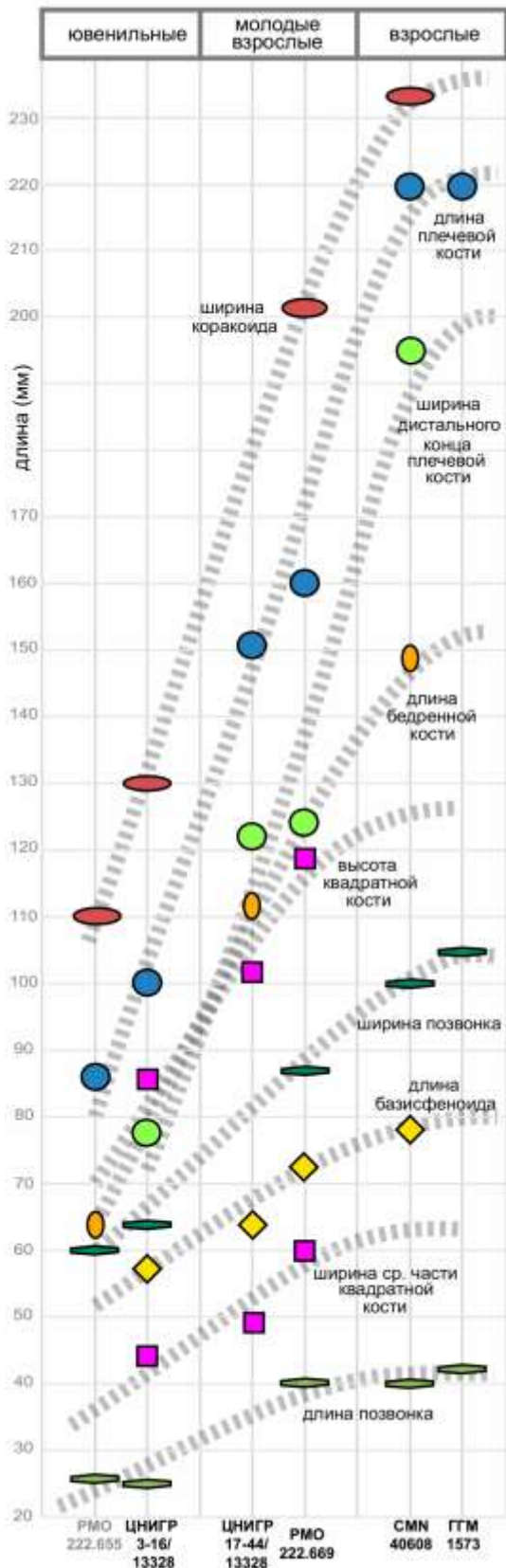


Рис. 14. Онтогенетические изменения отдельных элементов скелета *Arthropterygius chrisorum*. Слева - «график», показывающий измерения различных черепных и посткраниальных элементов в сравнении с предполагаемой онтогенетической стадией особи (экземпляры расположены на равном расстоянии друг от друга и разделены на три категории: ювенильные особи, молодые взрослые, и крупные взрослые особи. Справа – онтогенетические серии выбранных элементов скелета *A. chrisorum*, сверху вниз: базисфеноиды вентрально; квадратные кости постеромедиально; (продолж. на след. стр.)

(рис. 14, продолжение подписи) плечевые кости проксимально; передние конечности сверху; плечевые кости дистально; коракоиды вентрально; бедренные кости вентрально; задние предкрестцовые позвонки. Изображенные экземпляры: ювенильные *A. chrisorum* ЦНИГР 3–16/13328 (1, 5, 9, 14, 20) и *Arthropterygius* sp. juv. cf. *A. chrisorum* РМО 222 655 (8, 17); молодые взрослые особи *A. chrisorum* ЦНИГР 17–44 / 13328 (2, 6, 10, 18) и РМО 222.669 (3, 7, 11, 15); крупные зрелые особи *A. chrisorum* CMN 40608 (4, 13, 16, 19) и ГГМ 1573 (12, 21); молодь; Масштабные отрезки для (1–7) = 5 см, для (8– 21) = 10 см. По (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 23).

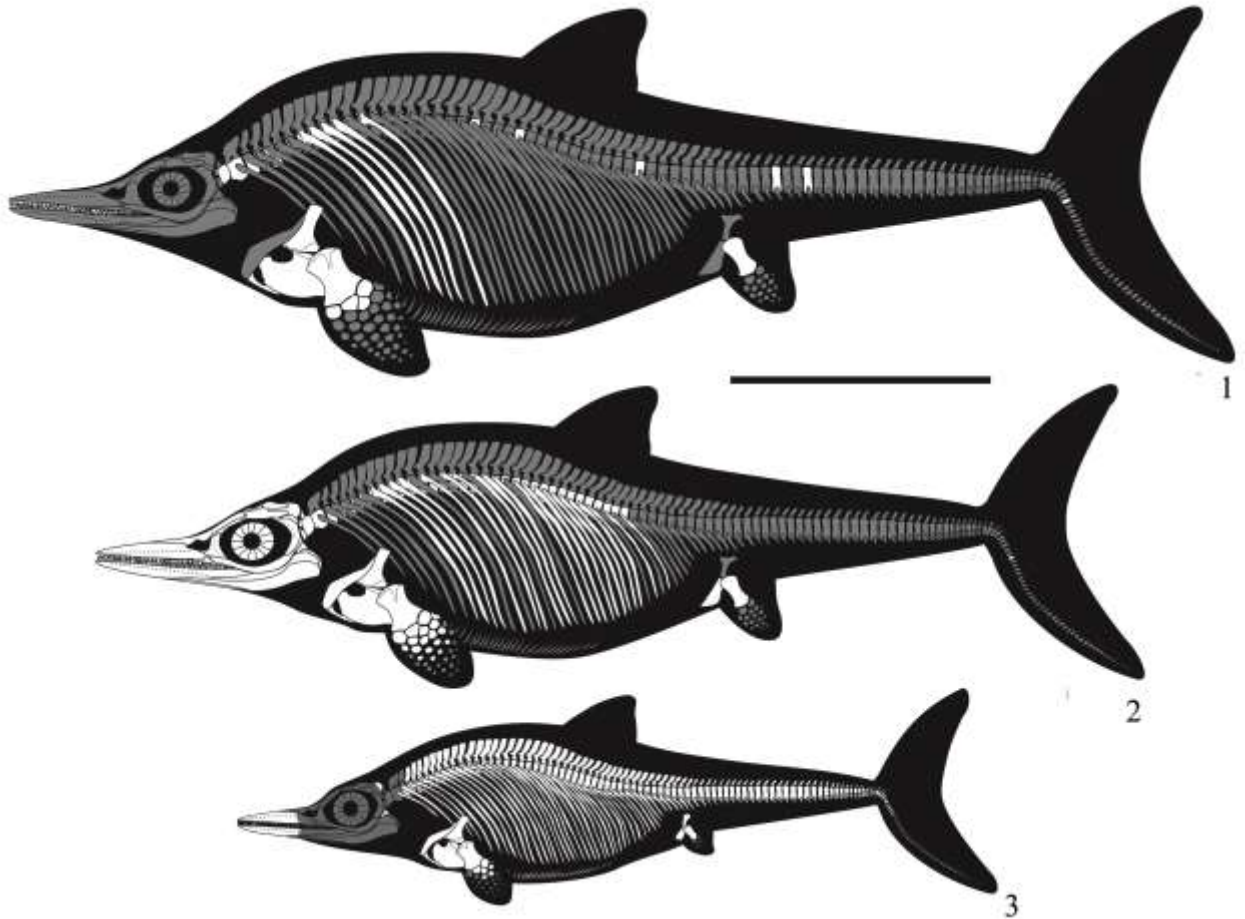


Рис. 15. Реконструкции скелетов пожилого взрослого *Arthropterygius chrisorum* на основе CMN 40608 и ГГМ 1573 (1), молодого взрослого на основе ЦНИГР 17–44/13328 и РМО 222.669 (2), и ювенильного на основе ЦНИГР 3–16 / 13328 и РМО 222.655 (3). Неизвестные области скелетов показаны серым цветом. Длина масштабного отрезка составляет 1 м. По (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 22).

с возрастом тело и конечности росли быстрее, чем череп, так что зрелые особи обладали пропорционально крупными элементами пояса передних конечностей и большими передними конечностями (рис. 15).

Сравнение. *Arthropterygius chrisorum* отличается от *A. hoybergeti* и *A. volgensis* формой челюстного сустава квадратной кости: он достаточно сильно уплощен медиолатерально и при этом мыщелок для сочленовной кости сильнее опущен вентрально, формируя V-образный вентральный край (у *A. hoybergeti* и *A. volgensis* этот край округлый

и мышцелок незначительно опущен, при этом сустав более расширен в целом). Базисфеноид *Arthropterygius chrisorum* имеет трапециевидные очертания, он наиболее расширен в области базиптеригоидных отростков, как у *A. lundi* и *A. hoybergeti*, в то время как у *A. volgensis* базиптеригоидные отростки развиты слабо и базисфеноид имеет квадратные очертания. Заднее отверстие базисфеноида для внутренних сонных артерий у *A. chrisorum* во взрослом состоянии не просматривается с вентральной стороны, в то время как у других представителей рода оно различимо, хоть и расположено у заднего края элемента. Латеральные ветви межключицы у *A. chrisorum* широкие и закругленные на концах в отличие от *A. lundi*, у которого они заостренные, при этом для обоих видов характерно наличие медиального вздутия на середине длины заднего срединного отростка. Проксимальный конец плечевой кости *A. chrisorum* вытянутый в переднезаднем направлении, благодаря сильно оттянутому вперед дельтопекторальному гребню; несмотря на плохую сохранность плечевой кости *A. hoybergeti* для нее, по-видимому, также был характерен расширенный проксимальный конец плечевой кости с оттянутым вперед дельтопекторальным гребнем, в то время как для *A. lundi* характерен слабо развитый дельтопекторальный гребень и как следствие изометричный в очертаниях проксимальный конец плечевой кости. У *A. chrisorum* перегиб вентральной поверхности плечевой кости между дистальными фасетками для лучевой и локтевой костей выражен более резко, чем у других видов рода. Фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного элемента у *A. chrisorum* имеет большие размеры и сопоставима с фасеткой для лучевой кости, в то время как у *A. lundi* и *A. hoybergeti* она развита в меньшей степени.

Распространение. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы, средний и верхний подъярусы волжского яруса и берриасский ярус; Арктическая Канада, Норвегия (Шпицберген), европейская часть России, включая арктические территории (Среднее Поволжье, ЗФИ).

Материал. Помимо голотипа, ГГМ № 1573 – части скелета крупного ихтиозавра, включая десять позвонков, межключицу, фрагмент лопатки и плечевую кость; Ульяновская область, берег Волги “между Симбирском и Городищем”, средневолжский подъярус, ?зона *Dorsoplanites panderi*. ЦНИГР 3-16/13328; неполный скелет молодой особи мелких размеров (детали см. Приложение 2), архипелаг ЗФИ, о. Бергхауз, берриас; ЦНИГР 17-44/133282; части скелета молодой особи средних размеров, архипелаг ЗФИ, о. Бергхауз; берриас (детали см. в Приложениях 1, 2); РМО 222.669, неполный скелет ихтиозавра средних размеров (см. Приложение 2), Норвегия, Шпицберген, средневолжский подъярус.

***Arthropterygius hoybergeti* (Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012)**

(Табл. XI, XII, XIII фиг. 1–4)

Palvennia hoybergeti: Druckenmiller, Hurum, Knutsen, Narkem, 2012, p. 326, figs 12–21;Delsett, Druckenmiller, Roberts et Hurum, 2018, p. 8, fig. 4; *non* Delsett, Druckenmiller, Roberts, Hurum, 2018, p. 10, figs. 12–21.*Arthropterygius hoybergeti*: Zverkov, Prilepskaya, 2019, p. 31, figs 9, 10, 11A, 12A–F.

Голотип. Музей естествознания при Университете Осло (Норвегия) РМО (SVB) 1451, практически полный череп и фрагменты посткраниального скелета крупного ихтиозавра; Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожжский подъярус, ?зона *Dorsoplanites ilovaiskyi*; Druckenmiller et al., 2012, p. 326, figs 12–21.

Диагноз. Умеренно крупный ихтиозавр до 4 м длиной, отличающийся от других представителей рода следующими признаками: квадратная кость с заметным антеромедиальным выступом и неравно развитыми челюстными мышцелками; заднее отверстие для внутренних сонных артерий образует глубокую выемку на постероventральном крае базисфеноида; небольшая фасетка заднеушной кости для основной затылочной кости; фасетка заднеушной кости для надвисочной кости сильно сжата дорсовентрально; относительно крупные зубы с крепкими ребристыми коронками; хорошо развитый дельтопекторальный гребень плечевой кости; антеродистальная фасетка для преаксиального дополнительного элемента эпиподия значительно меньше фасетки лучевой кости, и имеет субтреугольные очертания с закругленным передним краем.

Описание.

Голотип был подробно описан П. Дракенмиллером с коллегами (Druckenmiller et al., 2012) и некоторые дополнительные наблюдения были сделаны Л. Дельсетт с коллегами (Delsett et al., 2018). В данном разделе представлены лишь некоторые дополнительные наблюдения, о которых в вышеупомянутых работах не сообщалось.

Носовая кость голотипа несет хорошо выраженный латеральный выступ над верхним краем наружной ноздри.

Теменная кость обладает очень коротким, но крепким медиальным симфизом и хорошо выраженной вырезкой сзади от него (табл. XI, фиг. 2б, рпо). Данный элемент имеет относительно удлиненный и довольно грацильный постеролатеральный отросток для сочленения с надвисочной костью (табл. XI, фиг. 2, 3).

Чешуйчатая кость хорошо сохранилась (табл. XI, фиг. 3б), хотя Дракенмиллер с соавторами сообщали о ее полном отсутствии (Druckenmiller et al., 2012). Фактически данный элемент был описан и даже изображен этими авторами как «*небольшой элемент*

похожий на ребро» (Druckenmiller et al., 2012: 327, fig. 16E, F). Причина данного замешательства кроется в том, что при захоронении данный элемент был смещен из естественного положения в сторону орбиты.

Квадратные кости сохранились, но видны лишь частично, так что можно наблюдать дорсальная часть правой и вентральную часть левой квадратной кости. Затылочная пластина квадратной кости развита очень хорошо (табл. XII, фиг. 6). Суставной мышцелок относительно слабо развит; мышцелок для сочленованной кости выражен лучше и сильнее выступает вентрально (табл. XII, фиг. 5). Имеется выраженный антеромедиальный (угловой) выступ квадратной кости (табл. XII, фиг. 5).

Базисфеноид голотипа по большей части скрыт под другими костями черепа, поэтому он не был описан Дракенмиллером с соавторами (Druckenmiller et al., 2012), однако вентральную и дорсальную стороны этого элемента все же возможно охарактеризовать (табл. XI, фиг. 2, табл. XII, фиг. 4). Длина базисфеноида превышает ширину, его самая широкая часть – спереди, в области хорошо развитых базиптеригоидных отростков, направленных антеролатерально (табл. XII, фиг. 4). Заднее отверстие для внутренних сонных артерий открывается на постероventральном крае базисфеноида и образует глубокую выемку заднего края элемента (табл. XII, фиг. 4).

Заднеушные кости голотипа не были описаны ни Дракенмиллером с соавторами (Druckenmiller et al., 2012), ни Дельсетт с соавторами (Delsett et al., 2018), несмотря на то, что оба элемента хорошо сохранились. Параокципитальный отросток короткий и прочный, что типично для офтальмосаврий (табл. XII, фиг. 2). Фасетка для надвисочной кости имеет овальные очертания, она сильно сжата дорсовентрально (табл. XII, фиг. 2ж). Фасетка для стремечка имеет треугольные очертания и разделена посередине прямым медиолатеральным каналом для подъязычного нерва (табл. XII, фиг. 2в). Фасетка для основной затылочной кости имеет небольшие размеры, она значительно меньше, чем фасетка для стремечка (табл. XII, фиг. 2а, в). Отпечатки полукружных каналов слуховой капсулы имеют V-образную форму (табл. XII, фиг. 2д, е). Отпечатки горизонтального полукружного канала и заднего вертикального полукружного канала почти равны по длине. Отпечатки задней ампулы, овального и круглого мешочков (утрикулюса и саккулуса) обширные (табл. XII, фиг. 2д).

Обе боковых затылочных кости сохранились у голотипа, однако правый элемент был идентифицирован как левый и изображен вверх ногами при первоописании (Druckenmiller et al., 2012). Утверждение Дракенмиллера с соавторами, что *«нет никаких свидетельств наличия каких-либо отверстий для черепных нервов»* (Druckenmiller et al., 2012, p. 331), вероятно, является следствием плохой сохранности, как уже было предположено (Delsett et

al., 2018, p. 23). По меньшей мере одно отверстие для подъязычного нерва можно увидеть на боковой стороне левого элемента.

Подъязычный отросток стремечка относительно хорошо выражен, что помогает правильно сориентировать элемент в пространстве (Драккенмиллер с соавторами приняли правое стремечко за левое и изобразили его перевернутым). Фасетки стремечка для базисфеноида и основной затылочной кости четко разграничены, сверху от них обособлена обширная фасетка для заднеушной кости (табл. XII, фиг. 3а). С учетом, что фасетка для основной затылочной кости направлена вперед, и что сам элемент заметно изогнут при виде сверху, можно сделать вывод, что в сочленении с другими элементами затылочной области боковой отросток стремечка был сильно повернут в антеровентральном направлении (табл. XII, фиг. 1). Это состояние сочлененной затылочной области *A. hoybergeri*, сильно выдающейся постеродорсально, формируя «сводчатую» конструкцию (табл. XII, фиг. 1), вероятно, является результатом сильного сокращения заглазничной области.

Зубы *A. hoybergeri* относительно крупные по сравнению с другими видами рода. Коронки прочные, конические, от прямых до слегка загнутых. Орнаментация эмали состоит из множества плотно расположенных гребней, имеющих полукруглое поперечное сечение. Гребни доходят до вершины коронки и располагаются по всему ее периметру. Высота самой большой коронки составляет 14 мм и диаметре у основания 9 мм.

Пояс передних конечностей.

Правая ключица сохранилась почти полностью, но довольно плохо (табл. XIII, фиг. 1). Этот элемент очень крепкий и дорсовентрально высокий, как и ключицы *A. chrisorum* и *A. lundii*, что является типичным состоянием для рода.

Сохранилась дорсальная ветвь лопатки. Она сильно изогнута в дистальной части и сжата медиолатерально на всем протяжении с овальным поперечным сечением (табл. XIII, фиг. 2).

Передняя конечность.

Сохранилось несколько фрагментов правой и левой плечевых костей. Форма сохранившейся проксимальной части правой плечевой кости указывает на то, что она была удлиненной в переднезаднем направлении и имеет выраженный угловатый дельтопекторальный гребень (табл. XIII, фиг. 3). Антеродистальный фрагмент плечевой кости демонстрирует, что дистальный конец был дорсовентрально утолщенным. Фасетка для преаксиального дополнительного элемента относительно небольшая и имеет субтреугольную форму, сужаясь к переднему краю (табл. XIII, фиг. 4).

У голотипа сохранилось несколько элементов эпиподия и автоподия, включая полный преаксиальный дополнительный элемент, лучевую и промежуточную части, а также

фрагмент локтевой кости (табл. XIII, фиг. 4). Преаксиальный дополнительный элемент имеет полукруглые очертания при виде сверху, он сильно сужен вдоль переднего края, который почти прямой, но не вовлечен в перихондральное окостенение (табл. XIII, фиг. 4). Лучевая кость имеет типичную пятиугольную форму при виде сверху и обладает выпуклой проксимальной суставной поверхностью. Промежуточная кость имеет близкую к ромбовидной форму при виде сверху; этот элемент вклинивается между лучевой и локтевой костями и дистально несет две фасетки для третьей и четвертой дистальных карпалей (табл. XIII, фиг. 4). Элементы автоподия характеризуются округлыми очертаниями и свободно расположены на конечности, как у и других видов рода, за исключением новой формы из Англии.

Размеры. Основные измерения голотипа приведены в работе П. Дракенмиллера и др. (Druckenmiller et al., 2012).

Сравнение. *A. hoybergeti* отличается от других представителей рода следующими признаками: базисфеноид вытянут (длина заметно превышает ширину), с наиболее широкой частью в области базиптеригонидных отростков (в отличие от *A. volgensis*, у которого задняя часть самая широкая); заднее отверстие для внутренних сонных артерий, открывается на постероventральном крае базисфеноида и образует глубокую выемку, как у *A. lundi* (ГМ 1502) и *A. thalassonotus* и в отличие от *A. chrisorum*; квадратная кость с заметным антеромедиальным выступом и неравно развитыми челюстными мышечками; небольшая фасетка заднеушной кости для основной затылочной кости (заметно крупнее у других известных видов рода); фасетка для надвисочной кости сильно сжата дорсовентрально, в отличие от дорсовентрально высоких фасеток у типового вида и *A. volgensis*; относительно крупные зубы с крепкими ребристыми коронами, как у типового вида, но отличающиеся от мелких, слабо орнаментированных коронок *A. lundi*; хорошо развит дельтопекторальный гребень (в отличие от всех других видов рода); антеродистальная фасетка для преаксиального дополнительного элемента эпиподия значительно меньше фасетки лучевой кости, как у *A. thalassonotus* и новой формы из Англии, но меньше, чем у *A. lundi* и *A. chrisorum*.

Распространение. Вид достоверно известен только из типового местонахождения.

Материал. Голотип.

Arthropterygius sp. indet. cf. *A. hoybergeti*

(Табл. XIII, фиг. 5–7)

Предварительное замечание. Экземпляры, идентифицированные в данной работе как *Arthropterygius* cf. *hoybergeti*, не имеют черепных остатков, тогда как у голотипа *A. hoybergeti* отсутствует бóльшая часть посткrania, что приводит к плохому перекрытию между этими экземплярами. Это может поставить под сомнение решение по отнесению экз. УПМ 2442 и УКМ 63548 к *A. hoybergeti*, по этой причине описание данных экземпляров приведено в открытой номенклатуре. Причины их сходства с видом *A. hoybergeti* поясняются в описании.

Описание.

Несмотря на небольшую разницу в размерах, плечевые кости экз. УПМ 2442 и экз. УКМ 63548 очень похожи друг на друга и несут диагностические признаки *Arthropterygius*: три вогнутые дистальные фасетки для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей; соотношение толщины фасетки локтевой кости к фасетке лучевой кости составляет 0,8; дорсовентрально задний край плечевой кости заметно сжат (табл. XIII, фиг. 5, 6, 7). Кроме того, у экз. УКМ 63548 сохранились локтевая, лучевая и промежуточная кости (табл. XIII, фиг. 7), которые хорошо согласуются с морфологией, наблюдаемой у других видов *Arthropterygius*: локтевая кость больше лучевой и не имеет заднего перихондрального окостенения; промежуточная кость несет две почти равные дистальные фасетки. В то же время обсуждаемые плечевые кости отличаются от плечевых костей *A. chrisorum* и *A. lundi* отсутствием выраженного вентрального перегиба между фасетками лучевой и локтевой костей и относительно небольшими размерами фасетки преаксиального дополнительного элемента эпиподия. Фасетка лучевой кости – самая дорсовентрально широкая часть дистального конца плечевой кости; постепенно она сужается в заднем направлении к более узкой и удлиненной фасетке локтевой кости (табл. XIII, фиг. 5б, 6г). Перекос между лучевой и локтевой фасетами на вентральной стороне отсутствует по сравнению с *A. chrisorum*, *A. lundi* и новой формой из Англии, однако уменьшение дорсовентральной толщины между лучевой и локтевой фасетками очевидно и перекос также слабо выражен у *A. thalassonotus*. Таким образом, на основании этих наблюдений экземпляры УПМ 2442 и УКМ 63548 можно отнести к роду *Arthropterygius*, но они принадлежат виду, отличному от *A. chrisorum* и *A. lundi*. Хотя плечевая кость *A. hoybergeti* известна по нескольким фрагментам, она также демонстрирует относительно небольшую и треугольную в очертаниях фасетку для преаксиального дополнительного элемента и хорошо развитый угловатый дельтопекторальный гребень, что не характерно для других

видов *Arthropterygius*. Поэтому экз. УПМ 2442 и экз. УКМ 63548 рассматриваются в данной работе как *Arthropterygius* sp. indet. cf. *A. hoybergeti*. Стоит также учитывать, что плечевые кости неизвестны для *A. volgensis*, и есть вероятность, что подобная форма плечевых костей могла быть также присуща данному виду.

Размеры. Приложение 4, Табл. 12; работа Зверькова и Прилепской (Zverkov, Prilepskaya, 2019).

Материал. Экз. УПМ 2442, левая плечевая кость и экз. УКМ 63548, неполный посткраниальный скелет, включая две неполных передних конечности; оба экземпляра найдены около д. Городищи Ульяновской области в отложениях промзинской свиты (средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*).

***Arthropterygius lundi* (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014)**

(Табл. XIV–XVII)

Janusaurus lundi: Roberts, Druckenmiller, Sætre, Hurum, 2014, p. 4, figs 3–14; Delsett, Novis, Roberts, Koevoets, Hammer, Druckenmiller, Hurum, 2016, figs 6b, 9, 10b–d; Delsett, Roberts, Druckenmiller, Hurum, 2017, p. 25, fig. 12J, K.

Arthropterygius sp.: Zverkov, Arkhangelsky, Pardo Perez, Beznosov, 2015a, p. 84, figs. 3–7.

Arthropterygius lundi: Zverkov, Prilepskaya, 2019, p. 40, figs 13–15.

Голотип. Музей естествознания при Университете Осло (Норвегия) РМО 222.654; неполный скелет ихтиозавра средних размеров, включающий большую часть черепа, позвонки из разных отделов, практически полный пояс передних конечностей и левую переднюю конечность, правую плечевую кость, кости тазового пояса и бедренные кости; Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, ?нижневожский подъярус; Roberts et al., 2014, p. 4, figs 3–14.

Диагноз. Ихтиозавр средних размеров (до 4 м длиной) отличающийся от других видов рода следующими признаками: базисфеноид трапециевидных очертаний с шириной превышающей длину; высокая вертикальная передняя стенка базисфеноида; большие высокие фасетки для стремечек; заднее отверстие базисфеноида для внутренних сонных артерий сдвинуто вентрально и просматривается снизу; очень тонкий латеральный отросток стремечка; межключица с широкими и заостренными на концах боковыми ветвями; плечевая кость сильно уплощенная дорсовентрально; проксимальный конец плечевой кости изометричный, с округлым дельтопекторальным гребнем незначительно сдвинутым вперед, так что ширина проксимального конца лишь незначительно превышает

его высоту; перегиб вентральной поверхности плечевой кости между дистальными фасетками для лучевой и локтевой костей более плавный, чем у типового вида; фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного элемента широкая, но заметно уступает в размерах фасетке для лучевой кости.

Описание

Типовой экземпляр (РМО 222.654) детально описан О. Робертс с соавторами (Roberts et al., 2014). Ниже приводится его уточняющее описание и описание экземпляров из Тимано-Печорского региона (ГГМ 1502) и из Самарского Поволжья (ГГМ 1731-01–15).

Дополнительные наблюдения позволили установить, что, подобно другим видам рода, надвисочная кость у голотипа *A. lundi* (РМО 222.654) образует антеромедиальный отросток, перекрывающий с дорсомедиальной стороны заднелобную кость (табл. XIV, фиг. 3б). Теменная кость *A. lundi* имеет типичную для представителей рода морфологию с очень коротким медиальным симфизом и хорошо выраженной вырезкой за ним (табл. XIV, фиг. 3, 4). Передние края теменной кости расходятся латерально и формируют грани обширного теменного отверстия, антеролатерально ограниченного лобными костями (табл. XIV, фиг. 3б). Вентральная сторона теменной кости демонстрирует относительно тонкий постеролатеральный отросток для надвисочной кости (табл. XIV, фиг. 4б).

Ранее предполагалось, что чешуйчатой кости у описываемого вида нет, на основании того, что «*область, в которой обычно присутствует этот элемент, хорошо сохранилась у [типового] экземпляра*» (Roberts et al., 2014, р. 7). Однако, в височной области голотипа (РМО 222.654) наблюдается удлиненное углубление вдоль вентрального края надвисочной кости, продолжающееся вперед на заднем крае заднелобной кости (табл. XIV, фиг. 4б). Поверхность этой области шероховатая, и имеет точно такую же конфигурацию, как и фасетка для чешуйчатой кости у голотипа *A. hoybergeri* (см. выше). По всей видимости, чешуйчатая кость присутствовала у *A. lundi* и была похожа по морфологии на таковую *A. hoybergeri*. Поскольку этот элемент тонкий, хрупкий и плохо прикреплен к остальным костям височной области, он мог с легкостью отделиться и не сохраниться в ископаемом материале.

Квадратноскуловая кость характеризуется утонченностью и маленькими размерами; этот элемент имеет треугольные очертания (табл. XIV, фиг. 3б). Исходя из конфигурации сочленения квадратноскуловой кости с квадратной костью, вполне вероятно, что при жизни данный элемент был в значительной степени не виден сбоку, а просматривался только в затылочной области.

Судя по видимым частям, квадратная кость голотипа имеет относительно «слабый» челюстной мышелок и неглубокую выемку квадратного отверстия; её затылочная

пластинка предположительно была слабо развита, хотя сохранилась не полностью (табл. XIV, фиг. 3б, 4б). Фасетка квадратноскуловой кости расположена на постеромедиальной поверхности квадратной кости (табл. XIV, фиг. 4б), как и у типового вида. Почти вся постеромедиальная поверхность квадратной кости занята обширным контактом с задней ветвью крыловидной кости, и только небольшая область в его дорсальной части формирует контакт с надвисочной костью (табл. XIV, фиг. 4б). Предположительно, контакта между вентральной ветвью надвисочной кости и стремечком не было.

Базисфеноид голотипа в основном скрыт в матриксе и под другими элементами черепа, поэтому единственное существенное наблюдение, которое можно сделать на данный момент, это то, что фасетка для основной затылочной кости сильно смещена дорсально (табл. XIV, фиг. 4б). Базисфеноид хорошо сохранился у экз. ГГМ 1502 (табл. XVI, фиг. 1). Этот элемент имеет трапециевидные очертания при виде снизу, его ширина превышает длину, и он наиболее расширен в области базиптеригоидных отростков (табл. XVI, фиг. 1а). Заднее отверстие внутренних сонных артерий смещено на постероventральный край элемента и формирует неглубокую выемку заднего края при виде снизу (табл. XVI, фиг. 1а). По краям это отверстие окружено костным валиком. Передняя поверхность элемента довольно высокая (табл. XVI, фиг. 1в, г). Фасетки для стремечек на боковых поверхностях обширные, пентагональных очертаний (табл. XVI, фиг. 1в).

Практически полная правая заднеушная кость сохранилась у голотипа (PMO 222.654). Этот элемент не был изображен и охарактеризован при первоописании (Roberts et al., 2014). Параокципитальный отросток относительно короткий и мощный. Фасетка надвисочной кости имеет треугольные очертания (табл. XIV, фиг. 1). Фасетка для стремечка имеет трапециевидную форму (табл. XIV, фиг. 1г); сопоставимая с ней по размерам фасетка для основной затылочной кости имеет форму квадранта с выпуклым дорсолатеральным краем (табл. XIV, фиг. 1б). На медиальной поверхности элемента присутствует глубокий V-образный отпечаток полукружных каналов слуховой капсулы (табл. XIV, фиг. 1е). Отпечатки горизонтального полукружного канала и заднего вертикального полукружного канала примерно равны по длине, как и у *A. hoybergeti*. Отпечаток заднего вертикального полукружного канала немного шире. Отпечаток задней ампулы, утрикулуса и саккулуса расширен, особенно в его антеровентральной части (табл. XIV, фиг. 1е).

Зубы *A. lundi* существенно слабее, чем у *A. chrisorum* (PMO 222.669) и *A. hoybergeti* (SVB 1451). Коронки тонкие, а их эмаль слабо орнаментирована (табл. XIV, фиг. 2, 3). Высота коронки составляет менее 9 мм у голотипа, самая большая коронка экз. ГГМ 1502 высотой 10 мм и базальным диаметром 5 мм. Корни тонкие с округлым сечением, зубы слабо закреплены в альвеолярной борозде.

Позвоночный столб.

Переднеуловоищные позвонки имеют характерную для базальных офтальмосаврией морфологию: округлые сочленовные поверхности, диапофизы слитые с фасетками невральных дуг, округлые парапофизы слитые с передним краем позвонка (Табл. XVI, фиг. 6, 7). Первые постаксиальные позвонки характеризуются сильно клиновидно сужающейся вентральной частью (Табл. XVI, фиг. 6а), последующие принимают более округлые очертания (Табл. XVI, фиг. 7а). Хвостовые позвонки имеют округлые сочленовные поверхности и заметно укороченные (Табл. XVI, фиг. 8). Невральные дуги существенно выше высоты тела позвонка, их ножки широкие, несут латеральные фасетки для головок ребер. Остистые отростки невральных дуг высокие, уплощенные, резко отклонены назад, но плавно изгибаются так что их дорсальный конец ориентирован практически вертикально; дорсальный край остистых отростков прямой, бугристый (видимо имел хрящевое продолжение).

Пояс передних конечностей.

Кости пояса передних конечностей детально описаны и проиллюстрированы О. Робертс с коллегами (Roberts et al., 2014). Среди интересных особенностей, не упомянутых данными авторами, можно отметить следующее.

Ключицы мощные и дорсовентрально высокие, медиально формируют пальчатое сочленение. На задней стороне ключицы, в ее средней части, расположена обширная круглая фасетка, которая образует прочное сочленение с акромиальным отростком лопатки (Табл. XV, фиг. 1а, б). Отверстие, расположенное на вентральной поверхности межключицы голотипа, вероятно, является тафономическим артефактом, а не аутапоморфным признаком, как предположили Робертс с коллегами (Roberts et al., 2014). Желоб на дорсальной стороне межключицы очень глубокий, в отличие от других видов *Arthropterygius* и других офтальмосавриид в целом, поэтому можно согласиться с идеей, что это состояние является аутапоморфией вида (Roberts et al., 2014). У экз. РМО 222.654 присутствует характерное для типового вида утолщение в средней части постеромедиального отростка межключицы (Табл. XV, фиг. 2), что подтверждает предположение, что это синапоморфия рода *Arthropterygius* или клады внутри данного рода.

Лопатка *A. lundi* характеризуется медиолатерально уплощенной овальной в сечении осевой частью и существенно расширенным проксимальным концом. Проксимальный конец слабо S-образно изогнут; на его переднем крае расположен хорошо развитый и резко вентрально отогнутый акромиальный отросток. Задняя часть проксимального конца лопатки расширена, она несет фасетку треугольных очертаний для сочленения с

коракоидом и фасетку полукруглых очертаний частично формировавшую плечевой сустав (табл. XVI, фиг. 4; табл. XVII, фиг. 2).

Коракоид очень широкий и уплощенный (табл. XVII, фиг. 1); его длина превышает ширину (соотношение длины к ширине у экз. ГГМ 1731-01–15 составляет 1.3). Передний край несет обширную переднюю вырезку. Медиальная часть коракоида наиболее утолщена и формирует сочленовную поверхность линзовидных очертаний. Латеральный край несет четко разграниченные фасетки для лопатки и плечевого сустава; они ориентированы друг к другу под углом около 130° (табл. XVII, фиг. 1). Антеромедиальный вырост коракоида относительно хорошо развит и выступает вперед. Задний край кости характеризуется оттянутым полукруглым выступом в средней части. В сочленении коракоиды формируют угол близкий к 90° (табл. XV, фиг. 4).

Передняя конечность.

Плечевая кость дорсовентрально уплощенная на всем протяжении, особенно сильно вдоль заднего края (табл. XV, фиг. 3; табл. XVI, фиг. 5; табл. XVII, фиг. 3). Проксимальный и дистальный концы кости расширены, однако диафизарная часть тоже достаточно широкая. Проксимальный конец в поперечном сечении имеет форму неправильной трапеции (табл. XV, фиг. 3б; табл. XVII, фиг. 3д). Угол перекрута длинных осей дистального и проксимального концов очень слабый, не превышает 70° . На дорсальной поверхности кости, в середине проксимальной части расположен слабо выраженный дорсальный гребень, прямо направленный в сторону фасетки для лучевой кости (табл. XV, фиг. 3а; табл. XVI, фиг. 5га; табл. XVII, фиг. 3а). На вентральной поверхности, в ее передней части, располагается широкий и уплощенный слабо развитый дельтопекторальный гребень. Дистальный конец плечевой кости несет три фасетки: для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей (табл. XV, фиг. 3в; табл. XVI, фиг. 5г; табл. XVII, фиг. 3г). Фасетка для преаксиального дополнительного элемента имеет полукруглые очертания, сужаясь вперед, и примерно вдвое меньше фасетки лучевой кости. Фасетки для лучевой и локтевой костей – слабо вогнутые, овально-округлых очертаний. Фасетка для локтевой кости уступает по ширине фасетке для лучевой кости, соотношение – 0,8.

Эпиподияльная часть конечности сформирована тремя элементами: локтевой и лучевой костями, а также преаксиальным дополнительным элементом (табл. XV, фиг. 3а; табл. XVII, фиг. 4).

Локтевая кость крупная, овальных очертаний в дорсальной проекции (табл. XV, фиг. 3а; табл. XVII, фиг. 4). Спереди она контактировала с лучевой костью, антеровентрально – с интермедиумом, дистально с ульнаре и постеродистально, вероятно, с гороховидной костью. Задний край локтевой кости округлый, не окостеневший.

Лучевая кость характеризуется типичными для офтальмосаврий симметрично-пентагональными очертаниями в дорсальной проекции.

Преаксиальный дополнительный элемент имеет округлые очертания, он становится более уплощенным по переднему краю, который при этом не окостеневает (табл. XV, фиг. 3а; табл. XVII, фиг. 4).

Элементы автоподия имеют круглые очертания; они были свободно расположены в конечности как у *Ophthalmosaurus*. Ульнаре несет антеродистальную фасетку для дистальной карпалии 4 и широкую дистальную фасетку для метакарпалии 5, таким образом формируя «широкоплавниковый» тип лапы согласно Н.Г. Зверькову с соавторами (Zverkov et al., 2015b). Интермедиум имеет округло-ромбовидные очертания и дистально несет две соразмерных фасетки для четвертой и третьей дистальных карпалей.

Размеры. Приложение 4, Табл. 5; работы О. Робертс и др. (Roberts et al., 2014), Н.Г. Зверькова и др. (Zverkov et al., 2015a; Zverkov, Prilepskaya, 2019).

Сравнение. Базисфеноид *Arthropterygius lundi* имеет трапециевидные очертания при виде снизу, он наиболее расширен в области базиптеригоидных отростков, как у *A. chrisorum* и *A. hoybergeri*, в то время как у *A. volgensis* базисфеноид имеет квадратные очертания ввиду того что базиптеригоидные отростки слабо развиты. Боковые ветви межключицы у *A. lundi* характерно заостряются на концах, в то время как у *A. chrisorum* они широкие и закругленные на концах. *A. lundi* отличается от *A. chrisorum* и *A. hoybergeri* по морфологии плечевой кости: проксимальный конец плечевой кости изометричный, со слабо развитым дельтопекторальным гребнем, в то время как для *A. chrisorum* и *A. hoybergeri* характерны вытянутые в переднезаднем направлении проксимальные концы плечевой кости. Перегиб вентральной поверхности плечевой кости между дистальными фасетками для лучевой и локтевой костей у *A. lundi* выражен не так резко, как у *A. chrisorum*.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, нижний и средний подъярусы; Норвегия (Шпицберген), европейская часть России (Среднее Поволжье и Тимано-Печорский регион).

Материал. Помимо голотипа, ГГМ № 1502, части скелета ихтиозавра средних размеров, Республика Коми, р. Ижма у д. Порожск, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*; ГГМ 1731-01–15, серия из 10 позвонков, коракоид, лопатка и неполная передняя конечность левой стороны тела; Самарская область, Кашпир, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

***Arthropterygius volgensis* (Kasansky, 1903)**
(Табл. XVIII, XIX)

Ichthyosaurus volgensis: Казанский, 1903, с. 29, табл. I, II

Ophthalmosaurus sp. Боголюбов, 1910, с. 472 [pars]

Otschevia ?volgensis: Архангельский, 2000, с. 550

?*Ophthalmosaurus* sp.: Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 197 [pars]

Undorosaurinae gen. indet.: Архангельский, 2008, с. 253 [pars]

Arthropterygius volgensis: Zverkov, Prilepskaya, 2019, p. 44, figs 16, 17.

Голотип. Геологический музей имени А.А. Штукенберга Казанского университета (Казань, Россия) КФУ 982/P-213, неполный скелет молодого мелкого ихтиозавра: кости черепа, включая базисфеноид, заднеушные кости, квадратные кости, теменные кости, неполную правую надвисочную кость, сочленовную кость, а также многочисленные фрагменты других костей, три позвонка из задней части хвостового отдела; фрагменты невральных дуг и ребер, коракоиды, фрагменты лопатки и ключиц, неполная межключица, дистальная часть бедренной кости; Самарская обл., Сызранский район, устье оврага Березовый Дол рядом с д. Новая Рачейка; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*; Казанский, 1903, с. 29, табл. I, II.

Диагноз. Данный вид отличается от других видов рода следующими признаками: квадратная кость с невысоким челюстным мышцелком и слабо развитой затылочной пластиной; базисфеноид квадратных очертаний с короткими базиптеригоидными отростками, наиболее расширенный в средней части.

Описание

Кости черепа.

Теменная кость характеризуется утонченным и изогнутым постеролатеральным отростком для надвисочной кости. Постеродорсальная поверхность отростка надвисочной кости неровная, с центральным возвышением для формирования «втульчатого» контакта с надвисочной костью (табл. XVIII, фиг. 6). Медиальная сочленовная фасетка укорочена в переднезаднем направлении, сзади ограничена округлой вырезкой; фасетка развита достаточно слабо, при этом ее поверхность покрыта глубокими бороздами для крепкого сочленения с противоположной теменной костью (табл. XVIII, фиг. 6в). На переднем крае кости хорошо выражены протяженные фасетки для лобных костей (табл. XVIII, фиг. 6а, 7). Вентральная поверхность теменной кости вогнутая; депрессия зрительных бугров среднего мозга занимает на ней небольшую площадь в задней части; углубления для полушарий

переднего мозга обширные, занимают большую часть вентральной поверхности (табл. XVIII, фиг. 6в). Дорсальная сторона теменной кости слабо выпуклая, почти прямая без сагиттального возвышения (табл. XVIII, фиг. 6б).

Квадратная кость представляет собой уплощенный С-образный элемент, расширенный в вентральной части, в области челюстного мышцелка (табл. XVIII, фиг. 4). Постеродистальная вырезка (квадратное отверстие) обширная, но неглубокая (табл. XVIII, фиг. 4а, б). Длина элемента в нижней части составляет 50 мм, а общая высота – 74 мм. Затылочная пластина квадратной кости развита достаточно слабо и нечетко отграничена от птеригоидной пластины, отклоняясь от нее латерально от под углом 145°. Фасетка для стремечка округлая, хорошо выраженная, располагается в центре медиальной поверхности кости (табл. XVIII, фиг. 4а). Передний край птеригоидной пластины прямой. Мыщелковая часть кости невысокая, мышцелки развиты хорошо и разделены четкой впадиной. Мыщелок для сочленованной кости чуть более мощный, его вентральный край округлый, не выступающий вниз (табл. XVIII, фиг. 4в, г).

Основная клиновидная кость (базисфеноид) имеет близкие к квадратным очертания в вентральной проекции (табл. XVIII, фиг. 1а). Базиптеригоидные отростки развиты слабо, и не выдаются латерально. Длина элемента совпадает с его шириной и составляет 50 мм. Заднее отверстие для внутренних сонных артерий расположено у заднего края базисфеноида формируя вырезку на заднем крае кости (табл. XVIII, фиг. 1а). Передняя поверхность базисфеноида относительно высокая и широкая, формирует вентральную стенку, в ее центре открывается переднее отверстие для внутренних сонных артерий, под которым расположены симметричные выступы для трабекул (табл. XVIII, фиг. 1в). Фасетка для основной затылочной кости сдвинута дорсально и занимает около половины площади задней части элемента в дорсальной проекции; переднюю половину занимает дорсальная площадка неправильно-пентагональных очертаний (табл. XVIII, фиг. 1б). При виде сбоку базисфеноид имеет неправильно-трапециевидные очертания. Фасетки для стремечек, расположенные по бокам кости, имеют овальные очертания с основной осью косо наклоненной вперед (табл. XVIII, фиг. 1д).

Заднеушная кость массивная, с укороченным и широким затылочным отростком (табл. XVIII, фиг. 2). На передней стороне вдоль этого отростка протягивается хорошо выраженный гребень для крепления челюстной мускулатуры (*M. adductor mandibulae externus*) (табл. XVIII, фиг. 2б). Фасетка для основной затылочной кости сдвинута на заднюю сторону элемента, имеет очертания квадранта, с закругленной стороной, обращенной дорсолатерально (табл. XVIII, фиг. 2а). Вентральная сторона несет крупную трапециевидную фасетку для стремечка, косо разделенную каналом для нерва VII либо IX

(табл. XVIII, фиг. 3а). Полукружные каналы широкие и незначительно погружены в тело кости, их протяженность примерно одинаковая; отпечаток сферического мешочка внутреннего уха обширный (табл. XVIII, фиг. 2г); горизонтальный полукружный канал значительно уже, по сравнению с задним полукружным каналом, они ориентированы друг к другу под прямым углом (табл. XVIII, фиг. 2г).

Сочленовная кость характеризуется изометричными трапецевидными очертаниями с закругленными углами (табл. XVIII, фиг. 5). Ее длина (33 мм) превосходит высоту (25 мм). Латеральная сторона элемента плоская, медиальная выпуклая, седловидная; передняя часть кости расширена незначительно.

Позвоночный столб. Изображения, измерения и описание позвонков были в деталях изложены Казанским (1903). Ввиду того, что в настоящее время позвоночный столб утрачен, его описание в данной работе не приводится.

Пояс передних конечностей.

По нескольким сохранившимся фрагментам лопатки можно заключить что ее осевая часть была медиолатерально уплощенной. Акромиальный отросток развит хорошо и резко отогнут вентрально (табл. XIX, фиг. 3).

Коракоид – широкий уплощенный элемент овальных очертаний (табл. XIX, фиг. 1), у которого длина соответствует ширине. Передний край несет хорошо выраженную полукруглую переднюю вырезку. Медиальная часть коракоида наиболее утолщена и формирует сочленовную поверхность линзовидных очертаний (табл. XIX, фиг. 1д). В сочленении плоскости коракоидов формировали угол, близкий к прямому (табл. XIX, фиг. 1в). Латеральный край коракоида несет фасетки для лопатки и плечевого сустава, слабо разграниченные между собой и ориентированные друг к другу под тупым углом (около 160° ; табл. XIX, фиг. 1а, б). Антеромедиальный вырост коракоида сильно расширен и уплощен, незначительно выдается вперед. Задний край кости сильно уплощен дорсовентрально и имеет дугообразные очертания с заметно выступающей средней частью.

Судя по сохранившимся фрагментам ключиц, они были массивные, уплощенные и дорсовентрально высокие, как и у других видов рода (табл. XIX, фиг. 2).

Межключица представляет собой крупный элемент с прямым и не расширенным задним срединным отростком (табл. XIX, фиг. 4).

Задняя конечность.

Бедренная кость характеризуется слабым расширением дистального конца. Присутствуют две слабо разграниченные дистальные фасетки для большой и малой берцовых костей (табл. XIX, фиг. 5).

Размеры. Приложение 4, Табл. 6; работа П.М. Казанского (1903).

Сравнение. Базисфеноид *Arthropterygius volgensis* характеризуется квадратными очертаниями при виде снизу, он наиболее расширен в средней части ввиду того что базиптеригоидные отростки развиты слабо – это является основным отличием данного вида от других видов рода, у которых базиптеригоидные отростки развиты хорошо и базисфеноид, в связи с этим, принимает трапециевидные очертания при виде снизу. Сочленовная кость *A. volgensis*, как и у *A. chrisorum*, имеет трапециевидные очертания в медиальной проекции – ее длина превышает высоту, что в целом не характерно для других представителей семейства Ophthalmosauridae. Сохранившиеся посткраниальные элементы сходны с таковыми типового вида, в частности, коракоиды имеют характерные округлые очертания с немного оттянутым назад задним краем; как и у *A. chrisorum* они сочленяются под значительным углом, близким к 90°.

Замечания. П.М. Казанский (1903) неверно определил бедренную кость как плечевую, а фрагменты ножек невральных дуг как бедренные кости.

Голотип принадлежит молодой особи, поэтому часть признаков может быть связана с возрастными особенностями, в то же время онтогенетическая серия, доступная для *Arthropterygius chrisorum*, показывает, что такие признаки как форма базисфеноида и пропорции базиптеригоидных отростков, а также форма сочленовного мышцелка квадратной кости и ее пропорции незначительно изменяются с возрастом, поэтому *A. volgensis* с большой долей вероятности может представлять валидный вид.

Распространение. Вид известен только из типового местонахождения. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, зона *Dorsoplanites panderi*; Самарская область, Россия.

Материал. Голотип.

***Arthropterygius* sp. nov. forma anglica**
(Табл. XX)

Предлагаемый голотип. Музей естествознания при оксфордском университете (Оксфорд, Англия) OUMNH J 10354–10356, кости затылочной части черепа: левая и правая квадратные кости, основная затылочная кость, базисфеноид, неполная верхняя затылочная кость, оба стремечка, задний фрагмент левой крыловидной кости; Англия, графство Оксфордшир, окрестности Оксфорда, Штовер; верхняя юра, кимериджский–волжский ярусы, свита кимериджских глин.

Диагноз. Данный вид отличается от других видов рода наличием глубокой постеролатеральной вырезки на мыщелке квадратной кости (аутапоморфия) и массивной головкой стремечка. Комбинация признаков, позволяющих отличить данный вид от других видов рода, приведена в разделе Сравнение.

Описание

Квадратная кость имеет L-образные очертания в постеромедиальной проекции, что обусловлено слабо развитой затылочной пластиной (табл. XX, фиг. 5). Край квадратного отверстия неглубокий (табл. XX, фиг. 5а, б). Затылочная пластина квадратной кости, по всей видимости, выражена слабо, хотя сохранилась не полностью. Она четко отграничена от птеригоидной пластины, формируя угол 120° (табл. XX, фиг. 6а). Фасетка для стремечка округлая, выражена нечетко, располагается в центре медиальной поверхности кости (табл. XX, фиг. 5б). Передний край птеригоидной пластины прямой. Мыщелковая часть кости невысокая; мыщелки развиты в равной степени хорошо и разделены четкой впадиной (табл. XX, фиг. 5в). Отличительной особенностью нового вида является наличие глубокой вырезки по постеролатеральному краю мыщелка квадратной кости (табл. XX, фиг. 5в, 6, *fре).

Основная затылочная кость представляет собой массивный элемент субсферической формы с выпуклым затылочным мыщелком. Данный элемент не имеет каких-либо явно выраженных отличий от основной затылочной кости типового вида, описанной Максвелл (Maxwell, 2010). Замыщелковая область кости сильно редуцирована, и не выступает в задней проекции за пределы мыщелка (табл. XX, фиг. 2б). Элемент обладает выраженным вентральным выступом, разделяющим вогнутые боковые поверхности замыщелковой области медиально (табл. XX, фиг. 2д). Ямки от хорды расположены на середине высоты затылочного мыщелка сзади (табл. XX, фиг. 2б) и в верхней части передней поверхности (табл. XX, фиг. 2в). Фасетки для боковых затылочных костей крупные, трапециевидных очертаний, с закругленными передними краями; медиально они разделены широким выступом дна спинномозгового канала. Дно спинномозгового канала сохраняет свою ширину почти на всем протяжении, расширяясь в задней части (табл. XX, фиг. 2г). Передний край основной затылочной кости несет срединный выступ, который может быть гомологичен рудиментарному переднему бугорку более примитивных раннеюрских форм (табл. XX, фиг. 2г). Аналогичное состояние описано для типового вида (Maxwell, 2010). Фасетки для стремечек сильно сдвинуты на переднюю поверхность элемента и плохо просматриваются при виде сбоку (табл. XX, фиг. 2а). Фасетки для заднеушных костей меньше фасеток для стремечек, они расположены в верхней части элемента и заметно сдвинуты назад и в бока, относительно фасеток для стремечек (табл. XX, фиг. 2а, в).

Антеровентральная фасетка для базисфеноида узкая, формирует передний выступ овальных очертаний; медиальная борозда не выражена на ее поверхности (табл. XX, фиг. 2в).

Базисфеноид имеет трапециевидные очертания при виде снизу: его передний край заметно шире заднего, как у типового вида (табл. XX, фиг. 1а). Базиптеригоидные отростки развиты слабо, направлены антеролатерально. Соотношение максимальной медиолатеральной ширины элемента к его длине составляет 1,3, как у типового вида. Данный элемент не имеет существенных отличий от базисфеноида типового вида, кроме присутствия опоясывающего кортикального окостенения вокруг заднего отверстия канала для внутренних сонных артерий (табл. XX, фиг. 1д, *pos*).

Верхняя затылочная кость известна только по фрагменту правой ветви (табл. XX, фиг. 3). Ее вентральный конец заметно расширен; на боковой поверхности, формировавшей часть ушной капсулы, хорошо выражены следы полукружных каналов, которые формируют отпечаток трехлучевой формы (табл. XX, фиг. 3б).

Стремечко обладает крупной медиальной головкой, овальных очертаний (табл. XX, фиг. 4). Высота медиальной головки незначительно превышает ее ширину с соотношением 1,2. Медиальная поверхность слабо разграничена фасетки, которые плавно переходят одна в другую (табл. XX, фиг. 4). Как и у большинства видов рода, боковой отросток стремечка утонченный при виде сзади и изгибается, отклоняясь вперед, по отношению к медиальной головке (табл. XX, фиг. 4д, е). Дистальная часть бокового отростка стремечка слабо расширена и несет овальную фасетку для квадратной кости (табл. XX, фиг. 4в). На заднем краю стремечка, примерно в его средней части, расположен бугорок, который может быть интерпретирован как гиоидный вырост (табл. XX, фиг. 4е).

Сравнение. Мышелковая часть квадратной кости невысокая и мышелки развиты одинаково, как у *A. volgensis* и *A. thalassonotus*, в то время как у *A. chrisorum* и *A. hoybergeti* мышелок для сочленованной кости сильно выдается вентрально. Затылочная пластина квадратной кости слабо развита в отличие от *A. chrisorum*, *A. hoybergeti* и *A. thalassonotus*. Постеролатеральная вырезка на мышелке квадратной кости является аутопоморфией нового вида. Базисфеноид нового вида имеет трапециевидные очертания в вентральной проекции и наиболее расширен в области базиптеригоидных отростков, как у *A. chrisorum*, *A. hoybergeti* и *A. lundii*, в то время как у *A. volgensis* и *A. thalassonotus* базисфеноид имеет квадратные очертания. Стремечко более массивное, чем у других видов рода, высота медиальной головки стремечка незначительно превышает ее ширину с соотношением 1,2, что существенно ниже чем у других видов (1,4 у *A. hoybergeti*, 1,55 у *A. chrisorum*, 1,6 у *A. lundii*). Расположение гиоидного выроста примерно в средней части задней поверхности

стремечка отличает новый вид от других видов рода, у которых он развит слабее (либо вообще не выражен, *A. lundi*) и расположен ближе к медиальной головке.

Распространение. Вид известен только из типового местонахождения.

Материал. Голотип.

***Arthropterygius* sp. indet.**

(табл. XX, фиг. 7, XXI)

Предварительное замечание. Несколько экземпляров из кимериджских глин Англии могут быть с уверенностью отнесены к роду *Arthropterygius* и с высокой вероятностью относятся к описанному выше новому виду, однако ввиду того, что эти экземпляры представляют части скелета, неизвестные для голотипа *Arthropterygius* «*forma anglica*», их описание приведено в открытой номенклатуре.

Описание

Основная затылочная кость OUMNH J 12452 (табл. XX, фиг. 7) не имеет существенных отличий от основной затылочной кости нового вида из того же местонахождения, а также от типового вида (см. Maxwell, 2010). В связи с этим ее определение дается в открытой номенклатуре.

Несколько плечевых костей, а также два неполных лапа из свиты кимериджских глин ряда местонахождений Англии могут быть уверенно отнесены к роду *Arthropterygius*.

Как и у типового вида, плечевые кости массивные, с широким диафизом, который лишь незначительно уже проксимального конца кости (табл. XXI). Задний край диафиза уплощенный. Проксимальный конец заметно вытянут в переднезаднем направлении, но не до такой степени как у представителей типового вида. Перекрут дистального и проксимального концов практически не выражен, угол между их длинными осями не превышает 50°. Дорсальный гребень развит хорошо, он заметно выдается над поверхностью кости и доходит до середины ее длины (табл. XXI, фиг. 1а, 2а, 4а). Дельтопекторальный гребень практически не выражен, формируя округлый выступ (табл. XXI, фиг. 1г, 2г, 3г, 4г). Дистальный конец плечевой кости несет три четко разграниченных слабо вогнутых фасетки: для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей (табл. XXI, фиг. 1а, е, 2а, е, 3а, е, 4а, е, б). Фасетка для преаксиального дополнительного элемента обширная, однако заметно уступает в размерах фасетке для лучевой кости. Данная фасетка имеет полукруглые очертания (табл. XXI, фиг. 1е, 2е, 3е, 4в). Как и у других видов рода ширина фасетки для лучевой кости заметно превышает ширину фасетки локтевой кости

(соотношение 0,7–0,8) и между ними на вентральной поверхности присутствует резкий перегиб.

Лучевая, локтевая и промежуточная кости, сохранившиеся у экз. CAMSM J 29856-9 и MJML К 292 (табл. XXI, фиг. 4а, б), не имеют заметных отличий от типового вида. В отличие от них, преаксиальный дополнительный элемент экз. MJML К 292 имеет полукруглые очертания с прямым передним краем (табл. XXI, фиг. б), как у *A. hoybergeri*, но в отличие от круглых очертаний данного элемента у представителей типового вида и *A. lundii*. Элементы автоподия у экз. MJML К 292 плотно прилегают друг к другу и имеют полигональные очертания, что отличает данный экземпляр от других видов рода. По всей видимости, это состояние также является диагностическим признаком нового вида из кимериджских глин Англии, однако для подтверждения этого предположения требуются более полные находки с перекрывающимися элементами скелета.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, кимериджский–волжский ярусы; свита кимериджских глин; Англия.

Материал. Экз. OUMNH J 12452 – основная затылочная кость; экз. OUMNH J 1587, OUMNH J 68542, OUMNH J 12047 – изолированные плечевые кости, CAMSM J 29856-9 – неполная передняя конечность, MJML К 292 – практически полная правая передняя конечность (подробнее см. Приложение 2). Все находки из свиты кимериджских глин Англии (OUMNH J 12047, возможно, из слоев кораллиан).

5.1.3. Род *Nannopterygius* von Huene, 1922³

Enthekiodon: Hulke, 1870, p. 174

Ichthyosaurus: Hulke, 1871, p. 440 [pars.]; Lydekker, 1889, p. 32 [pars.].

Nannopterygius: von Huene, 1922, p. 91; Delair, 1960, p. 73; McGowan, 1976, p. 671; [Kirton, 1983, p. 122.]; Bardet, 1992, p. 654; Motani, 1999b, p. 484; Maisch, Matzke, 2000, p. 81; McGowan, Motani, 2003, p. 109; Maisch, 2010, p. 167; Moon, Kirton, 2018, p. 110.

³ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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. (4,55 п.л. / вклад автора 80%)

Ophthalmosaurus: Delair, 1986, p. 133. [pars.]; Maisch, Matzke, 2000, p. 78 [pars.]; McGowan, Motani, 2003, p. 113 [pars.]; Maisch, 2010, p. 166. [pars.]; Moon, Kirton, 2016, p. 13 [pars.]; *Jasykovia [sic.]*: [Ефимов, 1997, с. 97.]; Ефимов, 2004, с. 134; Ефимов, 2009, с. 54
Paraophthalmosaurus: Архангельский, 1997, с. 87; Архангельский, 1998а, с. 87. [pars.]; Motani, 1999b, p. 485; Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 200; Архангельский, 2008, с. 249; Зверьков, Шмаков, Архангельский, 2017, с. 248; Moon, Kirton, 2018, p. 142.
Yasykovia: Ефимов, 1999а, с. 93.
Thalassodraco: Jacobs, Martill, 2020, p. 7.

Типовой вид. *Ichthyosaurus enthekiodon* Hulke, 1871 из нижних кимериджских глин графства Дорсет Англии.

Диагноз. Офтальмозаврид среднего размера (максимальная расчетная длина – 3,5 м), обладающий следующими уникальными признаками: зубы со расширенными корнями и тонкими коронками (ширина корня почти вдвое превышает максимальный диаметр коронки); выраженный изгиб задней части нижней челюсти; сильно развитый отросток надугловой кости для крепления *Musculus adductor mandibulae externus*; удлинённые коракоиды (соотношение длины к ширине составляет 1,7–1,4), с расходящимися задними краями и большими квадратными антеромедиальными выростами; межкоракоидная фасетка сильно смещена вперед и занимает весь антеромедиальный край коракоида.

Сравнение. Орбита относительно крупная: отношение диаметра орбиты к длине челюсти составляет 0,25, что ближе всего к *Ophthalmosaurus* и намного больше, чем у платиптеригиид; ростр тонкий и удлинённый, как у некоторых платиптеригиид (*Aegirosaurus* и *Sveltonectes*) и менее крепкий, чем у *Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius*, *Acamptonectes*; надноздревой отросток предчелюстной кости хорошо развит и выдается назад в наружную ноздрю (надноздревой отросток слабо развит у *Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius*); подноздревой отросток контактирует с передним краем скуловой кости (как у платиптеригиид *Grendelius* и *Undorosaurus*); присутствует нисходящий ноздревой вырост носовой кости, у типового вида он похож по форме на таковой *Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*, у *N. saveljeviensis* этот отросток более столбчатый, как у платиптеригида *Sveltonectes*; предлобная кость участвует в формировании заднего края наружной ноздри, как у *Sveltonectes*; предлобная кость формирует антеромемедиальное расширение, как у платиптеригиид *Caupullisaurus*, *Sveltonectes*, *Leninia* и *Simbirskiasaurus*; антеромедиальный отросток надвисочной кости узкий, выдающийся далеко вперед и перекрывающий заднелобную кость дорсомедиально, как у *Ophthalmosaurus*, и в отличие от широкого

отростка у *Arthropterygius*; скуловая кость сильно изогнута вентрально так же, как у *Arthropterygius*; узкая заглазничная область из-за сильного сокращения квадратноскуловой кости как у *Arthropterygius* и *Ophthalmosaurus*, но в меньшей степени, чем у *Mollesaurus*; чешуйчатая кость крупная и имеет треугольные очертания, как у *Ophthalmosaurus* и менее узкая дорсовентрально, чем у *Arthropterygius*; теменные кости лишены сагиттального возвышения и обладают тонкими постеролатеральными отростками для надвисочных костей (как у *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius*); основная затылочная кость с уменьшенной замыщелковой областью (как у *Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*, но не так сильно как у *Arthropterygius*); квадратная кость с уменьшенной затылочной пластинкой и выраженным антеромедиальным угловатым отростком (в отличие от некоторых видов *Arthropterygius*); передняя часть дна спинномозгового канала большой затылочной кости расширенная и двулопастная (уникальная общая с *Acamptonectes*); закругленные задние края фасеток боковых затылочных костей основной затылочной кости (в отличие от заостренных у *Acamptonectes*); базисфеноид со слабо развитыми, короткими базиптеригоидными отростками (отношение ширины к длине элемента = 1,2), как у некоторых видов *Arthropterygius*; фасетка базисфеноида для основной затылочной кости обращена постеродорсально, занимая при виде сверху область, почти равную площади дорсальной площадки (как у *Arthropterygius*); умеренно утонченный боковой отросток стремечка (как у *Ophthalmosaurus*); выраженный изгиб стремечка, как у *Arthropterygius*; короткий и прочный парокципитальный отросток заднеушной кости, плохо отделенный от основного тела элемента (в отличие от длинного и утонченного у *Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*); предгленоидный отросток (место прикрепления *M. adductor mandibulae externus*) хорошо виден сверху, как у платиптеригида *Grendelius mordax* и в отличие от *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius*; длина сочленовной кости превышает ее высоту у всех видов, за исключением *N. yasykovi* (отношение длины к высоте менее 0,8, как у *Arthropterygius*, и в отличие от *Mollesaurus*, *Ophthalmosaurus*); сравнительно небольшие зубы с коронками либо без орнаментации, либо с редкими и тонкими бороздками как у *Ophthalmosaurus natans*, *Arthropterygius lundii*, *Acamptonectes* и некоторых платиптеригиид (*Athabascasaurus*, *Sveltonectes* и *Muiscasaurus*); 45 предкрестцовых позвонков (42 у *Ophthalmosaurus*); фасетки коракоида для лопатки и гленоид четко разграничены и сопоставимы по размеру, как и у платиптеригида *Sveltonectes*; медиолатерально уплощенная дорсальная ветвь лопатки, овальная в поперечном сечении как у *Ophthalmosaurus*, *Arthropterygius* и *Acamptonectes*; вырезка на проксимальном крае лопатки, как у некоторых платиптеригиид (*Sveltonectes*, *Grendelius pseudoscythicus*, *G. zhuravlevi*) и, как редкая aberrация, у *Ophthalmosaurus icenicus*; вклад лопатки в плечевой сустав

уменьшен по сравнению с коракоидной фасеткой, как у *Ophthalmosaurus natans*; угол между дорсальными поверхностями сочлененных коракоидов близкий к развернутому (180–170°) как у некоторых платиптеригиид (*Sveltonectes*, *Plutoniosaurus* и *Platypterygius*); дорсовентрально высокие и относительно крепкие ключицы (как у *Arthropterygius*); на межключице присутствует вентральный бугорок (шишка) как у платиптеригиид *Undorosaurus* и *Grendelius*; дельтопекторальный гребень обычно лучше развит, чем дорсальный гребень, в отличие от *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius*; в отличие от остальных офтальмосавридов пятая метакарпalia контактирует с постеродистальным краем ульнаре («узкоплавниковое» состояние, как у платиптеригиид *Undorosaurus*, *Grendelius*, *Caypullisaurus*); промежуточная кость несет обширную дистальную фасетку для третьей дистальной карпалии и небольшую антеродистальную фасетку для второй дистальной карпалии (как у платиптеригида *Undorosaurus* и в отличие от *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius*); ишиопубис утонченный и удлиненный с небольшим запирательным отверстием в отличие от широкого и уплощенного у *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius*.

Видовой состав. Помимо типового вида, *Nannopterygius etchesi* (Jacobs et Martill, 2020) comb. nov. из верхних кимериджских глин (нижневолжский подъярус) Англии; *Nannopterygius saveljeviensis* (Arkhangelsky, 1997) волжский ярус, средний и верхний подъярусы, Поволжье; *Nannopterygius yasykovi* (Efimov, 1999a) волжский ярус, средний и верхний подъярусы, Поволжье; *Nannopterygius borealis* берриасский ярус Арктики (Шпицберген и ЗФИ).

Замечания. В 1870 г. Джон Халк описал фрагменты челюстей с зубами из свиты кимериджских глин бухты Киммеридж (Hulke, 1870). Основываясь на своеобразных зубах с «*сильно развитым цементом, который придает клыку вид, будто он помещен в луковицеобразную оболочку*» (Hulke, 1870, p. 172, перевод автора), он предложил «временное название» «*Enthekiodon*». Позже он использовал это слово в качестве видового названия при описании скелета ихтиозавра, обнаруженного в той же местности и на том же горизонте, и имеющего зубы, которые «*так близко совпадают с зубами *Enthekiodon*, что не оставляют никаких сомнений в их идентичности*» (Hulke, 1871, p. 440). Скелет был назначен голотипом *Ichthyosaurus enthekiodon* Hulke, 1871. Место хранения экземпляра, впервые описанного под названием «*Enthekiodon*» считалось неизвестным (Moon, Kirton, 2018); некоторые авторы даже предполагали, что экземпляр был разрушен пиритовой болезнью (Delair, 1960, p. 74). Однако во время изучения коллекции NHMUK в апреле 2019 года автор имел возможность изучить экземпляр из кимериджских глин, который не был каталогизирован, но согласно имеющейся этикетке является частью коллекции Халка.

Данный экземпляр (Табл. XXIX, Фиг. 1) полностью соответствует описанию, приведенному Халком (Hulke, 1870). Весьма вероятно, что это «потерянный» экземпляр «*Enthekiodon*». Сохранившиеся части ростра указывают на то, что он был очень тонким; зубы очень маленькие, их апикобазальная высота (включая корень) не превышает 13 мм; коронки тонкие, слабо орнаментированы, некоторые полностью лишены орнаментации (Табл. XXIX, Фиг. 2, 3). Диаметр основания коронки составляет 2,4 мм, а максимальная ширина корня – 4,6 мм, что почти вдвое превышает диаметр коронки. Все это хорошо согласуется с морфологией зубов, наблюдаемой у других экземпляров всех видов рода *Nannopterygius*. Таким образом, определение этого материала на видовом уровне невозможно, но его принадлежность *Nannopterygius* не вызывает сомнений.

В кандидатской диссертации В.М. Ефимов описал из средне- и верхневолжского подъярусов Ульяновской, Самарской и Московской областей четыре новых вида некрупных ихтиозавров в составе рода «*Jasykovia*» (Ефимов, 1997). В опубликованной работе (Ефимов, 1999а) написание родового названия было изменено на *Yasykovia*, однако в своих последующих работах Ефимов продолжил писать его как «*Jasykovia*» (Ефимов, 2004, 2009). Соглашаясь с тем, что этот род является синонимом *Paraophthalmosaurus* Arkhangelsky, 1997, Ефимов настаивал, что название «*Jasykovia*» «более удачно и обосновано» (Ефимов, 2009, с. 54), что, несомненно, противоречит правилам ст. 23 Международного кодекса зоологической номенклатуры.

Ефимов (1999а) отнес род *Yasykovia* к семейству *Stenopterygiidae* и сравнил данный род с «*Leptopterygius*», *Eurhinosaurus*, *Stenopterygius*, *Temnodontosaurus*, *Platypterygius* и *Plutoniosaurus*, но не с *Ophthalmosaurus* и *Nannopterygius*. В составе рода он выделил следующие виды (Ефимов, 1999а): *Yasykovia yasykovi* (типовой вид с четырьмя экземплярами в типовой серии), *Y. mittai* и *Y. sumini* (каждый описан по одному экземпляру) и *Y. kabanovi* (с типовой серией из пяти экземпляров). Различия между видами основывались на морфологии коракоида и лопатки, а также на относительных размерах (Ефимов, 1999а). Отличительной особенностью *Y. kabanovi* были несколько бóльшие размеры всех отнесенных к данному виду экземпляров и двойное сочленение лопатки с коракоидом. Однако двойное сочленение не может быть проверено для видов *Y. mittai* и *Y. sumini*, поскольку акромиальные отростки лопаток, а также антеромедиальные отростки коракоидов у их типовых экземпляров сохранились не полностью. Диагностическая значимость «трапецевидного зубца над акромиальным отростком» лопатки у *Y. mittai* (Ефимов, 1999а, с. 96) была поставлена под сомнение М. Майшем и А. Матцке (Maisch, Matzke, 2000). Автор данной работы согласен с тем, что необходим более полный материал, чтобы утверждать, что данный вырост не является паталогическим. С имеющимся

единственным экземпляром, представленным неполными коракоидами с лопаткой (табл. XXXVII, фиг. 1–3), *Y. mittai* лучше рассматривать как неопределенного представителя *Nannopterygius*, более похожего на *N. saveljeviensis*. Важно отметить, что в типовой серии *Y. kabanovi* есть экземпляры, у которых отсутствует сочленение акромиального отростка лопатки и антеромедиального отростка коракоида (УПМ ЕП-II-14 (881) и УПМ ЕП-II-17 (864)). Это не было упомянуто в первоначальном описании (Ефимов, 1999а). Как справедливо отметили Майш и Матцке (Maisch, Matzke, 2000), данное состояние, вероятнее всего, связано с онтогенетической изменчивостью, и указывает на зрелость особи. Действительно, все экземпляры с дополнительным передним сочленением лопатки и коракоида имеют более крупные размеры, чем те, у которых этого сочленения нет. Кроме того, подобная изменчивость в сочленении коракоида и лопатки, связанная со зрелостью, известна, например, для *Stenopterygius* (Johnson, 1979). Очертания межкоракоидной фасетки у экземпляров *Y. kabanovi* очень похожи на очертания всех экземпляров из типовой серии *Y. yasykovi*, кроме голотипа данного вида, и имеют своеобразный контур с выпуклым дорсальным краем и вентральным краем с одним выступом в передней части, ограниченным выпуклостью сзади от него и вогнутостью спереди от него (см. табл. XXXII, фиг. 2в, 4г). Еще одно сходство между коракоидами всех этих экземпляров связано с их сильно суженными задними концами (см. табл. XXXII, фиг. 2а, 3).

Вид *Y. sumini*, по мнению Ефимова, отличается от других видов «тонким коракоидом с трапецевидным срединным килем, имеющим костяной замок в виде выступа и впадины на медиальных фасетках коракоидов» (Ефимов, 1999а, с. 97). Хотя значение этого состояния подвергалось сомнению предыдущими авторами (Maisch, Matzke, 2000; Storrs et al., 2000), трапецевидную форму межкоракоидной фасетки с двумя вентральными выступами можно рассматривать как валидный диагностический признак. Однако данное состояние наблюдается не только у голотипа *Y. sumini*, но и у голотипеа *Y. yasykovi* (однако отсутствует у всех остальных экземпляров из типовой серии данного вида). Кроме того, между голотипами *Y. yasykovi* и *Y. sumini* есть дополнительные сходства, не отмеченные Ефимовым: отсутствие задней вырезки теменных костей; относительно небольшая фасетка лопатки для коракоида, которая лишь немного больше по размерам, чем гленоидная фасетка лопатки; соответственно, небольшая фасетка коракоида для лопатки; задняя часть коракоида шире, чем у экземпляров из типовой серии *Y. yasykovi* и *Y. kabanovi*; дорсальная ветвь лопатки более изогнута и менее расширена дистально, чем у других известных экземпляров, отнесенных Ефимовым к роду *Yasykovia*; дельтопекторальный гребень и антеродистальная фасетка плечевой кости менее выражены, чем у других экземпляров, отнесенных Ефимовым к роду *Yasykovia*. В связи с этим, вид *Y. sumini* следует

рассматривать как младший субъективный синоним *Y. yasykovi*, а из типовой серии *Y. yasykovi* к этому виду принадлежит только голотип. Остальные экземпляры *Y. yasykovi* больше похожи на экземпляры из типовой серии *Y. kabanovi*. Таким образом, экземпляры, описанные Ефимовым (1999а) в составе рода *Yasykovia*, включают два морфотипа, которые в данной работе интерпретируются как два вида: один вид представлен голотипами *Y. yasykovi* и *Y. sumini*, а другой – типовой серией *Y. kabanovi* и экземплярами из типовой серии *Y. yasykovi* (кроме голотипа). Дальнейшее рассмотрение их таксономического статуса требует сравнения с родом *Paraophthalmosaurus*.

Род *Paraophthalmosaurus* с единственным видом *P. saveljeviensis* был описан Архангельским в 1997 г. по передней части скелета из средневожского подъяруса Саратовской области (Архангельский, 1997). Первоначально Архангельский отнес данный таксон к подсемейству *Ophthalmosaurinae* и сравнил с *Ophthalmosaurus* и «*Baptanodon*», но не стал сравнивать с другими родами, включая *Nannopterygius*. Сходство с *Ophthalmosaurus* было отражено в родовом названии (Архангельский, 1997). Годом позже Архангельский (1998а) исправил диагноз и пересмотрел систематическое положение рода, поместив его в семейство *Stenopterygiidae*. Он кратко сравнил *Paraphthalmosaurus* со *Stenopterygius* и описал второй вид, *P. saratoviensis*. В качестве отличительных признаков *P. saratoviensis*, Архангельский (1998а, с. 88–89) предложил следующее: «...отличается несколько меньшей массивностью плеч, косо вперед направленным дорсальным их гребнем, менее развитым дельтопекторальным гребнем, более крупной и сильно скошенной фасеткой для базального элемента первого пальца, меньшими относительными размерами бедра». Стоппс с соавторами (Storrs et al., 2000) впоследствии высказали мнение, что голотип *P. saratoviensis* представлен недиагностичным материалом. По мнению автора данной работы, голотип «*P. saratoviensis*» (см. табл. XXXVII, фиг. 4–10) принадлежит молодой особи, поэтому различия, предложенные Архангельским (1998а), могут быть связаны с возрастной изменчивостью, однако длина плечевой кости голотипа соответствует длинам плечевых костей других экземпляров *Nannopterygius* (см. Приложение 4, Табл. 7). Учитывая, что это стратиграфически самый древний экземпляр в европейской части России, он может принадлежать к отдельному валидному виду. Однако в отсутствие более полных экземпляров из типового стратиграфического уровня, автор данной работы предлагает рассматривать голотип *P. saratoviensis* (ПКМ 2836) как *Nannopterygius* sp. indet. cf. *N. saveljeviensis*.

Голотип *P. saveljeviensis* (СГУ 104а-23) имеет ярко выраженную заднюю вырезку теменной кости (табл. XXX, фиг. 2б); его коракоид характеризуется суженным задним концом и сильно развитым антеромедиальным отростком с предполагаемой фасеткой для

лопатки (табл. XXX, фиг. 1). Коракоид частично покрыт матриксом и межключицей, поэтому нет доказательств его косо́й ориентации при сочленении, с расходящимися задними концами, как интерпретировал Архангельский (1997). Постероventральный выступ межкоракоидной фасетки, характерный для голотипов *Y. yasykovi* и *Y. sumini*, у данного экземпляра отсутствует. Плечевые кости СГУ 104a-23 имеют хорошо развитые пластинчатые дельтопекторальные гребни. Все перечисленные признаки встречаются также у экземпляров из типовых серий *Y. kabanovi* и *Y. yasykovi* (но не у голотипа данного вида). Таким образом. В данной работе предлагается новый гиподигм *P. saveljeviensis*, включающий его голотип (СГУ 104a-23), типовые серии *Y. kabanovi* и *Y. yasykovi* (без голотипа последнего).

Авторы родов *Paraophthalmosaurus*, и *Yasykovia* никогда не сравнивали их с *Nannopterygius*. Однако между этими тремя таксонами существует лишь несколько незначительных различий: некоторые различия в морфологии теменных костей; различия в очертаниях межкоракоидной фасетки и заднего конца коракоида; в соотношении фасеток проксимального конца лопатки; в степени выраженности фасетки плечевой кости для преаксиального дополнительного элемента эпиподия; в относительной выраженности дельтопекторального гребня плечевой кости и в форме промежуточной кости и ее сочленения с лучевой и локтевой костями (см. рубрики «диагноз» и «сравнение» у описанных ниже видов). Эти особенности можно считать достаточными для диагностики видов, но едва ли в качестве различий родового уровня, поэтому все эти таксоны в данной работе рассматриваются в составе рода *Nannopterygius*. Таким образом, по мнению автора данной работы, в Европейской России присутствует два вида *Nannopterygius*: *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*.

Распространение. Верхний отдел юрской системы – низы нижнего отдела меловой системы, кимериджский, волжский и берриасский ярусы; Англия, европейская часть России, арктические острова (Шпицберген и Земля Франца-Иосифа).

***Nannopterygius enthekiodon* (Hulke, 1871)**

(Табл. XXII–XXVIII)

Ichthyosaurus enthekiodon: Hulke, 1871, p. 440, pl. 17; Lydekker, 1889, p. 32, fig. 16;

Nannopterygius entheciodon [sic.]: von Huene, 1922, p. 91, 98, pl. 12, fig. 2;

Nannopterygius euthecodon [sic.]: von Huene, 1923, p. 467.

Nannopterygius enthekiodon: Delair, 1960, p. 74; McGowan, 1976, p. 671; [Kirton, 1983, p. 122–128, fig. 39, pl. 5.]; Motani, 1999b, p. 484; Maisch, Matzke, 2000, p. 81; McGowan, Motani,

2003, p. 109, fig. 91; Maisch, 2010, p. 167; Moon, Kirton, 2018, p. 110, pl. 39, figs 1–5; text-figs 43, 44; Zverkov, Jacobs, 2021, p. 235, figs. 3–8.

Nannopterygius enthekiodon [sic.]: Bardet, 1992, p. 654.

Голотип. Музей естествознания (Лондон, Англия) NHMUK PV 46497, практически полный скелет в матриксе; Англия, графство Дорсет, бухта Киммеридж; верхняя юра, киммериджский ярус, верхний подъярус, свита киммериджских глин; Hulke, 1871, p. 440, pl. 17.

Диагноз. *Nannopterygius enthekiodon* обладает следующими уникальными признаками: постеролатеральный отросток теменной кости с хорошо выраженным постеродорсальным гребнем с зубчатым краем; фасетка лопатки для коракоида обширная и закругленная спереди, одинаковая по толщине на большей части своей длины, резко закругляясь спереди; сужающаяся в передней части фасетка для лучевой кости, вплоть до заостренной, нечетко отграниченная от фасетки преаксиального дополнительного элемента эпиподия, которая может отсутствовать; контакт преаксиального дополнительного элемента эпиподия с плечевой костью не развит (вариабельный признак).

Описание.

Предчелюстная кость частично сохранилась у голотипа (табл. XXIII, фиг. 1). Она представляет собой удлинённый и очень тонкий элемент, с продольной бороздкой на большей части боковой поверхности.

Носовая кость (табл. XXIII, фиг. 1; табл. XXV, фиг. 4) по морфологии аналогична таковой *Ophthalmosaurus icenicus*. Продольный гребень, окаймляющий дорсальную депрессию хорошо выражен (табл. XXV, фиг. 4). На верхнем крае наружной ноздри присутствует нисходящий ноздревой отросток; постеродорсально над ним расположен латеральный выступ (табл. XXV, фиг. 4б, lw).

Слезная кость (табл. XXIII, фиг. 1) сходна по строению с таковыми *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius* (Moon, Kirton, 2016). При виде сбоку она имеет L-образную форму и участвует в формировании заднего края наружной ноздри, образуя обширную и неглубокую выемку. Постероventральный отросток слезной кости удлинённый; он налегает на дорсальную поверхность скуловой кости и образует антеровентральный край орбиты (табл. XXIII, фиг. 1). Латерально, по краю орбиты, слезная кость формирует высокий гребень – часть околоорбитального гребня, который продолжается вокруг орбиты на других элементах.

Предлобная кость образует антеродорсальный край орбиты. Антеровентрально данный элемент участвовал в формировании заднего края наружной ноздри (табл. XXIII, фиг. 1). Однако сохранность данного элемента у голотипа не слишком хорошая для дальнейших наблюдений и уверенных интерпретаций, у у других экземпляров данного вида этот элемент не сохранился.

Теменные кости характеризуются умеренно удлинённым медиальным симфизом (табл. XXV, фиг. 1б); он не такой длинный, как у *Ophthalmosaurus icenicus* (Moon, Kirton, 2016), и не такой короткий, как у *Arthropterygius*. Дорсальная поверхность теменной кости лишена сагиттального возвышения и слегка вогнута посередине при виде сбоку (табл. XXV, фиг. 1г). Постеролатеральный отросток для надвисочной кости довольно узкий. Постеродорсальная поверхность отростка несет гребень, который имеет неровный, зубчатый край и ограничивает фасетку для надвисочной кости спереди (табл. XXV, фиг. 4б, г, д). Передний край теменной кости несет две четко разграниченные фасетки – для лобной и заднелобной костей (табл. XXV, фиг. 1б). Фасетка для лобной кости обращена антеромедиально и достигает медиального симфиза, поэтому маловероятно, что теменные кости участвовали в формировании заднего края теменного отверстия. Депрессия, вмещавшая полушарие переднего отдела головного мозга, образует обширное чашевидное углубление в передней половине вентральной поверхности теменной кости (табл. XXV, фиг. 1а, в); сзади от него находится депрессия зрительного бугра, которая имеет округлые очертания (табл. XXV, фиг. 1в).

Надвисочная кость образует постеродорсальную часть крыши черепа. При виде сверху она сочленяется с теменной костью своей постеромедиальной ветвью и с заднелобной костью антеромедиальной ветвью; при виде сбоку она сочленяется с заднелобной костью спереди, а также с чешуйчатой и заглазничной костями по вентральному краю. Обширная фасетка для чешуйчатой кости выражена у экз. MJML K 1776 (табл. XXIV, фиг. 3б). По своему строению надвисочная кость сходна с таковой *Ophthalmosaurus icenicus* (см. Moon, Kirton, 2016). У надвисочной кости экз. MJML K 1776 сохранилась длинная медиальная пластинка вентральной ветви (табл. XXIV, фиг. 3). Возможно, что при сочленении эта ветвь контактировала со стремечком, как у *Ophthalmosaurus icenicus* (см. Moon, Kirton, 2016).

Чешуйчатая кость (табл. XXIII, фиг. 1) заметно крупнее по сравнению с другими офтальмосауридами и больше всего похожа на таковую у раннеюрского рода *Stenopterygius* (см. McGowan, Motani, 2003). Это тонкий пластинчатый элемент треугольной формы.

Заглазничная кость при виде сбоку имеет серповидную форму (табл. XXIII, фиг. 1б); она формирует большую часть заднего края орбиты. Сохранность этого элемента у голотипа слишком плохая для более детального описания.

Скуловая кость представляет собой изящный J-образный элемент с тонким медиолатерально сжатым задним отростком и очень тонкой подглазничной перемычкой.

Крыловидные кости почти полностью сохранились у экз. MJML K 1776 (табл. XXIV, фиг. 4). Боковой край передней ветви, которая контактировала с небной костью, почти прямой без признаков задненёбного отростка (табл. XXIV, фиг. 4). Задняя ветвь крыловидной кости, сочленявшаяся с квадратной костью грацильная; ее медиальные выросты удлиненные и сочленяются медиально (табл. XXIV, фиг. 4). Вероятно, этот контакт был и при жизни, и постеромедиальные отростки крыловидных костей перекрывали вентральную сторону базисфеноида, однако этот контакт может быть и тафономическим артефактом. Впадина для базиптеригоидного отростка базисфеноида представляет собой небольшую ямку, что указывает на слабое развитие базиптеригоидных отростков базисфеноида. Дорсальный и латеральный фланги задней ветви крыловидной кости короткие и слабо развитые, образуя вогнутую боковую поверхность для сочленения с квадратной костью (табл. XXIV, фиг. 4).

Квадратная кость известна по фрагменту у экз. OUMNH 10574 (табл. XXV, фиг. 2). Она имеет изящный суставной мыщелок с почти равными по размеру бугорками: бугорок для сочленованной кости немного более смещен вентрально, чем бугорок для надугловой кости (табл. XXV, фиг. 2а). Фасетка стремечка овальная, удлиненная дорсовентрально (табл. XXV, фиг. 2б). Антеромедиальный выступ выражен умеренно хорошо, в отличие от *Arthropterygius chrisorum*.

Основная затылочная кость сохранилась у экз. MJML K 1776 и экз. OUMNH 10574. Затылочный мыщелок имеет овальные очертания, что может быть связано с деформацией при уплотнении осадка (табл. XXIV, фиг. 2а; табл. XXV, фиг. 6в). Вертикальная ямка от хорды расположена близко к верхнему краю мыщелка, прямо под дном спинномозгового канала (табл. XXV, фиг. 6в). Мыщелок слегка обособлен по периферии из-за вогнутой замыщелковой области. Замыщелковая область сокращена, но просматривается сзади как латерально, так и вентрально, хоть и в меньшей степени (табл. XXV, фиг. 6в); вентральная вырезка отсутствует. Периферическая канавка замыщелковой области вентрально разделена широким гребнем у экз. OUMNH 10574 (табл. XXV, фиг. 6б), однако у экз. MJML K 1776 она непрерывная (табл. XXIV, фиг. 2а). Передний край замыщелковой области S-образно изогнут при виде сбоку (табл. XXV, фиг. 6г). Фасетки для заднеушной кости и для стремечка имеют близкие к овальным очертания и занимают примерно одинаковую высоту

при виде сбоку. На дорсальной поверхности расположены овальные фасетки боковых затылочных костей. Задние края фасеток боковых затылочных костей закруглены. Медиально фасетки разделены широким дном спинномозгового канала, которое спереди разделено на две лопасти (табл. XXIV, фиг. 2б; табл. XXV, фиг. 6а).

Парные подъязычные кости частично видны на голотипе, и один элемент можно наблюдать на экз. MJML K 1776. Эти элементы представляют собой короткие и сильно изогнутые стержневидные структуры с расширенным и медиолатерально сжатыми передними концами (табл. XXIII).

Нижняя челюсть практически полная, но частично мацерирована в голотипе. Поэтому ранее сообщавшаяся длина нижней челюсти в 60 см (например, Moon, Kirton, 2016), вероятно, несколько завышена. Дополнительные наблюдения морфологии надугловых и сочленовных костей сделаны по экз. MJML K 1776 и OUMNH J 10574.

Зубная кость очень тонкая (табл. XXIII, фиг. 1б). Пластинчатая кость в передней части характерно разветвляется на две ветви, при этом дорсальная и вентральная ветви почти равны по длине и очень тонкие (табл. XXIII, фиг. 1б). Угловая кость расширена в постеролатеральной части и в сочленении должна была перекрывать значительную часть латеральной поверхности заднего конца надугловой кости снаружи (табл. XXIII, фиг. 1б, 2б).

Надугловые кости в целом похожи на таковые *Ophthalmosaurus icenicus* (см. Moon, Kirton, 2016), но более изящные и сильно сжатые медиолатерально, напоминая надугловые части молодых особей *O. icenicus* (личные наблюдения автора в NHMUK, апрель 2019 г.). Среди основных отличий от *O. icenicus* – выраженная кривизна задней части надугловой части (что необычно для офтальмосавриды, но встречается у некоторых базальных туннозавров, например, у *Hauffiopteryx* и некоторых экземпляров *Ichthyosaurus*; McGowan, 1973; Marek et al., 2015); и заметно лучше выраженный и более горизонтально ориентированный предгленоидный отросток, который обычно интерпретируют как место прикрепления *M. adductor mandibulae externus* (например, McGowan, 1973; Moon, Kirton, 2016).

Сочленовная кость представляет собой небольшой элемент с седловидной медиальной поверхностью и уплощенной латеральной поверхностью. Длина элемента превышает его высоту с соотношением H/L = 0.70–0.78. Задний край кости выпуклый, дорсальный и вентральный края почти параллельные (табл. XXIV, фиг. 1; табл. XXV, фиг. 3). В дорсальной половине медиальной поверхности расположена небольшая костяная шишка, по-видимому служившая местом прикрепления челюстной мускулатуры. Передняя

поверхность, формировавшая нижнечелюстной сустав, вогнутая и имеет линзовидные очертания (табл. XXV, фиг. 3а).

Зубы. При дистанционном изучении рассмотреть зубы голотипа не удалось, а в дополнительных экземплярах они не сохранились, за исключением одного неполного зуба у экз. MJML K 1776, от которого сохранился характерно расширенный корень. Однако Халк (Hulke, 1871) отмечал, что зубы голотипа идентичными зубам экземпляра, описанного им как «*Enthekiodon*» (табл. XXIX, фиг. 1–3). Таким образом, зубы данного вида должны быть очень маленькими (не более 13 мм в высоту, включая корень), с тонкими и плохо орнаментированными коронками и заметно луковицеобразно расширенными корнями: ширина корня почти вдвое превышает максимальный диаметр коронки.

Позвоночный столб и ребра.

У голотипа сохранилось 66 позвонков, предположительно 45 из которых являются предкрестцовыми, как было первоначально указано Халком: сорок пятый позвонок является первым, в котором диапофиз и парапофиз сливаются, тогда как Киртон указывала наличие 42 предкрестцовых позвонков в голотипе (Kirton, 1983; Moon, Kirton, 2018). За 45-м позвонком расположено еще как минимум 6 позвонков переходной области, которые несут сросшиеся реберные фасетки в форме 8 (табл. XXII).

Изолированные тела предкрестцовых позвонков сохранились у экз. MJML K 1776 и OUMNH J. 10574. По строению они не отличаются от таковых других представителей семейства, отличаясь лишь заметно меньшими размерами. Большинство передних тел позвонков сужаются вентрально, а более каудально расположенные имеют округлые сочленовные поверхности. Комплекс атланта-аксиса несет хорошо выраженный латеральный шов между двумя элементами.

Туловищные ребра длинные: самое длинное ребро голотипа имеет около 60 см в длину при измерении по прямой от проксимального до дистального конца; таким образом, оно равно по длине черепу и составляет около 20% от общей длины животного. Проксимальные поперечные сечения ребер имеют характерную 8-образную форму с продольными бороздками, протягивающимися по передней и задней сторонам, и оканчивающимися примерно посередине длины ребра. На дистальном конце ребро становится круглым в поперечном сечении.

Пояс передних конечностей.

Элементы пояса передних конечностей голотипа были достаточно подробно охарактеризованы в работе Муна и Киртон (Moon, Kirton, 2018), однако далеко не все интерпретации данных авторов, были подтверждены новыми наблюдениями. В первую очередь это касается медиального контакта коракоидов, который присутствует только в

передней половине медиального края элементов (табл. XXVI, фиг. 1), а не по всей их длине, как предполагали Мун и Киртон (Moon, Kirton, 2018). Задние части коракоидов расходятся, а их задние края закруглены (табл. XXIII; табл. XXVI, фиг. 1б, 8). Антеролатерально обращенная фасетка лопатки пропорционально крупная, лишь немного короче, чем гленоидная фасетка и четко отделена от нее, образуя с ней угол с.около 120° . Поверхность гленоидного сустава вогнутая и обращена постеролатерально. Межкоракоидная фасетка доступна для наблюдений у экз. MJML K 1776: она имеет простой линзовидный контур с вентральным краем более выпуклым, чем дорсальный край.

Левая лопатка голотипа полностью сохранилась и видна в вентролатеральной проекции; от правой лопатки видна только ее проксимальная часть, находящаяся в сочленении с коракоидом (табл. XXIII). Левая лопатка голотипа демонстрирует настолько своеобразную морфологию среди офтальмосаврид, что несколько изолированных лопаток из кимериджских глин Англии, характеризующихся сопоставимыми размерами и идентичным строением, могут быть отнесены к данному виду; они используются ниже для дополнения описания. Лопатка отличается своей обширной и вогнутой коракоидной фасеткой, широкой и округлой спереди, и небольшой по сравнению с ней фасеткой гленоида, а также обширной вырезкой, сформированной завершенным окостенением, между фасеткой коракоида и акромиальным отростком (табл. XXVI, фиг. 1–7). Акромиальный отросток хорошо выражен и простирается вперед, изгибаясь вентрально для сочленения с ключицей (табл. XXVI, фиг. 1–7). Другой характерной особенностью лопатки является ее медиолатерально уплощенная и расширенная на дистальном конце осевая часть (дорсальная ветвь). Последнее состояние аналогично таковому у *Ophthalmosaurus icenicus*, хотя у большинства упомянутых экземпляров *O. icenicus* дистальный конец лопатки заметно менее расширен в переднезаднем направлении, тогда как у *N. enthekiodon* типичным состоянием является сильное дистальное расширение (табл. XXVI, фиг. 2, 3, 4, 5, 7).

Ключица похожа по форме на ключицы *Arthropterygius*. Данный элемент имеет дорсовентрально высокую переднюю стенку, с отношением высоты к медиолатеральной длине 0,26 (по экз. MJML K 1776). Однако, в отличие от *Arthropterygius*, ключицы не столь утолщенные в переднезаднем направлении, а довольно тонкие.

Передняя конечность.

Неполная левая передняя конечность голотипа видна в дорсальной проекции, в то время как левая плечевая кость этого экземпляра экспонирована вентрально, и демонстрирует хорошо развитый дельтопекторальный гребень (табл. XXVI, фиг. 1; табл. XXVII, фиг. 1). Плечевая кость коренастая, с проксимальным и дистальным концами

примерно одинаковой ширины и крепким, довольно широким диафизом. Дорсальный гребень развит слабо и, отходя от заднего края проксимального конца, направлен косо вперед (табл. XXVII, фиг. 1б, в). Плечевая кость слегка сплюснута по заднему краю (табл. XXVII, фиг. 1в). Возможно различить две дистальных фасетки: отклоненную назад фасетку для локтевой кости, и обращенную антеродистально фасетку для лучевой кости. Фасетка лучевой кости немного длиннее в переднезаднем направлении, чем фасетка локтевой кости. Наличие дополнительной фасетки от фасетки лучевой кости возможно, однако неоднозначно. Плечевые кости дополнительных экземпляров позволяют сделать дополнительные наблюдения. Все они имеют слабо развитый дорсальный гребень и довольно плохо выраженный, но заметно угловатый в проксимальной проекции, дельтопекторальный гребень, однако у экз. OUMNH J. 10346, MJML K 2010 и СОИКМ вр.0330.1.08 дельтопекторальный гребень выражен заметно лучше, чем дорсальный гребень (табл. XXVII). Дистальные фасетки имеют одинаковую дорсовентральную толщину и сходные очертания, хотя фасетка лучевой кости заметно сужается в передней части, тогда как фасетка локтевой кости более округлая сзади (табл. XXVII, фиг. 3г, 4г). Судя по экз. MJML K 1776 и OUMNH J 10346, контакта плечевой кости и преаксиального дополнительного элемента эпиподия не было (табл. XXVII, фиг. 4, б). Однако перед дистальной фасеткой для лучевой кости имеется небольшая свободная поверхность, плохо отграниченная от нее. Эту поверхность можно интерпретировать либо как часть фасетки лучевой кости, либо как рудиментарную фасетку преаксиального дополнительного элемента эпиподия. У экз. MJML K 2010 и СОИКМ вр.0330.1.08, наблюдается разграничение поверхностей фасетки лучевой кости и передней дополнительной фасетки.

Локтевая кость характеризуется заостренным и вогнутым задним краем (табл. XXVII, фиг. 1в, 2, 4а, 5, б), что является синапоморфией офтальмосавриды. Элемент имеет приблизительно пятиугольные очертания в дорсальной проекции и несет три дистальных фасетки: для промежуточной кости антеродистально, для ульнарной дистально и для гороховидной кости постеродистально. Проксимальная суставная поверхность слабо выпуклая. Лучевая кость длиннее в переднезаднем направлении, но короче проксимодистально, чем локтевая кость. Данный элемент обладает трапецевидными очертаниями в дорсальной проекции с самой широкой поверхностью для сочленения с плечевой костью (табл. XXVII, фиг. 1а, 2, 4а, б). Дистально лучевая кость сочленяется с преаксиальным дополнительным элементом, радиале и промежуточной костью. Медиальное сочленение с локтевой костью у голотипа, вероятно, было развито слабо; оно довольно короткое у экз. MJML K 2010 и MJML K 1776 и почти отсутствует у экз. OUMNH J. 10346 (табл. XXVII, фиг. 1б, 2, 4а, б). Передний край лучевой кости не окостеневший; у

некоторых экземпляров на нем присутствует небольшая свободная поверхность (?фасетка), которая отделяет фасетку преаксиального дополнительного элемента эпиподия от плечевой кости проксимально (табл. XXVII, фиг. 1а, 2, 4а, 6). Преаксиальный дополнительный элемент эпиподия, сохранившийся у экз. MJML K 1776 и MJML K 2010, имеет полукруглые очертания с прямым передним краем не вовлеченным в перихондральное окостенение (табл. XXVII, фиг. 2, 6).

Промежуточная кость вклинивается между локтевой и лучевой костями и почти достигает плечевой кости (табл. XXVII, фиг. 4а). Элемент имеет неправильно гексагональную форму при виде сверху и несет шесть фасеток для следующих элементов (перечислены по порядку против часовой стрелки для правой конечности в дорсальной проекции): для локтевой кости, ульнаре, третьей дистальной карпалии, второй дистальной карпалии, радиале и лучевой кости.

Задняя конечность.

Основываясь на фотографиях, Зверьков и Ефимов (Zverkov, Efimov, 2019) предположили, что бедренная кость у экз. NHMUK PV 46497а может находиться в сочленении с тремя эпиподиальными элементами. Личное изучение экземпляра (декабрь 2018 г.) позволило подтвердить интерпретации предыдущих исследователей (Lydekker, 1889; Kirton, 1983; Moon, Kirton, 2018): только два элемента сочленены с бедренной костью, однако впереди большеберцовой кости имеется свободная поверхность дистального конца бедренной кости, которая может служить фасеткой для преаксиального дополнительного элемента (табл. XXVIII, фиг. 1). Подробное описание морфологии задней конечности экз. NHMUK PV 46497а может быть найдено в работе Муна и Киртон (Moon, Kirton, 2018). Следует отметить, что у малоберцовой кости экз. NHMUK PV 46497а отсутствует заднее перихондральное окостенение, которое присутствует у малоберцовой кости голотипа (табл. XXVIII, фиг. 2); подобные варианты изменчивости встречаются у экземпляров *Ophthalmosaurus icenicus* из оксфордских глин Англии (личн. набл. автора в NHMUK, апрель 2019 г.).

Размеры. Приложение 4, Табл. 7, 11; работа Дж. Халка (Hulke, 1871).

Сравнение. Отличается от других видов рода следующей комбинацией признаков: нисходящий ноздревой вырост носовой кости выражен, но не столбчатый (удлинённый крючковидный у *N. saveljeviensis*); умеренно длинный медиальный контакт теменных костей (укорочен у *N. saveljeviensis*); отсутствие задней медиальной вырезки теменных костей (имеется в редуцированной форме у *N. yasykovi*, обширная у *N. saveljeviensis*); постеролатеральный отросток теменной кости не такой тонкий, как у , как у *N. yasykovi* и

N. saveljeviensis; лопатка с обширной коракоидной фасеткой, равномерно широкой по всей длине и закругленной спереди (рис. 16; коракоидная фасетка имеет треугольную форму, заметно уменьшаясь в ширине спереди у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*); передняя вырезка лопатки полностью окостеневшая как у других видов, кроме *N. etchesi* (рис. 16); коракоиды с лопатообразными задними частями не такими широкими, как у *N. borealis*, но и не сильно суженными как у *N. saveljeviensis* (рис. 16); межкоракоидная фасетка линзовидная в очертаниях, как у *N. borealis* и *N. etchesi* (своеобразные сложные очертания у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*, см. диагнозы этих видов); отсутствие контакта преаксиального дополнительного элемента эпиподия и плечевой кости (присутствует у всех других видов; рис. 16); редуцированный дорсальный гребень и относительно слабо развитый дельтопекторальный гребень (дорсальный гребень развит заметно лучше у других видов рода; дельтопекторальный гребень большой и пластинчатый у *N. saveljeviensis*; рис. 16); дистальные фасетки для лучевой и локтевой костей равной толщины как у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi* (рис. 16; фасетка для локтевой кости заметно толще фасетки лучевой кости у *N. borealis*; фасетка для локтевой кости заметно тоньше фасетки лучевой кости у *N. etchesi*); лучевая кость трапециевидной формы в дорсальной проекции (как у *N. borealis*; пентагональная у *N. etchesi*, *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*) и сопоставима по размеру с локтевой костью (заметно меньше локтевой кости у *N. borealis*); локтевая кость с вогнутым задним краем (как у других видов и в отличие от выпуклой у *N. borealis*); промежуточная кость глубоко вклинивается между лучевой и локтевой костями и у некоторых экземпляров почти достигает плечевой кости (аналогично *N. borealis*, но не *N. etchesi*, *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*); элементы конечностей округлые и расположенные свободно, как у *N. borealis* и *N. etchesi*, но не у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*; две четко разграниченные дистальные фасетки бедренной кости: преаксиальная добавочная фасетка может присутствовать, но не обособлена от большеберцовой фасетки (все три фасетки разграничены у *N. cf. saveljeviensis* ПКМ 2836).

Замечания. Основанием для отнесения к данному виду дополнительных экземпляров (за исключением изолированной задней конечности NHMUK PV 46497a) является прежде всего морфология элементов пояса передних конечностей и передних конечностей. Все экземпляры с сохранившимися лопатками, включая изолированные лопатки (CAMSM J 29421, J 29422 и OUMNH J 10360), имеют расширенную и закругленную спереди коракоидную фасетку, что рассматривается в данной работе как аутапоморфия *N. enthekiodon*. На передних конечностях MJML K 1776 и OUMNH J 10346 отсутствует контакт

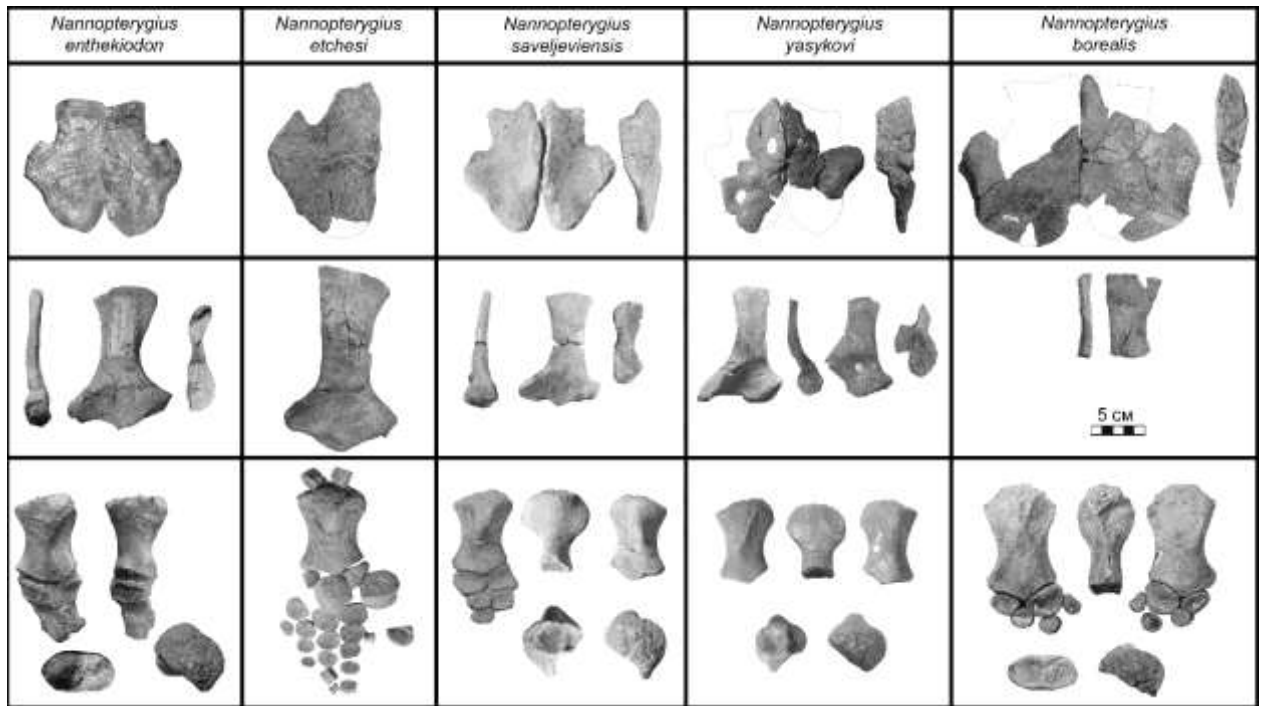


Рис. 16. Сравнение элементов пояса передних конечностей и передних конечностей видов рода *Nannoptygius*. Слева-направо: *Nannoptygius enthekiodon* (голотип, NHMUK PV 46497), *N. etchesi* (коракоид и лопатка экз. MJML K1174 и передняя конечность голотипа MJML K1885), *N. savejeviensis* (экз. УПМ ЕП-II-9(1000)), *N. yasykovi* (экз. УПМ II-11(3-M)), *N. borealis* (голотип, РМО 222.658). Сверху-вниз: коракоид, лопатка, передняя конечность.

преаксиального дополнительного элемента эпиподия и плечевой кости, как у голотипа, и в отличие от экземпляров, относящихся к другим видам рода, у которых контакт хорошо развит. Экземпляр MJML K 1776, предоставляет дополнительную информацию о морфологии черепных элементов *N. enthekiodon*; в частности, его теменная кость обладает умеренно тонким постеролатеральным отростком, несущим хорошо выраженный и несколько зазубренный дорсальный гребень (что рассматривается в качестве аутапоморфии вида), основная затылочная кость характеризуется расширенным спереди двулопастным дном спинномозгового канала и сочленовная кость с длиной, превышающей высоту (см. табл. XXIV). По мнению автора, это сочетание признаков позволяет надежно отнести к виду *N. enthekiodon* остатки черепа OUMNH J 10574/1-19 (табл. XXV), которые полностью соответствуют MJML K 1776 по всем этим перекрывающимся элементам.

Череп голотипа сохранился довольно плохо и частично мацерирован (табл. XXIII, фиг. 1). В его околоорбитальной области можно распознать заглазничную, надвисочную, чешуйчатую, слезную и скуловую кости, хотя их сохранность слишком плохая для подробного описания. Дополнительные данные по некоторым элементам доступны у экз. MJML K 1776 и OUMNH J 10574.

По меньшей мере пять элементов эпиподия и мезоподия сохранились в сочленении с правой плечевой костью голотипа: это лучевая и локтевая кости, ульнаре, промежуточная

кость и, предположительно, четвертая дистальная карпалия (табл. XXVII, фиг. 16). Семь эпиподиальных и мезоподиальных элементов находятся в сочленении с плечевой костью у экз. MJML K 1776 (табл. XXVII, фиг. 6), а ряд изолированных элементов передних конечностей, включая лучевую, локтевую и промежуточную кости, сохранились вместе с передними конечностями у экз. MJML K 2010 и OUMNH J. 10346.

Экз. СОИКМ вр.0330.1.08 из верхнего кимериджа Заводского обнажения Самарской области по размерам и форме плечевой кости неотличим от некоторых экземпляров, отнесенных к *N. enthekiodon* (экз. MJML K 2010). Он обладает умеренно хорошо выраженным дельтопекторальным гребнем, менее выраженным чем у других видов из Поволжья, более вытянутым в переднезаднем направлении проксимальным концом и сужающимися в передней части фасетками для лучевой кости и преаксиального дополнительного элемента, что не характерно для других видов рода, кроме типового. Это позволяет говорить о присутствии *N. enthekiodon* в Поволжье.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, верхнекимериджский – нижневолжский подъярусы; Англия, Европейская Россия (Поволжье).

Материал. Помимо голотипа, экз. NHMUK PV 46497a, неполная задняя конечность; экз. MJML K 1776, несколько блоков с костями черепа, позвонками, ребрами, костями пояса передних конечностей и конечностями; экз. MJML K 2010, лопатки, ключицы и передние конечности; экз. SAMSM J 29421 и J 29422, лопатки; экз. OUMNH J 10346, неполные правая и левая передние конечности; экз. OUMNH J 10360, правая лопатка; экз. OUMNH J 10574/1-19, кости затылочной части, крыши черепа и нижней челюсти; экз. СОИКМ вр.0330.1.08 правая плечевая кость. См. Приложение 2.

Nannopterygius sp. indet.

(Табл. XXIX)

Ophthalmosaurus; Delair, 1986, p. 133, fig. 9. [pars.]

Macropterygius sp. indet: Moon, Kirton, 2018, p. 117. [pars.]

Предварительное замечание. В данном разделе охарактеризованы материалы из кимериджских глин Англии, которые не имеют достаточного количества диагностических признаков для определения вида, но могут быть надежно отнесены к *Nannopterygius*, что частично расширяет знания об этом таксоне.

Описание. Несколько изолированных небольших основных затылочных костей из коллекции OUMNH похожи на таковые *N. enthekiodon*. Один образец, OUMNH J. 50333,

явно деформирован при уплотнении осадка, что привело к овальному очертанию затылочного мыщелка (табл. XXIX, фиг. 4), как и в случае описанных выше OUMNH J. 10574/19 и MJML K 1776. В экз. OUMNH J. 48756 и OUMNH J. 48757 мыщелок имеет почти равные высоту и ширину (табл. XXIX, фиг. 5, 6). Задняя ямка от хорды представляет собой вертикальный рубец, расположенный близко к дорсальному краю мыщелка у OUMNH J. 48756 и OUMNH J. 48757, и не выражена у OUMNH J. 50333 (вероятно, скрыта под наклейкой). Замыщелковая область уменьшена, вентральная вырезка отсутствует. Пояс кортикального окостенения замыщелковой области разделен вентральным гребнем у экз. OUMNH J. 48756 и OUMNH J. 48757 (табл. XXIX, фиг. 5б, 6б), а у экз. OUMNH J. 50333 непрерывный (табл. XXIX, фиг. 4б). Фасетки для заднеушной кости и стремечка при виде сбоку занимают примерно одинаковую высоту (табл. XXIX, фиг. 4г, 5г, 6г). Фасетки боковых затылочных костей обладают закругленными задними краями. Медиально эти фасетки разделены дном спинномозгового канала, которое спереди расширяется и разделяется на две лопасти (табл. XXIX, фиг. 4а, 5а, 6а). Передняя поверхность основной затылочной кости бугристая, образует медиальный выступ для сочленения с базисфеноидом. В средней части этой поверхности протягивается бороздка, несущая переднюю ямку от хорды в ее дорсальной половине, которая хорошо выражена у экз. OUMNH J. 48756.

Посткраниальный скелет. Экземпляр, описанный и изображенный Делэром (Delair, 1986), несомненно, относится к *Nannopterygius*. Рисунок коракоидов (Delair, 1986, fig. 9), хорошо согласуется по своим дорсальным/вентральным очертаниям с таковыми *N. enthekiodon*. Однако этого соответствия недостаточно для однозначного видового определения. К сожалению, место хранения данного экземпляра в настоящее время считается неустановленным (Naisch, Moon, 2020). В данной работе этот экземпляр рассматривается как *Nannopterygius* sp. indet.

Материал. Экземпляр описанный Делэром (Delair, 1986), место хранения неизвестно; экз. OUMNH J. 48756, OUMNH J. 48757 и OUMNH J. 50333 основные затылочные кости. См. Приложение 2.

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

(Табл. XXVI, фиг. 9, 10)

Thalassodraco etchesi: Jacobs, Martill, 2020, p. 7, figs 4, 5, 7–17.

Голотип. Музей юрской морской жизни, коллекция Этчеса (Киммеридж, Дорсет, Англия) MJML K1885, сочлененная передняя часть скелета, включая почти полный череп, пояс передних конечностей, переднюю конечность, позвонки и ребра, и разрозненные кости задней части скелета (MJML K1896), включающие ишиопубис и разрозненные позвонки и ребра; Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж; верхняя юра, волжский ярус, нижний подъярус, зона *Pectinatites pectinatus*; свита киммериджских глин, слой «белого камня» K46; Jacobs, Martill, 2020, p. 7, figs 4, 5, 7–17.

Диагноз. *N. etchesi* может быть диагностирован по следующим признакам: наличие крупного шишковидного бугра на постеродорсальном крае надвисочной кости, лопатка проксимодистально удлиненная, заметно превышающая по длине переднезаднюю длину коракоида; вырезка проксимального края лопатки не окостеневшая; слабо развитый округлый дельтопекторальный гребень плечевой кости; перепад в толщине между дистальными фасетками для лучевой и локтевой костей (фасетка лучевой кости заметно тоще).

Описание. См. работу М. Джейкобс и Д. Мартилла (Jacobs, Martill, 2020), а также раздел «замечания» ниже, по поводу некоторых интерпретаций, предложенных этими авторами. Размеры приведены в этой же работе.

Сравнение. Отличается от других видов рода следующей комбинацией признаков: ноздревой вырост носовой кости развит слабо, как у типового вида (удлиненный крючковидный у *N. saveljeviensis*); умеренно длинный медиальный симфиз теменных костей (укорочен у *N. saveljeviensis*); отсутствие задней медиальной вырезки теменных костей как у типового вида (имеется в редуцированной форме у *N. yasykovi*, обширная у *N. saveljeviensis*); постеролатеральный отросток теменной кости умеренно утонченный как у типового вида, не такой тонкий, как у *N. yasykovi* и *N. saveljeviensis*; лопатка с обширной коракоидной фасеткой, как у типового вида, но с передним краем более суженным спереди, больше напоминающим таковой *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*; передняя вырезка лопатки не полностью окостеневшая в отличие от других видов; коракоиды с лопатообразными задними частями (не такие широкие, как у *N. borealis*; сильно суженные у *N. saveljeviensis*); межкоракоидная фасетка линзовидная в очертаниях, как у типового вида и *N. borealis* (своеобразные сложные очертания у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*, см. диагнозы этих видов); в отличие от типового вида присутствует контакт преаксиального дополнительного элемента эпиподия и плечевой кости; очень слабо развитый округлый дельтопекторальный гребень (развит заметно лучше у всех остальных видов рода); дистальная фасетка для

локтевой кости заметно тоньше фасетки лучевой кости (равной толщины у типового вида, *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*; фасетка для локтевой кости заметно толще фасетки лучевой кости у *N. borealis*); лучевая кость пентагональная в дорсальной проекции (как у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*; трапециевидной формы у типового вида и *N. borealis*) и сопоставима по размеру с локтевой костью (заметно меньше локтевой кости у *N. borealis*); локтевая кость с вогнутым задним краем (как у других видов и в отличие от выпуклой у *N. borealis*); промежуточная кость не так глубоко вклинивается между лучевой и локтевой костями, как у типового вида и *N. borealis*; дистальные элементы конечностей округлые и расположенные свободно, как у типового вида и *N. borealis* (отличаются от плотно прилегающих полигональных элементов в конечностях *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*); ишиопубис пластинчатый с не полностью сросшимися медиально концами элементов и обширным запирательным отверстием, отличается от стержневидного ишиопубиса с узким запирательным отверстием у *N. saveljeviensis* (NB, для других видов данный элемент не известен).

Замечания. Данный вид был описан Джейкобс и Мартилом в комбинации с новым родовым названием *Thalassodrac* (Jacobs, Martill, 2020), однако по результатам филогенетического анализа, представленным в работе данных авторов, этот таксон находится внутри клады, сформированной видами рода *Nannopterygius* (Jacobs, Martill, 2020, fig. 18). В связи с этим выделение нового рода автор данной работы считает излишним. Действительно, большинство видов формирующих данную кладу, были изначально описаны под своими родовыми названиями, и если быть последовательными, то стоит, в таком случае, использовать также родовые названия *Paraophthalmosaurus* и *Yasykovia*, а также предложить новое родовое название для вида *N. borealis*. Однако при такой интерпретации отличия между этими монотипичными родами будет минимальным.

Описания и иллюстрации в работе Джейкобс и Мартилла (Jacobs, Martill, 2020) весьма точные и подробные, однако есть один важный момент, который данные авторы не обсуждают: ориентировка коракоидов нового вида. У голотипа *N. etchesi* правый коракоид экспонируется из осадка вентральной стороной и частично перекрыт другими элементами, тогда как левый коракоид по большей части реконструирован. В связи с этим, интерпретация авторов, что коракоиды контактировали таким образом, что их задние края были широко расставлены латерально с формированием обширной V-образной задней вырезки, может быть ошибочной. Стоит отметить, что аналогичный вариант ориентировки коракоидов предлагал Архангельский при описании *Paraophthalmosaurus saveljeviensis* (Архангельский, 1997, рис. 2), однако последующие наблюдения и дополнительные экземпляры представителей данного вида показали ошибочность этой интерпретации. По

какой-то причине Джейкобс и Мартилл не стали описывать и изображать второй экземпляр, отнесенный ими к виду *Thalassodraco etchesi* – MJML K1174. У данного экземпляра хорошо сохранился левый коракоид (табл. XXVI, фиг. 9), который имеет типичную форму для представителей рода *Nannopterygius*.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, нижний подъярус, зоны *Virgatosphinctoides wheatleyensis*–*Pectinatites pectinatus*, верхние кимериджские глины; Англия, Дорсет и Оксфордшир.

Материал. Помимо голотипа, авторы первоописания отнесли к данному виду экз. MJML K1174, представленный левой стороной черепа, костями пояса передних конечностей и передними конечностями; Англия, графство Оксфордшир, карьер около Абингдона; волжский ярус, нижний подъярус, зона *Virgatosphinctoides wheatleyensis*; свита кимериджских глин.

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997)

(Табл. XXIX–XXXII)

Paraophthalmosaurus saveljeviensis: Архангельский, 1997, с. 88, рис. 1; Первушов, Архангельский, Иванов, 1999, с. 26, 40, рис. 12, 13; Motani, 1999b, p. 485; Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 200; Архангельский, 2008, с. 249, рис. 4. [*pars.*]

Jasykovia jasykovi [*sic.*]: [Ефимов, 1997, с. 98, рис. 7.7, 7.8.] [*pars.*]

Jasykovia kabanovi [*sic.*]: [Ефимов, 1997, с. 109, рис. 7.10.]; Ефимов, 2004, с. 134, рис. 1с. [*pars.*]

Yasykovia kabanovi: Ефимов, 1999а, с. 98, рис. 4ж, з; 5в, г; 6г-е

Paraophthalmosaurus yasykovi: Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, p. 200 [*pars.*]

Ophthalmosaurus saveljeviensis: Maisch, Matzke, 2000, p. 78, 88, fig. 23; McGowan, Motani, 2003, p. 127; Maisch, 2010, p. 166; Arkhangelsky, Zverkov, 2014;

Ophthalmosaurus yasykovi: Maisch, Matzke, 2000, p. 78, 89, figs 23, 28, 32. [*pars.*]

Ophthalmosaurus icenicus: McGowan, Motani, 2003, p. 113. [*pars.*]; Moon, Kirton, 2018, p. 113. [*pars.*]

Paraophthalmosaurus kabanovi: Arkhangelsky, Zverkov, 2014; Moon, Kirton, 2018, p. 142.

Голотип. Региональный музей Землеведения Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского (Саратов, Россия) СГУ 104а-23, передняя часть скелета в матриксе; Саратовская область, Краснопартизанский район, кирпичный карьер

около пос. Горный; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Virgatites virgatus*; Архангельский, 1997, с. 88, рис. 1.

Диагноз. *Nannopterygius saveljeviensis* отличается от других видов рода следующими признаками: удлинённый, столбчатый и несколько крючковатый ноздревой отросток носовой кости (короткий у типового вида; неизвестен для других видов); короткий медиальный симфиз теменных костей, ограниченный сзади длинной медиальной вырезкой (уникальное состояние для рода *Nannopterygius*, хотя задняя вырезка и выемка другой конфигурации присутствуют у представителей рода *Arthropterygius*); коракоиды с сильно суженными медиолатерально и заостренными задними концами; межкоракоидная фасетка сложных очертаний: вентральный край с угловатым выступом в передней половине, выпуклым краем сзади от него и вогнутым спереди от него; хорошо развитый пластинчатый дельтопекторальный гребень плечевой кости.

Описание

Череп.

Предчелюстная кость довольно длинная и равномерно тонкая по всей длине, сходная с таковой типового вида. Задняя часть элемента глубоко разветвляется, образуя два одинаково хорошо выраженных и тонких отростка, окружающих отверстие наружной ноздри (табл. XXX, фиг. 3б, 5б).

Носовые кости сходны по строению с таковыми типового вида. Наиболее явным отличием является заметно более развитый нисходящий ноздревой отросток, который имеет крючковатые очертания при виде сбоку (табл. XXX, фиг. 3б, 5б). Над постеродорсальным краем наружной ноздри развита горизонтальная пластинка - латеральный выступ, который частично перекрыт антеромедиальным выростом предлобной кости (табл. XXX, фиг. 2б, 5а). Задний край носовой кости контактирует с передним краем заднелобной кости посредством неровного, зубчатого шва (табл. XXX, фиг. 2б, 5а).

Лобная кость не участвует в формировании края верхнего височного отверстия, передний край которого сформирован заднелобной и теменной костями (табл. XXX, фиг. 2б, 5а). Медиальная фасетка занимает переднюю половину лобной кости; задняя половина ее медиального края образует удлиненную вырезку для теменного отверстия, которое по всей видимости имело каплевидную форму (табл. XXX, фиг. 2б, 5а).

Теменная кость более изящная, чем у типового вида: медиальный симфиз короткий и ограничен сзади глубокой постеромедиальной вырезкой (табл. XXX, фиг. 2б, 5а; табл. XXXI, фиг. 1б, в). Сагиттальное возвышение отсутствует. Постеролатеральный отросток

для надвисочной кости очень тонкий (табл. XXXI, фиг. 1). Вдоль постеродорсального края теменной кости присутствует невысокий гребень, гораздо менее выраженный чем у типового вида. Передняя граница теменной кости несет фасетки для лобной и заднелобной костей (табл. XXX, фиг. 2б; табл. XXXI, фиг. 1б). Фасетка для заднелобной кости занимает обширную площадь на дорсальной поверхности передней части теменной кости. На вентральной стороне теменные кости делятся на две почти равные области: в их передних частях расположены чашевидные углубления для полушарий переднего отдела головного мозга, позади которых находятся депрессии для зрительных бугров (табл. XXXI, фиг. 1в).

Предлобная кость формирует дорсомедиальное расширение – обширный пластинчатый выступ округлых очертаний, латерально перекрывающий носовую кость над латеральным выступом (табл. XXX, фиг. 2, 3, 5). Антеровентрально, предлобная кость формирует небольшой, но выраженный вырост, участвующий в формировании постеродорсального края наружной ноздри. Вдоль края орбиты предлобная кость образует тонкий околоорбитальный гребень.

Заднелобная кость представляет собой изогнутый элемент, который формирует боковую грань верхнего височного окна. В целом этот элемент по строению очень похож на таковой *Ophthalmosaurus* (см. Moon, Kirton, 2016).

Надвисочная кость имеет сложное строение; ее антеромедиальный вырост удлиненный и тонкий, покрывает постеромедиальный край заднелобной кости и формирует большую часть латерального края верхнего височного отверстия. При виде сбоку, надвисочная кость сочленяется с заднелобной костью спереди и с чешуйчатой вентрально (табл. XXX, фиг. 2, 3, 5).

Чешуйчатая кость сходна по форме с таковой типового вида: она имеет треугольные очертания при виде сбоку, покрывает заглазничную кость постеродорсально и подгибается назад, в затылочную область (табл. XXX, фиг. 2, 3, 5).

Скуловая кость представляет собой изящный J-образный элемент с тонким медиолатерально сжатым задним отростком и очень тонкой подглазничной перемычкой (табл. XXX, фиг. 2, 3, 5).

Орбита и склеротические пластинки. Орбита относительно крупная: расчетное соотношение орбиты (отношение диаметра орбиты к длине челюсти) составляет 0,25. Склеротические пластинки, тонкие, включая их периферические части.

Небные элементы частично видны на голотипе (СГУ 104а-23). Крыловидная кость в задней части выглядит довольно изящной со слабо развитыми ветвями. Контакт небной и крыловидной костей почти полностью обнажен без признаков присутствия заднебного отростка (табл. XXX, фиг. 4).

Квадратная кость. Затылочная пластинка развита слабо, поэтому квадратная кость имеет L-образные очертания в постеромедиальной проекции (табл. XXXI, фиг. 6). Антеромедиальный угловой выступ выражен в той же степени что и у типового вида. Суставной мыщелок, аналогичен таковому типового вида, он вдвое шире максимальной толщины основной пластинки квадратной кости, но в целом довольно узкий и слабый. Вентральный край бугорка для сочленованной кости закруглен. Фасетка для стремечка хорошо выражена, имеет овальные очертания (табл. XXXI, фиг. 6a).

Основная затылочная кость сходно по строению с таковой типового вида, хотя дно спинномозгового канала либо не отпрепарировано, либо не сохранилось у всех доступных экземпляров. Затылочный мыщелок имеет овальную форму: его ширина немного больше высоты. Рубец от хорды располагается в дорсальной половине мыщелка. Замыщелковая область глубоко вогнутая, формирует неполное кольцо по периферии мыщелка, разделенное вентральным гребнем посередине (табл. XXXI, фиг. 2a; табл. XXX, фиг. 4б). Фасетка для заднеушной кости лишь немного меньше фасетки для стремечка. Задние края фасеток боковых затылочных костей закруглены (табл. XXXI, фиг. 2б). Передняя поверхность элемента образует срединный выступ для контакта с базисфеноидом. Этот выступ рассечен медиальной бороздой (табл. XXXI, фиг. 2д).

Базисфеноид частично виден в голотипе. При виде сбоку этот элемент имеет неправильно пятиугольные очертания (табл. XXX, фиг. 4). Базиптеригоидный отросток небольшой, развит слабо, несет фасетку линзовидных очертаний (табл. XXX, фиг. 4б). Дорсальная поверхность базисфеноида делится на дорсальное площадку и постеродорсально ориентированную фасетку для основной затылочной кости. Фасетка основной затылочной кости, занимает почти половину дорсальной поверхности в дорсальной проекции. Передняя поверхность базисфеноида вертикальная и высокая по сравнению с его переднезадней длиной. Фасетка для стремечка большая, занимает половину боковой стороны элемента (табл. XXX, фиг. 4б).

Стремечко отличается сильным изгибом при виде сверху: латеральный отросток смещен относительно медиальной головки (табл. XXX, фиг. 3г, д). В остальном, в общих чертах и пропорциях стремечко сходно с аналогичным элементом *Ophthalmosaurus*. Латеральный отросток умеренно крепкий; медиальная головка массивная, но несколько меньше медиальной головки заднеушной кости. Медиальная головка имеет овальные очертания в медиальной проекции; ее высота превышает длину. Фасетки для основной затылочной кости, базисфеноида и заднеушной кости разграничены нечетко, плавно перегибаясь от одной к другой (табл. XXX, фиг. 3е). Гиоидный отросток развит хорошо, расположен близко к медиальной головке, на середине ее высоты (табл. XXX, фиг. 3а).

Заднеушная кость массивная, с коротким и чрезвычайно крепким параокципитальным отростком. Боковая фасетка для надвисочной кости имеет примерно треугольные очертания (табл. XXXI, фиг. 5в). Фасетки для стремечка и основной затылочной кости одинаково маленькие (табл. XXXI, фиг. 5). Отпечаток каналов внутреннего уха имеет V-образную форму и относительно небольшой по сравнению с размером головки заднеушной кости. Отпечатки полукружных каналов глубокие, почти одинаковой длины и ширины. Вентральная часть отпечатка, вмещающая заднюю ампулу и саккулус, не расширена (табл. XXXI, фиг. 5в).

Верхняя затылочная кость обладает типичной для офтальмосаврид морфологией: она имеет U-образную форму с тонкой дорсальной перемычкой и массивными вентральными отростками, сочленявшимися с боковыми затылочными костями. Вентральные отростки параллельные, вырезка большого затылочного отверстия высокая, а дорсальная перемычка дуги над ним дорсовентрально узкая при виде сзади (табл. XXXI, фиг. 4б). Фасетки боковых затылочных костей глубоко вогнутые. Отпечатки каналов внутреннего уха недоступны для наблюдений, поскольку эта часть элемента не очищена от матрикса.

Подязычная кость короткая и изогнутая (табл. XXX, фиг. 1). Этот элемент имеет круглое поперечное сечение на большей части своей длины и слегка сжат и расширен с обоих концов.

Нижняя челюсть.

Хотя ни у одного из экземпляров не сохранилась нижняя челюсть в сочленении, все элементы левой ветви нижней челюсти присутствуют в голотипе, а наличие четких фасеток позволяет реконструировать длину нижней челюсти – 50 см.

Зубная кость, как и у типового вида, длинная и очень тонкая. На боковой поверхности она несет продольную борозду (табл. XXX, фиг. 4б).

Надугловая кость характеризуется сильно загнутой дорсально задней частью. Этот изгиб выражен сильнее, чем у типового вида. Боковая поверхность элемента выпуклая и несет продольную борозду (*fossa surangularis*), которая начинается впереди от паракорноидного отростка и продолжается вперед. Передняя часть надугловой кости сильно сужена (табл. XXX, фиг. 4б). Данный элемент утолщен по дорсальному краю и сильно сжат медиолатерально в вентральной части, образуя тонкую вертикальную пластинку. Паракорноидный отросток развит слабо, однако, расположенный сзади от него, отросток для *M. adductor mandibulae externus* очень хорошо развит и направлен медиально (табл. XXX, фиг. 4б).

Угловая кость формирует большую часть вентрального края нижней челюсти и заметно изогнута в задней части, как и надугловая кость. Задняя часть угловой кости

расширена и формирует дорсовентрально высокую пластинку, частично покрывая надугловую кость снаружи (табл. XXX, фиг. 3б, 4б). Задний край угловой кости округлый.

Пластинчатая кость характерно раздвоена спереди, при этом дорсальные и вентральные ветви почти равны по длине и очень тонкие (табл. XXXI, фиг. 4б).

Сочленовная кость сходна с таковой типового вида. Соотношение длины к высоте ($H/L = 0,75$). Данный элемент имеет трапецевидные очертания в медиальной проекции (табл. XXXI, фиг. 7а, 8). Задний и дорсальный края элемента выпуклые, вентральный край прямой. Передняя часть утолщена и образует вогнутую гладкую поверхность челюстного сустава (табл. XXXI, фиг. 7в). Медиальная поверхность имеет седловидную форму и в середине несет дорсовентрально удлиненный костный валик (табл. XXXI, фиг. 7а, 8).

Зубы неизвестны у голотипа, но были описаны и изображены для экземпляров из коллекции УПМ (Ефимов, 1999а, рис. 2). Зубы обладают очень тонкими коронками и сильно расширенными корнями, которые по своей ширине как минимум вдвое превышают базальный диаметр коронки, что является типичным состоянием для рода *Nannopterygius*.

Позвоночный столб и ребра.

Ни у одного из экземпляров не сохранилось полного позвоночного столба, хотя имеющемуся материалу представлены позвонки из всех отделов. Атлас и аксис срослись, но между ними сохранился заметный шов. Комплекс атласа-аксиса лишен вентрального кия и закруглен, несет обширную вентральную фасетку для интерцентра атланта. Следующие за аксисом тела предкрестцовых позвонков имеют округлые межпозвонковые поверхности со слегка расширенным и выпрямленным дорсальным краем и рудиментарный вентральный киль. Тела задних предкрестцовых и переднехвостовых позвонков имеют округлые суставные поверхности, с шириной лишь немного меньше высоты. Наиболее дистальные тела позвонков, образующие плавниковую часть хвоста, имеют овальные суставные поверхности с высотой, превышающей ширину, и лишены фасеток для шевронов. Невральные дуги сохранились в сочленении с передними предкрестцовыми телами позвонков в голотипе (табл. XXX, фиг. 1). Они дорсовентрально выше соответствующих тел позвонков и их дорсальные края прямые.

Пояс передних конечностей.

Лопатка очень похожа на таковую типового вида. Основное отличие состоит в том, что фасетка для коракоида менее расширена спереди и, как следствие, имеет треугольные очертания. Акромиальный отросток крупнее, чем у типового вида. У некоторых экземпляров на акромиальном отростке развивается дополнительная фасетка для сочленения с антеромедиальным отростком коракоида (табл. XXXII, фиг. 3, 4).

Коракоид также похож на коракоид типового вида. Антеромедиальный отросток коракоида очень мощный и далеко заходит вперед относительно латеральных фасеток. Медиальная фасетка смещена далеко вперед вместе с антеромедиальным отростком и имеет сложную форму: ее дорсальный край выпуклый, а вентральный край несет выступ в передней половине, выпуклый сзади от него и вогнутый спереди от него (табл. XXXII, фиг. 2в, 4г). Передний край антеромедиального отростка вогнутый и полностью окостеневший. Антеролатеральная вырезка глубокая и узкая и обычно ограничена спереди и сзади фасетками лопатки (табл. XXXII, фиг. 2а, 3, 4б). Дорсальная поверхность коракоида почти плоская, а вентральная поверхность несколько седловидная. В сочленении дорсальные поверхности коракоидов образуют практически развернутый угол 170–180°. Боковой край коракоида утолщен и четко разделен на две фасетки, расположенные друг к другу под углом около 105°. Треугольная по очертанию фасетка лопатки обращена антеролатерально, а фасетка гленоида – постеролатерально. Задний край коракоида сильно сужен, в отличие от более округлого у других видов рода (табл. XXXII, фиг. 2а, 3).

Ключица по форме не имеет отличий от таковой типового вида.

Межключица представляет собой Т-образный элемент. Постеромедиальный отросток тонкий и лишь немного расширяется кзади (табл. XXX, фиг. 1; табл. XXXII, фиг. 6). Передняя стенка ключицы высокая (табл. XXXII, фиг. 6в). Посередине перегиба между передней стенкой и вентральной поверхностью расположен вентральный выступ.

Передняя конечность.

Плечевая кость крепкая. При виде сверху проксимальный конец шире дистального. Дистальный конец утолщен дорсовентрально (отношение толщины к переднезадней ширине составляет 0,6). На дистальном конце плечевой кости расположено три дистальных фасетки: фасетка для локтевой кости, обращенная постеродистально, фасетка лучевой кости, обращенная дистально (или слегка наклоненная антеродистально), и небольшая фасетка, обращенная антеродистально, для преаксиального дополнительного элемента эпиподия (табл. XXXII, фиг. 7–11). Проксимальный конец расширенный и имеет изометричные очертания с примерно равными шириной и дорсовентральной высотой. Дорсальный отросток и дельтопекторальный гребень плечевой кости хорошо развиты, пластинчатые. У некоторых экземпляров (голотип, УПМ ЕП-II-9 (1000)) дельтопекторальный гребень развит значительно лучше, чем дорсальный гребень (табл. XXXII, фиг. 8а, б, д). Это состояние в целом нетипично для юрских офтальмозаврид и больше похоже на таковое у меловых платиптеригоид (Fischer et al., 2011b, 2012; 2014).

Локтевая кость похожа на таковую типового вида. Она имеет почти равную проксимодистальную и переднезаднюю длину и вогнутый задний край, вовлеченный в

окаменение (табл. XXXII, фиг. 7, 10а, 11б). Лучевая кость имеет пентагональные очертания при виде сверху, как и у большинства других офтальмосавридов. Преаксиальный дополнительный элемент эпиподия имеет полулунные очертания при виде сверху с вогнутым передним краем вовлеченным в перихондральное окаменение. Элементы эпиподия и проксимальные элементы автоподия утолщены дорсовентрально. Проксимальные элементы автоподия имеют полигональные очертания с закругленными углами и плотно прижаты друг к другу (табл. XXXII, фиг. 7, 10а, 11б). Промежуточная кость имеет слабый контакт с локтевой костью и обширный проксимальный контакт с лучевой костью. Дистально данный элемент несет большую плоскую фасетку для третьей дистальной карпалии и меньшую фасетку для второй дистальной карпалии. Ульнар имеет квадратные очертания при виде сверху и несет вдоль всего своего заднего края обширную фасетку для гороховидной кости. Гороховидная кость, сохранившаяся у экз. УПМ ЕП-II-17 (864), крупная, полукруглая при виде сверху и имеет вогнутый полностью окаменевший задний край (табл. XXXII, фиг. 10а).

Пояс задних конечностей.

Ишиопубис представляет собой тонкий стержневидный элемент, слегка расширенный и уплощенный дистально. В его центральной части имеется небольшое удлиненное запирающее отверстие (табл. XXXII, фиг. 12а). Проксимальная часть ишиопубиса выпуклая и имеет треугольные очертания (табл. XXXII, фиг. 13а). Подвздошная кость для данного вида в настоящее время неизвестна.

Задняя конечность.

Архангельский (1997) ошибочно определил фрагмент правой плечевой кости голотипа как бедренную кость. Таким образом, предположение данного автора, что бедренные кости были сопоставимы по размеру с плечевым подтвердить не удалось. Среди экземпляров, отнесенных в данной работе как *N. saveljeviensis*, только у экз. УПМ ЕП-II-17 (864) сохранились проксимальные части обеих бедренных костей. Ефимов (1999а) сообщил также о наличии в материале дистальной части бедренной кости для этого экземпляра, однако, по наблюдениям авторов, этот фрагмент представляет собой дистальную часть локтевой кости. Проксимальная суставная поверхность бедренной кости выпуклая. Вентральный отросток хорошо развит, пластинчатый; дорсальный отросток также выражен, хотя он и заметно меньше вентрального (табл. XXXII, фиг. 14а). Обе бедренные кости полностью сохранились у молодой особи ПКМ 2836 (и ее части ПИН 426/55-59), голотипа *Paraophthalmosaurus saratoviensis*, который в данной работе рассматривается как *Nannopterygius* sp. indet. cf. *N. saveljeviensis*. Бедренные кости ПКМ 2836 и ПИН 426/55-59 очень короткие и мощные с обширной проксимальной частью примерно треугольной в

очертаниях (табл. XXXVII, фиг. 10а), крепким широким диафизом и дорсовентрально уплощенным дистальным концом с тремя дистальными фасетками (табл. XXXVII, фиг. 10). Фасетки для малой берцовой и большой берцовой костей почти равны по размеру; спереди от них имеется фасетка для преаксиального дополнительного элемента эпиподия (табл. XXXVII, фиг. 10б, в, д).

Размеры. Приложение 4, Табл. 7; работы Архангельского (1997) и Ефимова (1999а).

Изменчивость. У некоторых экземпляров на акромиальном отростке развивается дополнительная фасетка для сочленения с антеромедиальным отростком коракоида (табл. XXXII, фиг. 3, 4). Этот признак ранее считался диагностическим признаком вида «*Yasykovia kabanovi*» (Ефимов, 1999а), однако не все экземпляры, отнесенные Ефимовым к *Y. kabanovi*, демонстрируют это сочленение (отсутствует в УПМ ЕП-II-14 (881) и УПМ ЕП-II-17 (864)). Кроме того, это сочленение, по всей видимости присутствует в голотипе *N. saveljeviensis* (СГУ 104а-23), судя по форме антеромедиального отростка его коракоида (табл. XXX, фиг. 1). Все экземпляры с дополнительным передним сочленением лопатки и коракоида в целом крупнее, чем те, у которых этого сочленения нет, таким образом, это состояние можно объяснить онтогенетической изменчивостью, хотя нельзя полностью исключить и половой диморфизм. Аналогичные вариации в сочленении коракоида и лопатки описаны для раннеюрского рода *Stenopterygius*, который известен по сотням скелетов (Johnson, 1979).

Сравнение. *Nannopterygius saveljeviensis* отличается от других видов рода следующей комбинацией признаков: удлинённый, столбчатый и несколько крючковатый ноздревой отросток носовой кости (короткий, слабо развитый у типового вида и *N. etchesi*; неизвестен для других видов); очень тонкий постеролатеральный отросток теменной кости, как у *N. yasykovi* (более крепкий и с зубчатым дорсальным гребнем у типового вида); коракоиды с сильно суженными медиолатерально и заостренными задними концами (не такие широкие, как у типового вида, *N. etchesi* и *N. borealis*; менее узкие у *N. yasykovi*); межкоракоидная фасетка с вентральным краем с угловатым выступом в передней половине, выпуклым краем сзади от него и вогнутым спереди от него (линзовидные очертания у *N. enthekiodon*, *N. etchesi* и *N. borealis*; трапециевидные у *N. yasykovi*); лучевая кость сравнимая по размерам с локтевой костью (как у типового вида, *N. etchesi* и *N. yasykovi*, но лучевая кость заметно меньше локтевой у *N. borealis*); локтевая кость с вогнутым задним краем (в отличие от выпуклой у *N. borealis*); промежуточная кость не вклинивается между лучевой и локтевой костями и имеет заметно более короткий контакт с локтевой костью по сравнению с контактом с лучевой костью, как у *N. yasykovi* (вклинивается между двумя элементами и

имеет с ними равные контакты у *N. enthekiodon* и *N. borealis*); элементы конечностей полигональные и плотно расположенные друг к другу, по крайней мере в проксимальной части (округлые и неплотно расположенные у *N. enthekiodon*, *N. etchesi* и *N. borealis*); три четко разграниченных дистальных фасетки бедренной кости (наблюдение основано на *N. cf. saveljeviensis* ПКМ 2836 и ПИН 426 / 55-59).

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, средний и верхний подъярусы, зоны *Virgatites virgatus* – *Garniericeras catenulatum*; европейская часть России (Ульяновская, Самарская и Саратовская области).

Материал. Помимо голотипа, экз. УПМ ЕП-П-8(1076) – голотип *Yasykovia kabanovi*; экз. УПМ ЕП-П-17(864), УПМ ЕП-П-16(1202), УПМ ЕП-П-15(153), УПМ ЕП-П-14(881) – паратипы *Yasykovia kabanovi*; экз. УПМ ЕП-П-9(1000) и УПМ ЕП -П-10(1160) – паратипы *Yasykovia yasykovi*; детали приведены в Приложении 2. На основе перечисленных экземпляров возможно практически полностью реконструировать скелет для данного вида (рис. 17).

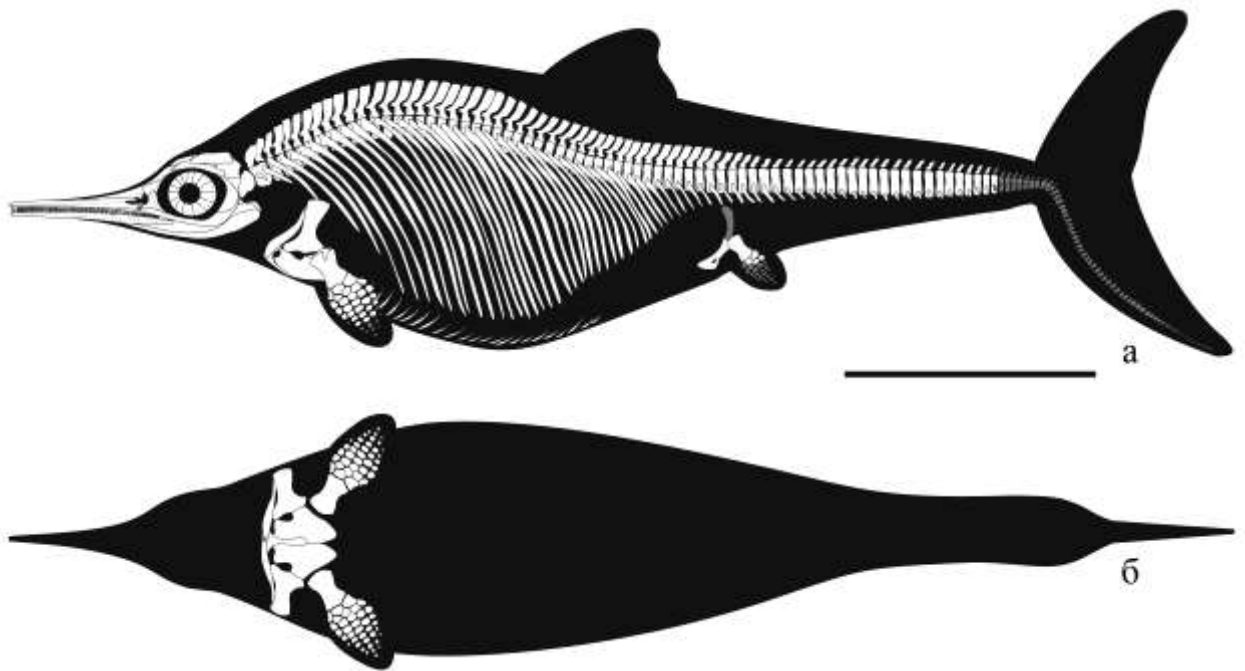


Рис. 17. Реконструкция скелета *Nannopterygius saveljeviensis* на основе голотипа, дополнительных экземпляров, а также голотипа *N. enthekoidon*, вид сбоку (а) и вентрально (б). Неизвестные области скелета показаны серым цветом. Длина масштабного отрезка составляет 50 см. По (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 11).

***Nannopterygius yasykovi* (Efimov, 1999)**

(Табл. XXXIII–XXXVI)

Jasykovia jasykovi [sic.]: [Ефимов, 1997, с. 98, рис. 7.6.] [pars.]*Jasykovia sumini* [sic.]: [Ефимов, 1997, с. 107, рис. 7.9 в–ж]; Ефимов, 2004, с. 134, рис. 1b. [pars.]*Yasykovia yasykovi*: Ефимов, 1999, с. 94, рис. 1. [pars.]*Yasykovia sumini*: Ефимов, 1999, с. 94, рис. 4в, г, 6а – в.*Paraophthalmosaurus yasykovi*: Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 200. [pars.]*Ophthalmosaurus yasykovi*: Maisch, Matzke, 2000, p. 78. [pars.]; Maisch, 2010, p. 166. [pars.]*Ophthalmosaurus icenicus*: McGowan, Motani, 2003, p. 113 [pars.]; Moon, Kirton, p. 13. [pars.]*Nannopterygius yasykovi*: Zverkov, Jacobs, 2021, p. 256, figs. 17–21.

Голотип. Ундоровский палеонтологический музей (Ундоры, Ульяновская область, Россия) УПМ ЕП-II-7 (1235), передняя часть скелета в матриксе; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у «Детского санатория»; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*; Ефимов, 1999, с. 94, рис. 1.

Диагноз. Медиальный симфиз теменных костей сильно дорсовентрально утолщенный, довольно длинный в переднезаднем направлении и имеет двучленное соединение, разделенное небольшим отверстием посередине (?рудимент задней вырезки); сильно выражен антеромедиальный выступ квадратной кости; межкоракоидная фасетка трапециевидной формы с прямым вентральным краем, несущим два в равной степени хорошо выраженных выступа сзади и спереди; относительно небольшая фасетка лопатки для коракоида; сопоставимые по размеру коракоидная и гленоидная фасетки лопатки; более выраженное искривление осевой части лопатки, чем у других видов рода.

Описание

Череп.

Предчелюстная кость, сохранившаяся у голотипа, имеет два удлинённых задних отростка. Надноздревой отросток хорошо развитый и тонкий, выдается назад в отверстие наружной ноздри; подноздревой отросток контактирует с передним краем скуловой кости на уровне середины длины наружной ноздри (табл. XXXIII, фиг. 2б).

Судя по видимой части, носовая часть не имеет существенных отличий от таковой других видов рода. Ноздревой отросток невозможно охарактеризовать из-за особенностей сохранности.

Лобная кость похожа по строению на таковую *N. etchesi* и *N. saveljevsi* с медиальной фасеткой, расположенной в передней половине, и удлиненным краем теменного отверстия (табл. XXXIII, фиг. 2б).

Теменная кость характеризуется умеренно удлиненным медиальным симфизом как у типового вида и *N. etchesi*. Медиальный симфиз широкий в переднезаднем и дорсовентральном направлениях, имеет треугольные очертания, с морщинистой поверхностью (табл. XXXIV, фиг. 1д). Сзади от основной фасетки располагается рудиментарная выемка; однако за этой выемкой медиальный край теменной кости образует дополнительный контакт с противоположной теменной костью, формируя двойное медиальное сочленение – уникальный признак данного вида. Параллельно постеромедиальному краю теменной кости протягивается низкий гребень с ровным дорсальным краем. При виде сбоку, дорсальная поверхность теменной кости прямая по средней линии без сагиттального возвышения (табл. XXXIV, фиг. 1е). Постеролатеральный отросток для сочленения с надвисочной костью очень тонкий, как у *N. saveljevsi*. Отпечаток полушария переднего отдела головного мозга образует глубокую чашеобразную депрессию на антеровентральной поверхности теменной кости (табл. XXXIV, фиг. 1б). Депрессия зрительного бугра обширная и округлая в очертаниях, занимает большую часть вентральной поверхности элемента (табл. XXXIV, фиг. 1г).

Предлобная кость похожа на таковую других видов, тем что имеет хорошо развитое дорсомедиальное расширение и участвует в формировании постеродорсального края наружной ноздри (табл. XXXIII, фиг. 2б). Латеральный околоорбитальный гребень хорошо развит на данном элементе.

Слезная кость похожа на таковые типового вида и *N. etchesi*. Дорсальная часть слезной кости контактирует с ноздревым выростом предлобной кости посредством сравнительно простого дугообразного шва без заметных зубчатых перекрытий (табл. XXXIII, фиг. 2б.). Передний конец слезной кости соприкасается с задним отростком предчелюстной кости. Постероventральный отросток слезной кости следует вдоль дорсального края скуловой кости и формирует антеровентральный край орбиты. По наружному краю орбиты слезная кость несет пластинчатый гребень (часть циркуморбитального гребня), который продолжается почти по всему периметру орбиты на других элементах.

Заднелобная кость (табл. XXXIV, фиг. 2) не имеет заметных отличий от таковых других видов рода.

Скуловая кость похожа на таковую у других видов: это изящный J-образный элемент, заметно изогнутый вентрально; он имеет тонкий задний отросток и тонкую подглазничную

перемычку, несущую на наружной стороне невысокий гребень – вентральное продолжение циркуморбитального гребня (табл. XXXIII, фиг. 2б).

Сохранившаяся задняя часть крыловидной кости изящная (табл. XXXIV, фиг. 5), со слабо развитыми пластинками, как у *N. saveljeviensis*.

Квадратная кость характеризуется хорошо развитым угловым выступом антеромедиального края (табл. XXXV, фиг. 5). Суставной мыщелок подобен таковому других видов, с седловидной суставной поверхностью и закругленным вентральным краем бугорка для сочленованной кости (табл. XXXV, фиг. 5в). Фасетка для стремечка имеет овальную форму и окружена невысоким гребнем по периферии (табл. XXXV, фиг. 5а).

Основная затылочная кость, обладает характерным для рода дном спинномозгового канала: расширенным спереди и двулопастным (табл. XXXV, фиг. 2а). Затылочный мыщелок имеет округлые очертания, с шириной немного превышающей высоту и задней ямкой от хорды, расположенной в его дорсальной половине (табл. XXXV, фиг. 2б). Замыщелковая область гладкая, без периферической выемки и вентрального гребня, которые присутствуют у других видов рода (табл. XXXV, фиг. 2в, г). Фасетки для заднеушной кости и стремечка практически равны по дорсовентральной высоте при виде сбоку (табл. XXXV, фиг. 2г). Фасетки боковых затылочных костей обладают закругленными задними краями (табл. XXXV, фиг. 2а). Передний выступ в середине передней поверхности выражен относительно слабо, его рассекает глубокая вертикально ориентированная медиальная борозда (табл. XXXV, фиг. 2д).

Базисфеноид имеет квадратную форму при виде снизу, что обусловлено чрезвычайно слабо развитыми базиптеригонидными отростками (табл. XXXV, фиг. 1). При виде сбоку базисфеноид имеет неправильно пятиугольные очертания из-за дорсально приподнятой фасетки для основной затылочной кости, что привело к возникновению дополнительной свободной задней поверхности вентральнее от нее (табл. XXXV, фиг. 1в). Передняя стенка базисфеноида высокая, вертикальная, лишь немногим меньше переднезадней длины элемента. Заднее отверстие для внутренних сонных артерий расположено в задней половине вентральной поверхности, близко к ее середине, и соединяется бороздкой с задним краем элемента (табл. XXXV, фиг. 1а). Передние следы от хрящевого продолжения *crista trabecularis* хорошо выражены, слиты друг с другом, образуя изогнутую гладкую поверхность вентральнее переднего отверстия канала внутренних сонных артерий и дорсальнее основания парасфеноида (табл. XXXV, фиг. 1г).

Заднеушная кость во всех отношениях сходна с таковой *N. saveljeviensis*, хотя менее массивная (табл. XXXV, фиг. 3).

От верхней затылочной кости сохранились только вентральные отростки. Они менее массивные, чем у *N. saveljeviensis*. Отпечаток каналов внутреннего уха представляет собой глубокий L-образный изгиб (табл. XXXV, фиг. 4).

Подъязычная кость короткая и слабо дугообразно изогнутая (табл. XXXIII, фиг. 1); ее максимальная длина составляет 87 мм, и она не отличается от таковой *N. saveljeviensis*.

Нижняя челюсть.

Морфология элементов нижней челюсти типичная для представителей рода. Зубная кость тонкая; ее задний край заканчивается примерно на середине длины орбиты (табл. XXXIII, фиг. 2б). Надугловая кость имеет типичное искривление в задней части. Паракорonoидный отросток развит слабо, тогда как отросток для *M. adductor mandibulae externus* очень хорошо развит (табл. XXXIV, фиг. 3). Сочленовная кость в общих чертах сходна с таковыми других видов рода, но отличается большей изометричностью ($H/L = 0,86$) и сужением в задней части (табл. XXXIII, фиг. 6, 7). Костный валик на медиальной поверхности сочленовной кости выражен слабо, как у типового вида, и в отличие от *N. saveljeviensis*.

Позвоночный столб.

Комплекс атланта-аксиса и два передних постаксиальных позвонка сохранились у экз. УПМ II-11 (3-М), они аналогичны таковым *N. saveljeviensis*. Атлант и аксис сливаются с сохранением ярко выраженного шва и не имеют вентрального кия. Тела остальных позвонков округлые при виде спереди/сзади и слегка уплощены по дорсальному краю; вентрально они несут рудиментарный киль.

Пояс передних конечностей.

Лопатка отличается выраженной кривизной осевой части, которая придает ей S-образный профиль при виде сзади (табл. XXXVI, фиг. 2в), что не выражено у других видов рода. Переднезадняя ширина элемента постепенно уменьшается от проксимального к дистальному концу (табл. XXXVI, фиг. 1, 2), так что не наблюдается быстрого сужения в ширине между дорсальной ветвью и проксимальной частью, в отличие от других видов рода. Дистальная часть дорсальной ветви лопатки не расширена. Акромиальный отросток большой, однако нет прямых доказательств его сочленения с коракоидом ввиду сохранности материала. Фасетка лопатки для коракоида сравнительно укорочена в переднезаднем направлении, но все же больше, чем фасетка плечевого сустава. Она вогнутая для лучшего сочленения с коракоидом (табл. XXXVI, фиг. 2г). Вырезка на проксимальном крае лопатки обширная (табл. XXXVI, фиг. 1).

Коракоид при виде сверху больше всего сходен в очертаниях с коракоидом типового вида, при этом задняя часть элемента не такая узкая медиолатерально, как у *N. saveljeviensis*

(табл. XXXVI, фиг. 4б). При сочленении дорсальные поверхности коракоидов образуют почти развернутый угол (табл. XXXVI, фиг. 4в). Медиальная фасетка коракоида характеризуется своеобразными очертаниями: ее дорсальный и вентральный края почти параллельны и слегка вогнуты, что придает фасетке трапециевидные очертания (табл. XXXVI, фиг. 4а). Данное состояние является аутапоморфией. Фасетка коракоида для лопатки меньше, чем фасетка плечевого сустава и отделена от нее, образуя с ней почти прямой угол 90–100°. Поверхность фасетки для лопатки выпуклая, тогда как поверхность фасетки гленоида вогнутая (табл. XXXVI, фиг. 4б).

Ключицы имеют характерное для рода строение, они довольно высокие дорсовентрально и сужаются только в самых дистальных частях боковых ветвей (табл. XXXVI, фиг. 5, 6).

Межключица имеет удлинённый и узкий постеромедиальный отросток, лишь слегка расширенный дистально (табл. XXXIII, фиг. 1). Передняя стенка элемента высокая, с дорсальным выступом посередине (табл. XXXVI, фиг. 3а). Посередине вентральной поверхности имеется неровный вентральный гребень (табл. XXXIII, фиг. 1; табл. XXXVI, фиг. 3б). Боковые ветви короткие и крепкие, с тупыми вершинами при виде спереди (табл. XXXVI, фиг. 3а).

Передняя конечность.

Плечевая кость (табл. XXXVI, фиг. 7) очень похожа на таковую *N. saveljeviensis*, с отличием лишь в том, что дельтопекторальный гребень менее выражен, а дистальный конец немного более утолщенный (соотношение дорсовентральной толщины к переднезадней длине составляет 0,7). Элементы эпиподия и автоподия также сходны по строению с таковыми *N. saveljeviensis* (см. Ефимов, 1999а).

Размеры. Приложение 4, Табл. 7; работа В.М. Ефимова (1999а).

Сравнение. *Nannopterygius yasykovi* отличается от других видов рода следующей комбинацией признаков: медиальный симфиз теменных костей сильно дорсовентрально утолщенный (в отличие от всех других видов), удлинённый в переднезаднем направлении (короткий у *N. saveljeviensis*); очень тонкий надвисочный отросток теменной кости, как у *N. saveljeviensis* (более крепкий у типового вида и *N. etchesi*); заметный антеромедиальный выступ квадратной кости (менее выражен у *N. enthekiodon* и *N. saveljeviensis*); коракоиды с лопатообразными задними частями, как у типового вида и *N. etchesi* (не такие широкие, как у *N. borealis*; у *N. saveljeviensis* напротив заднего края сильно сужены); межкоракоидная фасетка трапециевидной формы с прямым вентральным краем, несущим выступы кзади и спереди, что отличает данный вид от остальных видов рода; относительно небольшая

фасетка лопатки для коракоида (пропорционально больше у всех остальных видов рода); более выраженное искривление осевой части лопатки, чем у других видов рода; сопоставимые по размеру коракоидная и гленоидная фасетки лопатки; лучевая кость соразмерна локтевой кости (заметно меньше локтевой кости у *N. borealis*); локтевая кость с вогнутым задним краем (в отличие от выпуклой у *N. borealis*); промежуточная кость не вклинивается между лучевой и локтевой костями и имеет короткий контакт с локтевой костью по сравнению с контактом с лучевой костью, как у *N. saveljeviensis* (глубоко вклинивается между двумя элементами и имеет равный контакт с ними у *N. enthekiodon* и *N. borealis*); элементы конечностей полигональные и расположенные плотно друг к другу (округлые и неплотно расположенные у *N. enthekiodon*, *N. etchesi* и *N. borealis*).

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, средний и верхний подъярусы, зоны *Epivirgatites nikitini* – *Kachpurites fulgens*; европейская часть России (Ульяновская и Московская области).

Материал. Помимо голотипа, экз. УПМ II-11(3-М) – голотип *Yasykovia sumini* Efimov, 1999, кости черепа и нижней челюсти, кости пояса передних конечностей и передние конечности; Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово (Лопатинский фосфоритный рудник); верхневолжский подъярус, зона *Kachpurites fulgens*.

Nannopterygius borealis Zverkov et Jacobs, 2021

(Табл. XXXVIII)

Ophthalmosauridae indet.: Delsett, Druckenmiller, Roberts, Hurum, 2018, p. 34, figs 15, 16.

Nannopterygius borealis: Zverkov, Jacobs, 2021, p. 262, fig. 22.

Голотип. Музей естествознания при Университете Осло (Норвегия) РМО 222.658, неполный скелет, включающий фрагмент правой носовой кости, дистальный конец лопатки, коракоида, неполная левая передняя конечность и фрагмент правой плечевой кости; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра – низы мела, верхневолжский подъярус, свита агардфьеллет, верхняя часть пачки слотсмая; Zverkov, Jacobs, 2021, p. 262, fig. 22A–L.

Паратип. ЦНИГР 45–46/13328, правая плечевая кость и хвостовой позвонок; архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; нижний мел, берриасский ярус, зона

Heteroceras kochi, верхняя часть хёферовской свиты; Zverkov, Jacobs, 2021, p. 262, fig. 22M–Q.

Диагноз. *Nannopterygius borealis* обладает следующими уникальными для рода признаками: коракоиды с относительно широкими закругленными задними частями; дистальная фасетка плечевой кости для локтевой кости больше по размерам фасетки для лучевой кости как в ширину, так и в толщину; лучевая кость заметно меньше локтевой кости; локтевая кость с выпуклым, не окостеневшим задним краем.

Описание. Описание голотипа приведено в открытой номенклатуре в работе Л. Дельсетт с коллегами (Delsett et al., 2018). Автор данной работы считает, что первоописание не нуждается в дополнениях, кроме тех, что отмечены в диагнозе таксона и сравнении с другими видами *Nannopterygius* (ниже). Паратип ЦНИГР 45–46/13328 характеризуется аналогичной голотипу формой плечевой кости, разделяя с ним все диагностические особенности вида (см. табл. XXXVIII, фиг. 6).

Размеры. Приложение 4, Табл. 7; работа Л. Дельсетт и др. (Delsett et al., 2018).

Сравнение. *Nannopterygius borealis* отличается от других видов рода следующим сочетанием признаков: коракоиды с относительно широкими закругленными задними частями (более широкими, чем у типового вида, *N. etchesi* и *N. yasykovi*, но все же не такими широкими, как у других офтальмосавридов); межкоракоидная фасетка линзовидная в очертаниях и дорсовентрально тонкая (как у типового вида и *N. etchesi*, и в отличие от фасеток со сложными очертаниями у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*); плечевая кость с хорошо развитой антеродистальной фасеткой для преаксиального дополнительного элемента (слабо развита либо отсутствует у *N. enthekiodon*, но также присутствует у остальных видов рода); дистальная фасетка плечевой кости для локтевой кости больше фасетки для лучевой кости по ширине и по толщине (почти одинаковые в размерах у всех других видов, кроме *N. etchesi*, у которого обратное состояние с фасеткой для лучевой кости заметно более толстой, чем фасетка для локтевой кости); лучевая кость заметно меньше локтевой кости (сравнимы по размерам у других видов); локтевая кость с выпуклым задним краем без перихондрального окостенения (вогнутая и полностью окостеневшая у других видов); промежуточная кость вклинивается между лучевой и локтевой костями и имеет с ними приблизительно равные контакты, как у *N. enthekiodon* (не вклинивается глубоко но сохраняет примерно равные контакты у *N. etchesi*, не вклинивается и с коротким контактом с локтевой костью у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*); элементы конечностей округлые и

свободно расположенные в конечности как у *N. enthekiodon* и *N. etchesi* (полигональные и плотно соприкасающиеся у *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*).

Замечания. Экземпляр РМО 222.658, описанный Л. Дельсетт с коллегами (Delsett et al., 2018), может быть отнесен к *Nannopterygius* на основании его небольших размеров (переднезадняя длина коракоида = 155 мм, длина проксимодистального отдела плечевой кости = 103 мм) и удлинённых коракоидов с межкоракоидной фасеткой, в основном занимающей антеромедиальный отросток коракоида и сдвинутой далеко вперед относительно латеральной фасетки для лопатки (табл. XXXVIII, фиг. 3). Другие особенности экз. РМО 222.658 также хорошо согласуются с отнесением к *Nannopterygius*: узкая передняя вырезка коракоида; большая фасетка коракоида для лопатки, четко отделенная от фасетки гленоида и сопоставимая с ней по размерам; широкая и медиолатерально уплощенная дорсальная ветвь лопатки (табл. XXXVIII, фиг. 2); три дистальных фасетки плечевой кости и хорошо выраженный, угловатый дельтопекторальный гребень (табл. XXXVIII, фиг. 4, 5).

Распространение. Переходный интервал между юрской и меловой системами, верхи верхневолжского подъяруса – низы рязанского регионаруса (бореального берриаса); Арктика, Шпицберген и Земля Франца-Иосифа.

Материал. Голотип и паратип.

5.2. Семейство *Platypterygiidae* Bardet, 1995

Platypterygiidae [*sic*]: Bardet, 1995, p. 221

Platypterygiidae: Архангельский, 2008, с. 249.

Undorosauridae: Ефимов, 1999б, с. 51; Архангельский, 1999, с. 30.

Platypterygiinae: Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Krüger, Fritz, Pardo Pérez, Tainsh, Appleby, 2012, p. 20.

Типовой род. *Platypterygius* von Huene, 1922.

Филогенетическое определение (по Fischer et al., 2012). Все виды более родственные *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946, чем *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 (определение по ветви).

Диагноз. Диагноз группы сформулировать сложно из-за инверсий всех синапоморфий клады в ее некоторых группах. Ни один из предложенных ранее диагнозов (Bardet, 1995; Архангельский, 2008; Fischer et al., 2012) не может быть применен при нынешнем понимании объема группы. По результатам филогенетического анализа, синапоморфиями группы являются: плотно расположенные элементы в конечностях (признак 124: состояние 1) (инверсия у некоторых видов *Undorosaurus* и *Grendelius*); полностью сросшиеся лобковая и седалищная кости (126:2) (инверсия у *Undorosaurus*); стержневидный ишиопубис (127:1) (инверсия у *Undorosaurus*); хорошо развитый постаксиальный пятый палец в задней конечности (134:1).

Состав. 15 родов: *Brachypterygius* von Huene, 1922, *Platypterygius* von Huene, 1922, *Grendelius* McGowan, 1976, *Simbirskiasaurus* Otschev et Efimov, 1985, *Plutoniosaurus* Efimov, 1997, *Caypullisaurus* Fernández, 1997; ?*Pervushovisaurus* Arkhangelsky, 1999; *Undorosaurus* Efimov, 1999; *Aegirosaurus* Bardet et Fernández, 2000; *Maiaspondylus* Maxwell et Caldwell, 2006; *Athabascasaurus* Druckenmiller et Maxwell, 2010; *Sveltonectes* Fischer et al., 2011b; *Leninia* Fischer et al., 2014; *Sisteronia* Fischer et al., 2014; *Acuetzpalin* Barrientos-Lara et Alvarado-Ortega, 2020.

Распространение. Верхний отдел юрской системы – верхний отдел меловой системы; кимериджский – сеноманский ярусы. Повсеместно.

5.2.1. Род *Brachypterygius* von Huene, 1922⁴

Ichthyosaurus: Boulenger, 1904b, p. 424 [*pars*]

Brachypterygius: von Huene, 1922, p. 97; Kuhn, 1934, p. 45; [Kirton, 1983, p. 129]; Delair, 1960, p. 68; 1986, p. 131; McGowan, 1997, p. 430 [*pars*]; *non* Архангельский, 1998a, с. 90; Motani, 1999b, p. 485 [*pars*]; Maisch, Matzke, 2000, p. 79 [*pars*]; McGowan, Motani, 2003, p. 117 [*pars*]; Maisch, 2010, p. 166 [*pars*]; Zverkov, Arkhangelsky, Stenshin, 2015, p. 561; Moon, Kirton, 2018, p. 85 [*pars*].

⁴ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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%)

Типовой вид. *Ichthyosaurus extremus* Boulenger, 1904a из нижних кимериджских глин графства Дорсет Англии.

Диагноз. Ихтиозавр средних размеров (до 4 метров, судя по размерам конечности), обладающий следующим уникальным сочетанием признаков конечности: плечевая кость с тремя дистальными фасетками, меньшая из которых средняя фасетка – для промежуточной кости; антеродистальный край плечевой кости сильно выступает вперед, нависая над лучевой костью и приближается к преаксиальному дополнительному элементу эпиподия, но не формирует с ним контакта; промежуточная кость контактирует в равной степени с третьей и четвертой дистальными карпалиями; контакт гороховидной кости с пятой метакарпалией отсутствует; шесть пальцев в конечности; дополнительные постаксиальный и преаксиальный пальцы развиты в равной степени хорошо и имеют такую же длину, как и остальные пальцы конечности.

Сравнение. Отличается от остальных родов семейства по следующей комбинации признаков: расширенная передняя конечность с шестью пальцами (пять пальцев у *Grendelius* и *Undorosaurus*), в которой промежуточная кость в равной степени контактирует со второй и третьей дистальными карпалиями как у *Aegirosaurus* и *Sveltonectes* (преобладает дистальный контакт промежуточной кости с третьей дистальной карпалией у всех остальных родов семейства); крупная гороховидная кость (как у *Platypterygius hercynicus*); контакт промежуточной и плечевой костей как у *Aegirosaurus*, *Grendelius*, *Caypullisaurus* и *Acuetzpalin*; один хорошо развитый постаксиальный дополнительный палец как у *Aegirosaurus*, *Sveltonectes* и ?*Plutoniosaurus* (постаксиальные пальцы не развиты у *Grendelius* и *Undorosaurus*; два и более постаксиальных пальцев у *Caypullisaurus*, *Platypterygius*, *Maiaspondylus*).

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. По строению передней конечности данный род ближе всего к *Aegirosaurus* из титонских отложений Зольнхофена (Германия), отличаясь лишь сильно вытянутым антеродистальным краем плечевой кости (рис. 18). Возможно, род *Aegirosaurus* Bardet et Fernandez, 2000 следует рассматривать в качестве младшего субъективного синонима рода *Brachypterygius* von Huene, 1922, однако для более уверенных выводов требуются дополнительные находки *Brachypterygius* из Западной Европы, а также ревизия материалов, отнесенных к роду *Aegirosaurus*. Типовые виды этих двух родов при этом различаются размерами и некоторыми деталями строения передней конечности, что позволяет считать их отдельными видами. По результатам филогенетического анализа, проведенного в данной работе, *Brachypterygius extremus* и *Aegirosaurus leptospondylus*

являются сестринскими таксонами, формируя базальную кладу в составе семейства *Platypterygiidae*. Фактически, при выделении *Aegirosaurus* Н. Бардэ и М. Фернандез (Bardet, Fernandez, 2000) сравнивали данный таксон не непосредственно с типовым материалом *Brachypterygius extremus*, а с химерным таксоном *Brachypterygius extremus*+*Grendelius mordax*, как на тот момент понимали род *Brachypterygius* большинство исследователей, поэтому различия между двумя таксонами были для них очевидны. Действительно по строению черепа *Aegirosaurus* и *Grendelius* существенно различаются, однако синонимия *Brachypterygius extremus* и *Grendelius mordax* не имеет серьезных оснований.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, кимериджский ярус; Англия.

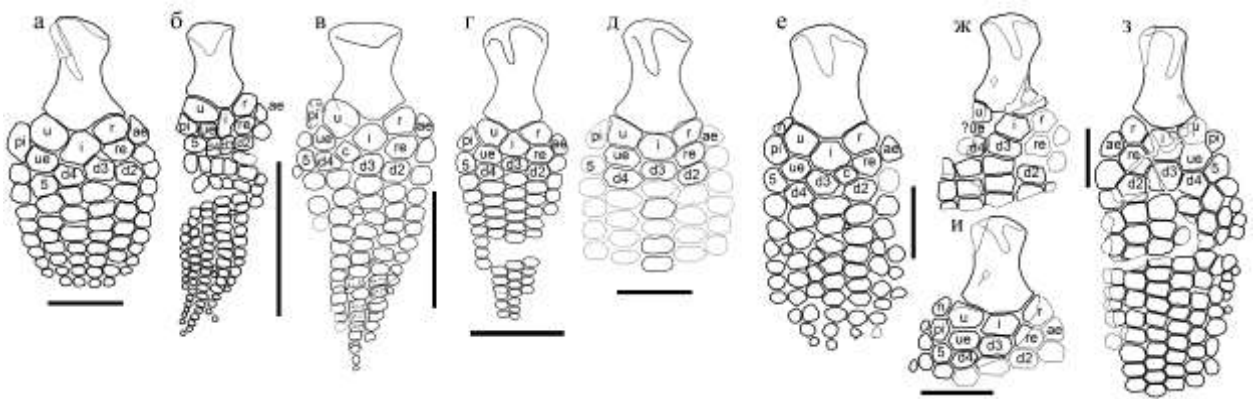


Рис. 18. Сравнение передних конечностей позднеюрских платиптеригиид, характеризующихся контактом промежуточной и плечевой костей. (а) *Brachypterygius extremus*, голотип (а); *Aegirosaurus leptospondylus*, неотип (б) по (Bardet, Fernandez, 2000, fig. 5); *Grendelius mordax*, экз. BRSMG Ce 16696 (в), *G. pseudoscythicus*, голотип (г), по (Ефимов, 1998а, рис. 4); *G. zhuravlevi* реконструкция по голотипу и экз. СОМК Нб 30192 (д); *G. alekseevi*, голотип (е); *Saupullisaurus bonapartei*, голотип (ж, з) и паратип (и). Сокращения см. в Приложении 3. По (Zverkov et al., 2015b, fig. 18; Zverkov, Grigoriev, 2020, fig. 1).

***Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904)**

(Табл. XXXIX, фиг. 1)

Ichthyosaurus extremus: Boulenger, 1904a, p. 18; 1904b, p. 424, text-fig. 83C.

Brachypterygius extremus: von Huene, 1922, p. 97, pl. 19, fig. 9; Kuhn, 1934, p. 45; [Kirton, 1983, p. 129, figs 40, 41]; Delair, 1960, p. 68; 1986, p. 131, fig. 3; McGowan, 1997, p. 430, fig. 2B [pars]; Motani, 1999a, p. 39, fig 7B; 1999b, p. 485 [pars]; Maisch, Matzke, 2000, p. 79, fig. 29 (pars.); McGowan, Motani, 2003, p. 117, fig. 94B [pars]; Maisch, 2010, p. 166; Zverkov, Arkhangelsky, Stenshin, 2015, p. 561; Moon, Kirton, 2018, p. 85, text-fig. 42a, pl. 38, fig. 4 [pars]; Zverkov, Grigoriev, 2020, fig. 1G.

Голотип. Музей естествознания (Лондон, Англия) NHMUK PV R3177, правая передняя конечность в матриксе; Англия, графство Дорсет, окрестности Уэймута; верхняя юра, кимериджский ярус, свита кимериджских глин, ?основание нижних кимериджских клин, слои «Smallmouth Sands»; Boulenger, 1904b, p. 424, text-fig. 83C.

Диагноз. Вид монотипичного рода. См. диагноз рода.

Описание.

Плечевая кость обладает вытянутым, утонченным диафизом и дистальным концом заметно превышающем по ширине проксимальный конец при виде сверху (табл. XXXIX, фиг. 1a). Форма проксимального конца не совсем ясна, ввиду того что он частично погружен в матрикс, однако, судя по выступающим частям, он был сильно уплощенным с переднезадней длиной существенно превышавшей дорсовентральную толщину. Дорсальный гребень хорошо выраженный, пластинчатый, протягивается до середины длины плечевой кости (табл. XXXIX, фиг. 1). Дельтопекторальный гребень угловатый, но не так хорошо выражен как дорсальный гребень, располагаясь на антеровентральном крае проксимального конца плечевой кости (XXXIX, фиг. 1б). Дистальный конец плечевой кости сильно расширен в переднезаднем направлении, главным образом за счет существенно выдающегося вперед антеродистального конца (XXXIX, фиг. 1a, б). Дистальный конец несет три фасетки: фасетки примерно равных размеров для лучевой и локтевой костей, и расположенную между ними узкую фасетку для промежуточной кости (XXXIX, фиг. 1). Фасетка для лучевой кости обладает сильно вогнутым в дорсальной проекции краем. Ее передний край вытянут вперед и заостряется, клювовидно нависая над лучевой костью (XXXIX, фиг. 1a, б).

Локтевая кость проксимодистально укороченная и имеет неправильно-пентагональные очертания в дорсальной проекции (XXXIX, фиг. 1a). Спереди она контактировала с промежуточной костью; дистально несет фасетку для ульнаре и постеродистально для гороховидной кости (XXXIX, фиг. 1a); задний край кости выпуклый, не полностью окостеневший. Лучевая кость также имеет пентагональные очертания в дорсальной проекции. Ее постеродистальный край контактирует с промежуточной костью, дистальный край – с радиале, и антеродистальный – с преаксиальным дополнительным элементом эпиподия. Передний край лучевой кости несет дополнительную не полностью окостеневшую площадку, отделяющую фасетку преаксиального дополнительного элемента от плечевой кости (XXXIX, фиг. 1a). Преаксиальный дополнительный элемент имеет каплевидные очертания с заостренным проксимальным концом (XXXIX, фиг. 1a); его передний край прямой, но не полностью окостеневший. Проксимальный конец элемента

почти достигает вытянутый антеродистальный конец плечевой кости, но контакт между ними не формируется. Дистально элемент контактирует с радиале и первым элементом преаксиального пальца. Промежуточная кость проксимодистально вытянутая, характеризуется сложными очертаниями в дорсальной проекции с семью гранями неравных размеров. Проксимально она контактирует с плечевой костью, дистально несет две в равной степени хорошо выраженных фасетки для второй и третьей дистальных карпалей. Гороховидная кость имеет неправильно-овальные очертания. Это довольно крупный уплощенный элемент, приближающийся по размерам к лучевой кости.

В конечности в равной степени хорошо развиты шесть пальцев: четыре основных и два дополнительных – пре- и постаксиальный пальцы. Элементы проксимальной части автоподия плотно прилегают друг к другу и имеют полигональные очертания (XXXIX, фиг. 1а). Их проксимодистальная длина значительно уступает переднезадней ширине. На проксимальных и дистальных краях многих элементов, в их средней части, присутствуют небольшие вырезки. Пятая метакарпalia контактирует с дистальным краем ульнаре («широкоплавниковая» конфигурация). Дистальные элементы конечности уплощенные и округлые в очертаниях при виде сверху. Преимущественно округлые очертания имеют также элементы пре- и постаксиального пальцев.

Размеры. Приложение 4, Табл. 12.

Сравнение. Вид монотипичного рода.

Замечания. Экземпляр CAMSM J29864, неполный правый передний лап из кимериджских глин Или, традиционно относят к *Brachypterygius extremus* (Kirton, 1983; Moon, Kirton, 2018). Несмотря на то, что сходство элементов эпиподия и автоподия у этого экземпляра с голотипом *B. extremus* велико, в строении их плечевых костей имеются некоторые различия. Плечевая кость экз. CAMSM J29864 более крепкая и пропорционально короткая, обладает дорсовентрально расширенным, массивным проксимальным концом (XXXIX, фиг. 2д), что не характерно для типового экземпляра. По этой причине в данной работе конечность CAMSM J29864 рассматривается в открытой номенклатуре как *Brachypterygius* sp. indet. cf. *B. extremus*. Несколько изолированных плечевых костей из кимериджских глин Англии (см. Приложение 2) также с долей условности могут быть отнесены к *Brachypterygius*, в особенности экз. CAMSM 29803 (XXXIX, фиг. 3). Однако ввиду того что элементы эпиподия и автоподия для этих экземпляров неизвестны, а в форме плечевых костей родов *Brachypterygius* и *Grendelius* наблюдается много общих черт, эти изолированные кости рассматриваются как cf. *Brachypterygius*.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, кимериджский ярус, нижний подъярус; Англия.

Материал. Помимо голотипа, экз. WESTM 1978.219, левая передняя конечность, вероятно, принадлежащая той же особи, что и голотип.

5.2.2. Род *Grendelius* McGowan, 1976⁵

Grendelius: McGowan, 1976, p. 671; [Kirton, 1983, p. 110]; Zverkov, Arkhangelsky, Stenshin, 2015, p. 561.

Brachypterygius: Maisch, Matzke, 2000, p.79 [*pars*]; Maisch, 2010, p. 166 [*pars*]; McGowan, Motani, 2003, p. 117 [*pars*]; Moon, Kirton, 2018, p. 85 [*pars*].

Otschevia: Ефимов, 1998а, с. 82; Motani, 1999, p. 485; Первушов, Архангельский, Иванов, 1999, с. 26; Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 202; Архангельский, 2001, с. 69, Архангельский, 2008, с. 252.

Типовой вид. *Grendelius mordax* McGowan, 1976 из верхних кимериджских глин (зона *Virgatosphinctoides wheatleyensis*) графства Норфолк Англии.

Диагноз. Ихтиозавры средних – умеренно крупных размеров (3–4 м), обладающие следующим уникальным сочетанием признаков: массивный крепкий череп с длинными мощными челюстями и пропорционально маленькими орбитами (соотношение диаметра орбиты к длине нижней челюсти составляет 0,174); подноздревой отросток предчелюстной кости дорсовентрально высокий, над ним расположена узкая вырезка, составляющая передний край наружной ноздри; ноздревой вырост носовой кости не выражен; край слезной кости, формирующий постероventральную грань наружной ноздри, несет ярко выраженное углубление, ограниченное спереди и сзади выростами; мощный и широкий латеральный отросток стремечка; осевая часть лопатки стержневидная, утолщенная; широкая, мощная межключица с расширенным лопатовидным постеромедиальным отростком, широким на всем протяжении; плечевая кость с тремя дистальными фасетками, средняя из которых для промежуточной кости (может присутствовать дополнительная четвертая фасетка для постаксиального дополнительного окостенения); пять пальцев в

⁵ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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%)

передней конечности, постаксиальный дополнительный палец не развит; четвертая дистальная карпalia не имеет контакта с промежуточной костью, а контактирует проксимально с ульнаре и третьей дистальной карпалией (у типового вида развит контакт элемента с централией); промежуточная кость с дистально расположенной фасеткой для третьей дистальной карпалии; пятая метакарпalia контактирует с ульнаре постеродистально; неоморфные окостенения гомологичные централиям могут присутствовать дистальнее промежуточной кости.

Сравнение. Заглазничная часть черепа расширенная, как у *Caypullisaurus*, *Undorosaurus* и *Platypterygius*; соотношение орбиты 0,17–0,18 (0,14 у *Caypullisaurus*; 0,19 у *Undorosaurus*; 0,18 у *Aegirosaurus*); надноздревой отросток предчелюстной кости хорошо развит и доходит до края ноздри как у *Caypullisaurus* (редуцирован у *Undorosaurus*); подноздревой отросток контактирует со скуловой костью, как у *Undorosaurus*; ноздревой вырост носовой кости не выражен, в отличие от большинства офтальмозаврий; слезная кость участвует в формировании заднего края ноздри, в отличие от *Undorosaurus*, *Platypterygius*, *Simbirskiasaurus*, *Maiaspondylus*, *Athabascasaurus* и *Leninia*; задний фланг скуловой кости расширен, как у *Caypullisaurus*, *Undorosaurus* и *Platypterygius*; чешуйчатая кость неизвестна, вероятно, полностью редуцирована в отличие от *Undorosaurus* и *Aegirosaurus*; широкий массивный постеромедиальный отросток теменной кости для надвисочной кости, как у *Undorosaurus* и *Platypterygius*; крупная квадратная кость с массивным челюстным мышцелком и слабо развитой затылочной пластиной, похожа на таковую *Undorosaurus*, отличаясь более широкой дорсальной частью; основная затылочная кость с сильно редуцированной замыщелковой областью, как у *Platypterygius*; округлые задние края фасеток основной затылочной кости для боковых затылочных, в отличие от заостренных у *Undorosaurus*, *Sveltonectes* и *Plutoniosaurus*; соотношение длины к ширине у базисфеноида 1,52, что превышает соотношения, наблюдаемые у большинства офтальмозаврий (1,33–1,35 у *Platypterygius*; 1,2 у *Sisteronia*; 1,1 у *Sveltonectes* и *Maiaspondylus*; Приложение 4, Табл. 10), но уступает таковым *Undorosaurus* (1,63–1,75); мощный латеральный отросток стремечка, более широкий, чем у всех других офтальмозаврий; мощные большие зубы с квадратным в сечении корнем как у *Undorosaurus* и некоторых видов *Platypterygius*; 53 зуба в верхней челюсти как у *Undorosaurus*; 47 предкрестцовых позвонков (~ 42 у *Athabascasaurus*, 52 у *Aegirosaurus* и *Undorosaurus*, 47–54 у *Platypterygius*); коракоиды овальных очертаний, с длиной незначительно превышающей ширину, при этом их задняя часть шире передней (схожи с таковыми рода *Undorosaurus*); хорошо развитый акромиальный отросток лопатки, как у большинства офтальмозаврий, но не в такой степени как у меловых платиптеригид (хуже развит у

Undorosaurus); толстый стержневидный диафиз лопатки, как у *Platypterygius*, *Plutoniosaurus* и *Sveltonectes* (медиолатерально сжатый диафиз, овальный в сечении у *Undorosaurus*); ключицы с умеренно высокими пластинчатыми медиальными частями (утонченные, стержневидные у *Undorosaurus*); межключица с лопатовидно расширенным постеромедиальным отростком как у *Undorosaurus*, но в отличие от данного рода отросток широкий на всем протяжении, а не только в дистальной части; 5 пальцев передней конечности, как у *Undorosaurus*; плечевая кость с тремя дистальными фасетками, средняя из которых для промежуточной кости, как у *Brachypterygius*, *Aegirosaurus* и *Caupullisaurus* (у большинства офталмозаврий контакт плечевой кости с промежуточной не развит, но имеется антеродистальная фасетка для преаксиального дополнительного элемента эпиподия, которая у *Grendelius* не развита); метакарпалия 5 контактирует с ульнаре постеродистально (т.е. «узкоплавниковое» состояние) как у *Undorosaurus*, *Caupullisaurus*, *Platypterygius*, *Plutoniosaurus*, *Maiaspondylus* и *Nannopterygius*; интермедиум с дистальной фасеткой для третьей дистальной карпалии как у перечисленных в предыдущем пункте родов и в отличие от *Brachypterygius* и *Aegirosaurus*; задний край локтевой кости без перихондрального окостенения, может контактировать с неоморфным окостенением (как у *Undorosaurus* и *Caupullisaurus*); бедренная кость с двумя дистальными фасетками как у *Undorosaurus*, *Aegirosaurus* (три у *Platypterygius* и *Maiaspondylus*). Фасетка для большой берцовой кости почти вдвое меньше фасетки для малой берцовой кости (как у вида *U. kielanae*, но в отличие от всех прочих представителей семейства).

Видовой состав. Помимо типового вида из нижней части верхних кимериджских глин (нижневолжский подъярус) Англии, *Grendelius pseudoscythicus* (Efimov, 1998) из средневолжского подъяруса (зона *Dorsoplanites panderi*) Ульяновской области; *Grendelius zhuravlevi* (Arkhangelsky, 1998) из средневолжского подъяруса (зона *Dorsoplanites panderi*) Саратовской и Самарской областей; *Grendelius alekseevi* (Arkhangelsky, 2001) из средневолжского подъяруса (зона *Dorsoplanites panderi*) Ульяновской области.

Замечания. В 1976 г. К. Макгоуэн описал новый род и вид с относительно небольшой орбитой, широким мощным ростром и большими крепкими зубами – *Grendelius mordax* (McGowan, 1976). Голотип и единственный известный на тот момент экземпляр, CAMSM J 68516, представляет собой почти полную левую часть черепа в сочленении и некоторые изолированные черепные и посткраниальные элементы, часть из которых Макгоуэн не описал и не изобразил, так как не считал таксономически информативными. О возможной синонимии *Grendelius* и *Brachypterygius* впервые высказалась А. Киртон в своей неопубликованной диссертации (Kirton, 1983). Это было обусловлено тем, что *Grendelius*

mordax известен по черепным остаткам, тогда как *Brachypterygius extremus* известен исключительно по передним конечностям и исключить, что эти два таксона из кимериджских глин Англии фактически могут представлять один таксон, нельзя. Однако Киртон воздержалась от вынесения таксономических решений в ожидании более полных и перекрывающихся материалов. В 1997 году Макгоуэн сообщил о новом экземпляре, BRSMG Ce 16696, почти полном скелете из кимериджских глин Дорсета. В своем кратком сообщении об этом экземпляре он написал: «проведенная мной предварительная препаровка показала широкий передний плавник с пятью пальцами <...> Я не могу точно сказать, это правый или левый передний плавник, а также экспонирован ли он дорсально или вентрально. Однако для сравнения он предварительно идентифицируется как правый передний плавник видимый в дорсальной проекции» (McGowan, 1997, p. 428; перевод автора). Эта интерпретация Макгоуэном передней конечности BRSMG Ce 16696 как правой, наблюдаемой сверху, сделала ее похожей на переднюю конечность голотипа *B. extremus*. Основываясь главным образом на наличии контакта промежуточной и плечевой костей и на сходстве строения черепа BRSMG Ce 16696 с черепом голотипа *G. mordax*, Макгоуэн предложил синонимию *Brachypterygius* и *Grendelius*. Однако описание BRSMG Ce 16696 проведено не было.

В 1998 г. из волжских отложений европейской части России были описаны еще два таксона с контактом промежуточной и плечевой костей. Две статьи опубликованы подряд во втором номере «Палеонтологического журнала». В первой статье В.М. Ефимов описал новый род и вид *Otschevia pseudoscythica* из нижневолжского подъяруса Ульяновской области (Ефимов, 1998а). Во второй статье М.С. Архангельский описал новый вид рода *Brachypterygius*, *B. zhuravlevi*, из средневолжского подъяруса Саратовской области (Архангельский, 1998а). Оба таксона представлены неполными скелетами, включая фрагменты черепов, позвоночные столбы, элементы поясов передних конечностей и передние конечности. Архангельский по какой-то причине посчитал, что черепные остатки исследуемого им экземпляра включают не фрагменты верхней и нижней челюсти, а четыре фрагмента нижних челюстей, принадлежащие, таким образом, как минимум двум экземплярам (это не подтверждается наблюдениями автора данной работы). Поэтому в качестве голотипа нового вида он выбрал только элементы передней конечности, в которой промежуточная кость контактирует с плечевой, что на тот момент считалось уникальным признаком рода *Brachypterygius* (Архангельский, 1998а).

В.М. Ефимов в своей статье сконцентрировался на дистальном контакте промежуточной кости с одной дистальной карпалией («узкоплавниковый» тип), который многие исследователи прошлого века считали таксономически важным признаком

высокого уровня (например, Huene, 1922; Appleby, 1956; McGowan, 1972a, b). Поэтому он сравнил новый таксон только с другими «узкоплавниковыми» ихтиозаврами (*Leptopterygius*, *Temnodontosaurus*, *Stenopterygius*, *Platypterygius* и *Plutoniosaurus*), хотя и упомянул, что «Подобная особенность промежуточной кости отмечалась ранее (Huene, 1956) лишь у рода *Brachypterygius* из кимериджа Северной [sic] Англии, однако относящегося к надсемейству широкоплавниковых» (Ефимов, 1998а, с. 82). Кости черепа Ефимовым описаны не были и сравнения по ним не проводилось.

Два года спустя Архангельский (2000) описал новый экземпляр *Brachypterygius zhuravlevi* – неполный скелет из средневожского подъяруса Кашпирского сланцевого рудника в Самарской области. Основываясь на единственной дистальной фasetке промежуточной кости, он отнес этот вид к выделенному Ефимовым роду *Otschevia* как новую комбинацию *Otschevia zhuravlevi*.

В следующем году Архангельский описал третий вид в составе рода *Otschevia*, *Otschevia alekseevi*, на основе довольно полного скелета из средневожского подъяруса Ульяновской области (Архангельский, 2001). Важно отметить, что в этой статье Архангельский предположил, что род *Caupullisaurus* Fernández, 1997 из титона Аргентины также имеет контакт промежуточной и плечевой костей и, вероятно, близко связан с *Otschevia*. Однако до недавнего времени это важное предположение не было учтено другими исследователями.

В своей крупной сводке по ихтиозаврам М. Майш и А. Матцке поддержали синонимию *Brachypterygius* и *Grendelius*, предложенную Макгоуэном (McGowan, 1997), хотя посчитали типовые виды этих таксонов валидными (Maisch, Matzke, 2000). Кроме того, они высказали мнение по поводу таксонов, описанных из России, предложив синонимию видов *Otschevia zhuravlevi* и *O. pseudoscythica*, и основываясь на «наличии средней фasetки для промежуточной кости на плечевой кости, аутопоморфии *Brachypterygius*» (Maisch, Matzke, 2000, р. 87–88; перевод автора) ими была предложена новая комбинация *Brachypterygius pseudoscythicus* (Maisch, Matzke, 2000).

В 2003 г. К. Макгоуэн и Р. Мотани (McGowan, Motani, 2003) посчитали все виды, описанные в составе родов *Brachypterygius*, *Grendelius* и *Otschevia* синонимами *Brachypterygius extremus*. Все наблюдаемые различия они посчитали недостаточными для обособления видов (включая различные конфигурации элементов мезоподия и разное число пальцев в передних конечностях – шесть у *B. extremus* против пяти у экземпляров *Grendelius* и *Otschevia*, для которых известны достаточно полные конечности). При этом *Otschevia alekseevi* в их работе не рассматривалась. Таксономическое мнение, высказанное Макгоуэном и Мотани (McGowan, Motani, 2003), в последствии использовалось в

большинстве публикаций по ихтиозаврам. М. Майш (Maisch, 2010) был единственным, кто продолжил рассматривать *Brachypterygius extremus* и *B. mordax* как отдельные валидные виды, а также считал валидными российские виды *B. pseudoscythicus* и *B. alekseevi*, но все в составе рода *Brachypterygius*.

В 2015 г. Н. Зверьков с коллегами переописали голотип *Otschevia alekseevi* и второй экземпляр *Brachypterygius zhuravlevi* (Zverkov et al., 2015b). Основываясь на сильном сходстве в строении элементов черепа, они подтвердили синонимию родов *Otschevia* и *Grendelius*, однако, учитывая различия в строении передних конечностей *Otschevia* и *Brachypterygius*, они предложили рассматривать эти два таксона отдельно. Также они отметили, что конечность второго экземпляра *G. mordax* (BRSMG Ce 16696) была неверно интерпретирована Макгоуэном (перепутаны передняя и задняя стороны) и в новой интерпретации конечность этого экземпляра по своему строению более сходна с конечностями *Otschevia*, чем *Brachypterygius*. Мнения Зверькова с соавторами (Zverkov et al., 2015b) не получили поддержки со стороны других исследователей и используются в основном в публикациях Зверькова и соавторов (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019; Zverkov, Grigoriev, 2020; Zverkov, Jacobs, 2021).

В 2018 г. Б. Мун и А. Киртон (Moon, Kirton, 2018) при проведении ревизии ихтиозавров из кимериджских глин Англии предприняли попытку отстоять консервативное мнение Макгоуэна и Мотани (McGowan, Motani, 2003), а мнение Зверькова с соавторами (Zverkov et al., 2015b) посчитали несостоятельным. Эти авторы отнесли к виду *Brachypterygius extremus* все экземпляры из кимериджских глин Англии, у которых либо плечевая кость несет фасетку для промежуточной кости, либо элементы черепа более схожи по строению с *Grendelius mordax*, чем с *Ophthalmosaurus icenicus*. Это привело к концепции, в которой большинство экземпляров из кимериджских глин Англии, определены либо как *B. extremus*, либо как неопределимые офтальмосавриды, за исключением голотипа *Nannopterygius enthekiodon* и трех изолированных плечевых костей, отнесенных к сомнительному роду *Macropterygius*. Концепция *Brachypterygius*, представленная Муном и Киртон (Moon, Kirton, 2018), в настоящее время безоговорочно принята многими исследователями (Delsset et al., 2019; Campos et al., 2020, 2021; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2020). Автор данной работы придерживается таксономического мнения, высказанного им с коллегами в работе 2015 г. (Zverkov et al., 2015b) и считает, что исходя из имеющихся материалов, синонимия типовых видов *Brachypterygius* и *Grendelius* невозможна по причине отличий в строении их конечностей (число пальцев, форма дистального конца плечевой кости и конфигурация элементов мезоподия), в то же время синонимию родов *Grendelius* и *Otschevia* можно обосновать сходством в строении их

наружных покровных элементов черепа, базикрания и затылочной области черепа (Zverkov et al., 2015b). Концепция, при которой большинство крупных позднеюрских ихтиозавров с выраженным контактом промежуточной и плечевой костей относят к роду *Brachypterygius* непоследовательна, потому что не учитывает позднеюрские роды *Caupullisaurus* и *Aegirosaurus*, характеризующиеся этим признаком. Таксономическое значение данного признака, по-видимому, существенно переоценено.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, нижний и средний подъярусы; Англия, европейская часть России, ?Мексика (Buchy, López Oliva, 2009).

***Grendelius mordax* McGowan, 1976**

(Табл. XL–XLI)

Grendelius mordax: McGowan, 1976, p. 671, figs. 1, 2A, B, C, F, 3; Zverkov, Arkhangelsky, Stenshin, 2015, p. 561, fig. 18B.

Brachypterygius mordax: Maisch, Matzke, 2000, p. 79; Maisch, 2010, p. 166.

Brachypterygius extremus: McGowan, Motani, 2003, p. 117, fig. 94 [*pars.*]; Moon, Kirton, 2018, p. 85, text-figs 37–41, pl. 33 [*pars.*].

Голотип. Музей наук о Земле им. А. Седжвика (Кембридж, Англия) CAMSM J68516, практически полный череп и ассоциированные посткраниальные фрагменты; Англия, Норфолк, 12 км к югу от Кингс-Линн; верхняя юра, волжский ярус, нижний подъярус, ?зоны *V. wheatleyensis* - *P. huddlestoni*, свита кимериджских глин (верхние кимериджские глины); McGowan, 1976, p. 671, figs. 1, 2A, B, C, F, 3.

Диагноз. Ихтиозавр средних размеров (до 4 метров), обладающий следующим уникальным сочетанием признаков: глубокие фасетки с неровной поверхностью на вентральной стороне базисфеноида для постеромедиальных ветвей крыловидных костей; централия у постеродистального края промежуточной кости (см. Замечания); контакт ульнаре и интермедиума отсутствует из-за вклинивающегося между ними дополнительного окостенения (централии).

Описание.

Описание черепа приведено К. Макгоуэном (McGowan, 1976) и позднее дополнено Б. Муном и А. Киртон (Moon, Kirton, 2018). Наружные покровные элементы черепа, а также основная затылочная кость, базисфеноид и боковые затылочные кости достаточно подробно описаны и изображены этими авторами, поэтому в данной работе их описание не

приводится. Уточненные интерпретации контактов между наружными покровными элементами черепа представителей данного вида приведены в табл. XL. Изображения базисфеноида, основной и боковых затылочных костей приведены в сравнительных целях на табл. XLI (фиг. 1, 2, 4). Ниже приводятся только описания некоторых элементов скелета голотипа, которые не были выполнены предыдущими исследователями.

Заднеушная кость характеризуется укороченным параокципитальным отростком (табл. XLI, фиг. 3). Фасетка для основной затылочной кости имеет небольшие размеры и полукруглые очертания, ее высота существенно уступает медиолатеральной ширине (табл. XLI, фиг. 3а). Фасетка для стремечка имеет треугольные очертания (табл. XLI, фиг. 3г). Отпечатки полукружных каналов слуховой капсулы на медиальной стороне имеют V-образную форму (табл. XLI, фиг. 3б). Отпечатки горизонтального полукружного канала и заднего вертикального полукружного канала почти равны по ширине, но по протяженности отпечаток вертикального полукружного канала больше (табл. XLI, фиг. 3б). Отпечатки задней ампулы, овального и круглого мешочков сильно сокращены.

Стремечко обладает крупной медиальной головкой и дорсовентрально широким латеральным отростком, который сохранился не полностью (табл. XLI, фиг. 5).

Нижняя челюсть. Надугловая кость характеризуется высоким угловатым паракорonoидным выступом на дорсальной стороне и расположенным за ним на медиальной стороне прегленоидным отростком, хорошо развитым, и направленным анеромедиально (табл. XLI, фиг. 6).

Сочленовная кость крупная, ее дорсовентральная высота превышает переднезаднюю длину (табл. XLI, фиг. 7б). Латеральная поверхность элемента уплощенная и неровная, несет серию глубоких диагональных борозд и гребней (табл. XLI, фиг. 7в); медиальная поверхность седловидная (табл. XLIII, фиг. 7б). Передняя грань кости расширена и имеет линзовидные очертания (табл. XLIII, фиг. 7а). Она формирует часть нижнечелюстного сустава. Задний край элемента округлый.

Пояс передних конечностей. Коракоид характеризуется округлыми очертаниями с равными медиолатеральной шириной и переднезадней длиной (табл. XLIII, фиг. 8). Антеролатеральная вырезка обширная, занимает большую часть переднего края элемента, в то время как анеромедиальный отросток узкий и слабо развитый (табл. XLIII, фиг. 8). Латеральные фасетки для лопатки и плечевого сустава плохо разграничены, фасетка гленоида значительно больше фасетки для лопатки.

Передняя конечность, хорошо сохранившаяся у экз. BRSMG Ce 16696, описана и изображена в работах К. Макгоуэна (McGowan, 1997, fig. 2A) и Б. Муна и А. Киртон (Moon, Kirton, 2018, text-fig. 40). Однако, как отмечено выше в замечаниях при описании рода,

Макгоуэн неверно определил ориентировку конечности в пространстве и предложенная им интерпретация элементов в связи с этим ошибочна. Главной неточностью в интерпретации Муна и Киртон является идентификация четвертой дистальной карпалии и пятой метакарпалии. По их интерпретации (Moon, Kirton, 2018, text-fig. 40c), четвертая дистальная карпалия дистально контактирует с третьей дистальной карпальной и пятой метакарпальной и не имеет контакта с четвертой метакарпальной, которая дистально отходит от пятой метакарпалии. Такая интерпретация противоречит положениям гипотезы закладки скелета конечности как иерархической последовательности ветвлений (Shubin, Alberch, 1986), по которой четвертая метакарпалия должна отходить непосредственно от четвертой дистальной карпалии. В данной работе предлагается интерпретация (рис. 18в), в которой постеродистальнее промежуточной кости расположено неоморфное окостенение гомологичное централии, а элемент, интерпретированный Муном и Киртон как пятая метакарпалия, является четвертой дистальной карпальной. В свою очередь пятая метакарпалия расположена у постеродистального края ульнаре, как и у всех прочих представителей рода (рис. 18).

Размеры. Приведены в работах К. Макгоуэна (McGowan, 1976, 1997) а также Б. Муна и А. Киртон (Moon, Kirton, 2018).

Сравнение. Вид схож с *G. alekseevi*, обладая дорсовентрально высоким, мощным ростром, что отличает его от *G. zhuravlevi*; отличается от *G. alekseevi* наличием контакта скуловой и предчелюстной костей и отсутствием участия предлобной кости в формировании постеродорсального края наружной ноздри; отличается от других видов рода глубокими фасетками с неровной поверхностью для постеромедиальных ветвей крыловидных костей на вентральной стороне базисфеноида (рис. 19); схож с *G. pseudoscythicus* и *G. zhuravlevi* обширными антеролатеральными вырезками коракоидов (рис. 20), отличаясь от *G. pseudoscythicus* и *G. alekseevi* значительно менее развитым антеромедиальным отростком коракоида (для *G. zhuravlevi* эта часть коракоида неизвестна); по форме плечевой кости с массивным проксимальным краем и широким диафизом с развитым заостренным задним флангом схож с *G. alekseevi*, отличаясь отсутствием на плечевой кости фасетки для постаксиального дополнительного элемента (как и у *G. zhuravlevi* и *G. pseudoscythicus*, которые в свою очередь характеризуются узким диафизом овальных очертаний); по овальной форме элементов автоподия сходен со всеми видами, кроме *G. zhuravlevi* (у которого элементы автоподия полигональные, плотно примыкающие

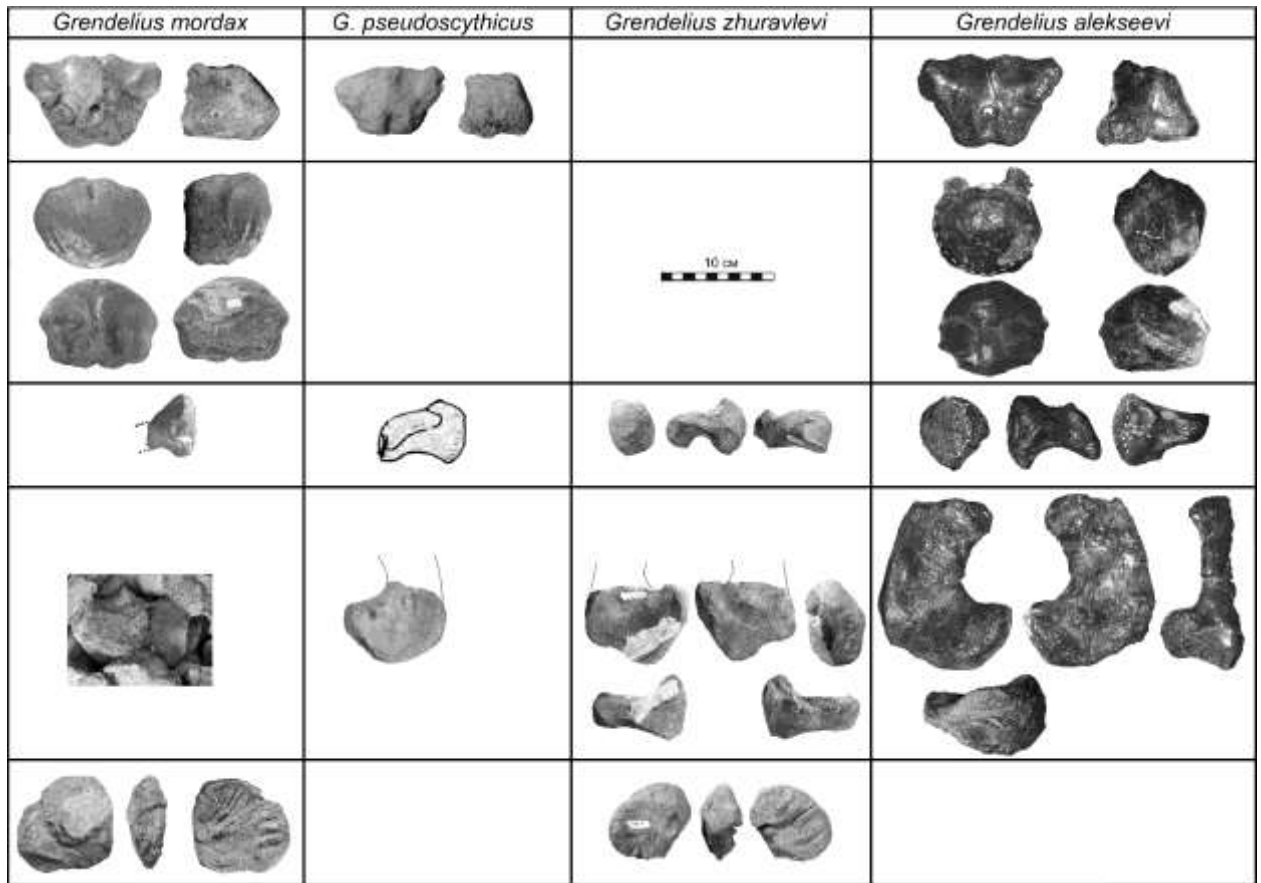


Рис. 19. Сравнение элементов черепа и нижней челюсти представителей рода *Grendelius*. Слева-направо в столбцах голотипы: *Grendelius mordax*, *G. pseudoscythicus*, *G. zhuravlevi*, *G. alekseevi*. Сверху-вниз в строках: базисфеноид, основная затылочная кость, стремечко, квадратная кость, сочленовная кость нижней челюсти. Иллюстрация стремечка *G. pseudoscythicus* взята из диссертации В.М. Ефимова (19986).

друг к другу); отличается от других видов рода по наличию централии у постеродистального края промежуточной кости (централии отсутствуют у *G. zhuravlevi* и *G. pseudoscythicus*, присутствуют у противоположного, антеродистального края у *G. alekseevi*); дорсовентрально утолщенные элементы автоподия как у всех видов, кроме *G. alekseevi*.

Замечания. Передняя конечность экз. BRSMG Ce 16696 содержит неоморфное окостенение, расположенное у постеродистального края промежуточной кости. Согласно положениям гипотезы Н. Шубина и П. Альберча (Shubin, Alberch, 1986) в конечностях рептилий от промежуточной кости отходят две централии. Таким образом, наиболее вероятно, что отходящие от промежуточной кости элементы у экз. BRSMG Ce 16696 гомологичны централиям. У голотипа *Grendelius alekseevi* (описан ниже) обе передние конечности также содержат неоморфные окостенения, но расположенные у антеродистального края промежуточной кости. Если предложенная в данной работе интерпретация этих окостенений верна, то это первые централии, известные для эволюционно продвинутых ихтиозавров.

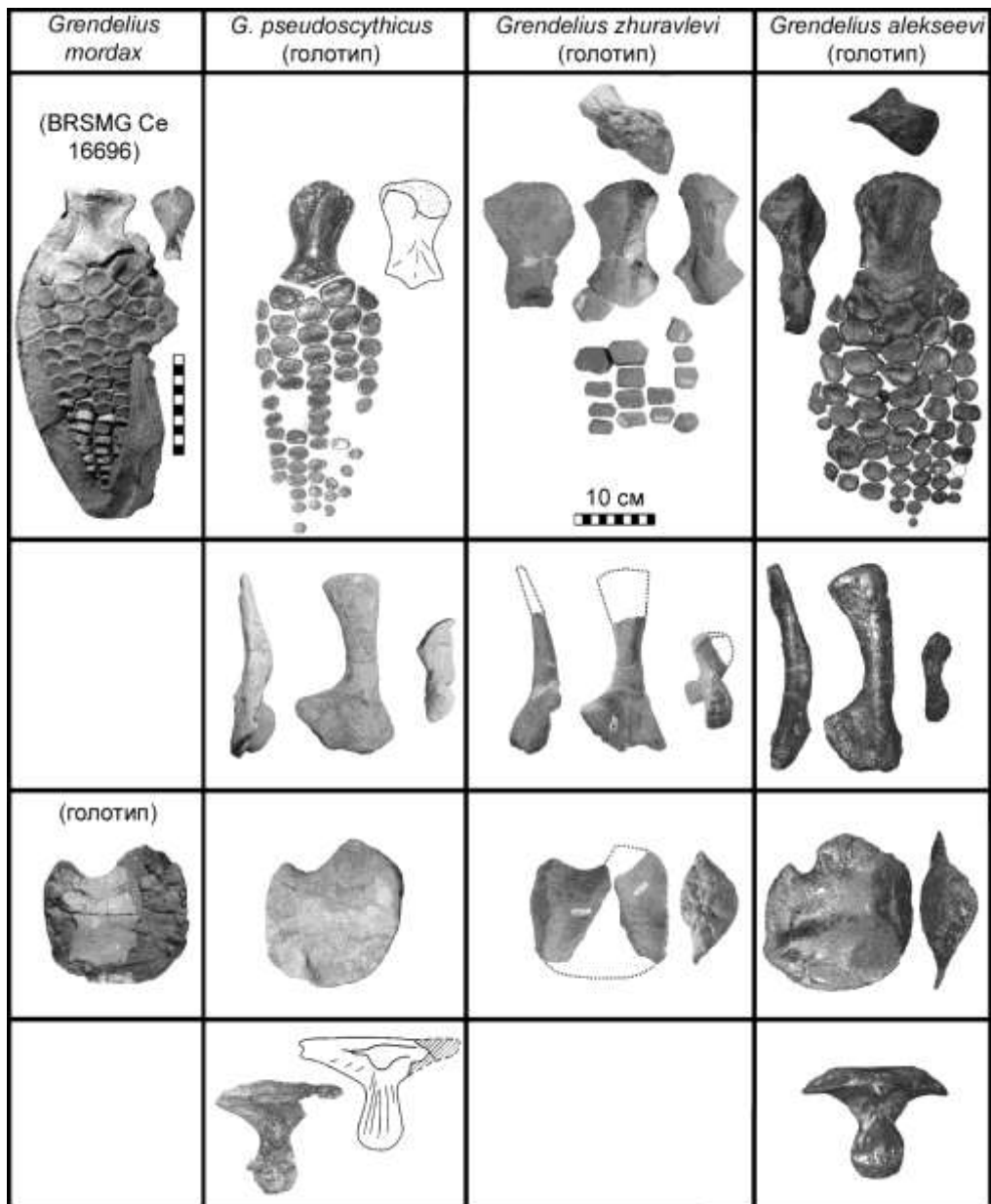


Рис. 20. Сравнение передних конечностей и элементов пояса передних конечностей представителей рода *Grendelius*. Слева-направо в столбцах: *Grendelius mordax* (передняя конечность экз. BRSMG Ce 16696 и коракоид голотипа), *G. pseudoscythicus* (голотип), *G. zhuravlevi* (голотип), *G. alekseevi* (голотип). Сверху-вниз в строках: передняя конечность, лопатка, коракоид, межключица. Иллюстрации для *G. pseudoscythicus* по (Ефимов, 1998а).

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, нижний подъярус, зоны *Virgatosphinctoides wheatleyensis* – *Pectinatites (Arkellites) huddlestoni*; верхние кимериджские глины; Англия.

Материал. Помимо голотипа, экз. BRSMG Ce 16696, практически полный скелет с полным черепом, плечевым поясом и передними конечностями; Кимеридж, Дорсет; нижеволжский подъярус, поздняя юра.

***Grendelius pseudoscythicus* (Efimov, 1998)**

(Табл. XLII)

Otschevia pseudoscythica: Ефимов, 1998а, с. 83, рис. 1–4; Motani, 1999b, p. 485; Первушов, Архангельский, Иванов, 1999, с. 26; Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 202; Архангельский, 2001, с. 69, рис. 4; 2008, с. 252, рис. 5.

Brachypterygius pseudoscythius: Maisch, Matzke, 2000, p. 79; Maisch, 2010, p. 167.

Brachypterygius extremus: McGowan, Motani, 2003, p. 117; Moon, Kirton, 2018, p. 86 [*pars*].

Grendelius pseudoscythicus: Zverkov, Arkhangel'sky, Stenshin, 2015, p. 561, fig. 18D.

Голотип. Ундоровский палеонтологический музей (Ундоры, Ульяновская область, Россия) УПИМ № 3/100, неполный скелет, включающий фрагменты крыши и затылочной части черепа, пояс передних конечностей, передние конечности, неполный позвоночный столб; Ульяновская область, Ульяновский район, правый берег р. Волга в 8 км восточнее села Новая Беденьга («Детский санаторий»); верхняя юра, волжский ярус, ?нижний подъярус, ?зона *Ilowaiskya pseudoscythica* (велика вероятность, что находка происходит из нижней части зоны *D. panderi*; см. Приложение 1); Ефимов, 1998а, рис. 1–4.

Диагноз. Отличается от других видов рода по следующей комбинации признаков: квадратная кость с расширенной в переднезаднем направлении вентральной частью и без антеромедиального выступа; лопатка с сильно веерообразно расширенной проксимальной частью, с сильно оттянутым назад от основной оси гленоидом; вырезка на проксимальном крае лопатки; обширная антеролатеральная вырезка коракоида и умеренно хорошо развитый антеромедиальный отросток; плечевая кость с узким диафизом; узкая фасетка плечевой кости для промежуточной кости; овальные в дорсальной проекции элементы автоподия; отсутствие в передней конечности центральных дистальнее промежуточной кости.

Описание.

Описание было опубликовано В.М. Ефимовым (1998а), а также присутствует в его диссертации (Ефимов, 1998б). Ниже приводятся некоторые дополнительные наблюдения.

Череп.

Судя по сохранившейся фотографии, теменные кости голотипа обладали протяженным медиальным симфизом и мощными широкими постеролатеральными отростками для надвисочных костей (табл. XLII, фиг. 2).

Квадратные кости характеризуются широкими в переднезаднем направлении вентральными частями с мышелками, обращенными постероventрально. Судя по сохранившейся части. Квадратное отверстие было обширным: его передняя вырезка глубокая, в отличие от *G. zhuravlevi* (см. описание ниже). Антеромедиальный выступ

квадратной кости не выражен – вентральный край плавно изгибается, переходя в вертикальный передний край элемента (табл. XLII, фиг. 4, 5). Бугры челюстного мышцелка развиты неравномерно – бугор для сочленованной кости выражен лучше и сдвинут в вентральное положение относительно бугра для надугловой кости.

Базисфеноид имеет характерное для представителей рода строение: пентагональные при виде снизу и трапециевидные при виде сбоку очертания (табл. XLII, фиг. 1). В передней части он достигает наибольшей медиолатеральной ширины за счет широко расставленных латерально базиптеригоидных отростков. В задней части сильно сужается. Фасетки базиптеригоидных отростков для крыловидных костей обращены постеролатерально. Фасетка для основной затылочной кости имеет пентагональные очертания и сильно сдвинута в заднюю плоскость. Дорсальная поверхность элемента занята обширной дорсальной площадкой (табл. XLII, фиг. 1б). Передняя поверхность базисфеноида высокая и вертикальная, формирует спинку турецкого седла. В центре ее пронизывает крупное округлое отверстие для внутренних сонных артерий. Вентролатерально по обеим сторонам от этого отверстия расположены треугольные углубления с неровной поверхностью – следы от трабекулярного хряща (табл. XLII, фиг. 1в). Фасетки для контакта с медиальными выростами задних ветвей крыловидных костей на вентральной стороне элемента неглубокие (табл. XLII, фиг. 1а, е). Заднее отверстие для внутренних сонных артерий расположено между фасетками для крыловидных костей и соединено с задним краем элемента канавкой. Оно расположено у данного вида гораздо ближе к заднему краю элемента, чем у других видов рода.

Подязычная кость представляет собой длинный, изогнутый стержневидный элемент, расширяющийся на одном из концов (табл. XLII, фиг. 6).

Пояс передних конечностей.

Лопатка обладает сильно веерообразно расширенным проксимальным концом, длинной дорсальной ветвью с узким диафизом и дистально шпательевидно расширяющимся концом (табл. XLII, фиг. 7, 8). Осевая часть дорсальной ветви лопатки имеет округлое сечение в средней части и становится широкой и медиолатерально плоской на дистальном конце. Акромиальный отросток отделен от суставной части лопатки вырезкой (табл. XLII, фиг. 8б, д). Задний край лопатки, формирующий переднюю часть гленоида, сильно расширен и отогнут назад от основной оси элемента (табл. XLII, фиг. 8а, б). Фасетки для коракоида и для гленоида плохо разграничены. Фасетка для коракоида имеет треугольную форму и плавно переходит в гленоидную фасетку полукруглую в очертаниях.

Коракоиды имеют округлые очертания в дорсальной проекции. Антеромедиальные выросты развиты лучше, чем у типового вида. Антеролатеральные вырезки обширные.

Латеральная фасетка для лопатки и поверхность плечевого сустава плохо разграничены (табл. XLII, фиг. 10). Медиальный симфиз утолщен, имеет линзовидные очертания, без резких выступов. Угол между сочлененными коракоидами составляет 120° (табл. XLII, фиг. 12)

Межключица представляет собой широкий, мощный элемент Т-образной формы. Латеральные ветви передней части прямые (табл. XLII, фиг. 9). Постеромедиальный отросток расширен на всем протяжении, достигает максимальной ширины в дистальной части (табл. XLII, фиг. 9). Вентральный шишкообразный выступ выражен в меньшей степени, чем у *G. alekseevi* (см. описание ниже).

Передняя конечность.

К сожалению, ни сохранившийся слепок, ни фотографии, ни рисунки в оригинальной публикации (и в диссертации В.М. Ефимова) не позволяют установить точную форму проксимального конца плечевой кости. Исходя из них можно лишь утверждать, что он должен быть дорсовентрально более широким, чем у *G. zhuravlevi* (табл. XLII, фиг. 13). Дистальная фасетка плечевой кости для промежуточной кости выражена в меньшей степени, чем у других видов рода. Промежуточная кость контактирует с пятью элементами и дистально несет одну фасетку для третьей дистальной карпалии. Центральные в конечности отсутствуют. Элементы эпиподия и автоподия характеризуются округлыми очертаниями и свободно расположены в конечности (табл. XLII, фиг. 13).

Размеры. См. работу Ефимова (1998а).

Сравнение. Данный вид более всего сходен с *G. zhuravlevi* по строению костей пояса передних конечностей и плечевых костей. Основными отличиями от *G. zhuravlevi* являются более широкие в переднезаднем направлении вентральные части квадратных костей и, соответственно, глубокая вырезка квадратного отверстия, отсутствие антеромедиального выступа квадратной кости, а также пентагональная в дорсальной проекции локтевая кость и овальные, свободно расположенные элементы автоподия передней конечности.

Замечания. Большая часть костей голотипа уничтожена либо очень сильно повреждена пиритовой болезнью. Сохранились архивные фотографии и слепки некоторых элементов (базисфеноида, коракоидов, лопатки, передней конечности).

Распространение. Вид известен только из типового местонахождения. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, средний подъярус, нижняя часть зоны *D. panderi*; Европейская Россия, Ульяновская область, Ульяновский район.

Материал. Голотип и слепки с него.

***Grendelius zhuravlevi* (Arkhangelsky, 1998)**

(Табл. XLIII–XLV)

Brachypterygius zhuravlevi: Архангельский, 1998а, с. 90, рис. 4; Motani, 1999b, p. 485.*Otschevia zhuravlevi*: Первушов, Архангельский, Иванов, 1999, с. 27, рис. 14, 15;

Архангельский, 2000, с. 79, рис. 1, 2; Архангельский, 2008, с. 252, рис. 6.

Brachypterygius pseudoscythius: Maisch, Matzke, 2000, p. 79; Maisch, 2010, p. 167.*Brachypterygius extremus*: McGowan, Motani, 2003, p. 117[pars.]; Moon, Kirton, 2018, p. 86 [pars.].*Grendelius zhuravlevi*: Zverkov, Arkhangelsky, Stenshin, 2015, p. 572, figs 10–12, 18E.

Голотип. Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН (Москва, Россия) ПИН 426/60-76; левая плечевая кость с элементами эпиподия и автоподия; Саратовская область, Краснопартизанский район, поселок Горный, Савельевский сланцевый рудник; верхняя юра, волжский ярус, средний подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*; Архангельский, 1998а, с. 90, рис. 4.

Диагноз. Ихтиозавр средних размеров (3,5–4 м), характеризующийся следующими уникальными признаками и их сочетанием: вентральная часть квадратной кости сильно укорочена в переднезаднем направлении (расстояние от заднего края мыщелка до фасетки для стремечка равен или незначительно превышает диаметр фасетки для стремечка – аутапоморфия); мыщелок квадратной кости направлен постеролатерально, слабо просматривается при виде снизу; проксимальный конец плечевой кости сильно вытянут в переднезаднем направлении и уплощен дорсовентрально; хорошо развитые выпирающие бугорки для крепления мускулов расположены на дорсальной и вентральной поверхностях плечевой кости, над фасеткой для локтевой кости; локтевая кость трапецевидная в очертаниях при виде сверху и несет по всему заднему краю фасетку для гороховидной кости; элементы автоподия дорсовентрально утолщенные и полигональные с резкими углами, при жизни плотно располагались в конечности.

Описание.

Череп и нижняя челюсть.

Сохранившиеся части верхних и нижних челюстей свидетельствуют о том, что ростр данного вида был гораздо менее мощным и не таким дорсовентрально высоким, как у типового вида. Сохранившийся фрагмент надугловой кости обладает низким и слабо выраженным в отличие от типового вида паракорonoидным отростком.

Квадратные кости характеризуются сильно суженными в переднезаднем направлении вентральными частями (табл. XLIII, фиг. 5, 6). По всей видимости, передний край квадратного отверстия был неглубоким в вентральной части. Фасетка для стремечка на постеромедиальной стороне глубоко вогнутая, четко выраженная. Она имеет округлые очертания и располагается высоко, на уровне верхнего края вентрального расширения квадратной кости. Антеромедиальный выступ квадратной кости хорошо выражен и отделен от мышцелка вентральной вырезкой (табл. XLIII, фиг. 5б–г, 6а). Сочленовная поверхность для соединения с нижней челюстью имеет овальные очертания и направлена постеромедиально (табл. XLIII, фиг. 5, 6). Выступы для сочленовной и надугловой костей слабо разграничены неглубоким желобком (табл. XLIII, фиг. 5д).

Заднеушная кость массивная, характеризуется укороченным, но довольно узким при виде сзади, параокципитальным отростком (табл. XLIII, фиг. 2б). На передней стороне вдоль него протягивается хорошо выраженный гребень для крепления челюстной мускулатуры (табл. XLIII, фиг. 2а, в). Массивная медиальная головка элемента разделена на обширную, обращенную постероventрально, фасетку для основной затылочной кости и уступающую ей в размерах, обращенную вентрально, фасетку для стремечка овальных очертаний (табл. XLIII, фиг. 2б, в). Отпечатки полукружных каналов внутреннего уха на медиальной стороне элемента глубоко погружены в тело заднеушной кости. Плохая сохранность этой области на обеих заднеушных костях не позволяет охарактеризовать форму каналов (табл. XLIII, фиг. 2е, 4б).

Стремечко характеризуется массивной медиальной головкой и мощным латеральным отростком для контакта с квадратной костью (табл. XLIII, фиг. 1). Высота медиальной головки превышает ее ширину, она имеет овальные очертания (табл. XLIII, фиг. 1е). Медиальная головка разграничена на три фасетки (табл. XLIII, фиг. 1е): крупную постеродистально направленную фасетку, для основной затылочной кости, антеромедиально направленную фасетку меньших размеров для базисфеноида и фасетку для заднеушной кости направленную дорсально и имеющую полукруглые очертания (табл. XLIII, фиг. 1в). Фасетка для заднеушной кости разделена глубоким каналом для лицевого нерва на две неравные доли (табл. XLIII, фиг. 1в). Дистальная часть латерального отростка стремечка изгибается в антеровентральной направлении и расширяется, формируя овальную фасетку для квадратной кости (табл. XLIII, фиг. 1д). Гиоидный отросток на задней стороне элемента не выражен (табл. XLIII, фиг. 1а, 3).

Сочленовная кость сходна по строению с таковой типового вида. Она имеет яйцевидные очертания в медиальной проекции (табл. XLIII, фиг. 7а). Ее дорсовентральная высота превышает переднезаднюю длину. Латеральная поверхность сочленовной кости

плоская, несет серию диагональных борозд и гребней, медиальная – седловидная (табл. XLIII, фиг. 7). Передняя грань кости расширена, и отклонена назад, имеет каплевидные очертания (табл. XLIII, фиг. 7б). Задний край элемента округлый.

Пояс передних конечностей.

Лопатка характеризуется сильно расширенным проксимальным концом и узким диафизом (табл. XLIV, фиг. 8). Осевая часть дорсальной ветви лопатки стержневидная, имеет округлое сечение в проксимальной части и уплощается на дистальном конце (табл. XLIV, фиг. 8е). Хорошо развитый акромиальный отросток изгибается в вентральном направлении. Он отделен от суставной части лопатки обширной вырезкой завершеного окостенения (табл. XLIV, фиг. 8а, г, д). Задний край лопатки, несущий в проксимальной части фасетки для коракоида и плечевого сустава сильно расширен и отогнут назад от основной оси элемента (табл. XLIV, фиг. 8а, г). Фасетки для коракоида и для гленоида имеют равные размеры. Фасетка для коракоида имеет треугольную форму и плавно переходит в обширную гленоидную фасетку овальных очертаний (табл. XLIV, фиг. 8в, д).

От коракоидов сохранилось несколько фрагментов, позволяющих сделать следующие наблюдения: медиальная сочленовная поверхность дорсовентрально широкая, имеет линзовидные очертания (табл. XLIV, фиг. 6б). Ее дорсальный и вентральный края выпуклые, при этом вентральный край более выпуклый, равномерно изгибающийся без резких выступов (табл. XLIV, фиг. 6а, б). Латеральная поверхность дорсовентрально утолщена, но не так сильно, как медиальная. Фасетки для гленоида и для лопатки плохо отграничены друг от друга. Фасетка для лопатки меньше по размерам, чем гленоидная фасетка. Передняя вырезка относительно обширная и неглубокая (табл. XLIV, фиг. 7).

Передняя конечность.

Плечевая кость имеет своеобразную форму с сильно вытянутым в переднезаднем направлении и дорсовентрально уплощенным проксимальным концом и дорсовентрально утолщенным дистальным концом (табл. XLIV, фиг. 1; табл. XLV, фиг. 1). Дорсальный гребень пластинчатый, хорошо развитый, протягивается от заднего края проксимального конца в антеродистальном направлении на треть проксимодистальной длины кости (табл. XLIV, фиг. 1а; табл. XLV, фиг. 1а). Дельтопекторальный гребень развит слабо, у экз. СОМК Нб 30192, его выпячивание в вентральном направлении связано с перекрутом кости (табл. XLV, фиг. 1б, в); у голотипа дельтопекторальный гребень выражен сильнее (табл. XLIV, фиг. 1б, в, е). Вентральная поверхность кости слабо вогнута. Перекрут плечевой кости выражен в значительной степени: длинные оси проксимального и дистального концов расположены под углом 70° у голотипа и 50° у экз. СОМК Нб 30192. Задний край плечевой кости сильно уплощен по всей длине (табл. XLV, фиг. 1е). Проксимальный конец плечевой

кости сильно вытянут в переднезаднем направлении, он имеет приблизительно ланцетовидные очертания со слабо вогнутой, почти прямой вентральной гранью и выпуклой антеродорсальной гранью (табл. XLIV, фиг. 1е; табл. XLV, фиг. 1д). Диафиз довольно узкий при виде сверху, имеет неправильно овальные очертания с округлыми передним и задним краями. Дистальный конец дорсовентрально утолщен, несет три фасетки (табл. XLIV, фиг. 1ж; табл. XLV, фиг. 1г). Фасетки для лучевой и локтевой костей имеют полукруглые очертания, расположенная между ними фасетка для промежуточной кости имеет очертания параллелограмма. Ширина фасетки для промежуточной кости у экз. СОМК № 30192 больше, чем у голотипа, угол между фасетками для лучевой и локтевой костей составляет 103° у голотипа и 130° у СОМК № 30192. Таким образом, фасетка для локтевой кости направлена постеродистально, а фасетка для лучевой кости – антеродистально. Над фасеткой для локтевой кости возвышаются бугорки для крепления мышц (табл. XLIV, фиг. 1 а, д; табл. XLV, фиг. 1а, е).

Эпиподий сформирован тремя элементами: лучевой, промежуточной и локтевой костями. Лучевая кость имеет неправильно пентагональные очертания, антеродистально она контактирует с преаксиальным дополнительным элементом, дистально – с радиале и по заднему краю с промежуточной костью. Фасетка для преаксиального дополнительного элемента отделена от фасетки для плечевой кости свободной поверхностью, не вовлеченной в перихондральное окостенение (табл. XLIV, фиг. 1а; табл. XLV, фиг. 2). Промежуточная кость имеет гексагональные очертания, антеропроксимально она контактирует с лучевой костью, постеропроксимально с локтевой, антеро- и постеродистально с радиале и ульнаре соответственно. Дистальная поверхность элемента формирует широкую фасетку для третьей дистальной карпалии (табл. XLV, фиг. 4). Локтевая кость имеет трапециевидные очертания, медиально контактирует с промежуточной костью, дистально – с ульнаре. Задний край кости сужается и несет глубокую борозду по всей своей длине – фасетку для гороховидной кости (табл. XLV, фиг. 3). Элементы эпиподия сильно расширены проксимально; их проксимальные поверхности бугристые и слегка выпуклые.

Элементы автоподия имеют неправильно гексагональную либо прямоугольную форму при виде сверху, с четко обособленными, прямыми гранями и хорошо выраженными углами между ними, что свидетельствует об плотном прижизненном расположении элементов в конечности. Дорсовентральная толщина элементов автоподия превышает их проксимодистальную длину в средней части лапы; элементы крайних пальцев более дорсовентрально уплощенные (табл. XLIV, фиг. 2–5; табл. XLV, фиг. 5–8). Некоторые элементы автоподия несут вырезки на дорсальных и вентральных гранях (табл. XLIV, фиг. 2; табл. XLV, фиг. 6, 8).

Задняя конечность.

Бедренная кость характеризуется сильно развитым вентральным гребнем, расположенным близко к переднему краю и протягивающимся дистально приблизительно на $2/5$ длины кости (табл. XLV, фиг. 9а, д). Дорсальный гребень расположен ближе к переднему краю кости, он более узкий и менее выраженный, чем вентральный гребень (табл. XLV, фиг. 9б, д). Передняя поверхность бедренной кости вогнута в проксимальной части, тогда как ее задний край образует киль на всем протяжении (табл. XLV, фиг. 9г, д). Проксимальный конец бедренной кости имеет неправильно треугольные очертания (табл. XLV, фиг. 9д). Дистальные фасетки бедренной кости заметно вогнутые. Антеродистальная фасетка для большой берцовой кости вдвое меньше фасетки для малой берцовой кости (табл. XLV, фиг. 9е). Фасетка для большеберцовой кости расположена под более острым углом к длинной оси бедренной кости, чем фасетка для малоберцовой кости. Такая конфигурация уникальна среди ихтиозавров, у которых обычно фасетка большеберцовой кости превышает по размерам фасетку малоберцовой кости и образует прямой угол с длинной осью бедренной кости (Maxwell et al., 2012).

Размеры. Приложение 4, Табл. 12; работы Архангельского (1998а, 2000), Зверькова и др. (Zverkov et al., 2015b).

Сравнение. Отличается от всех прочих видов рода строением квадратной кости, вентральная часть которой сильно укорочена в переднезаднем направлении с челюстным мышцелком, направленным постеролатерально, слабо просматривающимся при виде снизу (у других видов рода вентральная часть квадратной кости более широкая и поверхность челюстного сустава имеет более вентральное положение). Проксимальный конец лопатки веерообразно расширен как у *G.pseudoscythicus* (слабо расширен у *G. alekseevi*); вырезка на проксимальном конце лопатки между акромиальным отростком и фасеткой для коракоида, как у *G.pseudoscythicus*. Антеромедиальная вырезка коракоида обширная как у *G. mordax* и *G.pseudoscythicus* (узкая у *G. alekseevi*). Значительно вытянутый в переднезаднем направлении, дорсовентрально уплощенный проксимальный конец плечевой кости и ярко выраженный перекрут между проксимальным и дистальным концами (более массивный и дорсовентрально утолщенный проксимальный конец у всех остальных видов рода); локтевая кость трапецевидных очертаний в дорсальной проекции (пентагональные у остальных видов рода), что обусловлено протяженной задней фасеткой для гороховидной кости, у других представителей обращенной постеродистально и имеющей меньшие размеры; элементы автоподия дорсовентрально утолщенные и плотно прилегающие друг к другу, имеют полигональные очертания с четко разграниченными сочленовными

поверхностями (овально-округлые и более свободно расположенные в конечности элементы автоподия у всех остальных видов рода).

Замечания. При первоописании Архангельский (1998а) посчитал, что черепные остатки изучаемого им экземпляра включают четыре фрагмента нижних челюстей (а не фрагменты верхней и нижней челюстей). Таким образом, по его мнению, в материале были остатки как минимум двух экземпляров. Поэтому в качестве голотипа нового вида Архангельский выбрал только элементы передней конечности (Архангельский, 1998а). Это мнение не подтверждается наблюдениями автора данной работы, который считает, что в материале присутствуют элементы нижних и верхних челюстей, которые хорошо согласуются с остальным материалом и не вызывают подозрений о сборной природе экземпляра. Данную точку зрения подтверждают оригинальная нумерация костей, проведенная К.И. Журавлевым (№ 2847 на всех элементах), а также факт, что данный экземпляр упомянут в его работе именно как один скелет, найденный в шахте № 1 в 1934 г. (Журавлев, 1943).

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, средний подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*; европейская часть России, Самарская и Саратовская области.

Материал. Голотип, а также части скелета того же экземпляра из коллекции ПИН 426, не включенные М.С. Архангельским в состав голотипа (см. рубрику Замечания выше); Саратовская область, Краснопартизанский район, поселок Горный, Савельевский сланцевый рудник; волжский ярус, средний подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*; экз. СОМК № 30192, смонтированный на стене музея скелет, включающий фрагменты костей нижней челюсти, неполный позвоночный столб, фрагменты ребер, плечевые кости, элементы эпиподия и автоподия, левую бедренную кость; Самарская область, Сызранский район, Кашпирские рудники (Шахта № 3); волжский ярус, средний подъярус, нижняя часть зоны *Dorsoplanites panderi*.

При первоописании экз. СОМК № 30192 упомянуты обе плечевые кости (Архангельский, 2000), однако только одна выставлена в экспозиции. Имеется 40 позвонков: 17 переднотуловищных, 14 заднотуловищных, 4 заднехвостовых. Основная затылочная кость, упомянутая ранее Архангельским (2000) для экз. СОМК № 30192, не была обнаружена в материале, также отсутствуют несколько элементов автоподия.

***Grendelius alekseevi* (Arkhangelsky, 2001)**

(Табл. XLVI–XLVII)

Otschevia alekseevi: Архангельский, 2001, с. 66, рис. 1–3; Архангельский, 2008 с. 252, рис. 7.

Brachypterygius alekseevi: Maisch, 2010, p. 167.

Grendelius alekseevi: Zverkov, Arkhangelsky, Stenshin, 2015, p. 562, figs 2–9; 18C; Zverkov, Grigoriev, 2020, fig. 11.

Голотип. Ульяновский областной краеведческий музей им. И.А. Гончарова (Ульяновск, Россия) УКМ 56702, неполный скелет: фрагменты черепа, полный пояс передних конечностей и передние конечности, позвоночный столб; Ульяновская область, Ульяновский район, «Детский санаторий»; верхняя юра, волжский ярус, зона *Dorsoplanites panderi*; Архангельский, 2001, с. 66, рис. 1–3.

Диагноз. Отличается от других видов рода по следующим признакам: скуловая кость не контактирует с предчелюстной; предлобная кость участвует в формировании края наружной ноздри; горбовидный выступ на верхней стороне носовой кости; коракониды с узкими антеролатеральными вырезками и хорошо развитыми, широкими антеромедиальными отростками; плечевая кость равномерно широкая на всем протяжении со сплюснутым задним краем; широкий и утолщенный проксимальный конец плечевой кости; четыре дистальных фасетки плечевой кости, задняя из которых для неоморфного дополнительного окостенения; сильно дорсовентрально уплощенные элементы автоподия; наличие неполностью развитого второго преаксиального пальца; наличие конвергентных централиам неоморфных окостенений у антеродистального края промежуточной кости, отделяющих радиале от третьей дистальной карпалии.

Описание.

Череп.

Предчелюстная кость дорсовентрально высокая, в задней части разделяется на широкие листовидные над- и подноздревой выросты (табл. XLVI, фиг. 1). Задний край предчелюстной кости рассечен тонкой вырезкой, формировавшей передний край наружной ноздри (элементы были частично смещены при захоронении, поэтому сейчас форма наружной ноздри нарушена). Боковая поверхность предчелюстной кости несет хорошо выраженную продольную борозду, начинающуюся непосредственно у заднего края элемента.

При виде сбоку верхнечелюстная кость выдается далеко вперед, но не дальше, чем носовая (табл. XLVI, фиг. 1). Ее сохранившаяся часть латерально сжата и формирует

внутреннюю часть лабиальной стенки и дорсальную часть глубокого альвеолярного желоба. Есть повод предполагать, что верхнечелюстная кость образует вырост (передний восходящий отросток) на вентральной грани наружной ноздри, однако в этом нет уверенности, ввиду недостаточно хорошей сохранности этой области. Сзади боковая наружная часть верхнечелюстной кости покрыта небольшим фрагментом переднего расширения скуловой кости (табл. XLVI, фиг. 1).

Дорсальная поверхность носовой кости несет горбовидное возвышение спереди от отверстия наружной ноздри и непосредственно перед дорсальной депрессией между носовыми костями (*excavatio internasalis*). У постеродорсального края ноздри расположена слабо выраженная пластина латерального выступа (табл. XLVI, фиг. 1). Нисходящий отросток носовой кости на дорсальной грани наружной ноздри не развит, что в данной работе рассматривается как диагностический признак рода *Grendelius*.

Дорсальная грань слезной кости формирует вентральный и задний края наружной ноздри. В средней части она несет глубокую вырезку, направленную внутрь и окруженную спереди и сзади выростами, слагающими ее стенки. Передний край слезной кости контактирует соединен с верхнечелюстной костью посредством зубчатого шва (табл. XLVI, фиг. 1).

От предлобной кости сохранился фрагмент переднего выроста, который участвует в формировании постеродорсальной грани наружной ноздри (табл. XLVI, фиг. 1б).

От скуловой кости сохранился фрагмент передней части, который листовидно перекрывает верхнечелюстную кость снаружи и заканчивается, не достигая заднего края наружной ноздри и не формируя контакта с подноздрым отростком предчелюстной кости (табл. XLVI, фиг. 1б).

Квадратная кость (табл. XLVI, фиг. 6) представляет собой крупный 'С'-образно изогнутый элемент. Затылочная пластина развита довольно слабо, но все же заметная. В дорсальной части квадратная кость довольно широкая. Постеролатеральный край глубоко вогнут, формирует грань вырезки квадратного отверстия. Вентральная поверхность массивного широкого сочленовного мыщелка разделена обширной неглубокой бороздой на два бугра (мышцелка): для соединения с сочленовной костью и для сочленения с надугловой костью (табл. XLVI, фиг. 6в). Латеральная часть постеродистально заметно утолщается и выпирает. Фасетка для стремечка слабо выражена, дорсовентрально вытянутая, ее вентральный край расположен довольно близко к вентральному краю кости (табл. XLVI, фиг. 6б). Антеромедиальный угловой выступ умеренно хорошо выражен. Непосредственно над сочленовным мыщелком на латеральном краю квадратной кости имеется слабо выраженная фасетка для квадратноскуловой кости (табл. XLVI, фиг. 6б).

Основная затылочная кость (табл. XLVI, фиг. 3) представляет собой массивный элемент сферической формы, с округлым затылочным мыщелком и чрезвычайно редуцированной, очень узкой замыщелковой областью (табл. XLVI, фиг. 3в). При виде сзади замыщелковая область практически не видна (табл. XLVI, фиг. 3а). канавка замыщелковой области непрерывна на вентральной стороне: вентральная вырезка/вентральный гребень не развиты. На дорсальной половине мыщелка, непосредственно под основанием большого затылочного отверстия располагается дорсовентрально вытянутый рубец от хорды (табл. XLVI, фиг. 3а). Основание спинномозгового канала нижнего края большого затылочного отверстия (*foramen magnum*) формирует неглубокий желоб на дорсальной поверхности основной затылочной кости (табл. XLVI, фиг. 3б). На дорсальной поверхности элемента располагаются округлые фасетки для боковых затылочных костей. Медиальные границы фасеток разделены выступом дна спинномозгового канала равномерно широким на все протяжении и формирующим в передней части кости слабый выступ (табл. XLVI, фиг. 3б). Фасетки для стремечек и заднеушных костей имеют округлые очертания и сопоставимые размеры, они расположены на антеролатеральных поверхностях основной затылочной кости (табл. XLVI, фиг. 3в).

Базисфеноид имеет пентагональная при виде снизу и трапециевидные при виде сбоку очертания (табл. XLVI, фиг. 4). Элемент достигает наибольшей медиолатеральной ширины в передней части и сильно сужается в задней части. Базиптеригоидные отростки сильно вытянуты антеролатерально (табл. XLVI, фиг. 4б). Фасетки базиптеригоидных отростков для крыловидных костей обращены постеролатерально. Базиптеригоидные отростки отделены сзади от фасеток для стремечек широкой вырезкой, содержащей канал для ветви лицевого (VII) нерва (табл. XLVI, фиг. 4б, в). Сзади от базиптеригоидных отростков на боковых гранях базисфеноида расположены обширные треугольные фасетки для стремечек (табл. XLVI, фиг. 4в). Передняя поверхность базисфеноида ограничена высокой вертикальной спинкой турецкого седла, в центре ее пронизывает крупное округлое отверстие для внутренних сонных артерий (табл. XLVI, фиг. 4г). Вентролатерально по обеим сторонам от этого отверстия расположены обширные треугольные углубления, вмещавшие задние части хрящевых трабекул (табл. XLVI, фиг. 4г). Небольшие ямки, расположенные дорсолатерально от площадок трабекул, вероятно, являются местами крепления мускулатуры глаз (табл. XLVI, фиг. 4г). Вентральная поверхность базисфеноида несет овальные фасетки для контакта с медиальными выростами задних ветвей крыловидных костей (табл. XLVI, фиг. 4б). Заднее отверстие для внутренних сонных

артерий расположено между фасетками для крыловидных костей и соединено с задним краем элемента канавкой.

Стремечко очень мощное, с массивной медиальной головкой, и толстым широким латеральным отростком (табл. XLVI, фиг. 5). Медиальная головка стремечка имеет округлые очертания, она несет две крупных фасетки, разделенных низким вертикальным гребнем (табл. XLVI, фиг. 5г). Фасетка для основной затылочной кости имеет полукруглые очертания, фасетка для базисфеноида имеет треугольные очертания. Дорсально обе фасетки граничат с третьей удлинено-треугольной фасеткой для заднеушной кости (табл. XLVI, фиг. 5в, г). Эта фасетка несет в средней части канал для гиомандибулярной ветви лицевого (VII) нерва или (?) для языкоглоточного (IX) нерва. Вентральная поверхность стремечка образует вырост для контакта с медиальной пластиной крыловидной кости (табл. XLVI, фиг. 5б). Гиоидный вырост хорошо развит на задней стороне элемента (табл. XLVI, фиг. 5а, в). Латеральный отросток стремечка сильно расширен дорсовентрально, его дистальное расширение для контакта с квадратной костью повернуто вверх под углом 30° относительно головки (табл. XLVI, фиг. 5а, б). Фасетка для квадратной кости неровная, удлинено-овальных очертаний с высотой превышающей ширину (табл. XLVI, фиг. 5д).

Боковые затылочные кости при виде сзади широкие и приземистые, их медиальные и латеральные стороны вогнуты (табл. XLVI, фиг. 3а). Дорсальная поверхность элементов слегка выпуклая и несет каплевидные фасетки для верхней затылочной кости (табл. XLVI, фиг. 3б). Отверстия для ветвей подъязычного нерва не прослеживаются и, вероятно, в значительной степени сокращены.

Нижняя челюсть.

Наиболее полно сохранившаяся часть нижней челюсти происходит из области располагавшейся под орбитой и наружной ноздрей. Она сформирована сочлененными фрагментами задней части зубной кости и передних частей угловой и надугловой костей (табл. XLVI, фиг. 2). На двух других фрагментах, относящихся к зубной кости, прослеживается глубокая борозда, переходящая в серию углублений.

Зубы сохранились довольно плохо, но все же возможно сделать несколько наблюдений. Зубы мощные, обладают коническими коронками с ярко выраженными апикобазальными гребнями. Под коронками имеются высокие опоясывающие зоны неклочного цемента. Корни имеют квадратное сечение, постепенно расширяются книзу.

Позвоночный столб и ребра.

Позвоночный столб слабо регионализован: соотношение высоты к длине у заднетуловищных и переднехвостовых позвонков не превышает 3,5. Атлант и аксис слиты в единый элемент без различимого шва между ними. Вентральная поверхность комплекса

закруглена. Передняя поверхность атланта в меньшей степени вогнута, чем задняя поверхность аксиса. Фасетка для интерцентра атланта слабо выражена. Валиковидные диапофизы сливаются с фасетками невральных дуг и косо направлены антеровентрально. Парапофизы округлые, их сочленовные поверхности вогнуты. На аксисе они расположены непосредственно у заднего края элемента.

Переднеуловищные позвонки имеют округлые очертания, их парапофизы округлые, диапофизы слиты с фасетками невральных дуг. Диапофизы начинают отделяться от невральных дуг на 24 позвонке, после чего реберные бугорки резко спускаются в последующих позвонках. На уровне 33 позвонка они уже расположены на середине высоты его тела. Заднеуловищные позвонки сужены в дорсальной части, в связи с чем принимают грушевидные очертания. Переднехвостовые позвонки также имеют грушевидные очертания, однако заднехвостовые позвонки становятся округлыми.

Остистые отростки невральных дуг быстро достигают максимальной высоты, превышающей высоту тел позвонков в 1,3 раза. Постепенное уменьшение высоты, наряду с увеличением угла наклона назад начинается приблизительно с 23 позвонка. Переднеуловищные остистые отростки более утонченные, чем заднеуловищные, что характерно в целом для ихтиозавров.

Невральные дуги переднеуловищных позвонков характеризуются вертикальными (параллельными с телом позвонка) остистыми отростками, в то время как угол между отростком и поверхностью переднего зигапофиза составляет $135 - 140^\circ$. Этот угол возрастает в более удаленных невральных дугах, достигая 180° на 28 позвонке. В этой области соседние дорсальные концы остистых отростков ориентированы таким образом, что каждый передний край остистого отростка расположен выше заднего края предыдущего. Ножки невральных дуг приземистые, вентрально расширяющиеся в передне-заднем направлении. Спинные поверхности уловищных позвонков вогнутые и бугристые: при жизни они имели хрящевое продолжение.

Длина наиболее полно сохранившихся ребер достигает 70 см. От проксимальных головок в дистальном направлении отходят борозды, придающие ребру сечение в виде «8», однако в брюшной трети ребро принимает округлые очертания. Сочленовные поверхности реберных бугорков в переднеуловищных ребрах выпуклые, их разделяет неглубокая вырезка, в заднеуловищных позвонках сочленовные поверхности реберных головок уплощаются, бугорки выдвигаются дальше в медиальном направлении, чем головки, разделяющая их вырезка углубляется.

Пояс передних конечностей.

Лопатка характеризуется расширенной проксимальной частью с хорошо развитым акромиальным отростком и длинной дорсальной ветвью, утолщенной и узкой в диафизе и сильно расширяющейся дистально (табл. XLVI, фиг. 1, 2). Осевая часть дорсальной ветви лопатки толстая и стержневидная, она плавно изгибается назад и вверх (табл. XLVI, фиг. 1, 2). Диафиз имеет субтреугольное сечение в средней части; в дистальном направлении дорсальная ветвь становится овальной уплощаясь и расширяясь в дистальном конце (табл. XLVI, фиг. 1, 2). Дистальный край лопатки имеет неровную поверхность, свидетельствующую о наличии прижизненного хрящевого продолжения. Проксимальная часть лопатки постепенно расширяется в переднезаднем направлении. Крупный акромиальный отросток изгибается в вентральном направлении, придавая медиальному концу лопатки S-образную форму (табл. XLVI, фиг. 1г, 2в). Вырезка между акромиальным отростком и фасетками проксимального конца отсутствует. Фасетка для коракоида имеет треугольную форму и плавно переходит в большую полукруглую в очертаниях фасетку гленоида (табл. XLVI, фиг. 1, 2).

Коракоиды представляют собой округлые элементы с выраженной передней вырезкой (табл. XLVII, фиг. 4, 5). Их дорсальные и вентральные поверхности седловидные. Фасетка для медиального симфиза сильно утолщена дорсовентрально, имеет линзовидные очертания (табл. XLVII, фиг. 4в). Ее дорсальный край менее выпуклый чем вентральный; в средней части вентрального края выражен угловатый выступ. Гленоидная поверхность и фасетка для лопатки обращены антеролатерально и расположены друг к другу под углом 165° (табл. XLVII, фиг. 4б, 5). Фасетка для лопатки имеет треугольные очертания, она слабо отделена от крупной линзовидной в очертаниях гленоидной фасетки (табл. XLVII, фиг. 4а). Передняя вырезка относительно узкая и глубокая. Антеромедиальный вырост коракоида медиолатерально широкий, хорошо развит. Задний край кости сильно уплощен и плавно загибается в дорсальном направлении.

Ключицы мощные, их медиальные концы дорсовентрально высокие и уплощенные, формируют медиальное пальчатое сочленение. Боковые ветви ключиц плавно изгибаются постеродорсально, их заостренные концы имеют округлое сечение, составляя треть длины ключиц они сочленяются с лопатками, не достигая их дистальных концов.

Межключица представляет собой широкий, мощный элемент Т-образной формы. Передняя поперечная часть выпуклая, с низкой стенкой, ее латеральные ветви вытягиваются постеродорсально и заостряются на концах (табл. XLVII, фиг. 3а). Вентральная и передняя поверхности разделены валом, который в средней части образует заостренное шишковидное утолщение, с направленным назад шипиком (табл. XLVII, фиг. 3б, в). Постеромедиальный отросток межключицы сильно уплощен и расширен на всем

протяжении, достигая наибольшей ширины в дистальной части; его задняя кромка округлая (табл. XLVII, фиг. 3).

Передняя конечность.

Плечевая кость массивная и широкая на всем протяжении (табл. XLVII, фиг. 6). На дорсальной стороне расположен хорошо развитый пластинчатый дорсальный гребень, направленный косо вперед к переднему краю фасетки для лучевой кости и продолжающийся до середины проксимодистальной длины кости (табл. XLVII, фиг. 7, 8). Дельтопекторальный гребень выражен не так хорошо, как дорсальный, он имеет треугольные очертания в проксимальной проекции (табл. XLVII, фиг. 6а, г). Задний край плечевой кости сильно дорсовентрально уплощен, формируя острую заднюю кромку на всем протяжении плечевой кости и килевидный выступ на заднем краю ее проксимального конца (табл. XLVII, фиг. 6б). Проксимальный конец плечевой кости сильно расширен и утолщен; дистальный конец заметно дорсовентрально уплощен. Проксимальный конец имеет трапециевидные очертания, его поверхность слегка выпуклая и грубо бугристая (табл. XLVII, фиг. 6г). Перекрут дистального и проксимального концов выражен слабо. Дистальный конец кости несет четыре фасетки: для лучевой, промежуточной, локтевой костей и постаксиального неоморфного элемента. Угол между фасетками для лучевой и промежуточной кости составляет 130° , между фасетками для промежуточной и локтевой кости – 135° . Таким образом фасетка для лучевой кости обращена антеродистально, а фасетка для локтевой кости постеродистально (табл. XLVII, фиг. 6а).

Эпиподиальная часть конечности сформирована четырьмя элементами; помимо лучевой и локтевой костей в нее входят промежуточная кость и постаксиальный дополнительный элемент (табл. XLVII, фиг. 6а, 7, 8). Преаксиальный дополнительный элемент сильно смещен дистально и едва ли может считаться частью эпиподия, хотя и гомологичен преаксиальным дополнительным элементам, входящим в эпиподий других офтальмозаврид.

Лучевая кость имеет неправильно пентагональные очертания, сужаясь в передней части и формируя передний киль (табл. XLVII, фиг. 6а, г). Антеродистально она контактирует с преаксиальным дополнительным элементом, дистально с радиале, сзади с промежуточной костью. Локтевая кость имеет изометричные пентагональные очертания. Своим передним краем она контактирует с промежуточной костью, дистальным – с ульнаре, постеродистальным с – гороховидной костью, задним краем – с неоморфным постаксиальным окостенением (табл. XLVII, фиг. 6а). Промежуточная кость имеет гексагональные очертания, вклиниваясь между лучевой и локтевой костями и формируя контакт с плечевой костью. Антеродистально данный элемент производит неоморфные

окостенения, гомологичные центральям. Промежуточная кость контактирует с радиале антеродистально, дистально – с третьей дистальной карпалией, а постеродистально – с ульнаре. Лучевая, локтевая и промежуточная кости имеют приблизительно одинаковые размеры (табл. XLVII, фиг. 7, 8). Они сильно уплощены в дистальных частях, так что их проксимальные сочленовные поверхности вдвое превышают по толщине дистальные. Постаксиальный элемент имеет форму трапеции. Он сильно заострен по заднему краю и продолжает узкую заднюю кромку плечевой кости.

Элементы эпиподия и автоподия полигональные в очертаниях с округлыми углами, наиболее дистальные элементы округлые, что свидетельствует о большом количестве хрящевой ткани между ними. При переходе от эпиподия к автоподию элементы резко уплощаются, их толщина не превышает 8 мм. Пальцы укорочены, наибольшее число фаланг достигает восьми. Третий палец раздваивается на уровне третьей фаланги, между его метакарпалией и третьей фалангой присутствует дополнительное окостенение (табл. XLVII, фиг. 7, 8).

Размеры. Приложение 4, Табл. 8, 12; работы Архангельского (2001), Зверькова и др. (Zverkov et al., 2015b).

Сравнение. См. аналогичную рубрику в описании типового вида рода.

Распространение. Вид известен только из типового местонахождения.

Материал. Голотип. Полнота и хорошая сохранность типового экземпляра позволяет реконструировать скелет данного вида практически полностью (рис. 21).

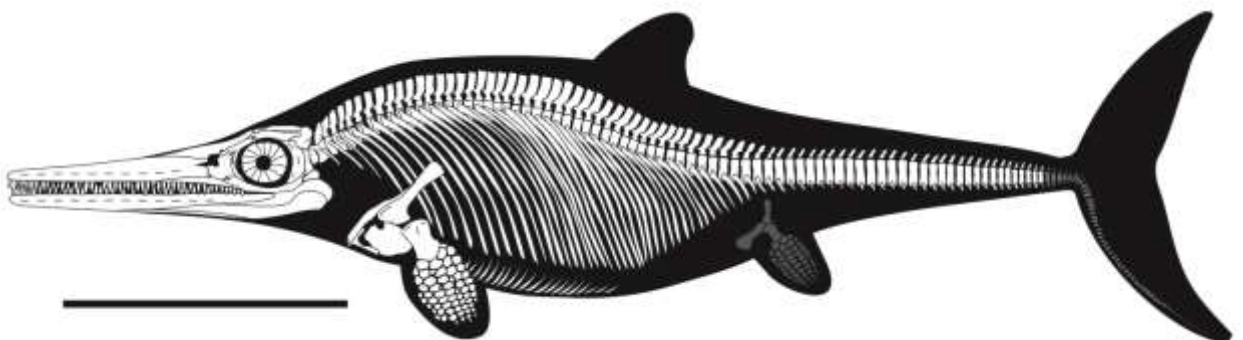


Рис. 21. Реконструкция скелета *Grendelius alekseevi* на основе голотипа. Форма черепа реконструирована на основе типового вида (*G. mordax*). Неизвестные области скелета показаны серым цветом. Длина масштабного отрезка составляет 1 м. По (Zverkov et al., 2015b, fig. 1; Zverkov, Efimov, 2019, fig. 19C).

5.2.3. Род *Undorosaurus* Efimov, 1999⁶

Undorosaurus: Ефимов, 1999б, с. 52; Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 200; McGowan, Motani, 2003, p. 109; Архангельский, 2008, с. 249; Maisch, 2010, p. 166; Arkhangel'sky, Zverkov, 2014, p. 190; Zverkov, Efimov, 2019, p. 967; Delsett, Roberts, Druckenmiller, Hurum, 2019, 734.

Ophthalmosaurus: Maisch, Matzke, 2000, p. 78 [*pars*].

Cryptoptygius: Druckenmiller, Hurum, Knutsen, Narkem, 2012, p. 313; Ji, Jiang, Motani, Rieppel, Hao, Sun, 2016, p. 13; Tyborowski, 2016, p. 313.

Kazakhstanosaurus: Ефимов, Ахмеденов. Якупова, 2019, p. 514; Якупова, 2021, p. 53.

Типовой вид. *Undorosaurus gorodischensis* Efimov 1999; верхняя юра, волжский ярус; Среднее Поволжье, европейская часть России.

Диагноз. Ихтиозавры от средних до крупных размеров (от 3 до 6 м длиной), характеризующиеся следующими уникальными признаками: орбитальная грань слезной кости формирует четкий угол, около 90°; сильно редуцированная передняя депрессия теменной кости для полушарий переднего отдела мозга; массивный базисфеноид с широко расставленными базиптеригиоидными отростками (соотношение длины к ширине 1.63–1.75); относительно редуцированный акромиальный отросток лопатки; утонченные, стержневидные ключицы; ишиопубис расширен и расщеплен дистально.

Сравнение. Заглазничная часть черепа расширенная, как у *Grendelius*, *Caypullisaurus* и *Platypterygius*; соотношение орбиты 0,19 (0,17–0,18 у *Grendelius*); надноздревой отросток предчелюстной кости редуцирован (хорошо развит и доходит до края ноздри у *Grendelius* и *Caypullisaurus*); подноздревой отросток контактирует со скуловой костью, как у *Grendelius*; присутствует умеренно развитый, угловатый ноздревой вырост носовой кости, что более характерно для представителей семейства Ophthalmosauridae; слезная кость не доходит до заднего края ноздри, как у *Platypterygius australis*; подорбитальная перегородка скуловой кости утолщенная и почти прямая; задний фланг скуловой кости расширен, как у

⁶ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. Arkhangel'sky M.S., Zverkov N.G. On a new ichthyosaur of the genus *Undorosaurus* // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2014. V. 318. P. 187–196. (0,90 п.л. / вклад автора 50%)
2. 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. (2,92 п.л. / вклад автора 90%)

Grendelius, *Caypullisaurus* и *Platypterygius*; чешуйчатая кость присутствует, имеет треугольные очертания, как у представителей семейства *Ophthalmosauridae*; короткая и широкая теменная кость со слабо выраженным, но заметным сагиттальным возвышением (сагиттальное возвышение не выражено у *Sveltonectes*); широкий массивный отросток для надвисочной кости у теменной кости, как у *Platypterygius australis*; большая квадратная кость с массивным челюстным мышцелком и редуцированной затылочной пластиной, как у *Platypterygius*; дорсовентральный гребень на медиальной стороне квадратной кости, ограничивающий передний край птеригоидной пластины надвисочной кости как у *Plutoniosaurus* (перс. набл.); основная затылочная кость с редуцированной замыщелковой областью, как у представителей семейства *Ophthalmosauridae* (*Ophthalmosaurus* и *Acamptonectes*), *Leninia* и *Plutoniosaurus*, но в меньшей степени чем у *Grendelius* и *Platypterygius*; каплевидные очертания фасеток основной затылочной кости для боковых затылочных костей с заостренным концом направленным назад, как у *Sveltonectes* и *Plutoniosaurus*; соотношение длины к ширине у базисфеноида 1,63–1,75, существенно превосходит соотношения, наблюдаемые у прочих офтальмозаврий: 1,52 у *Grendelius*, 1,33–1,35 у *Platypterygius*; 1,10 у *Sveltonectes*; 1,2 у *Sisteronia* (Приложение 4, Табл. 10); умеренно утонченный отросток стремечка как у *Leninia* но не столь массивный как у *Grendelius* и *Platypterygius*; большие зубы с квадратным в сечении корнем как у *Grendelius* и эволюционно более продвинутых меловых платиптеригид; 53 зуба в верхней челюсти как у *Grendelius*; 52 предкрестцовых позвонка как у *Aegirosaurus* (47 у *Grendelius*, 42 у *Athabascasaurus*, 47–54 у *Platypterygius*); коракоиды овальных очертаний, с длиной незначительно превышающей ширину, при этом их задняя часть шире передней (схожи с таковыми рода *Grendelius*); относительно редуцированный акромиальный отросток лопатки, у остальных офтальмозаврий он значительно развит; медиолатерально сжатый диафиз лопатки, овальный в сечении как у офтальмозаврид, и отличающийся от толстого стержневидного диафиза у *Grendelius* и *Platypterygius*; утонченные, стержневидные ключицы, в отличие от широких и массивных у большинства офтальмозаврий; межключица с лопатовидно расширенным задним срединным отростком как у *Grendelius*; пропорционально маленькие передние конечности; 5–?6 пальцев как у *Brachypterygius*, *Aegirosaurus* и *Grendelius*; плечевая кость обычно с тремя дистальными фасетками, как у большинства офтальмозаврий – направленной постеродистально фасеткой локтевой кости, смотрящей дистально фасеткой лучевой кости и мелкой, либо вовсе отсутствующей фасеткой преаксиального дополнительного элемента; плечевая кость не контактирует с интермедиумом (этот контакт развит у *Brachypterygius*, *Grendelius*, *Aegirosaurus* и *Caypullisaurus*); метакарпалия 5 контактирует с ульнаре постеродистально (т.е.

«узкоплавниковое» состояние); интермедиум с широкой дистальной фасеткой для третьей дистальной карпалии (в отличие от *Brachypterygius* и *Aegirosaurus*); задний край локтевой кости обычно без перихондрального окостенения, может контактировать с неоморфным окостенением (как у *Grendelius* и *Caypullisaurus*); фаланги округло-полигональные, расположены близко но не так компактно как у *Caypullisaurus* и *Platypterygius*, при этом более компактно, чем у большинства офтальмозаврид; бедренная кость с широким дистальным концом несущим две фасетки как у *Grendelius*, *Aegirosaurus*; дистальные элементы задней конечности округлые, как у офтальмозаврид.

Видовой состав. Кроме типового вида, *Undorosaurus nessovi* Efimov, 1999, волжский ярус, средний подъярус, Ульяновское Поволжье; *U. trautscholdi* Arkhangelsky et Zverkov, 2014, волжский ярус, средний подъярус, Подмосковье; *U. kielanae* (Tyborowski, 2016) comb. nov., волжский ярус, средний подъярус, Центральная Польша; ?*U. pleydelli* (Lydekker, 1890) comb. nov., кимериджский–волжский ярусы (свита кимериджских глин), Англия.

Замечания.

О статусе родов *Cryopterygius* и *Kazakhstanosaurus*.

В 2012 году П.С. Дракенмиллером с соавторами по практически полному скелету (Рис. 22) из волжских отложений Шпицбергена был описан новый таксон – *Cryopterygius kristiansenae* (Druckenmiller et al., 2012). Сравнение *C. kristiansenae* с другими офтальмозавриями П.С. Дракенмиллер с соавторами завершают следующей фразой: «По морфологии конечностей, а в особенности плечевой кости и шишопубиса, *Cryopterygius* больше всего схож с *Undorosaurus* из одновозрастных отложений (волга/титон) России (Ефимов, 1999б). Однако принимая во внимание другие морфологические отличия между этими двумя таксонами, и то что череп для *Undorosaurus* по большей части неизвестен, а также в связи с вопросом о валидности рода *Undorosaurus*, РМО 214.578 отнесен к новому роду *Cryopterygius* до появления новых данных» (Druckenmiller et al., 2012, p. 337; перевод автора). Действительно, исходя лишь из работы В.М. Ефимова (Ефимов, 1999б) на тот момент было достаточно сложно провести детальное сравнение РМО 214.578 с материалами, отнесенными к роду *Undorosaurus*. В то же время, признаки, предложенные П.С. Дракенмиллером с соавторами, для того, чтобы различать *Cryopterygius* и *Undorosaurus*, весьма спекулятивные: «...у *Undorosaurus* пять пальцев, в то время как у *Cryopterygius*, вероятно, их могло быть шесть. Также оба таксона различаются отчасти морфологией лучевой и локтевой костей, проксимальных карпалей и, в особенности, формой преаксиального дополнительного элемента» (Druckenmiller et al. 2012, p. 335; перевод автора). Фактически конечности *Undorosaurus gorodischensis* и *Cryopterygius*

kristiansenae неотличимы друг от друга не только по морфологии, но даже по линейным размерам, все отличия, перечисленные П.С. Дракенмиллером с соавторами, связаны исключительно с их интерпретациями материала. Одним из диагностических признаков *Cryptoptygius kristiansenae* Дракенмиллер с соавторами указали отсутствие на плечевой кости фасетки для преаксиального дополнительного элемента. Изучение РМО 214.578 автором данной работы показало, что фасетка на левой конечности развита слабо, практически отсутствует, в то же время на правой конечности этого экземпляра, не описанной и не изображенной Дракенмиллером с соавторами, фасетка для преаксиального дополнительного элемента хорошо выражена (см. рис. 23 и табл. LII, фиг. 8a). Подобная изменчивость по степени выраженности этой фасетки на левой и правой конечностях наблюдается и у голотипа *Undorosaurus gorodischensis* (УПМ ЕП-II-20(572)).

Ревизия типовых экземпляров *Undorosaurus gorodischensis* и *Cryptoptygius kristiansenae* позволяет сделать вывод, что все элементы скелета, которые возможно сравнить (присутствующие и у УПМ ЕП-II-20(572) и у РМО 214.578; рис. 23, 24) практически идентичны по форме и размерам, и демонстрируют диагностические признаки *U. gorodischensis*: базисфеноид с широко расставленными антеролатерально базиптеригоидными отростками (рис. 24); изометричная в очертаниях сочленовная кость без медиального бугра; пропорционально небольшая конечность; плечевая кость с расширенным и удлинённым в переднезаднем направлении проксимальным концом; слабо развитые дорсальный и дельтопекторальный гребни плечевой кости; локтевая кость удлинённая проксимодистально; уменьшенная фасетка для гороховидной кости на лучевой кости (рис. 23). Таким образом, *Cryptoptygius kristiansenae* Druckenmiller et al., 2012 следует рассматривать как младший субъективный синоним *Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999.

В 2019 году В.М. Ефимовым с соавторами по довольно полному скелету (Рис. 22) из средневожских отложений Западного Казахстана был описан новый таксон – *Kazakhstanosaurus shchuchkinensis* (Ефимов и др., 2019). Авторы приводят следующее сравнение нового таксона с известными формами (Ефимов и др., 2019, с. 514): «*Под Kazakhstanosaurus gen. nov. отличается от Undorosaurus V.Efimov, 1999 более примитивным строением скелета, выраженным следующими признаками: длинной шеей (до 20 позвонков), двухфасеточными ребрами и позвонками, массивными двухфасеточными плечевыми костями с широким диафизом; отношение длины к ширине плечевой кости равно 1,4, у Undorosaurus 1,3; трехдактилийное строение передних и задних конечностей Kazakhstanosaurus gen. nov. со слабо развитыми 4 и 5 пальцами, при этом*

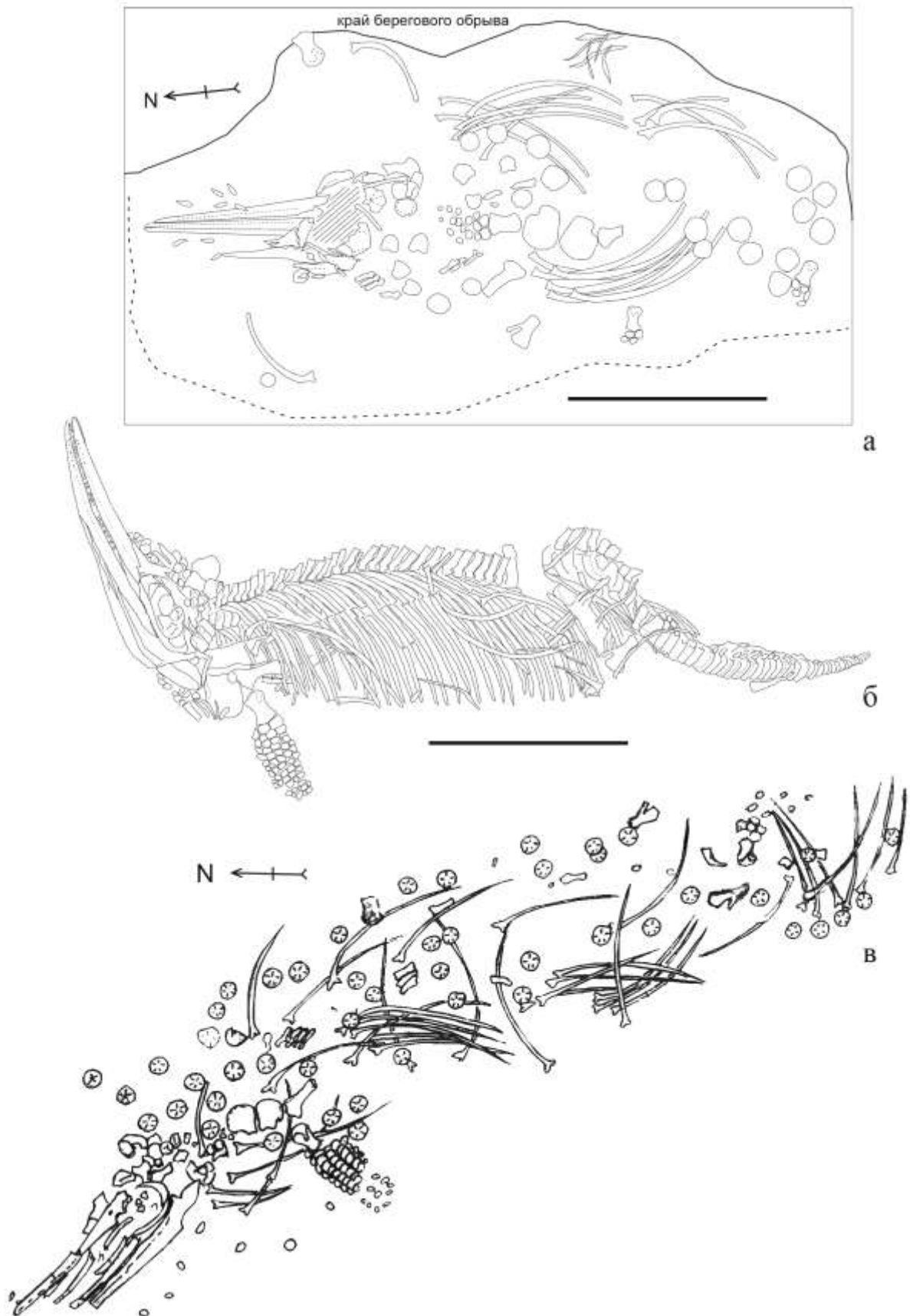


Рис. 22. Зарисовки залегания скелетов типовых экземпляров *Undorosaurus gorodischensis* (а), *Cryopterygius kristiansenae* (б) и *Kazakhstanosaurus shchuchkinensis* (в). а, б по (Zverkov, Efimov, 2019), в по (Ефимов и др., 2019).

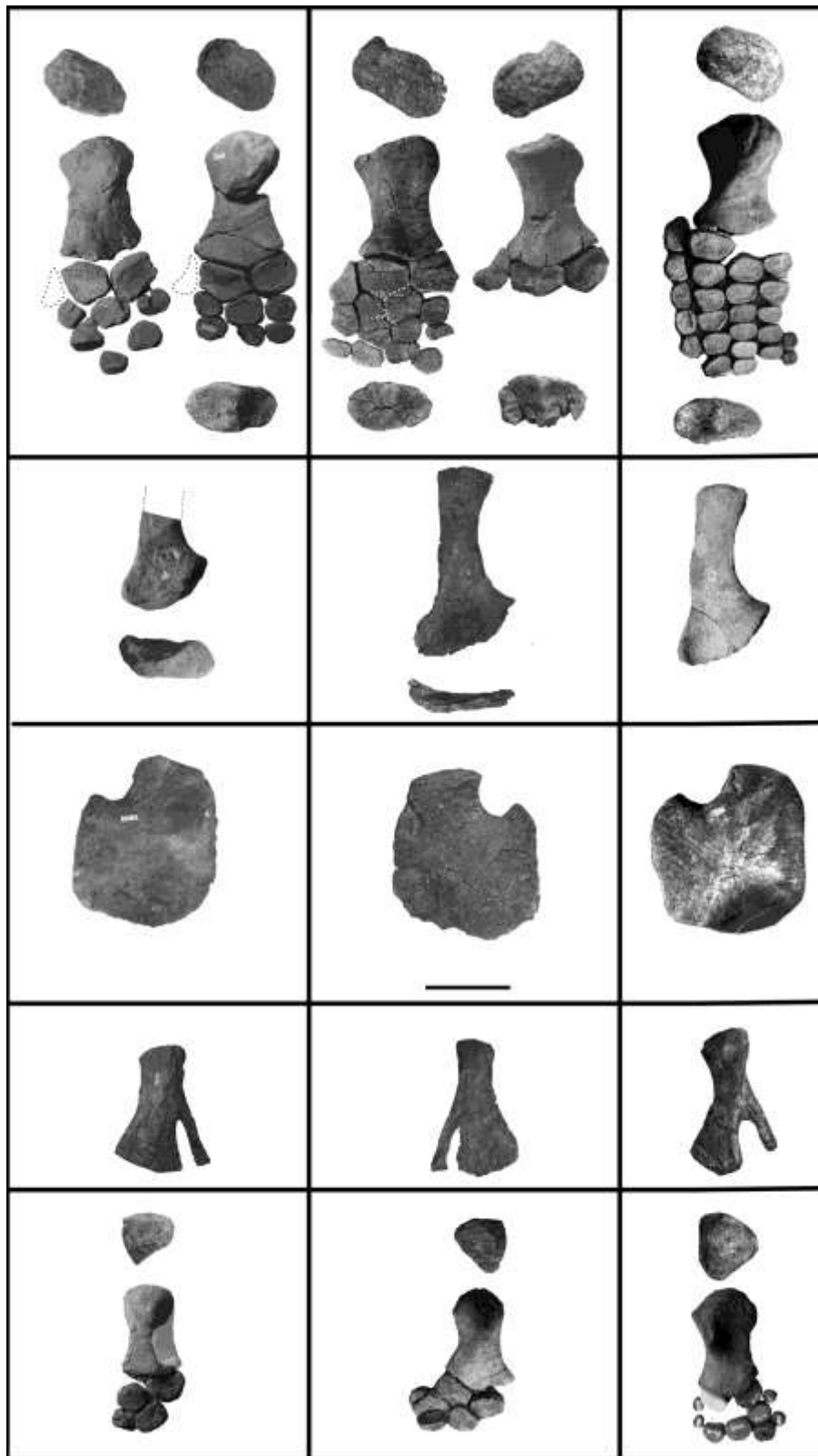


Рис. 23. Сравнение избранных элементов посткраниального скелета типовых экземпляров *Undorosaurus gorodischensis* (слева; голотип и передняя конечность экз. УПМ ЕП-П-20(1075)), *Cryopterygius kristiansenae* (в центре) и *Kazakhstanosaurus shchuchkinensis* (справа). Сверху-вниз: передняя конечность, лопатка, коракоид, ишиопубис, задняя конечность. Длина масштабного отрезка составляет 10 см. Фотографии для *Kazakhstanosaurus shchuchkinensis* взяты из работы (Ефимов и др., 2019).

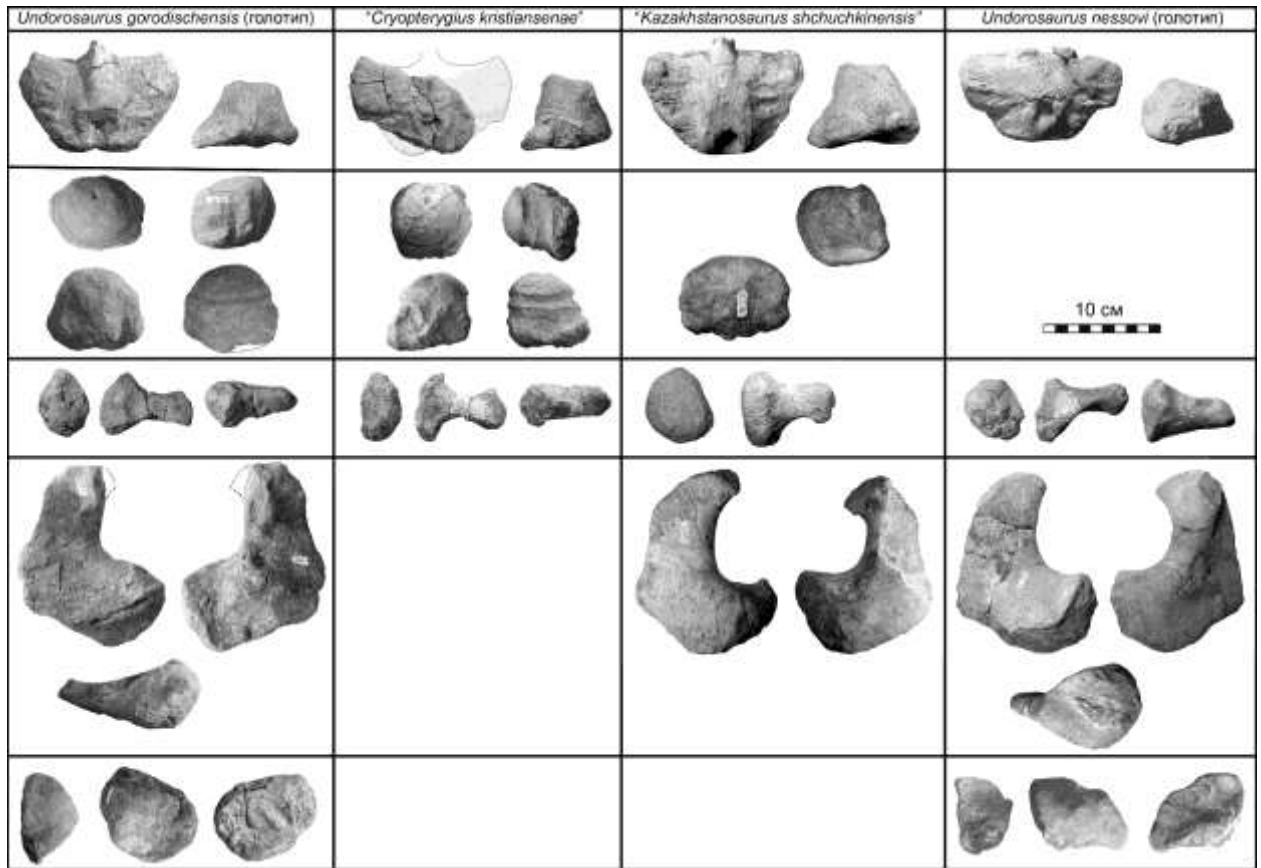


Рис. 24. Сравнение избранных элементов черепа и нижней челюсти представителей рода *Undorosaurus*. Слева-направо в столбцах: голотип *Undorosaurus gorodischensis* и основная затылочная кость экз. УПМ ЕП-П-20(1075), голотип «*Cryptoptygius kristiansenae*», голотип «*Kazakhstanosaurus shchuchkinensis*» и голотип *Undorosaurus nessovi*. Сверху-вниз в строках: базисфеноид, основная затылочная кость, стремечко, квадратная кость, сочленовная кость нижней челюсти. Фотографии для «*Kazakhstanosaurus shchuchkinensis*» взяты из работы (Ефимов и др., 2019).

задние конечности хорошо развиты и составляют 2/3 от передних, в то время как у *Undorosaurus* 1/3; тазовый пояс по ширине равен переднему, отличается большими размерами составных элементов, чем у *Undorosaurus*». Причина выбора именно этих признаков остается непонятной, и ни один из них не может считаться достаточным для выделения отдельного рода:

- (1) 20 «шейных» позвонков является типичным состоянием почти для всех средне-позднеюрских и раннемеловых офталмозаврий – 18-22 (Архангельский, 2001; Maxwell, Kear, 2010; Fischer et al., 2011b; Zverkov et al., 2015b; Moon, Kirton, 2016). При этом данное число варьирует внутри вида: отделение диапофиза от фасетки невральной дуги происходит постепенно в районе между 20 и 25 позвонками у *Ophthalmosaurus icenicus* (Moon, Kirton, 2016; перс. набл. автора в коллекции NHMUK, апрель 2019). Более того, для рода *Undorosaurus* не описано ни одного скелета, где было бы возможно точно установить число позвонков по отделам: все материалы из России слишком фрагментарные, а у норвежского скелета

«*Cryopterygius kristiansenae*» позвонки перекрыты ребрами (см. Druckenmiller et al., 2012).

- (2) «Двухфасеточные» ребра и позвонки являются типичным состоянием для всех юрских и меловых ихтиозавров.
- (3) Наличие только двух дистальных фасеток плечевой кости и отсутствие передней дополнительной фасетки ранее считалось диагностическим признаком норвежского «*Cryopterygius kristiansenae*» (Druckenmiller et al., 2012), однако, как продемонстрировано выше, по данному признаку может иметь место внутриорганизменная изменчивость. Диагностическое значение данного признака чрезвычайно низкое. Изменчивость по числу дистальных фасеток наблюдается и в других родах, например, у *Nannopterygius* (Zverkov, Jacobs, 2021).
- (4) Широкий диафиз характерен для половины экземпляров, отнесенных Ефимовым к роду *Undorosaurus* (Ефимов, 1999б). См. описания ниже.
- (5) «Отношение длины к ширине плечевой кости равно 1,4, у *Undorosaurus* 1,3» (Ефимов и др., 2019, с. 514) является незначительным, более того, не понятно, как авторы проводили измерения, и о какой именно ширине идет речь, учитывая сложную форму элемента. По приведенным авторами промерам, представители двух родов имеют одинаковую линейную длину плечевых костей, а «максимальная» ширина отличается на 5 мм (!), что и дает при расчете пропорций отличие в долю десятых.
- (6) «Трехдактилийное строение передних и задних конечностей *Kazakhstanosaurus gen. nov. со слабо развитыми 4 и 5 пальцами*» (Ефимов и др., 2019, с. 514) невозможно установить наверняка, так как конечности, по всей видимости, обнаружены не полностью сочлененными (Ефимов и др., 2019, табл. 5, фиг. 1; рис. 22) и эти наблюдения основаны исключительно на том как авторы сочли нужным их реконструировать из найденных костей. Более того, это никак не отличает роды *Kazakhstanosaurus* и *Undorosaurus*.
- (7) «Задние конечности хорошо развиты и составляют 2/3 от передних, в то время как у *Undorosaurus* 1/3» (Ефимов и др., 2019, с. 514). Данное соотношение невозможно достоверно установить ни для одной особи, так как у всех экземпляров конечности сохранились не полностью. Если же сравнить соотношение длины бедренных костей к длине плечевых костей, то, действительно, у описанного Ефимовым с соавторами (2019) экземпляра (в случае, если приведенные авторами измерения верны) бедренная кость немного пропорционально длиннее: соотношение длины бедренной и плечевой костей у *U. gorodischensis* составляет 0,72 против 0,80 у описанного авторами экземпляра. Стоит отметить, что гораздо более серьезная изменчивость в

соотношении длин плечевых и бедренных костей известна для *Ophthalmosaurus icenicus* (Moon, Kirton, 2016; перс. набл. автора в коллекции NHMUK, апрель 2019).

- (8) «Тазовый пояс по ширине равен переднему, отличается большими размерами составных элементов, чем у *Undorosaurus*» (Ефимов и др., 2019, с. 514). Судя по приведенным авторами замерам, разница между костями пояса задних конечностей и самими конечностями находится в пределах 10-30 мм (не более 17%), такие различия вполне объяснимы внутривидовой изменчивостью.

Таким образом, никаких серьезных отличительных признаков рода *Kazakhstanosaurus* от *Undorosaurus* Ефимов с коллегами не привели. Перечисленные ими отличия могут быть объяснены внутривидовой изменчивостью, в крайнем случае, межвидовой. Учитывая, что описанный Ефимовым с соавторами (2019) экземпляр имеет более древний возраст, чем другие экземпляры *Undorosaurus gorodischensis*, а также ввиду возможности присутствия каких-то действительно значимых отличительных признаков, не описанных данными авторами, требуется ревизия таксона. До личного ознакомления с типовым материалом, автор данной работы склонен рассматривать обсуждаемый вид как *nomen dubium* и наиболее вероятно младший субъективный синоним *Undorosaurus gorodischensis*.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, средний и верхний подъярусы; европейская часть России (Поволжье и Подмосковье), Польша, Западный Казахстан, Норвегия (Шпицберген).

***Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999**

(Табл. XLVIII – LIV фиг. 1–3)

Undorosaurus gorodischensis: Ефимов, 1999б, с. 52, фиг. 1а, б, 2, 3а, 4а, 5, 6; Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 200 [pars]; McGowan, Motani, 2003, p. 110, fig. 92 [pars]; Ефимов, 2005, рис. 1б, 2б, 3б, 4б, 5б; Arkhangel'sky, Zverkov, 2014, fig. 1с, d [pars]; Zverkov, Efimov, 2019, p. 969, figs 2–6A-D, 7–14.

Undorosaurus khorlovensis: Ефимов, 1999б, с. 57; фиг. 1в, г, 3в

Ophthalmosaurus gorodischensis: Maisch, Matzke, 2000, p. 90, figs. 23, 24 [pars].

Cryptoptygius kristiansenae: Druckenmiller, Hurum, Knutsen, Narkem, 2012, p. 313; fig. 2-11; Arkhangel'sky, Zverkov, 2014, fig. 1а; Delsett, Novis, Roberts, Koevoets, Hammer, Druckenmiller, Hurum, 2016, figs 3а, 4б, 10а.

Undorosaurus? kristiansenae: Delsett, Roberts, Druckenmiller, Hurum, 2019, fig. 10.

Голотип. Ундоровский палеонтологический музей (Ундоры, Ульяновская область, Россия) УПМ ЕП-II-20(572), довольно полный скелет крупного ихтиозавра (рис. 22), включающий большинство костей черепа, 27 позвонков из разных отделов, ребра, кости пояса передних конечностей и неполные передние конечности; правый ишиопубис и неполные задние конечности; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*. Ефимов, 1999б, фиг. 1а, б, 2в–е, 3а, 5, 6.

Диагноз. *Undorosaurus gorodischensis* – крупный ихтиозавр, до 6 м длиной, отличающийся от остальных видов следующей комбинацией признаков: базиптеригоидные отростки базисфеноида направлены антеролатерально; челюстной мышцелок квадратной кости латерально сжат, затылочная пластина квадратной кости сильно редуцирована; медиальная головка стремечка каплевидных очертаний с сужающейся верхней частью; сочленовная кость имеет округлые, изометричные очертания, при этом медиальный вырост на ней отсутствует; пропорционально маленькая передняя конечность (соотношение длины плечевой кости к длине нижней челюсти около 0.112; соотношение длины плечевой кости к высоте квадратной кости 1.01); проксимальный конец плечевой кости расширен и удлинен в передне-заднем направлении, дорсальный и дельтопекторальный гребни развиты чрезвычайно слабо; передняя фасетка плечевой кости развита слабо, может отсутствовать на одной из конечностей; задний край локтевой кости проксимодистально вытянутый и лишен перихондрального окостенения; фасетка локтевой кости для гороховидной кости уменьшена.

Описание

Череп

Верхнечелюстная кость у экз. РМО 214.578 по описанию Дракенмиллера с соавторами оканчивается «примерно на уровне середины орбиты» (Druckenmiller et al. 2012, p. 316), что по наблюдениям автора данной работы вызвано деформацией орбитальной области, и при жизни верхнечелюстная кость лишь незначительно участвовала в формировании подглазничной перегородки, которая по большей части сформирована исключительно скуловой костью. При этом задний восходящий отросток верхнечелюстной кости действительно формирует задний край наружной ноздри и дорсально контактирует с носовой костью полностью исключая слезную кость из участия в формировании края ноздри (табл. XLVIII, фиг. 2).

Носовая кость очень схожа с таковой *Ophthalmosaurus* (Andrews, 1910; Moon, Kirton, 2016). Депрессия на постеродорсальном конце носовой кости (*excavatio internasalis*) хорошо

выражена (табл. XLVIII, фиг. 1б). Нисходящий вырост на дорсальном крае наружной ноздри выражен хорошо (табл. XLVIII, фиг. 1а, 2). Над верхним краем наружной ноздри слабо выражен латеральный выступ с неровным наружным краем (табл. XLVIII, фиг. 1, 2). Над этим выступом расположено отверстие (табл. XLVIII, фиг. 1, 2), подобные отверстия были описаны для *Ophthalmosaurus icenicus*, *Acamptonectes densus* и *Platypterygius australis* и, по всей видимости, служили каналом для кровеносных сосудов и/или нервов (Kear, 2005; Fischer et al., 2012; Moon, Kirton, 2016).

Теменная кость представляет собой широкий уплощенно-вогнутый элемент с мощным, широким постеролатеральным отростком для надвисочной кости. Постеродорсальная поверхность отростка надвисочной кости неровная, с бороздами и углублениями для усиления контакта с надвисочной костью (табл. XLVIII, фиг. 3). Медиальная сочленовная фасетка сильно вытянута ростокаудально, она имеет треугольные очертания при этом ее поверхность бороздчатая для крепкого сочленения с противоположной теменной костью (табл. XLVIII, фиг. 3г). Вентральная поверхность теменной кости вогнутая, большую часть здесь занимает округлая депрессия зрительных бугров среднего мозга, при этом в передней части теменной кости доля депрессии для полушарий переднего мозга незначительная (табл. XLVIII, фиг. 3б, 3е). Дорсальная сторона теменной кости выпуклая, вдоль ее медиального края протягивается сагиттальное возвышение (табл. XLVIII, фиг. 3а, 3в).

Чешуйчатая кость представляет собой удлинённый и уплощенный элемент треугольных очертаний, расположенный в верхней части заглазничной области (табл. XLIX, фиг. 6). Она слабо контактирует с соседними элементами: так чешуйчатая кость правой стороны у экз. РМО 214.578 найдена в левой орбите и неверно идентифицирована предыдущими авторами как «небольшой элемент неясной природы похожий на ребро» (Druckenmiller et al., 2012, p. 329; figs 4, 5), в то время как чешуйчатая кость левой стороны, сохранившаяся *in situ*, вовсе не была замечена вышеупомянутыми авторами.

Заглазничная кость известна только для экз РМО 214.578. Она составляла значительную часть заглазничной области вентрально сочленяясь со скуловой костью, по заднему краю с квадратноскуловой и чешуйчатой костями и дорсально с надвисочной и заднелобной костями (табл. XLIX, фиг. 6).

Скуловая кость характеризуется расширенным задним флангом (табл. XLVIII, фиг. 5), который снаружи частично покрыт заглазничной костью, а постеродорсально контактирует с квадратноскуловой костью (табл. XLIX, фиг. 6). Задний край заднего фланга скуловой кости неравномерно-складчатый (табл. XLVIII, фиг. 5; табл. XLIX, фиг. 6). Подглазничная перегородка скуловой кости почти прямая и сильно утолщенная (табл. XLVIII, фиг. 5; табл.

XLIX, фиг. 6). Передний конец кости скуловой кости уплощается и протягивается вперед, контактируя с подноздревым отростком предчелюстной кости (табл. XLVIII, фиг. 2) Это противоречит интерпретации Дракенмиллера с соавторами (Druckenmiller et al., 2012, fig. 1C).

Квадратноскуловая кость достаточно широкая при виде сбоку (табл. XLVIII, фиг. 4; табл. XLIX, фиг. 6) ее задняя грань вогнута и формирует острый угол с вентральной гранью, которая несет расширенную каплевидную фасетку для контакта с квадратной костью. Медиальная поверхность элемента седловидная, а латеральная несет обширную фасетку для других элементов заглазничной области (табл. XLVIII, фиг. 4а). Квадратноскуловая кость РМО 214.578 была неверно идентифицирована предыдущими авторами как частично надвисочная частично «неопределенный элемент» (Druckenmiller et al., 2012), в то время как то, что Дракенмиллер с соавторами посчитали квадратноскуловой костью фактически является задним флангом скуловой кости (сравн. Druckenmiller et al. 2012 fig. 6 и табл. XLIX, фиг. 6 в этой работе).

Квадратная кость представляет собой массивный L-образный элемент (табл. L, фиг. 6). Ее длина в нижней части у голотипа составляет 120 мм, а высота 150 мм. Затылочная пластина квадратной кости сильно редуцирована (табл. L, фиг. 6а–в). Вдоль постеромедиальной поверхности птеригоидной пластины дорсовентрально протягивается гребень, ограничивающий фасетку для надвисочной кости (табл. XVI, фиг. 6а). Фасетка для стремечка вогнутая, четко выраженная, располагается в центре медиальной поверхности кости. Передний край птеригоидной пластины заметно вогнут. Сочленовные мыщелки для соединения с челюстными костями развиты неравномерно и разделены перепадом: мыщелок для сочленовной кости более мощный и значительно сильнее выдается вентрально, по сравнению с бугром для надугловой кости (табл. L, фиг. 6б, 6г).

Основная затылочная кость характеризуется выпуклым затылочным мыщелком и редуцированной замыщелковой областью, которая при этом выступает при виде сзади за пределы мыщелка латерально и вентрально (табл. XLIX, фиг. 1а, 2а, 3а). Вентральная вырезка практически отсутствует (слабо выражена у экз. РМО 214.578). Ямка от хорды представлена щелевидным углублением, расположена значительно выше середины высоты затылочного мыщелка. Фасетки для боковых затылочных костей обширные, каплевидных очертаний с заостренными концами, направленными назад, в сторону мыщелка; они разделены выступом дна спинномозгового канала, также имеющего каплевидные очертания, но с заостренной частью, направленной вперед и практически выклинивающейся на середине длины фасеток, не формируя переднего бугорка (табл. XLIX, фиг. 1в, 2в, 3г). При виде сбоку основная затылочная кость пропорционально

удлиненная, фасетки для стремечка и заднеушной кости имеют примерно одинаковые размеры и в равной степени хорошо просматриваются при виде сбоку (табл. XLIX, фиг. 1б, 3б).

Базисфеноид представляет собой массивный элемент трапециевидных очертаний в вентральной проекции (табл. XLIX, фиг. 4б; табл. L, фиг. 1а). Базиптеригоидные отростки обширные, широко расставлены и направлены антеролатерально. Соотношение максимальной медиолатеральной ширины элемента к его длине составляет 1.63. Заднее отверстие для внутренних сонных артерий расположено в задней половине вентральной стороны и соединено канавкой с задним краем кости (табл. XLIX, фиг. 4б; табл. L, фиг. 1а). Передняя поверхность базисфеноида высокая и широкая, наклонена назад по отношению к вентральной плоскости (табл. L, фиг. 1в, г). Фасетка для основной затылочной кости ориентирована практически вертикально и плохо просматривается в дорсальной проекции (табл. L, фиг. 1б). При виде сбоку базисфеноид также имеет трапециевидные очертания, значительную часть в этой проекции занимают каплевидные фасетки для крыловидных костей, в то время как фасетка для стремечка характеризуется небольшими размерами, она узкая и вытянута дорсовентрально (табл. L, фиг. 1г).

Верхняя затылочная кость представляет собой аркообразный (С-образный) элемент (табл. L, фиг. 4). Ее вентральные концы расширены незначительно в отличие от большинства представителей семейства. Следы полукружных каналов не просматриваются (однако это может быть связано с сохранностью). Хорошо выражены отверстия по бокам элемента («foramen endolymphaticum» в интерпретации McGowan, 1973b, либо «отверстие для вены» в интерпретации Moon, Kirton, 2016).

Боковая затылочная кость представляет собой небольшой столбчатый элемент с относительно укороченным основанием (табл. L, фиг. 3). На медиальной стороне элемента просматриваются два отверстия для подъязычных (XII) нервов, на латеральной стороне они открываются одним отверстием (табл. L, фиг. 3а, 3в).

Заднеушная кость массивная, характеризуется укороченным затылочным отростком (табл. L, фиг. 5). На передней стороне вдоль этого отростка протягивается хорошо выраженный гребень для крепления челюстной мускулатуры (*M. adductor mandibulae externus*). Медиовентральная сторона разделена на большую неровную обращенную постероventрально фасетку для основной затылочной кости и небольшую вытянутую, смотрящую вентролатерально, фасетку для стремечка (табл. L, фиг. 5а, б, д). Фасетка для стремечка у голотипа не разделена канавкой нерва VII либо IX (как это обычно бывает у офтальмосаврией; см. Moon, Kirton, 2016), вместо этого канал нерва погружен в тело кости и открывается на постероventральной поверхности (табл. L, фиг. 5а). Полукружные каналы

глубоко погружены в тело заднеушной кости. Отпечаток сферического мешочка внутреннего уха пропорционально небольшой; след горизонтального полукружного канала удлиненный, по сравнению со следом заднего полукружного канала, который сильно погружен в тело элемента (табл. L, фиг. 5г).

Стремечко (табл. XLIX, фиг. 5; табл. L, фиг. 2) обладает крупной медиальной головкой и латерально направленным отростком для контакта с квадратной костью. Высота медиальной головки значительно превышает ее ширину, она имеет каплевидные очертания с заостренным концом, направленным дорсально (табл. L, фиг. 2г). Медиальная головка разграничена на три фасетки (табл. L, фиг. 2г): крупную постеродистально направленную, для основной затылочной кости, антеромедиально направленную фасетку меньших размеров для базисфеноида; фасетка для заднеушной кости направлена антеродорсально и характеризуется прямоугольными очертаниями с заостренным дорсолатеральным углом (табл. XLIX, фиг. 5в; табл. L, фиг. 2г). Дистальная часть латерального отростка стремечка слабо расширена и несет овальную фасетку для квадратной кости (табл. L, фиг. 2д). Гиоидный отросток развит достаточно слабо (табл. L, фиг. 2а, в).

Подъязычная кость (гиоид) представляет собой дугообразный элемент 28 см длиной, слабо расширенный и на концах и стержневидный в средней части, один из концов уплощен (табл. LI, фиг.4).

Нижняя челюсть.

Морфология костей нижней челюсти главным образом была описана Дракенмиллером с соавторами для экз. РМО 214.578 (Druckenmiller et al. 2012), в связи с этим ниже описаны изолированные элементы из типовой серии *U. gorodischensis*, позволяющие дополнить описание Дракенмиллера с соавторами.

Надугловая кость (табл. LI, фиг. 2) представляет собой удлиненный и медиолатерально уплощенный элемент, утолщенный вдоль дорсального края. У *U. gorodischensis* эта кость практически идентична таковой *Ophthalmosaurus icenicus* (см. Moon, Kirton, 2016). Задняя часть надугловой кости дорсовентрально расширяется и обладает закругленным задним краем (табл. LI, фиг. 2а). Медиальная поверхность кости несет продольное углубление для меккелева канала. Желоб надугловой кости (*fossa surangularis*), протягивается вдоль латеральной поверхности элемента и завершается в задней части отверстием, пронизывающим кость; это отверстие имеет небольшой диаметр у УПМ ЕП-П-23(744). Паракорonoидный отросток невысокий и округлый, за ним расположен небольшой горизонтально ориентированный гребень для крепления *Musculus adductor mandibulae externus* (следуя интерпретации Moon, Kirton, 2016).

Сочленовная кость представляет собой элемент субтрапецевидной формы с округлыми углами. Латеральная поверхность сочленовной кости плоская, медиальная – выпуклая, седловидная. Передняя грань кости расширена, и отклонена назад, имеет каплевидные очертания для сочленения с квадратной костью (табл. LI, фиг. 5). Задний край сочленовной кости округлый.

Зубы крупные, мощные, обладают высокими корнями с прямоугольным либо округлым сечением, и коническими слабо загнутыми коронками (табл. LI, фиг. 6–13). Самый крупный из сохранившихся зубов имеет апикобазальную длину с корнем 65 мм, и максимальный диаметр корня 15 мм. Коронки слабо изогнуты, орнаментированы многочисленными прямыми струйками, которые не достигают вершины (табл. LI, фиг. 7,8,13). Высота наибольшей из сохранившихся коронок составляет 21 мм. Основание эмали плохо различимо на некоторых зубах, но в целом прослеживается. Область между коронкой и корнем гладкая, на некоторых зубах несет следы продольных складок плицидентина непосредственно под коронкой (табл. LI, фиг. 9).

Позвоночный столб и ребра.

Точное число позвонков невозможно установить ни по одному из известных экземпляров. Отдельные позвонки из всех отделов были изображены и описаны Ефимовым (1999б). Практически полностью сочлененный позвоночный столб (до места перегиба хвоста) известен для РМО 214.578 (Druckenmiller et al. 2012), однако ввиду того что позвонки находятся в сочленении, и многие из них сверху закрыты ребрами, мало что удастся сказать об их морфологических особенностях. В целом позвонки *Undorosaurus gorodischensis* слабо отличимы от позвонков *Ophthalmosaurus icenicus* (см. Moon, Kirton, 2016). Детали по морфологии осевого скелета *U. gorodischensis* изложены в работах Ефимова (1999б) и Дракенмиллера с соавторами (Druckenmiller et al., 2012).

Пояс передних конечностей.

Лопатка обладает изогнутой медиолатерально уплощенной осевой частью, которая постепенно расширяется и утолщается к проксимальному концу. Проксимальный конец расширен, слабо S-образно изогнут; он обладает относительно небольшим слабо отогнутым акромиальным отростком в передней части и фасеткой для сочленения с коракоидом, а также фасеткой плечевого сустава в задней части (табл. LII, фиг. 2, 3). Размеры фасеток для коракоида и для плечевого сустава примерно одинаковые, однако вторая шире (табл. LII, фиг. 3в).

Коракоид представляет собой широкий уплощенный элемент овальных очертаний (табл. LII, фиг. 7а), у которого длина превышает ширину (соотношение длины к ширине 1.2). Передний край несет обширную переднюю вырезку. Медиальная часть коракоида

наиболее утолщена и формирует сочленовную поверхность линзовидных очертаний (табл. ЛII, фиг. 7б). Латеральный край несет фасетки для лопатки и плечевого сустава. Фасетка для лопатки существенно меньше и слабо отграничена от фасетки плечевого сустава; они ориентированы друг к другу под тупым углом (около 170° ; табл. ЛII, фиг. 7а). Антеромедиальный вырост коракоида широкий и уплощенный. Задний край кости – наиболее широкая ее часть – сильно уплощен дорсовентрально.

Ключица представляет собой утонченный стержневидный элемент, слабо расширяющийся на медиальном конце (табл. ЛII, фиг. 1, 4). Латеральная ветвь ключицы характерно изогнута, постепенно утончается и сочленяется с передним краем лопатки

Межключица известна только для одного экземпляра (РМО 214.578), это большой Т-образный элемент с утонченными латеральными ветвями и лопатовидно расширенным на дистальном конце постеромедиальным отростком (табл. ЛII, фиг. 5). В передней части постеромедиальный отросток узкий. Вентральная и передняя поверхности элемента разделены гребнем, который в средней части образует выдающийся вентрально вырост (табл. ЛII, фиг. 5а).

Передняя конечность.

Плечевая кость характеризуется расширенным проксимальным концом (табл. ЛII, фиг. 8, 10; табл. ЛIII, фиг. 1, 2, 4). Проксимальный конец имеет в поперечном сечении форму неправильного овала (табл. ЛII, фиг. 8д; табл. ЛIII, фиг. 1б, 2б, 4д). Угол перекрута длинных осей дистального и проксимального концов составляет $75-80^\circ$. На дорсальной поверхности кости, в проксимальной части расположен слабо выраженный дорсальный гребень, косо направленный в сторону фасетки для лучевой кости. На вентральной поверхности, в ее передней части, располагается широкий и уплощенный дельтопекторальный гребень, который практически не выражен. Проксимальный и дистальный концы плечевой кости имеют почти одинаковую ширину, проксимальный конец лишь незначительно шире. Дистальный конец несет три фасетки: для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей (табл. ЛII, фиг. 8а, г; табл. ЛIII, фиг. 1а, 2в, 4г). Фасетка для преаксиального дополнительного элемента имеет полукруглые очертания, может практически отсутствовать; фасетки для лучевой и локтевой костей – слабо вогнутые, овально-округлых очертаний; фасетка для локтевой кости незначительно уступает по ширине фасетке для лучевой кости (табл. ЛII, фиг. 8а, 10; табл. ЛIII, фиг. 1а, 2в, 4г).

Эпиподиальная часть конечности состоит из трех элементов: локтевой кости, лучевой кости и преаксиального дополнительного элемента (табл. ЛII, фиг. 8а, 9, 10; табл. ЛIII, фиг. 1а, 3, 4а).

Локтевая кость крупная, неправильно-гексагональных очертаний в дорсальной проекции (табл. LII, фиг. 8а; табл. LIII, фиг. 1а, 2а, 3, 4а). Спереди она контактировала с лучевой костью, антеровентрально – с интермедиумом, дистально с ульнаре и постеродистально с гороховидной костью. Задний край локтевой не окостеневший, возможно при жизни контактировал с постаксиальным неоморфным элементом, как и у других видов рода *Undorosaurus*, однако у *U. gorodischensis* этот элемент либо не окостеневал, либо утрачен у всех известных экземпляров. Проксимальная поверхность кости слабо выпуклая (табл. LII, фиг. 9).

Лучевая кость имеет характерные симметрично-пентагональные очертания в дорсальной проекции (табл. LII, фиг. 8а; табл. LIII, фиг. 1а, 2а, 3, 4а). Дистально лучевая кость несет две фасетки одинаковых размеров для интермедиума и радиале соответственно; сзади она контактирует с локтевой костью, спереди вдоль всего края несет фасетку для дополнительного преаксиального элемента, эта фасетка четко отграничена от фасетки радиале у большинства экземпляров, однако в левой конечности голотипа угол между этими фасетками составляет около 170° (табл. LIII, фиг. 1а).

Преаксиальный дополнительный элемент имеет полулунные очертания (табл. LII, фиг. 8а, 10); его передний край вовлечен в перихондральное окостенение и слабо вогнут. Дистально элемент несет две фасетки – для радиале и первой «фаланги» преаксиального пальца.

Элементы автоподия имеют овальные либо полигональные очертания со сглаженными углами; они не столь тесно расположены в конечности как у более поздних представителей семейства, но все же и не так свободно, как у *Ophthalmosaurus* и *Arthropterygius*. Ульнаре несет дистальную фасетку для дистальной карпалии 4 и меньшую постеродистальную фасетку для метакарпалии 5, таким образом формируя «узкоплавниковый» тип лапы согласно Зверькову с соавторами (Zverkov et al., 2015b). Интермедиум укорочен проксимодистально. Дистально он несет обширную фасетку для третьей дистальной карпалии и небольшую обращенную антеродистально фасетку для второй дистальной карпалии. Преаксиальный дополнительный палец хорошо развит, столь же длинный, как и остальные пальцы в конечности.

Пояс задних конечностей.

Ишиопубис представляет собой сложный элемент, уплощенный медиолатерально и расширенный только в суставной (проксимальной) части. Главная особенность этого элемента у данного таксона – отсутствие дистального сочленения подвздошной и седалищной костей – они медиально расщеплены. Подвздошная кость заметно шире

седалищной, которая представляет собой тонкий стержневидный отросток (табл. LIII, фиг. 7).

Задняя конечность.

Бедренная кость по своей морфологии схожа с таковой *Ophthalmosaurus* (см. Moon, Kirton, 2016). Дистальный конец кости немного шире чем проксимальный. Соотношение длины бедренной кости к длине плечевой кости составляет 0.69 у голотипа, 0.72 у РМО 214.578. Задний край бедренной кости сужен и заострен, передний край – закруглен. Проксимальный конец имеет треугольные очертания. Вентральный гребень хорошо развит, расположен примерно на середине ширины вентральной стороны кости и немного сдвинут вперед. Дорсальный гребень развит в меньшей степени и расположен близко к переднему краю бедренной кости (табл. LIII, фиг. 5а, 6б). Дистальный конец несет две фасетки приблизительно равных размеров для большой и малой берцовых костей.

Большая берцовая кость представляет собой миниатюрный элемент пентагональных очертаний при виде сверху (табл. LIII, фиг. 5а, б). Она несет переднюю фасетку для преаксиального дополнительного элемента. Малая берцовая кость превосходит по размерам большую берцовую. Она имеет неправильно гексагональные очертания и несет по заднему краю фасетку для постаксиального окостенения.

Размеры. Приложение 4, Табл. 9, 12; работы В.М. Ефимова (1999б), П.С. Драккенмиллера и др. (Druckenmiller et al., 2012).

Сравнение. Челюстной сустав квадратной кости *Undorosaurus gorodischensis* латерально сжат и мышцелок для сочленовной кости сильнее выдается вентрально, в то время как у *U. nessovi* и *U. kielanae* этот сустав расширенный и мышцелки слабо разграничены между собой. Затылочная пластина квадратной кости *U. gorodischensis* сильно редуцирована, в большей степени чем у *U. nessovi*. Базисфеноид *U. gorodischensis* характеризуется антеролатерально направленными базиптеригоидными отростками, в то время как у *U. nessovi* они направлены постеролатерально и более широкие относительно переднезадней длины тела элемента. Медиальная головка стремечка *U. gorodischensis* имеет характерные каплевидные очертания с сужающейся верхней частью, тогда как для *U. nessovi* характерны округлые очертания медиальной головки стремечка. Сочленовная кость *U. gorodischensis* имеет изометричные очертания, на ней отсутствует медиальный вырост, хорошо развитый у *U. nessovi*, при этом очертания сочленовной кости у *U. nessovi* ромбовидные. Для *U. gorodischensis* характерна пропорционально маленькая передняя конечность (соотношение длины плечевой кости к длине нижней челюсти около 0.112; соотношение длины плечевой кости к высоте квадратной кости 1.01) у *U. nessovi* эти

соотношения составляют соответственно (0.183 и 1.22). Проксимальный конец плечевой кости *U. gorodischensis* расширен и удлинен в передне-заднем направлении (как у ?*U. pleydelli*), дорсальный и дельтопекторальный гребни развиты чрезвычайно слабо, в то время как для *U. nessovi* и *U. trautscholdi* характерны изометричные очертания проксимального конца плечевой кости и лучше выраженные дорсальный и дельтопекторальный гребни (только дорсальный гребень хорошо развит у ?*U. pleydelli*). Дистальный конец плечевой кости *U. gorodischensis* сопоставим по ширине с проксимальным, или немного ему уступает, как у ?*U. pleydelli*, *U. trautscholdi* и *U. kielanae*, тогда как у *U. nessovi* дистальный конец существенно шире проксимального. Передняя фасетка плечевой кости *U. gorodischensis* развита слабо, может отсутствовать на одной из конечностей, хорошо развита у *U. nessovi*, *U. trautscholdi* и ?*U. pleydelli*, отсутствует у *U. kielanae*. Задний край локтевой кости *U. gorodischensis* проксимодистально вытянутый как у *U. trautscholdi* (короткий у *U. nessovi* и *U. kielanae*), при этом он лишен перихондрального окостенения, которое развито у *U. nessovi*. Фасетка локтевой кости для гороховидной кости уменьшена, как у *U. trautscholdi* и в отличие от *U. nessovi*, у которого она хорошо развита.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, средний и верхний подъярусы; европейская часть России (Поволжье и Подмосковье), Норвегия (Шпицберген).

Материал. Помимо голотипа, УПМ ЕП -II-23(744), фрагменты скелета крупной особи, Ульяновская область, берег р. Волги у д. Городищи; верхневолжский подъярус, зона *Garniericeras catenulatum*; УПМ ЕП -II-21(1075), фрагменты скелета крупной особи, Ульяновская область, берег р. Волги у д. Городищи; средневолжский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*; УПМ ЕП-II-27(870), фрагменты скелета крупного ихтиозавра, Московская область, Лопатинские фосфоритные рудники, средневолжский подъярус, зона *Virgatites virgatus*; УКМ 44028-7, левая передняя конечность в матриксе, Ульяновская область, берег р. Волги у «Детского санатория», средневолжский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*; РМО 214.578, практически полный скелет крупного ихтиозавра, Шпицберген, г. Янусфьеллет, средневолжский подъярус, зона *Crendonites anguinus*. Более подробная информация о материале приведена в Приложении 2. Главным образом благодаря экз. РМО 214.578 возможно реконструировать скелет *Undorosaurus gorodischensis* (рис. 25).

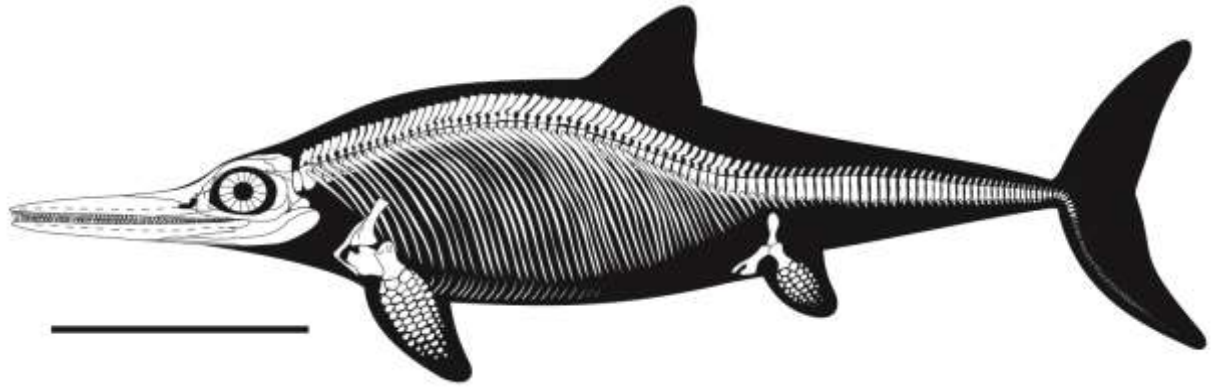


Рис. 25. Реконструкция скелета *Undorosaurus gorodischensis* на основе голотипа УПМ ЕП-П-20(572) и экз. РМО 214.578. Неизвестные области скелета показаны серым цветом. Длина масштабного отрезка составляет 1 м. По (Zverkov, Efimov, 2019, fig. 19A).

***Undorosaurus nessoivi* Efimov, 1999**

(Табл. LV, LVI)

Undorosaurus nessoivi: Ефимов, 1999б, с. 56, фиг.1 д, е, 3б, 4б; Zverkov, Efimov, 2019, p. 980, figs 15–17.

Undorosaurus gorodischensis: Storrs, Arkhangel'skii, Efimov, 2000, p. 200 [pars]; McGowan, Motani, 2003, p. 110 [pars]; Arkhangelsky, Zverkov, 2014, fig. 1B [pars].

Ophthalmosaurus gorodischensis: Maisch, Matzke, 2000, p. 90, fig. 28 [pars].

Голотип. Ундоровский палеонтологический музей (Ундоры, Ульяновская область, Россия) УПМ ЕП-П-24(785); фрагменты скелета крупного ихтиозавра: кости черепа, включая базисфеноид, основную затылочную кость, стремечко, квадратные кости, сочленовную и надугловую кости, гиоид, комплекс атланта-аксиса и 15 позвонков, фрагменты ребер, коракоид, лопатки, практически полная правая передняя конечность и фрагменты левой; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Сланцевый Рудник; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Virgatites virgatus*; Ефимов, 1999б, с. 56, фиг.1 д, е, 3б, 4б.

Диагноз. *Undorosaurus nessoivi* крупный ихтиозавр, до 6 м длиной, отличающийся от остальных видов рода следующей комбинацией признаков: постеролатерально направленные базиптеригоидные отростки базисфеноида; челюстной мышцелок квадратной кости массивный и медиолатерально расширенный; медиальная головка стремечка округлых очертаний; сочленовная кость ромбовидных очертаний с заостренным задним краем и медиальным выростом на сочленовной поверхности; пропорционально большая передняя конечность (соотношение длины плечевой кости к длине нижней челюсти около 0.183; соотношение длины плечевой кости к высоте квадратной кости 1.22); грацильная плечевая кость с утонченным диафизом и изометричным в очертаниях проксимальным

концом; дистальный конец плечевой кости шире проксимального; дорсальный и дельтопекторальный гребни выражены сильнее чем у типового вида и принимают вид пластин; локтевая кость проксимодистально укорочена, ее задний край несет две соразмерных фасетки для гороховидной кости и для постаксиального дополнительного элемента.

Описание

Череп

Квадратная кость массивная L-образная в постеромедиальной проекции (табл. LV, фиг. 3). Ее длина в нижней части у голотипа составляет 120 мм, а высота 150 мм. Затылочная пластина квадратной кости редуцирована, но выражена лучше чем у типового вида (табл. LV, фиг. 3а–в, д). Гребень, ограничивающий фасетку птеригоидной пластины надвисочной кости, образует более глубокий паз, чем у типового вида (табл. LV, фиг. 3а). Судя по форме этого паза надвисочная кость могла при жизни достигать латерального отростка стремечка. Фасетка для стремечка слабо выражена, располагается в центре медиальной поверхности кости. Передний край птеригоидной пластины прямой. Область сочленения с нижней челюстью заметно расширенная. Сочленовные мышелки развиты в равной степени хорошо, однако мышелок для сочленовной кости чуть более мощный (табл. LV, фиг. 3б–г).

Основная затылочная кость голотипа настолько сильно выветрелая, что ее описание не представляется возможным.

Базисфеноид характеризуется широко расставленными и направленными постеролатерально базиптеригоидными отростками (табл. LV, фиг. 1а). Соотношение максимальной медиолатеральной ширины элемента к его длине очень высокое, составляет 1.75. Заднее отверстие для внутренних сонных артерий расположено в задней половине вентральной стороны, ближе к центру кости (табл. LV, фиг. 1а). Передняя поверхность базисфеноида широкая и невысокая, слабо наклонена назад по отношению к вентральной плоскости (табл. LV, фиг. 1в, г). Фасетка для основной затылочной кости плохо просматривается в дорсальной проекции (табл. LV, фиг. 1б).

Стремечко обладает крупной медиальной головкой округлых очертаний и латерально направленным отростком, контактирующим с квадратной костью (табл. LV, фиг. 2). Фасетка медиальной головки для заднеушной кости направлена дорсально и характеризуется треугольными очертаниями (табл. LV, фиг. 2г). Дистальная часть латерального отростка стремечка слабо расширена и несет овальную фасетку для квадратной кости (табл. LV, фиг. 2а). Гиоидный отросток практически не выражен.

Подъязычная кость (гиоид) представляет собой дугообразный элемент 30 см длиной, расширенный и уплощенный на концах и стрержневидный в средней части (табл. LV, фиг.7).

Нижняя челюсть.

Сохранившаяся у голотипа правая ветвь нижней челюсти представлена задней частью надугловой кости, фрагментом угловой кости и передней частью зубной кости. Все эти элементы сходны с таковыми у типового вида. Реконструированная по ним длина нижней челюсти составляла около 100 см. Зубная кость несет характерную латеральную борозду, которая в ее передней части становится прерывистой, погружаясь в тело кости и открываясь наружу серией отверстий. Эти отверстия продолжаются сетью канавок, покрывающих кончик морды. Вероятно, здесь располагался какой-то сенсорный орган. Надугловая кость характеризуется хорошо развитым медиодорсально направленным (и поэтому видимым сбоку) отростком для крепления *M. adductor mandibulae externus* (табл. LV, фиг.4).

Сочленовная кость характеризуется ромбовидными очертаниями в медиальной проекции (табл. LV, фиг. 6б). Латеральная поверхность сочленовной кости вогнутая, медиальная – выпуклая, седловидная, в средней части несет шишковидный вырост (табл. LV, фиг. 6б). Передняя грань кости расширена, и наклонена вперед, имеет каплевидные очертания (табл. LV, фиг. 6а). Задний край сочленовной кости заостренный, формирует постеродистальный выступ.

Позвоночный столб и ребра не имеют каких-либо заметных отличий от типового вида.

Пояс передних конечностей.

Лопатка обладает слабо изогнутой и сильно медиолатерально уплощенной осевой частью, овальной в сечении на всем протяжении. Постепенно она расширяется и утолщается к проксимальному концу. Проксимальный конец незначительно расширен и слабо S-образно изогнут. Он обладает относительно небольшим слабо отогнутым акромиальным отростком в передней части и фасеткой для коракоида, а также фасеткой плечевого сустава в задней части (табл. LVI, фиг. 4, 5). Фасетки для коракоида и для плечевого сустава примерно одинаковые по размерам (табл. LVI, фиг. 4в, 5в).

Коракоид сохранился недостаточно хорошо для подробного описания. Передний край элемента несет переднюю вырезку. Фасетка для лопатки существенно меньше и слабо отграничена от фасетки плечевого сустава, как и у типового вида (табл. LVI, фиг. 3).

Передняя конечность.

Плечевая кость грацильная, характеризуется утонченным диафизом и изометричным проксимальным концом округлых очертаний (табл. LVI, фиг. 1, 2). Проксимальный конец имеет приблизительно равные длину и высоту. На вентральной поверхности, в ее передней

части, располагается пластинчатый, достаточно хорошо выраженный, дельтопекторальный гребень (табл. LVI, фиг. 2а–в, д). Проксимальный и дистальный концы плечевой кости имеют практически одинаковую ширину, проксимальный лишь незначительно шире. Дистальный конец немного превышает по ширине проксимальный конец; он несет три фасетки: для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей (табл. LVI, фиг. 1). Фасетки для лучевой и локтевой костей – слабо вогнутые, овально-округлых очертаний. Фасетка для локтевой кости незначительно уступает по ширине фасетке для лучевой кости (табл. LVI, фиг. 2г).

Локтевая кость проксимодистально укорочена и имеет правильно-гексагональные очертания в дорсальной проекции (табл. LVI, фиг. 7). Спереди она контактировала с лучевой костью; дистально несет три фасетки приблизительно равных размеров для интермедиума, ульнаре и гороховидной кости (табл. LVI, фиг. 1, 7б); задний край кости контактирует с постаксиальным неоморфным элементом.

Лучевая кость имеет симметрично-пентагональные очертания в дорсальной проекции (табл. LVI, фиг. 1). Ее форма типична для представителей рода и для большинства офтальмозаврий в целом.

Преаксиальный дополнительный элемент имеет полукруглые очертания (табл. LVI, фиг. 1); его передний край прямой и полностью окостеневший. Дистально элемент контактирует с радиале и первой «фалангой» преаксиального пальца.

Элементы автоподия плотно прилегают друг к другу и имеют полигональные очертания (табл. LVI, фиг. 1). Ульнаре несет дистальную фасетку для дистальной карпалии 4 и меньшую постеродистальную фасетку для метакарпалии 5. Интермедиум укорочен проксимодистально, несет обширную фасетку для третьей дистальной карпалии, небольшую обращенную антеродистально фасетку для второй дистальной карпалии и постеродистальную фасетку для четвертой дистальной карпалии. Преаксиальный дополнительный палец хорошо развит, столь же длинный, как и остальные пальцы в конечности. Неясно был ли хорошо развит постаксиальный дополнительный палец, так как задний край плавника по-видимому не сохранился.

Размеры. Приложение 4, Табл. 9, 12; работа В.М. Ефимова (1999б).

Сравнение. См. аналогичную рубрику в описании *U. gorodischensis*.

Распространение. Вид известен только из типового местонахождения. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, зона *Virgatites virgatus*; Ульяновская область, Россия.

Материал. Голотип.

***Undorosaurus trautscholdi* Arkhangelsky et Zverkov, 2014**

(Табл. LIV, фиг. 4)

Голотип. Государственный геологический музей имени В.И. Вернадского РАН (Москва, Россия) ГГМ 1503, неполная левая передняя конечность; Россия, г. Москва, берег р. Москва в районе бывш. д. Мнёвники; верхняя юра, волжский ярус, зоны *Epivirgatites nikitini* – *Kachpurites fulgens*; Arkhangelsky, Zverkov, 2014; с. 189, фиг.1Е, 2.

Диагноз. *Undorosaurus trautscholdi* отличается от остальных видов рода следующей комбинацией признаков: мощная плечевая кость с крепким диафизом и изометричным в очертаниях проксимальным концом; дистальный конец плечевой кости дорсовентрально утолщенный; антеродистальная фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного элемента хорошо развитая, глубоко вогнутая; локтевая кость проксимодистально длинная, ее задний край несет обширную фасетку для постаксиального неоморфного элемента и небольшую постеродистальную фасетку для гороховидной кости; постаксиальный дополнительный элемент эпиподия контактирует с плечевой костью, формируя на его постеродистальном крае небольшую фасетку (уникальный признак для представителей данного рода).

Описание. Описание приведено в работе М.С. Архангельского и Н.Г. Зверькова (Arkangelsky, Zverkov, 2014). Основные особенности перечислены выше в диагнозе вида. Единственное отличие интерпретаций в данной работе от интерпретаций в работе Архангельского и Зверькова заключается в том, что элемента, расположенный сзади от локтевой кости, ранее интерпретировался как гороховидная кость, но рассматривается как новообразование в данной работе.

Размеры. Приложение 4, Табл. 12; работа М.С. Архангельского и Н.Г. Зверькова (Arkangelsky, Zverkov, 2014).

Сравнение. *Undorosaurus trautscholdi* по строению конечности более всего схож с *U. nessovi*, отличаясь более крепким диафизом (вытянутый и утонченный у *U. nessovi*) и дорсовентрально утолщенным дистальным концом плечевой кости (более сжатый у всех других видов). Изометричный в очертаниях проксимальный коней плечевой кости как у *U. nessovi* (вытянутый у *U. gorodischensis* и ?*U. pleydelli*); хорошо развитая, глубоко вогнутая антеродистальная фасетка плечевой кости для преаксиального дополнительного элемента как у *U. nessovi* и ?*U. pleydelli* (выражена в разной степени до полного отсутствия у типового вида; отсутствует у *U. kielanae*); локтевая кость проксимодистально длинная как у типового вида (укорочена у *U. nessovi* и *U. kielanae*); обширная фасетка для постаксиального неоморфного элемента на заднем крае локтевой кости и небольшая постеродистальная

фасетка для гороховидной кости, тогда как у *U. nessovi* эти две фасетки соразмерные и небольшие.

Распространение. Вид известен только из типового местонахождения. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, зоны *Epivirgatites nikitini* – *Kachpurites fulgens*; г. Москва, Россия.

Материал. Голотип.

***Undorosaurus kielanae* (Tyborowski, 2016)**

Cryptoptygius kielanae: Tyborowski, 2016, p. 793, figs 2–9.

Undorosaurus kielanae: Zverkov, Efimov, 2019, p. 965.

Голотип. Геологический музей Лодзинского университета (Лодзи, Польша) GMUL UŁ no. 3579-81, фрагментарный скелет, включающий левую верхнечелюстную кость в сочленении с задним краем предчелюстной кости, фрагменты крыловидной и квадратной костей, изолированные зубы, позвонки из разных отделов, левую лопатку и фрагмент коракоида, неполную правую переднюю конечность и левую бедренную кость; Польша, окрестности Томашув-Мазовецкого, карьер Овадов-Бржезинки (Owadów-Brzezinki); верхняя юра, средневожский подъярус, нижний слой известняков (Unit I) свиты кцыня (Kcynia Formation), соответствующий подзоне *Zaraiskites zaraiskensis* зоны *Zaraiskites scythicus* средневожского подъяруса (Wierzbowski et al., 2016); Tyborowski, 2016, p. 793, figs 2–9.

Диагноз. *Undorosaurus kielanae* отличается от прочих видов рода следующей комбинацией признаков: мышелки квадратной кости почти не разделены; плечевая кость с относительно хорошо развитыми дорсальным и дельтопекторальным гребнями; антеродистальная фасетка плечевой кости для дополнительного элемента отсутствует; фасетка лучевой кости обращена антеродистально и резко отграничена от фасетки локтевой кости по углом около 120° (уникальное состояние для *Undorosaurus*); задний край локтевой кости проксимодистально короткий; дистальная фасетка бедренной кости для большой берцовой кости вдвое меньше фасетки для малой берцовой кости (уникальное состояние для *Undorosaurus*).

Размеры. См. работу Д. Тиборовского (Tyborowski, 2016).

Сравнение. См. аналогичную рубрику в описании *U. gorodischensis*.

Замечания. Описание приведено в работе Д. Тиборовского (Tyborowski, 2016). Основные особенности перечислены выше в диагнозе вида. Главным замечанием к работе

Тиборовского является неверная идентификация в ней верхнечелюстной кости в сочленении с задним краем предчелюстной кости как фрагмента правой ветви нижней челюсти, и, соответственно, изображение элемента «вверх тормашками» и интерпретация и описание структур, которые в элементе отсутствуют. Также стоит отметить, что представленная в данной работе реконструкция передней конечности выглядит предельно неестественной и должна восприниматься скептически.

Распространение. Вид достоверно известен только из типового местонахождения. Верхний отдел юрской системы, волжский ярус, средний подъярус, зона *Zaraiskites scythicus* (подзона *Z. zaraiskensis*); Польша.

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

(Табл. LVII)

Ophthalmosaurus pleydelli: Lydekker, 1890, p. 268, fig. 63; Mansell-Pleydell, 1890, p. 14, figs 3, 4; Delair, 1960, p. 67.

Ophthalmosaurus icenicus: [Kirton, 1983, p. 14] [*pars*]; McGowan, Motani, 2003, p. 113 [*pars*]; Moon, Kirton, 2016, p. [*pars*]; Moon, Kirton, 2016, p. 14 [*pars*].

Голотип. DORCM G.82, плечевая кость и позвонок; Англия, графство Дорсет, окрестности Гиллингема; верхняя юра, кимериджский ярус, зоны *Rasenia symodoce* – *Aulacostephanus mutabilis*, свита кимериджских глин; Lydekker, 1890, p. 268, fig. 63.

Диагноз. Более всего сходен по строению плечевой кости с типовым видом, отличаясь более выраженным, пластинчатым дорсальным гребнем, хорошо просматривающимся в проксимальной проекции, а также большей массивностью с широким диафизом и в равной степени расширенными проксимальным и дистальным концами.

Описание.

Плечевая кость обладает заметно расширенным проксимальным концом, который в проксимальной проекции имеет очертания в форме неправильного овала (табл. LVII, фиг. 1д, 2д, 3д, 4д). Угол перекрута длинных осей дистального и проксимального концов небольшой, порядка 30–40°. Дорсальный гребень хорошо выражен, пластинчатый, косо направленный от заднего края проксимального конца в сторону фасетки для лучевой кости, но не достигающий середины длины диафиза (протягивается на 1/3 проксимодистальной длины элемента). Дельтопекторальный гребень выражен слабо, он формирует небольшой, слабо выступающий вырост. Проксимальный и дистальный концы плечевой кости имеют почти одинаковую ширину. Диафиз довольно широкий. Передний и задний края имеют

округлое сечение; задний край чуть более сжат дорсовентрально. На дистальном конце плечевой кости расположены три фасетки: для преаксиального дополнительного элемента, лучевой и локтевой костей (табл. LVII, фиг. 1e, 2e, 3e, 4e). Фасетка для преаксиального дополнительного элемента хорошо развита, глубоко вогнутая и имеет полукруглые очертания. Фасетки для лучевой и локтевой костей также заметно вогнутые и имеют овально-округлые очертания; фасетка для локтевой кости незначительно уступает по дорсовентральной толщине фасетки для лучевой кости.

Размеры. Приложение 4, Табл. 12.

Сравнение. См. аналогичную рубрику в описании *U. gorodischensis*.

Замечания. Типовой экземпляр был изображен и охарактеризован Р. Лидеккером (Lydekker, 1890); в том же году Дж. К. Манселл-Плейделл более подробно описал и повторно изобразил данный экземпляр (Mansell-Pleydell, 1890). Хотя описания данных авторов весьма точны, и они справедливо отметили имеющиеся отличия от *Ophthalmosaurus icenicus*, ориентировка плечевой кости в их интерпретации перевернута зеркально с перепутанными передним и задним концами, что являлось распространенной интерпретацией в работах того времени.

Изначально данный вид был описан в комбинации с родовым названием *Ophthalmosaurus* (Lydekker, 1890), так как на момент его описания это был единственный известный род ихтиозавров с тремя дистальными фасетками плечевой кости. В настоящее время наличие трех и более дистальных фасеток плечевых костей установлено для многих родов офтальмозаврий. От плечевых костей представителей рода *Ophthalmosaurus* плечевые кости данного морфотипа отличаются полукруглой формой фасетки преаксиального дополнительного элемента, и вытянутым/уплощенным проксимальным концом со слабым перекрутом длинных осей дистального и проксимального концов. От плечевых костей представителей рода *Arthropterygius*, отличаются меньшей массивностью, отсутствием сильного дорсовентрального сжатия заднего края и отсутствием резкого перегиба вентральной стороны между фасетками для лучевой и локтевой костей (хотя сокращение толщины фасеток в заднем направлении у данного морфотипа присутствует). От плечевых костей представителей рода *Nannopterygius*, отличаются гораздо более крупными размерами, слабо развитым дельтопекторальным гребнем, а также значительно вытянутым/уплощенным проксимальным концом. От плечевых костей представителей родов *Brachypterygius*, *Grendelius*, *Caypullisaurus* и *Aegirosaurus* отличаются помимо прочего отсутствием фасетки для промежуточной кости. Из всех известных родов юрских офтальмозаврий данный морфотип плечевых костей ближе всего к *Undorosaurus*

gorodischensis, который также характеризуется вытянутым проксимальным концом плечевой кости с переднезадней длиной, заметно превышающей дорсовентральную толщину (изометричный у *Ophthalmosaurus*, также вытянутый у некоторых видов *Arthropterygius*), со слабо выраженным дельтопекторальным гребнем. Требуются дополнительные находки ассоциаций костей, а лучше скелетов, чтобы подтвердить данное предположение. Исходя из имеющихся данных, отнесение вида *Ophthalmosaurus pleydelli* к роду *Undorosaurus* представляется наиболее вероятным.

Распространение. Верхний отдел юрской системы, кимериджский ярус и ?нижний подъярус волжского подъяруса, свита кимериджских глин; Англия, графства Дорсет, Оксфордшир, Кембриджшир и Линкольншир.

Материал. В дополнение к голотипу, слепки с него, NHMUK PV R1712 и R1712a, а также изолированные плечевые кости из кимериджских глин: OUMNH J68538 из Оксфордшира (Шотовер), SAMSM J29860 из Линкольншира (Маркет-Рейзен) и SAMSM J29796 из Кембриджшира (Четтишем). См. Приложение 2.

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

6.1. Результаты филогенетического анализа⁷

В результате филогенетического анализа набора данных без упорядоченных признаков получены 112 максимально парсимоничных дерева 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 (рис. 26). Анализ набора данных с некоторыми признаками, имеющими более двух состояний, отмеченными, как упорядоченные, дал 56 максимально парсимоничных деревьев длиной 419 шагов (CI = 0,370; RI = 0,669). Строгий консенсус (длина 438 шагов; CI = 0,354; RI = 0,645) разрешен ненамного лучше, чем в предыдущем анализе, и топология остается аналогичной (рис. 26). 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 (рис. 26).

Полученная топология деревьев несколько отличается от результатов Зверькова и Ефимова (Zverkov, Efimov, 2019) и Зверькова и Прилепской (Zverkov, Prilepskaya, 2019) и, в значительной степени, отличается от результатов Дельсетт с соавторами (Delsett et al., 2019) и Кампоса с соавторами (Campos et al., 2020). Результаты анализа, проведенного в данной работе подтверждают разделение группы Ophthalmosauria на две клады: два семейства Ophthalmosauridae и Platypterygiidae либо, альтернативно, два подсемейства Ophthalmosaurinae и Platypterygiinae в понимании Фишера с соавторами (Fischer et al., 2012).

По результатам первого анализа, клада Ophthalmosauridae разделяется на две группы. Первая группа состоит из *Mollesaurus periallus*, *Acamptonectes densus*, *Ophthalmosaurus natans* и *Ophthalmosaurus icenicus*. Вторая группа включает клады с видами *Nannopterygius* и *Arthropterygius*. Эти клады разделяют семь синапоморфий: появление контакта скуловой

⁷ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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. (4,55 п.л. / вклад автора 80%)

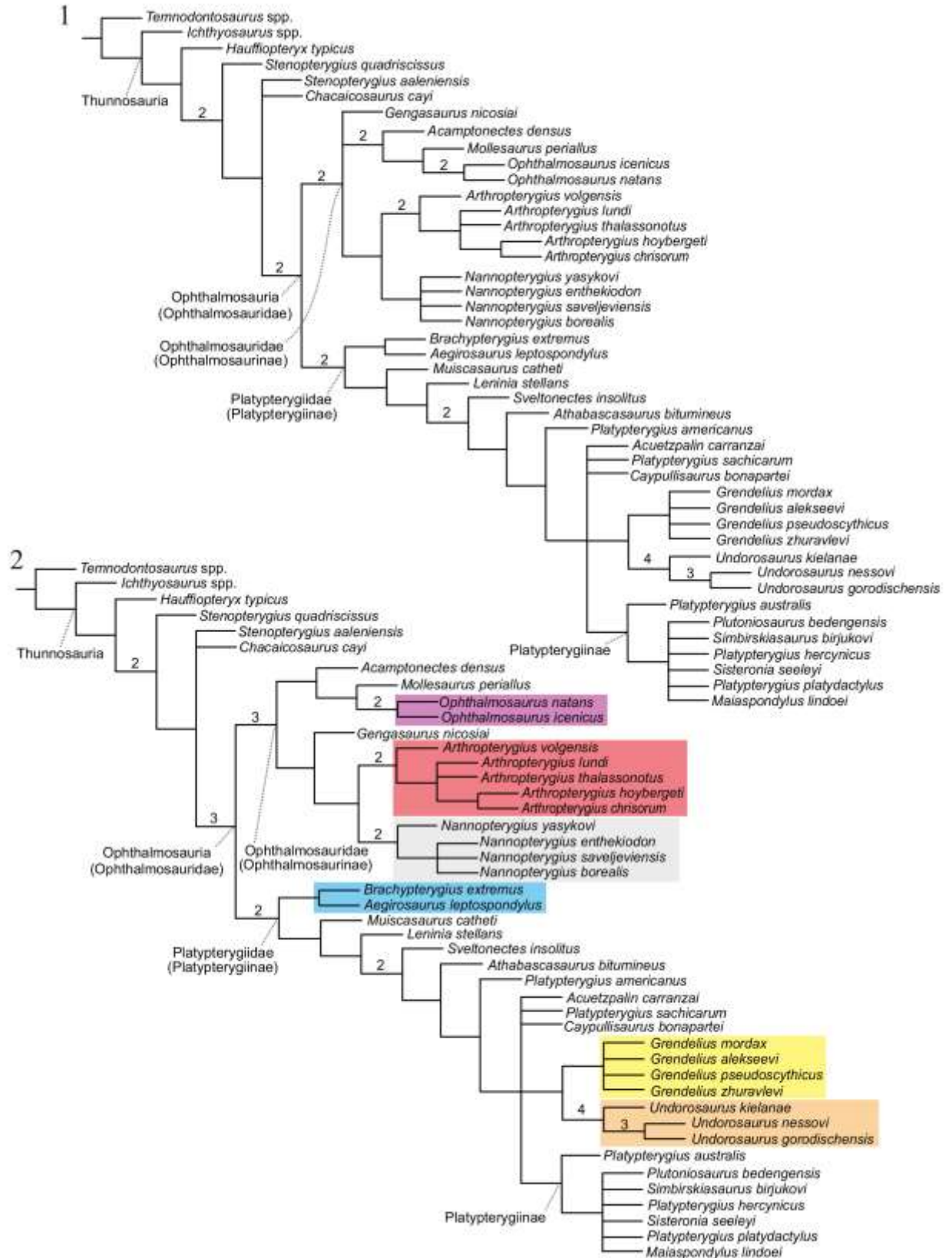


Рис. 26. Строгий консенсус 112 наиболее парсимоничных деревьев, полученных в результате первого анализа (1) и строгий консенсус 56 наиболее парсимоничных деревьев, полученных в результате второго анализа (2). Цифры над узлами указывают значения поддержки Бремера (показаны значения >1). Названия клад указаны в таксономическом контексте данной работы, в скобках даны названия клад в их наиболее распространенном в настоящее время употреблении. По (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 23).

и предчелюстной кости (23:1; не уникально); задний край скуловой кости при виде сбоку не имеет контакта с квадратноскуловой костью, а только с заглазничной костью (24:1); чрезвычайно уменьшенная квадратноскуловая кость, почти не выраженная латерально (41:2); слабый мышцелок квадратной кости (45:1); дорсально смещенная фасетка базисфеноида для основной затылочной кости (49:1); сочленовная кость, длина которой превышает ее высоту (77:1); и пластинчатая дорсовентрально высокая ключица (105:1).

Клада *Arthropterygius* характеризуется четырьмя синапоморфиями, только одна из которых является уникальным признаком группы – заметный угол между сочлененными коракоидами (95:2); остальные три связаны с сокращением длины симфиза теменных костей (36:1), положением заднего отверстия внутренних сонных артерий (48:2) и разделением фасеток коракоида для лопатки и гленоида (96:1). Все виды *Arthropterygius*, за исключением *A. volgensis*, характеризуются также выраженностью затылочной пластинки квадратной кости (41:0). *Arthropterygius chrisorum* и *A. hoybergeti*, кроме этого, характеризуются относительно увеличенными зубами с хорошо выраженными бороздками (1:0; 7:0) и центральным положением задней ямки от хорды на затылочном мышцелке (60:0). *Arthropterygius thalassonotus* характеризуется двумя аутапоморфиями: участие верхнечелюстной кости в формировании края наружной ноздри в латеральной проекции (12:0) и разделение наружной ноздри надвое (14:1). Этот результат подтверждает предположение Л. Кампоса с соавторами (Campos et al., 2020), что состояние с полным разделением наружной ноздри независимо эволюционировало у этого таксона.

Клада *Nannopterygius* характеризуется 19 синапоморфиями, включая два уникальных признака: сильно расширенные корни зубов (4:1) и антеромедиальный отросток коракоида, сильно выступающий вперед вместе с медиальной фасеткой (92:2).

Семейство *Platypterygiidae* включает почти вдвое больше таксонов, чем *Ophthalmosauridae* (рис. 26). В составе этой группы выделяется клада самых поздних форм, включающая таксоны исключительно мелового возраста, однако отношения внутри нее плохо разрешены. Эту группу можно рассматривать в качестве подсемейства *Platypterygiinae*, как было предложено М.С. Архангельским (1999, 2001, 2008). Однако род *Platypterygius* по результатам анализов полифилетический: его виды рассредоточены по разным участкам ветви платиптеригид, что поддерживается результатами других недавних исследований (например, Fischer et al., 2016; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2020; Campos et al., 2020).

Включение в анализ *Brachypterygius extremus*, закодированного исключительно по голотипу (NHMUK R 3177), привело к его базальному положению среди платиптеригид,

в качестве сестринского таксона *Aegirosaurus*. Это подтверждает аргументы Зверькова с соавторами (Zverkov et al., 2015b) против его синонимии с родом *Grendelius*.

Важным результатом анализа является выявление филогенетического положения рода *Undorosaurus*, который вместе с кладой, образованной видами *Grendelius*, формирует сестринскую группу к вышеупомянутой группе наиболее продвинутых ихтиозавров мелового возраста. *Undorosaurus kielanae* занимает базальное положение среди видов *Undorosaurus*, что хорошо согласуется с его более древним возрастом (Zverkov, Efimov, 2019). Клада *Undorosaurus* имеет относительно высокую поддержку Бремера (4; рис. 26). Эта кладка поддерживается следующими синапоморфиями: редукцией надноздрового отростка предчелюстной кости (8:1); удлинением подноздрового отростка (9:1); уменьшением толщины межкораконидного симфиза (94:0); уменьшением акромиального отростка (99:0); и сжатием диафиза лопатки (101:0). Ни одна из этих синапоморфий не уникальна, но в сочетании они подразумевают своеобразную инверсию к базальному состоянию в строении элементов пояса передних конечностей, что контрастирует с продвинутым строением черепа. Более того, топология дерева, полученная для *Platypterygiidae*, плохо согласуется со стратиграфическим распространением включенных в нее таксонов и предполагает существование множества (семи) юрских линий, представители которых известны только из мелового периода. Таким образом, возможно, что дальнейшие открытия и дополнительные данные по включенным таксонам позволят существенно изменить топологию для *Platypterygiidae*, представленную в данной работе.

6.2. Обсуждение результатов филогенетического анализа⁸

Большинством современных исследователей семейство *Ophthalmosauridae* Baur, 1887 понимается как: «последний общий предок *Brachypterygius* и *Ophthalmosaurus* и все его потомки» (Motani, 1999b, p. 484, перевод автора; McGowan, Motani, 2003; Ji et al., 2016). Это определение было впервые предложено Р. Мотани для клады «*Ophthalmosauria*», которую

⁸ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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%)
2. **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. (2,92 п.л. / вклад автора 90%)
3. **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. (4,55 п.л. / вклад автора 80%)

он посчитал соответствующей семейству Ophthalmosauridae (рис. 2а; Motani, 1999b). Немного другой вариант определения семейства Ophthalmosauridae был предложен В. Фишером с соавторами: «последний общий предок *Arthropterygius chrisorum* и *Ophthalmosaurus icenicus* плюс все его потомки» (Fischer et al., 2011b, p. 1020, перевод автора). Это определение было предложено, чтобы учесть род *Arthropterygius* в составе *Ophthalmosauridae*, который по результатам их анализа был сестринской группой ко всем остальным «офтальмосавридам» (см. рис. 3а) и, таким образом, не учитывался в предыдущем варианте филогенетического определения группы. Последний вариант определения для этой группы был предложен Б. Муном: «все таксоны более близкие к *Ophthalmosaurus icenicus* и *Platypterygius hercynicus*, чем к *Stenopterygius aalenensis* и *Chacaicosaurus cayi*» (Moon, 2019, p. 149, перевод автора; см. рис. 2з, и). Все эти определения охватывают кладу, включающую практически все известные средне-позднеюрские и меловые таксоны ихтиозавров (за исключением нескольких форм: *Stenopterygius aalenensis*, *Chacaicosaurus cayi* и *Malawania anachronus*). Однако оригинальный диагноз семейства Ophthalmosauridae по Г. Бауру: «лучевая, локтевая и третья кость сочленяются с плечевой костью, зубы рудиментарные или отсутствуют» (Baur, 1887b, p. 20, перевод автора), 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 Ophthalmosauria (Ophthalmosauridae), которую 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 (рис. 3б).

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 Arkhangelsky, 2001», однако если сестринскую ей кладу мы рассматриваем в ранге семейства, то и эту кладу также следует рассматривать в качестве семейства (рис. 2б). Для группы с близким таксономическим составом Н. Барде предлагала семейство Platypterygidae [*sic.*] Bardet, 1995. Она дала ему краткое определение и указала состав: «*Grendelius et Nannopterygius du Kimméridgien d'Angleterre (McGowan 1976, Kirton 1983) ainsi que le genre cosmopolite Platypterygius du Crétacé, sont ici considérés comme une famille à part. Il s'agit d'ichthyosaures massifs, de grande taille, possédant des caractères dentaires et*

crâniens particuliers» [*Grendelius* и *Nannopterygius* из кимериджа Англии (McGowan, 1976; Kirton, 1983), а также космополитный меловой род *Platypterygius* рассматриваются здесь как отдельное семейство. Это массивные ихтиозавры, большого размера, со специфическими характеристиками зубов и черепа] (Bardet, 1995, p. 205, [перевод автора]). Барде не дала однозначного указания на новизну, по всей видимости из-за того, что название «Platypterygiidae» использовалось еще в работах Расселла (Russell, 1975). Тем не менее, этот таксономический акт удовлетворяет требованиям МКЗН к работам, опубликованным до 1999 г. (МКЗН ст. 11 и 13). В свою очередь, В.М. Ефимов, выделив род *Undorosaurus* и отметив, что, по-видимому, от него происходит меловой род *Platypterygius*, при этом выделил семейство *Undorosauridae* Efimov, 1999. В состав обсуждаемой клады входят как род *Platypterygius*, так и род *Undorosaurus*, однако семейство, предложенное Н. Барде, имеет приоритет над семейством, предложенным В.М. Ефимовым. Таким образом, мы рассматриваем обсуждаемую кладу продвинутых позднеюрских и меловых форм как семейство *Platypterygiidae* Bardet, 1995 (подробнее см. Главу 1.4).

Топология деревьев, полученных в результате анализа, представленного в данной работе, во многих аспектах отличается от результатов других исследователей (см. главу 1.4). Подробно сравнивать имеющиеся различия, учитывая большое количество опубликованных в последние годы филогенетических гипотез и их зачастую противоречащие друг другу результаты (см. иллюстрации в главе 1.4, рис. 1–3), автор считает нецелесообразным. Из наиболее значимых результатов, отличающих филогенетические схемы, представленные в данной работе можно выделить следующие.

Подтверждено разделение офтальмосавриид 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*, вопреки мнениям из некоторых недавних работ (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020).

Показано, что род *Arthropterygius* не является базальным представителем *Ophthalmosauria* и не относится к платиптеригидам, а формирует крупную группу в составе офтальмосавриид, в которую входит большинство позднеюрских таксонов из Арктики (*Palvennia hoybergeti*, *Janusaurus lundii*, *Keilhauia nui*).

Новые данные по *Nannopterygius enthekiodon* позволили установить его филогенетическое положение внутри офтальмосавриид и продемонстрировать, что формы, описанные в составе родов *Paraophthalmosaurus* и *Yasykovia*, являются ему сестринскими группами и их стоит рассматривать в составе данного рода.

Продемонстрировано, что на данный момент нет оснований считать роды *Brachypterygius* и *Grendelius* синонимами – их ОТЕ занимают удаленные друг от друга положения внутри платиптеригиид. *Brachypterygius extremus* формирует вместе с *Aegirosaurus leptospondylus* базальную для платиптеригиид кладу. Вероятно, более полные находки для *Brachypterygius extremus* позволят найти дополнительные черты сходства с *A. leptospondylus*.

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

ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ИТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА⁹

В отличие от беспозвоночных, морские рептилии, по всей видимости, не настолько сильно зависят от условий среды обитания: их остатки обнаруживают в отложениях, формировавшихся при разной солености (нормальная соленость важна для головоногих моллюсков – ортостратиграфических групп в мезозое) и на высоких палеоширотах (Zverkov et al., 2021), таким образом, вероятно, единственным естественным барьером для морских рептилий являлись границы водоема, в котором они обитали. По этой причине основную роль в распространении морских рептилий играет наличие связей между бассейнами. Важнейшими элементами для связи бассейнов с разными водными массами и различной фауной являются морские проливы – наиболее крупными и палеобиогеографически значимыми палеопроливами для позднеюрского и раннемелового времени являются (рис. 27): Норвежско-Гранландский пролив (Месежников, Захаров 1974; Mutterlose et al., 2003; Рогов, 2012), располагавшийся на месте заложения северной части Атлантического океана, между Гренландией и Скандинавией; Испанский пролив, между Северной и Южной Америкой (Damborenea, Manceñido, 1979; Hillebrandt et al., 1992; Gasparini, 1992); Брестский (Припятский) пролив, соединявший бореальное Среднерусское море с Польским (Сазонова, Сазонов, 1967; Месежников, Захаров, 1974; Рогов, 2013; Rogov et al., 2008); Мезенско-Печорская система проливов, которая соединяла Среднерусское море с бореальными морями Арктики (Месежников, Захаров 1974; Рогов, 2010); проливы между Африкой и Антарктикой формировали «Транс-Эритрейский путь» (Сесса, 1999).

⁹ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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%)
2. **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. (2,06 п.л. / вклад автора 40%)
3. **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. (4,55 п.л. / вклад автора 80%)
4. **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%)

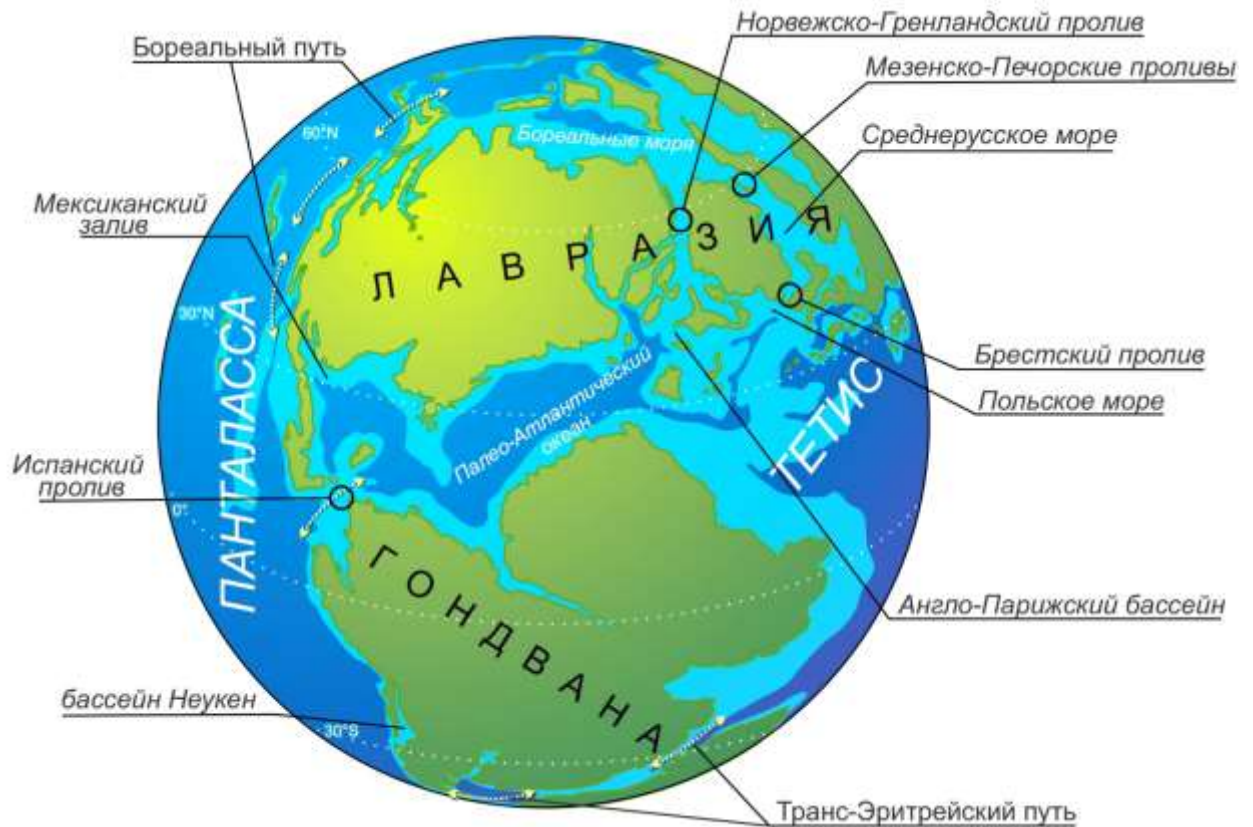


Рис. 27. Палеогеографическая карта для позднеюрского времени с указанием основных акваторий и проливов. Палеогеографическая основа Р. Блэйки (Blakey, 2011).

В эволюционной истории ихтиозавров группы *Ophthalmosauria* с середины юрского и до начала мелового периода (включительно) можно выделить три этапа, которые удобны для обсуждения их палеобиогеографии:

1. келловейский – оксфордский век (повсеместное доминирование рода *Ophthalmosaurus*)
2. кимериджский век – фаза *D. panderi* середины волжского века (появление ряда новых родов и видов, доминирование *Arthropterygius*, *Nannopterygius* и *Grendelius*)
3. фаза *V. virgatus* волжского века – берриасский век (частичная смена таксономического состава, исчезновение *Grendelius* и появление новых видов *Nannopterygius* и *Undorosaurus*, доминирование *Nannopterygius*, *Arthropterygius* и *Undorosaurus*)

Келловейский–оксфордский век

Из келловейско-оксфордского интервала во всем мире в настоящее время известны исключительно представители рода *Ophthalmosaurus*. Остатки ихтиозавров *Ophthalmosaurus icenicus* находят главным образом в среднем келловее Англо-Парижского бассейна (Andrews, 1910). Однако присутствие представителей данного вида в

кимериджских глинах Англии подтверждает идеи более широком стратиграфическом распространении таксона (McGowan, Motani, 2003; Moon, Kirton, 2016). Находка *Ophthalmosaurus icenicus* в оксфордско-кимериджских отложениях России демонстрирует присутствие представителей данного вида в Среднерусском море. В то же время для оксфордских отложений Запада США характерен другой вид офтальмосавров – *Ophthalmosaurus natans*. Однако некоторые исследователи склонны считать *O. natans* младшим субъективным синонимом *O. icenicus* (Roberts et al., 2014), в то время как другие говорят о возможности отнесения этих двух видов к разным родам (Fischer et al., 2012; Fernández, Campos, 2015; Campos et al., 2020). Находка *Ophthalmosaurus icenicus* в оксфордско-кимериджских отложениях России может говорить в пользу идеи О. Робертс с соавторами (Roberts et al., 2014) и, таким образом, для всех акваторий Северного полушария в келловейское и оксфордское время мог быть характерен единственный вид ихтиозавров. Для проверки этой идеи требуется ревизия материалов по *O. natans* в США.

Кимериджский век – фаза *Dorsoplanites panderi* середины волжского века

На данном этапе таксономическое разнообразие офтальмосавров резко возрастает: появляется ряд новых родов (в алфавитном порядке): *Acuetzpalin*, *Aegirosaurus*, *Arthropterygius*, *Brachypterygius*, *Caypullisaurus*, *Grendelius*, *Nannopterygius*, *Undorosaurus*. Многие из них (*Acuetzpalin*, *Aegirosaurus*, *Brachypterygius*, *Caypullisaurus*) пока еще известны по небольшому числу находок, что создает видимость их ограниченного географического распространения. Для других родов из этого временного интервала можно констатировать широкое распространение. По-видимому, на рассматриваемом временном интервале осуществлялся интенсивный обмен герпетофаунами между бассейнами Западной Европы, Среднерусского моря и арктическими бассейнами, а также акваториями Южного полушария (рис. 28). Это прослеживается как по ихтиозаврам, так и по плезиозаврам: представители рода *Pliosaurus* известны из позднеюрских отложений России, Норвегии, Англии, Мексики и Аргентин; а представители рода *Colymbosaurus* встречены в Англии, Европейской России и на Шпицбергене (Arkhangelsky et al., 2020).

Согласно современным палеогеографическим реконструкциям в кимериджское и ранневолжское время, включая фазу *Dorsoplanites panderi* средневолжского времени, функционировал Брестский (Припятский) пролив (рис. 27), соединявший бореальное Среднерусское море с Польским (Сазонова, Сазонов, 1967; Месежников, Захаров, 1974; Rogov et al., 2008; Рогов, 2013), что однозначно определяется по идентичным последовательностям аммонитов, не встречающимся севернее (семейство *Virgatitidae*).

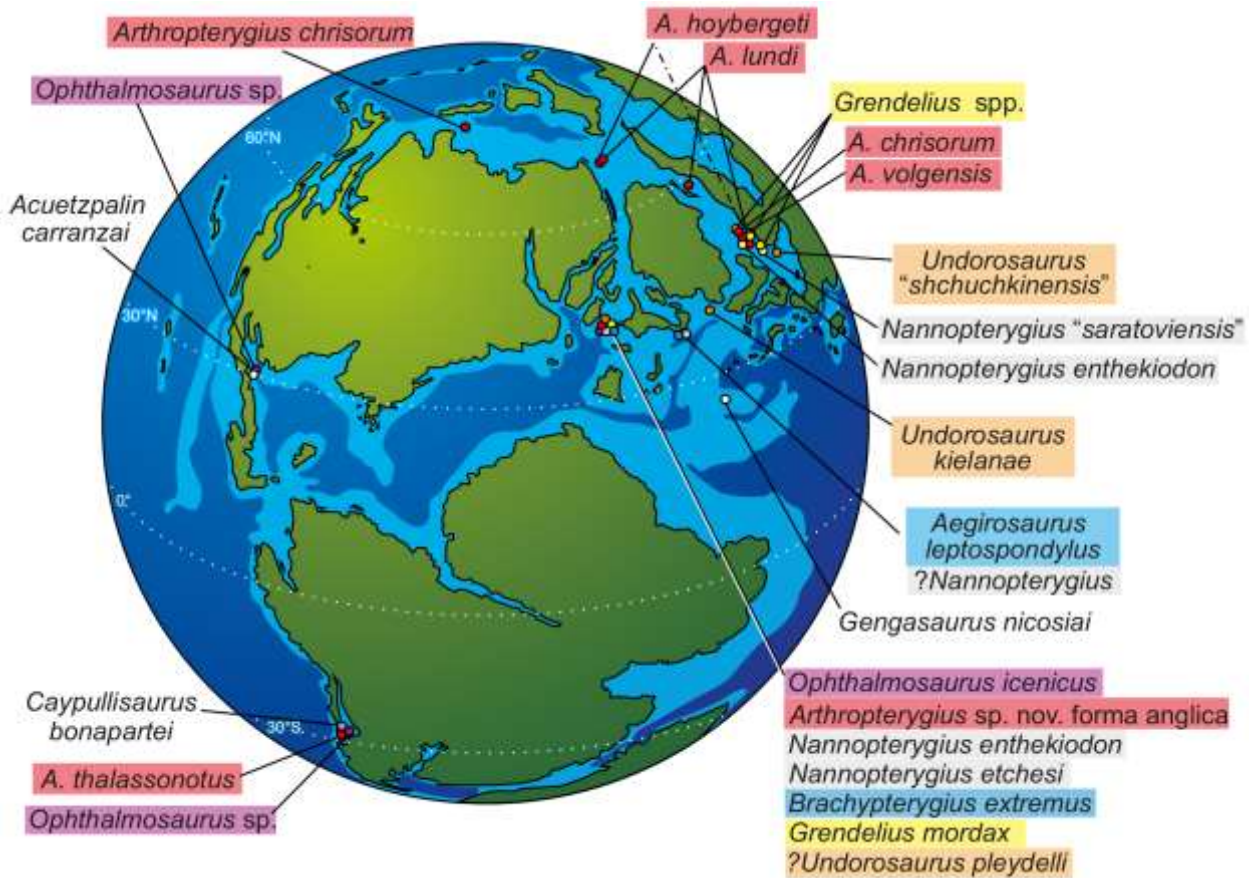


Рис. 28. Особенности географического распространения ихтиозавров в кимериджском веке – фазе *D. panderi* середины волжского века. Цветами выделены различные роды с широким распространением, см. филогенетическую схему рис. 26. Палеогеографическая реконструкция по Р. Блэйки с изменениями (Blakey, 2011), по (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 24A, с изменениями).

Связь арктических бассейнов и Англо-Парижского бассейна в ранневолжское время осуществлялась через Норвежско-Гренландский пролив (рис. 27, 28) (Месежников, Захаров 1974; Mutterlose et al., 2003; Рогов, 2012). Судя по данным о распространении аммонитов, в кимериджском веке миграции через Норвежско-Гренландский пролив были ограничены (Рогов, 2012), но в ранневолжское время ситуация резко изменилась, и первоначально возникшие в северо-западной Европе аммониты подсемейства *Pectinatitinae* широко расселились по Арктике, при этом от Северной Франции до бассейна р. Лены отмечаются практически идентичные ранневолжские фауны пектинатитин (Rogov, Zakharov, 2009).

Функциональность Испанского пролива в кимериджское время не очевидна и данных недостаточно (Hillebrandt et al., 1992; Stanley, 1994), хотя сходство кимериджских аммонитовых фаун Мексики и Южной Европы (Villaseñor et al., 2012) позволяет считать его одним из путей миграции беспозвоночных. По-видимому, в начале титонского века «Испанский путь» распространения фаун (рис. 27) начал функционировать более интенсивно, что привело к обмену фауной Восточной Пацифики и Западного Тетиса

(Damborenea, Manceñido, 1979; Hillebrandt et al., 1992; Gasparini, 1992; Gasparini, Iturralde-Vinent, 2006).

«Бореальный путь» через арктические воды, а затем вдоль тихоокеанского побережья Американского континента до антарктических широт (рис. 27), судя по анализу распределения беспозвоночных, работал в направлении север-юг (Рогов, 2012). Северные элементы при этом проникали только до территории современной Мексики (двустворки и иногда белемниты (Buitrón, 1984; Zell et al., 2013)) или до Калифорнии (чаще - двустворки, белемниты и реже аммониты (Imlay, 1961; Imlay, Jones, 1970; Zakharov, Rogov, 2020)). Бореальные аммониты в бассейне Среднерусского моря проникали к югу до территории современного Северного Казахстана (Соколова, 1939; Месежников и др., 1987).

Ихтиозавры рода *Nannopterygius* появляются в позднем кимеридже в бассейнах Западной Европы (Англия) и в Среднерусском море. В Европейской России древнейший представитель рода известен из зоны *Aulacostephanus autissiodorensis* верхнего кимериджа (экз. СОИКМ вр.0330.1.08), как и в Англии (из зон *Aulacostephanus* spp). Этот факт подчеркивает связь герпетофаун Среднерусского моря и бассейнов Западной Европы в позднем кимеридже. По-видимому, представители рода *Nannopterygius* присутствовали в Среднерусском море и на протяжении всего волжского века. Их стратиграфически более молодые находки известны из зон *D. panderi* – *G. catenulatum* (Приложение 2).

Представители рода *Grendelius* известны для бассейнов Западной Европы (Англия) (McGowan, 1976, 1997) и Среднерусского моря (Ефимов, 1998а; Архангельский, 1998а, 2000, 2001а, б; Zverkov et al., 2015b). В Англии представители рода известны преимущественно из чуть более древних нижневолжских отложений, из которых в Европейской России находки ихтиозавров крайне редки, что осложняет сопоставление фаун этого возраста. Возможно, *Grendelius* проникли в Среднерусское море из Западноевропейских акваторий по Брестскому проливу до его закрытия в конце среднего – позднем волжском веке (рис. 27–29). Также возможен, хоть и менее вероятен, вариант распространения представителей данного рода через Норвежско-Гренландскую систему проливов в арктические акватории, из которых уже по Мезенско-Печерской системе проливов представители рода могли попасть в Среднерусское море. Однако этому сценарию косвенно противоречит отсутствие находок *Grendelius* в Арктике.

Древнейшие из известных представителей рода *Undorosaurus* также встречены в нижних кимериджских глинах Англии, где представлены видом *U. pleydelli*. Более молодые формы известны из Польши (*U. kielanae*) и Казахстана (см. Главу 5). Таким образом, в течение кимериджского – первой половины волжского века представители рода, подобно

другим формам, могли проникнуть в Среднерусское море, хотя их находки все еще редки для каких-либо уверенных рассуждений.

Ихтиозавры рода *Arthropterygius*, в отличие от обсуждаемых выше родов, более характерны для арктических бассейнов, хотя встречены и в Западной Европе, и даже в Аргентине (Fernández, Maxwell, 2012; Campos et al., 2020). Древнейшие представители рода известны также из кимериджских глин Англии, где встречаются начиная с основания кимериджского яруса (возможно, что древнейшая в Англии находка происходит из оксфордских слоев кораллиан Буллингдона). Находки с достоверными стратиграфическими данными из других регионов датируются средневожским подъярусом или более молодыми стратонами. Как происходило распространение данного рода на ранних стадиях его эволюции не совсем понятно. Из Англии представители рода могли попасть и в арктические бассейны по Норвежско-Гренландскому проливу, и в Среднерусское море по Брестскому проливу, и в южноамериканский бассейн Неукен по «Испанскому пути». Находки поздних представителей *Arthropterygius* в России (Поволжье, Тимано-Печорский регион, ЗФИ), на Шпицбергене, в Арктической Канаде и Аргентине (рис. 28) позволяют предположить, что представители этого рода хорошо распространялись «Бореальным путем» (Fernández, Maxwell, 2012; Zverkov et al., 2015); близкий путь миграции предполагается для позднекимериджских аммонитов *Zenostephanus* (Rogov, Poulton, 2015). Распространение *Arthropterygius* могло происходить также «Испанским путем», а затем через Брестский и/или Норвежско-Гренландский проливы. В случае с *Arthropterygius* можно наблюдать тесную связь Среднерусского моря и арктических бассейнов по Мезенско-Печорской системе проливов в связи с присутствием в этих акваториях двух видов рода (*A. chrisorum* и *A. lundi*), а также, возможно, и вида *A. hoybergeti*, к которому могут относиться две находки из Ульяновского Поволжья.

Фаза *Virgatites virgatus* середины волжского века – берриас

С середины средневожского времени происходят изменения связей между акваториями. С фазы *V. virgatus* средневожского времени Брестский пролив исчез, в это же время Среднерусское море почти полностью замкнулось с юга, где образовались низменные аккумулятивные равнины, с озерами, лагунами и системами рек (Сазонова, Сазонов, 1967). Это привело к значительной изоляции бореального Среднерусского моря от океана Тетис и лишь в начале мелового времени (в берриасе) связь между бассейнами возобновилась (Сазонова, Сазонов, 1967; Барабошкин, 2003; Varaboshkin, 2002; Rogov, 2013a). В связи с этим в середине–конце средневожского времени началась резкая дифференциация аммонитовых сообществ Англо-Парижского бассейна и бореальных

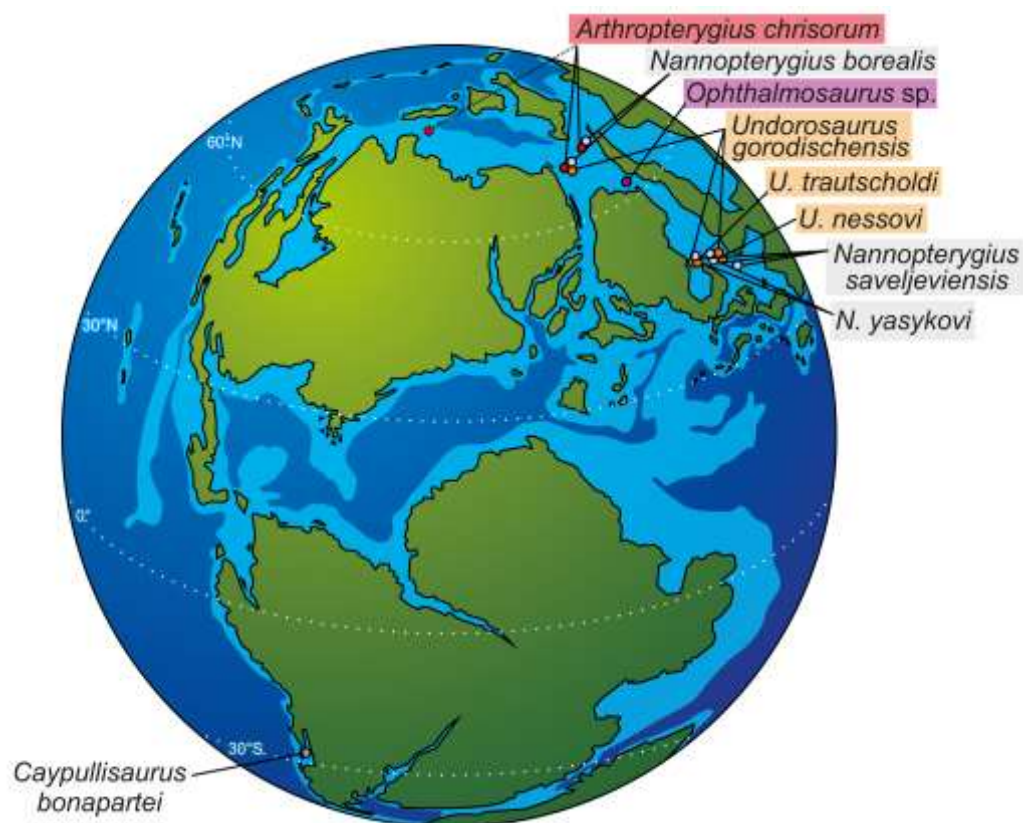


Рис. 29. Особенности географического распространения ихтиозавров с фазы *V. virgatus* середины волжского века по берриас. Цветами выделены различные роды с широким распространением, см. филогенетическую схему рис. 26. Палеогеографическая реконструкция по Р. Блэйки с изменениями (Blakey, 2011), по (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 24B, с изменениями).

морей. Связь по аммонитам между Среднерусским морем и арктическими бассейнами активно осуществлялась, начиная лишь с конца средневолжского времени по Мезенско-Печорской системе проливов. Имеется много общих элементов только приблизительно во время *Epivirgatites nikitini*, тогда как более ранние фауны беспозвоночных (времени *Virgatites virgatus* и *Dorsoplanites maximus*) заметно различаются (Рогов, 2010).

С фазы *V. virgatus* включительно, в эволюции герпетофауны изолированного с юга Среднерусского моря отмечается исчезновение ихтиозавров рода *Grendelius* и появление новых видов рода *Undorosaurus* (*U. gorodischensis*, *U. nessovi* и *U. trautscholdi*), неизвестных для бассейнов Европы. Вероятно, представители рода проникли в Среднерусское море до закрытия Брестского пролива и в новых условиях дали радиацию, вытеснив (либо заполнив опустевшую нишу) представителей рода *Grendelius*, занимавших в Среднерусском море времени *D. panderi* сходные экологические ниши крупных хищников. Обмен между Среднерусским морем и бореальными акваториями при этом сохранился, что подтверждается присутствием на Шпицбергене *Undorosaurus gorodischensis* (рис. 29).

Также начиная с фазы *V. virgatus* в Среднерусском море широко распространились мелкие ихтиозавры рода *Nannopterygius*, проникшие сюда на предыдущем этапе и

представленные в Среднерусском море рассматриваемого временного интервала двумя эндемичными (по имеющимся на настоящий момент данным) видами: *N. saveljeviensis* и *N. yasykovi*. За пределами Среднерусского моря в рассматриваемом временном интервале представители данного рода известны из берриаса Арктики, где представлены видом *N. borealis* (рис. 29).

Для арктических бассейнов фазы *V. virgatus* волжского века и вплоть до берриаса (включительно) характерными остаются представители рода *Arthropterygius*, тогда как для Среднерусского моря пока что не отмечено находок этого рода в столь высоких стратиграфических уровнях (рис. 29). Тем не менее, автору данной работы известно о нескольких находках представителей данного рода из зон *V. virgatus* – *K. fulgens* Подмосковья, хранящихся в частных коллекциях, поэтому об отсутствии рода в Среднерусском море в рассматриваемом временном интервале говорить преждевременно.

Характерные для келловейского, оксфордского и кимериджского веков представители рода *Ophthalmosaurus* отмечены также в титонских отложениях Мексики (Buchy, 2010), Аргентины (McGowan, Motani, 2003) и в верхневолжско – берриасских отложениях на севере Европейской России (Zverkov et al., 2015a), что демонстрирует более широкое стратиграфическое распространение данного рода, однако вышеупомянутые находки фрагментарные – их принадлежность роду *Ophthalmosaurus* наиболее вероятна, но нельзя исключать и другие варианты их идентификации. На фоне более частых находок других таксонов ихтиозавров поздней юры–начала мела, находки представителей рода *Ophthalmosaurus* выглядят редкими – вероятно, к концу юры имело место его угасание.

Необходимо иметь в виду, что находок ихтиозавров конца юры – начала мела во всем мире все еще очень мало, и все изложенные выше предположения могут быть пересмотрены с появлением новых находок. 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 *Arthropterygius* встречены не только в Северном, но и в Южном полушарии. Возможно, что при более тщательном сборе данных о стратиграфическом положении находок, станет возможно привлечь ихтиозавров для целей биостратиграфии в глобальных масштабах.

ГЛАВА 8. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИХТИОЗАВРОВ ПОЗДНЕЙ ЮРЫ – НАЧАЛА МЕЛА¹⁰

8.1. 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). Как резюмировал Р. Бэккер: «Вымирание на границе юрского и мелового периодов серьезно нарушило историю ихтиозавров – исчезла гиперспециализированная клада офтальмосавров и единственные раннемеловые ихтиозавры, платиптеригии, были гораздо более генерализованными, с более длинными телами, меньшими глазами, большими зубами и более тяжелой мордой» (Bakker, 1993, p. 658; перевод автора). 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, не являлась сколь либо значимым рубежом в эволюционной истории группы (Fischer et al., 2012).

Важно отметить, что в целом ископаемая летопись морских рептилий, включая ихтиозавров, крайне неполна с конца поздней юры (вторая половина титонского/волжского веков) и до барремского века раннего мела (Fischer et al., 2011a, 2012; Zverkov et al., 2018). До последнего 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.

¹⁰ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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%)
2. **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. (4,55 п.л. / вклад автора 80%)
3. **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 Виталия Георгиевича Очева. Москва – Самара – Тольятти: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН – Институт географии РАН – СамГТУ – Институт экологии Волжского бассейна РАН - филиал СамНЦ РАН, 2021. С. 18–21.

Стоит также учесть и другой аспект, на который исследователи мезозойских морских рептилий до сих пор обращали мало внимания, а именно, что вопрос положения границы между юрской и меловой системами является открытым: это единственная граница между системами для которой до сих пор не выбрана точка глобального стратотипа границы (ТГСГ). Несмотря на разногласия стратиграфов, исследователи морских рептилий активно обсуждают предполагаемые перестройки морской биоты именно на рубеже юры и мела (Fischer et al., 2012; Benson, Druckenmiller, 2014; Tennant et al., 2016), что на фоне ограниченных данных по позднеюрским и раннемеловым таксонам и в отрыве от данных по другим ископаемым группам, а также по стратиграфии отложений, из которых происходят их материалы, автору данной работы представляется не слишком продуктивным.

Работы последних лет продемонстрировали присутствие представителей некоторых типично позднеюрских родов ихтиозавров в нижнемеловых (берриасских) отложениях (Fernández, 2007; Fischer et al., 2012). Так М. Фернандез сообщила о присутствии в берриасских отложениях Аргентины представителей рода *Caupullisaurus*, прежде известного из раннети тонских отложений региона (Fernández, 2007). В. Фишер с коллегами описали фрагментарные остатки из берриасских отложений Англии, определив их как cf. *Ophthalmosaurus* (Fischer et al., 2012), а также предположили присутствие в валанжинских отложениях Франции представителя титонского рода *Aegirosaurus* (Fischer et al., 2011a).

Одним из результатов данной диссертационной работы является находка и описание представителей трех типично юрских родов офтальмозаврий (*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 (рис. 30), в их эволюционной истории на рубеже титонского и берриасского (как и волжского и рязанского) ярусов не происходит каких-либо ярких событий, что характерно и для беспозвоночных (Rogov et al., 2010; Rogov, 2013b). Резкая смена таксономического состава ихтиозавров наблюдается лишь в готеривском ярусе, тогда как находки ихтиозавров из валанжинского яруса до сих пор чрезвычайно редки. Возможно, это стоит рассматривать как дополнительный аргумент в пользу мнений некоторых исследователей, что границу между юрской и меловой системами (учитывая продолжающуюся дискуссию о ее возможном положении) не следует проводить по основанию берриасского яруса, а, возможно, выше, по основанию следующего, валанжинского яруса (Друщиц, Вахрамеев, 1976; Énay, 2020; Granier et al., 2020).

8.2. Стратиграфические подразделения по ихтиозаврам

Идеи о возможности применять ихтиозавров для стратиграфии впервые были озвучены в работах С.Г. Лукаса (Lucas, Gonzalez-Leon, 1995; Lucas, 1995, 1997), который на примере триасовых таксонов выделил три интервала, соответствующие отделам триасовой системы, и также отметил, что в перспективе некоторые таксоны ихтиозавров позволят разработать схемы с детальностью до яруса и подъяруса (Lucas, 1995, 1997). С момента публикации работ Лукаса были получены дополнительные данные по широкому географическому и относительно узкому стратиграфическому распространению ряда родов ихтиозавров, начиная с самых древних представителей группы. Например, остатки представителей оленекского рода *Utatsusaurus* были обнаружены в Японии, Британской Колумбии (Канада) и Неваде (США) (Keley et al., 2016). Остатки мелкоразмерных представителей оленекского семейства Grippiidae были обнаружены на Шпицбергене, в Британской Колумбии (Канада) и Неваде (США) (Keley et al., 2016). Остатки представителя рода *Tholodus*, известного главным образом из анизийских отложений Европы, были найдены на Дальнем Востоке России (Архангельский и др., 2016). Для представителей среднетриасового семейства Mixosauridae было показано присутствие одних и тех же видов в анизийских и ладинских отложениях Британской Колумбии и на Шпицбергене (Schmitz et al., 2004), в Неваде (США), Западной Европе и в Китае (Liu et al., 2013). Представители рода *Cymbospondylus* были найдены в среднем триасе Невады (США), Западной Европы и Шпицбергена (Sander, 1992; Valini, Renesto, 2012). Фауны позднеэриасовых ихтиозавров в целом распространены спорадически, но все же представители семейств Toretocnemidae и Shastasauridae известны из карнийских отложений США, Мексики и Китая (Lucas, Gonzalez-Leon, 1995). Данные о распространении раннеюрских ихтиозавров долгое время ограничивались их находками лишь в Западной Европе. Находки в Северной и Южной Америке, а также в Сибири продемонстрировали широкое распространение родов *Ichthyosaurus*, *Temnodontosaurus* и *Stenopterygius* (McGowan, 1978; Otero, Sepúlveda, 2020; Zverkov et al., 2020).

Вопросы относительно возможности стратиграфического применения позднеюрских и раннемеловых ихтиозавров поднимались в диссертационных работах В.М. Ефимова (1998б) и М.С. Архангельского (1998б). Ефимов привел таблицу распределения изученных им таксонов по аммонитовым зонам юры и мела Поволжья, но не стал предлагать какие-либо стратиграфические подразделения. Архангельский в своей диссертации пошел дальше и предложил два стратиграфических подразделения, которые были опубликованы в работе Первушова, Архангельского и Иванова (1999). Эти авторы предложили выделять для Ульяновского, Самарского и Саратовского Поволжья два

вспомогательных стратиграфических подразделения: «слои с *Otschevia*» для верхов нижневолжского (зона *Howayskia pseudoscythica*) – низов средневолжского (зона *Dorsoplanites panderi*) подъяруса и «слои с *Paraophthalmosaurus*» от зоны *Virgatites virgatus* средневолжского подъяруса и до зоны *Craspedites subditus* (= зона *Garniericeras catenulatum*) верхневолжского подъяруса. В результате ревизий, представленных в данной работе, оба этих рода признаны младшими синонимами других родов: род *Otschevia* – младший субъективный синоним рода *Grendelius* (Zverkov et al., 2015b), род *Paraophthalmosaurus* – младший субъективный синоним рода *Nannopterygius* (Zverkov, Jacobs, 2021). Роды *Grendelius* и *Nannopterygius* характеризуются более широким географическим и стратиграфическим распространением по сравнению с «*Otschevia*» и «*Paraophthalmosaurus*». Однако, в целом, достоверные остатки представителей рода *Grendelius* известны только из нижневолжского подъяруса и низов средневолжского подъяруса (рис. 30), что подтверждает идею, высказанную Первушовым с соавторами (1999), относительно стратиграфической значимости рода и позволяет говорить о возможности использования предложенного ими стратиграфического подразделения в дополненном виде, как «слои с *Grendelius*».

Если рассматривать распространение ихтиозавров Панбореальной палеобиогеографической надобласти на родовом уровне, то другие роды дают довольно широкие интервалы, охватывающие кимериджский и волжский ярусы, а для родов *Arthropterygius* и *Nannopterygius* еще и берриасский ярус нижнего мела (рис. 30). В то же время некоторые их виды, исходя из имеющихся данных, имеют ограниченное стратиграфическое и широкое географическое распространение. Например, *Nannopterygius enthekiodon* известны из верхнекимериджского–нижневолжского подъярусов Англии и верхов верхнекимериджского подъяруса Европейской России; *Arthropterygius lundii* известны из верхов нижневолжского яруса Шпицбергена 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 с «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*».

В 2001 г. М.С. Архангельский опубликовал работу, где рассмотрел историческую последовательность юрских и меловых ихтиозавров (Архангельский, 2001). Несмотря на то, что таксономическая основа данной работы уже существенно устарела, в ней были

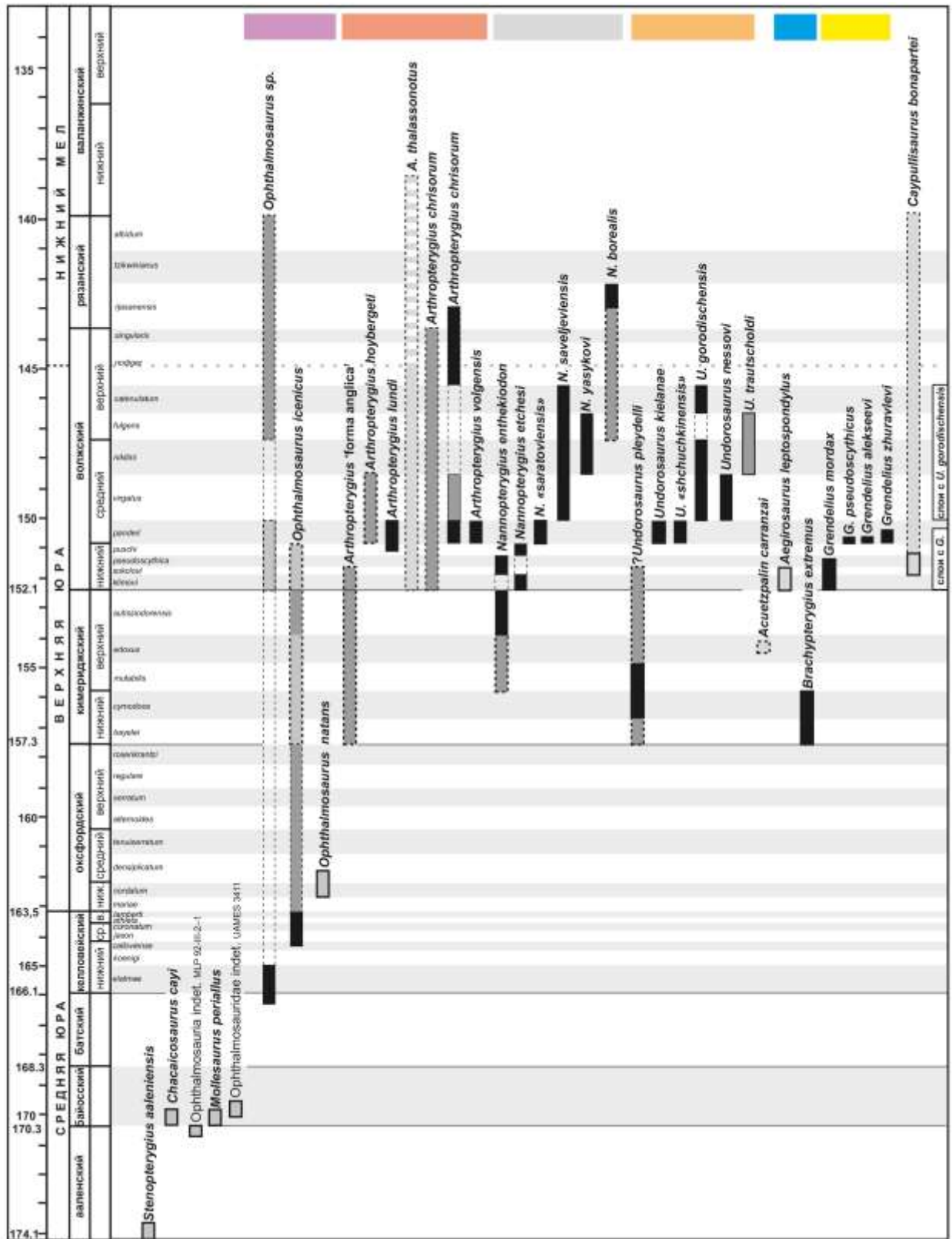


Рис. 30. Стратиграфическое распределение ихтиозавров с середины юрской до низов меловой системы. Таксоны, изученные в данной работе и с достоверными данными по стратиграфии, показаны черным; темно-серым с пунктирным краем показаны вероятные стратиграфические интервалы для таксонов/экземпляров с неточными привязками; находки из регионов мира, не рассматриваемых в данной работе, показаны светло-серым. Аммонитовые зоны для келловейского–рязанского ярусов даны по Европейской России (см. рис. 6). Цветными прямоугольниками сверху отмечены различные роды с широким распространением, см. филогенетические и палеобиогеографические схемы в других главах.

высказаны идеи о космополитизме большинства таксонов и сделаны важные наблюдения, которые во многом подтверждаются новыми исследованиями. Одно из таких наблюдений отражает главную проблему, ограничивающую в настоящее время применение группы для стратиграфии: «Если род известен лишь из одного региона, то чаще всего (за редким исключением) это сопряжено с отсутствием каких-либо находок на данном стратиграфическом уровне на остальной территории планеты» (Архангельский, 2001, с. 70). Так для кимериджского яруса и нижнего подъяруса волжского яруса данные по ихтиозаврам Панбореальной палеобиогеографической надобласти доступны, в основном, по Англии. При этом, ввиду неточных привязок большинства находок (обычно указывается свита кимериджских глин, без уточнений), стратиграфическое распространение некоторых английских таксонов расширяется на весь интервал кимериджских глин (рис. 30). Начиная с верхов нижневолжского подъяруса для Поволжья и Шпицбергена наблюдается связь герпетофаун по представителям рода *Arthropterygius*, однако данный род имеет довольно широкое стратиграфическое распространение охватывая и кимериджский ярус (находки из Англии) и берриасский ярус (находки из Арктики). Начиная со средневолжского подъяруса возможно сопоставлять лишь Поволжье и Арктику (рис. 6, 30). Общие таксоны в этих регионах – *Undorosaurus gorodischensis*, *Arthropterygius chrisorum*, *A. lundi*, и, возможно, *A. hoybergeti*. Однако все эти виды известны по нескольким находкам и их ценность для стратиграфии в настоящее время ограничена.

Также вызывают интерес продолжительные интервалы существования некоторых таксонов, в особенности, рода *Ophthalmosaurus* – с келловейского яруса средней юры по берриасский ярус нижнего мела (рис. 6, 30). По всей видимости, космополитизм ихтиозавров имеет двоякое 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, вероятно, в гораздо меньшей степени, чем беспозвоночные, подвергались влиянию факторов внешней среды. При возникновении неблагоприятных условий в определенном бассейне, если он не был полностью отрезан от мирового океана, ихтиозавры могли его покинуть, продолжив существование в других регионах с более благоприятными условиями. Отчасти это может быть объяснением продолжительного времени существования некоторых родов и видов.

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. hoybergeti* 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 ЗФИ и Шпицбергена 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 Шпицбергена (*Palvennia*, *Janusaurus* и *Keilhauia*) рассматриваются как младшие субъективные синонимы рода *Arthropterygius*. *Keilhauia nui* – nomen dubium (*Arthropterygius* sp. juv. cf. *A. chrisorum*). *Palvennia hoybergeti* и *Janusaurus lundi* предлагается рассматривать как валидные виды в составе рода *Arthropterygius*. *Ichthyosaurus volgensis* Kasansky, 1903 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* Huene, 1922 и *Grendelius* McGowan, 1976 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* Efimov, 1998 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 *Cryopterygius 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 ярких событий.

Результаты таксономических ревизий 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: «слоев с *Grendelius*» (нижневолжский подъярус – низы средневолжского подъяруса). Предложено подразделение «слои с *Undorosaurus gorodischensis*» (середина средневолжского – верхневолжский подъярус). По видам родов *Arthropterygius*, *Nannopterygius*, *Grendelius* и *Undorosaurus* представляется возможным выделение более дробных подразделений, однако для этого требуются новые находки с хорошими стратиграфическими привязками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Архангельский М.С.* О новом роде ихтиозавров из нижневолжского подъяруса Саратовского Заволжья // Палеонтологический журнал. 1997. № 1. С. 87–91.
2. *Архангельский М.С.* Об остатках ихтиозавров из волжского яруса Саратовского Заволжья // Палеонтологический журнал. 1998а. № 2. С. 21–25.
3. *Архангельский М.С.* Об ихтиозавре из келловейского яруса Саратовского Поволжья // Палеонтологический журнал. 1999. № 1. С. 88–91.
4. *Архангельский М.С.* Об эволюции скелета передних лап ихтиозавров и филогении группы // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Нов. сер. Саратов. 1999. Вып. 2. С. 20–37.
5. *Архангельский М.С.* Об остатках ихтиозавров *Otschevia* из волжского яруса Поволжья // Палеонтологический журнал. 2000. №5. С. 78–81.
6. *Архангельский М.С.* Об общей последовательности ихтиозавров юры и мела // Палеонтологический журнал. 2001а. № 4. С. 79–83.
7. *Архангельский М.С.* О новом представителе ихтиозавров рода *Otschevia* из волжского яруса Ульяновского Поволжья // Палеонтологический журнал. 2001б. № 6. С. 66–71.
8. *Архангельский М.С.* Подкласс Ichthyopterygia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 1. Ред. М.Ф. Ивахненко, Е.Н. Курочкин. М.: ГЕОС, 2008. С. 244–262.
9. *Архангельский М.С., Зверьков Н.Г., Захаров Ю.Д., Борисов И.В.* О первой достоверной находке остатков представителя рода *Tholodus* (Reptilia: Ichthyopterygia) на Азиатской окраине Панталассы // Палеонтологический журнал. 2016. № 1, С. 73–81.
10. *Архангельский М.С., Зверьков Н.Г., Спасская 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%)
11. *Барaboшкин Е.Ю.* Раннемеловые проливы Русской плиты // Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы (МОИП), отдел геологический. 2003. Т. 78. Вып. 4. С. 35–48.
12. *Боголюбов Н.Н.* О портландских ихтиозаврах // Известия Императорской Академии наук. 1910. № 6. Т. 4. С. 469–476.
13. *Богословский Н.А.* Волжские, верхнетитонские и неокомские отложения в Рязанской губернии // Мат. для геол. России. 1895. Т. XVII. С. 95–103.

14. Брагин В.Ю., Дзюба О.С., Казанский А.Ю., Шурыгин Б.Н. Новые данные по магнитостратиграфии пограничного юрско-мелового интервала п-ова Нордвик (север Восточной Сибири) // Геология и геофизика. 2013. Т. 54. №3. С. 438–455.
15. Друщиц В.В., Вахрамеев В.А. Граница юры и мела // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976. С. 185–224.
16. Ефимов В.М. Морские рептилии в мезозойских отложениях Ульяновской области // Краеведческие записки. Вып. 7. Куйбышев: Приволжское книжное изд-во. Ульяновское отделение, 1987. С. 60–66.
17. Ефимов В.М. К вопросу о тафономии морских рептилий Ульяновского Поволжья // Материалы по методам тафономических исследований. Межвуз. научн. сборник. Саратов: СГУ, 1992. С. 62–66.
18. Ефимов В.М. Ихтиозавр *Otschevia pseudoscythica* gen. et sp. nov. из верхнеюрских отложений Ульяновского Поволжья // Палеонтологический журнал. 1998. № 2. С. 82–86.
19. Ефимов В.М. Ихтиозавры нового рода *Yasykovia* из верхнеюрских отложений Европейской России // Палеонтол. журн. 1999а. №1. С. 92–100.
20. Ефимов В.М. Новое семейство ихтиозавров *Undorosauridae* fam. nov. из волжского яруса Европейской части России // Палеонтологический журнал. 1999б. № 2. С. 51–58.
21. Ефимов В.М. Видообразование ихтиозавров рода *Jasykovia* в поздней юре // XVIII Чтения памяти А.А. Любищева. 2004. УлГПУ им. И.Н. Ульянова. Ульяновск. 2004. С. 133–136.
22. Ефимов В.М. Ундорозавриды и их место в эволюции ихтиозавров // XIX Чтения памяти А.А. Любищева. 2005. УлГПУ им. И.Н. Ульянова. Ульяновск. 2005. С. 30–36.
23. Ефимов В.М. К вопросу об ихтиозаврах рода *Jasykovia* // Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Третье Всероссийское совещание: научные материалы. Саратов: Издательский центр «Наука». 2009. С. 54–55.
24. Ефимов В.М., Ахмеденов К.М., Якупова Д.Б. Новый представитель семейства *Undorosauridae* из средневолжских отложений Республики Казахстан // Вестник ЗКГУ. 2019. № 4. С. 512–526.
25. Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д. Ископаемые волжского яруса Центральной России. М: ВНИГНИ, 1995. 114 с.
26. Журавлев К.И. Ихтиозавры и плезиозавры из горючих сланцев Савельевского сланцевого рудника // Природа. 1941. № 5. С. 84–86.

27. *Журавлев К.И.* Находки остатков верхнеюрских рептилий в Савельевском сланцевом руднике // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1943. № 5. С. 293–306.
28. *Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Меледина С.В., Рогов М.А., Киселев Д.Н., Никитенко Б.Л., Дзюба О.С., Ильина В.И.* Бореальный зональный стандарт юры: обсуждение новой версии // Захаров В.А., Рогов М.А., Дзюба О.С. (ред.) Материалы первого Всероссийского совещания «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии». М.: ГИН РАН. 2005. С. 89–96.
29. *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%)
30. *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 Виталия Георгиевича Очева. Москва – Самара – Тольятти: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН – Институт географии РАН – СамГТУ – Институт экологии Волжского бассейна РАН - филиал СамНЦ РАН, 2021. С. 18–21. (0,326 п.л. / вклад автора 100%)
31. *Зверьков Н.Г., Шмаков А.С., Архангельский М.С.* Юрские морские рептилии Москвы и Подмосковья // Рогов М.А., Захаров В.А. (ред.) Юрские отложения юга Московской синеклизы и их фауна. Тр. Геологического института. Вып. № 615, 2017. С. 230–263. (2,34 п.л. / вклад автора 80%)
32. *Кабанов К. А.* Захоронения юрских и меловых пресмыкающихся в районе Ульяновска // Известия Казанского филиала АН СССР. Серия геологических наук. 1959. № 7. С. 211–214.
33. *Казанский П.* О костях ихтиозавра, найденных в Сызранском уезде, Симбирской губернии // Труды Общества естествоиспытателей Императорского Казанского Университета. 1903. Т. XXXVII. Вып.3. С. 3–33.
34. *Кейси Р., Месежников М.С., Шульгина Н.И.* Сопоставление пограничных отложений юры и мела Англии, Русской платформы, Приполярного Урала и Сибири // Изв. АН СССР., сер. геол. 1977. № 7. С. 14–33.
35. *Киричкова Л.И., Репин Ю.С., Винокуров И.Ю.* и др. Тимано-Печорская нефтегазоносная провинция. Стратиграфия, биостратиграфия, палеогеография (палеозой, мезозой). Мезозой ЗФИ. СПб.: ВНИГРИ, 1998. 275 с.

36. *Киселев Д.Н., Рогов М.А., Захаров В.А.* Зона *Volgiscus singularis* терминальной части волжского яруса европейской части России и её значение для межрегиональной корреляции и палеогеографии // Стратиграфия и геологическая корреляция. 2018. Т. 26, №2. С. 86–114.
37. *Колесников Л.Л.* (ред.) Международная анатомическая терминология: *Terminologia Anatomica*. М: Медицина, 2003. 424 с.
38. *Костева Н.Н.* Стратиграфия юрско-меловых отложений архипелага Земля Франца-Иосифа // Арктика и Антарктика. 2005. Вып. 4(38). М.: Наука. С.16–32.
39. *Месежников М.С., Захаров В.А.* Палеозоогеография севера Евразии в волжском веке // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск: Наука. 1974. С. 87-100.
40. *Месежников М.С., Захаров В.А., Шульгина Н.И., Алексеев С.Н.* Стратиграфия рязанского горизонта на р. Оке // Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск: Наука, 1979. С. 71–81.
41. *Месежников М.С., Алексеев С.Н., Джиноридзе Н.М., Краснов С.Г., Яковлева С.П.* Волжские отложения озера Индер // Докл. АН СССР. 1987. Т. 292, № 3. С. 685-689.
42. *Месежников М.С., Азбель А.Я., Калачева Е.Д., Ротките Л.М.* Средний и верхний оксфорд Русской платформы. Л.: Наука, 1989. 183 с.
43. *Митта В.В.* О новых находках ихтиозавров и плезиозавров в Подмосковье // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59. Вып. 3. С. 131.
44. *Митта В.В.* О литостратиграфических подразделениях рязанского яруса центральных районов Русской платформы // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева. Саратов: Изд-во СГТУ, 2014. С. 82-91.
45. *Никитин С.Н.* Юрские образования между Рыбинском, Мологою и Мышкиным // Материалы для геологии России. 1881. Т.Х. С. 201-331.
46. *Новожилов Н.И.* Два новых плиозавра из нижнего волжского яруса Поволжья // Доклады АН СССР. 1948. Т. 60, № 1. С. 115-118.
47. *Новожилов Н.И.* Отряд *Sauropterygia*. Завроптеригии // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы (Т.4). М.: Наука, 1964. С. 309–332.
48. *Объяснительная записка. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1000000. Лист Т-37-40 – Земля Франца-Иосифа (южные острова).* СПб.: Изд-во СПб картфабрики ВСЕГЕИ, 2004. 170 с. + 4 вкл. (МПР России, Роснедра, МАГЭ, ВНИИОкеангеология, ПМГРЭ).
49. *Объяснительная записка. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1000000 (новая серия). Лист U-37-40 – Земля Франца-Иосифа*

- (северные острова). СПб.: Изд-во СПб картфабрики ВСЕГЕИ, 2006. 272 с. + 6 вкл. (МПР России, ПМГРЭ).
50. Олферьев А.Г. Стратиграфические подразделения нижнемеловых отложений Подмосковья. Статья 1. Берриас – готерив // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2013. Т. 88. Вып. 2. С. 79-88.
 51. Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В. Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Колледж, 1999. 230 с.
 52. Постановления МСК и его постоянных комиссий. Вып. 29. СПб.: ВСЕГЕИ, 1997. 36 с.
 53. Постановления МСК и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. 64 с.
 54. Репин Ю.С., Раишван Н.Х. Келловейские аммониты Саратовского Поволжья и Мангышлака. СПб.: Мир и семья-95. 1996. 256 с.
 55. Репин Ю.С., Полуботко И.В., Киричкова А.И., Куликова Н.К. Осадочный мезозой архипелага Земля Франца-Иосифа // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и палеогеографии (посвящается 100-летию со дня рождения Г.Я. Крымгольца). Санкт-Петербург. 2007. С. 56–76.
 56. Rogov M.A. Новые данные по аммонитам и стратиграфии волжского яруса Шпицбергена // Стратиграфия и геологическая корреляция. 2010. Т. 18, №5. С.42-69.
 57. Rogov M.A. Широтный градиент таксономического разнообразия аммонитов в Северном полушарии в кимериджском и волжском веках // Палеонтологический журнал. 2012. №2. С. 40-48.
 58. Rogov M.A. Аммониты и инфразональное расчленение зоны *Dorsoplanites panderi* (волжский ярус, верхняя юра) Европейской части России // Доклады АН. 2013. Т.451, № 4, С. 435–440.
 59. Rogov M.A. Новый род *Khetoceras* (Craspeditidae, Ammonoidea) из волжского яруса севера Средней Сибири и параллельная эволюция поздневолжских бореальных аммонитов // Палеонтологический журнал. 2014. №5. С. 10–16.
 60. Rogov M.A. Аммониты и инфразональная стратиграфия кимериджского и волжского ярусов юга Московской синеклизы // Rogov M.A., Захаров В.А. (ред.) Юрские отложения юга Московской синеклизы и их фауна. Тр. Геологического института. Вып. № 615. М.: ГЕОС, 2017. С. 7–160.
 61. Rogov M.A., Барабошкин Е.Ю., Гужиков А.Ю., Ефимов В.М., Киселёв Д.Н., Мороз В.П., Гусев В.В. Граница юры и мела в Среднем Поволжье. Путеводитель экскурсии "Международная научная конференция по проблеме границы юрской и меловой

- систем. 7-13 сентября 2015 г., г. Самара (Россия)". Самара: ФГОБУ СамГТУ, 2015. 130 с.
62. *Рогов М.А., Зверьков Н.Г., Захаров В.А., Еришова В.Б.* Новые биостратиграфические данные по верхней юре – нижнему мелу Земли Франца-Иосифа // Палеострат-2016. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. Москва, 26-28 января 2016 г. Программа и тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: ПИН РАН, 2016. С.70–71.
 63. *Рулье К.Ф.* О животных Московской губернии: Речь, произнесенная в торжественном собрании Имп. Моск. ун-та экстраордин. проф. зоологии и первым секр. Моск. о-ва испытателей природы Карлом Рулье. 16-го июня 1845 // М.: Унив. типогр. 1845. 96 с.
 64. *Рябинин А.Н.* Позвонок плезиозавра с Земли Франца-Иосифа // Труды Арктического института. 1936. Т.LVIII. С.143–145.
 65. *Сазонова И.Г.* Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы // Труды ВНИГНИ. Вып. 185. М.: Недра, 1977. 128 с.
 66. *Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т.* Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время // Труды ВНИГНИ. Вып. 62. Л.: Недра, 1967. 260 с.
 67. *Сенников А.Г., Архангельский М.С.* О находке типично юрской завтроптеригии в верхнетриасовых отложениях о. Земля Вильчека (Архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Палеонтологический журнал. 2010. № 5. С. 84–89.
 68. *Соколов Д.Н.* К геологии окрестностей Илецкой Защиты // Известия Оренбургского отдела Императорского Русского Географического Общества. 1901. Вып. 16. С. 37-80.
 69. *Соколова Е.И.* К стратиграфии верхнеюрских отложений Эмбенской нефтеносной области // Труды Нефт. геол.-разв. инст., сер. А, 1939. Вып. 114, 47 с.
 70. *Татаринов Л.П.* Подкласс Ichthyopterygia. Ихтиоптеригии, или ихтиозавры // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринов. М.: Наука, 1964. С. 338–354.
 71. *Унифицированная стратиграфическая схема юрских отложений Русской платформы.* СПб.: Роскомнедра (ВНИГРИ), 1993. 72 с. + 27 таблиц.
 72. *Унифицированная региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы (14 листов). Объяснительная записка.* Митта В.В., Алексеев А.С., Шик С.М. (ред.) М.: ПИН РАН – ФГУП«ВНИГНИ», 2012. 64 с.
 73. *Хоша В., Прунер П., Захаров В.А., Костак М., Шадима М., Рогов М.А., Шлехта С., Мазух М.* Бореально-тетическая корреляция пограничного юрско-мелового интервала по магнито- и биостратиграфическим данным // Стратигр. Геол. корр. 2007. Т.15. № 3. С. 63–76.

74. Якупова Д.Б. Новая находка мезозойского ихтиозавра на западе Казахстана // Вестник КазНУ. Серия экологическая. 2021. № 1. С. 51–60.
75. Andrews C.W. Notes on the osteology of *Ophthalmosaurus icenicus*, Seeley, an ichthyosaurian Reptile from the Oxford Clay of Peterborough // Geological Magazine. 1907. Vol. 4. P. 202–208.
76. Andrews C.W. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part 1. London, British Museum. 1910. 205 p.
77. Andrews C.W. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part 2. London, British Museum. 1913. 206 p.
78. Andrews C.W. Note on a mounted skeleton of *Ophthalmosaurus icenicus*, Seeley. Geological Magazine. 1915. Vol. 2. P. 145–146.
79. Appleby R.M. The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus* // Proceedings of the Zoological Society of London. 1956. Vol. 126. P. 403–447.
80. Appleby R.M. A Catalogue of the Ophthalmosauridae in the Collections of the Leicester and Peterborough Museums. Leicester Museums and Art Gallery, Department of Geology, Leicester. 1958. 47 p.
81. Appleby R.M. The affinities of Liassic and later ichthyosaurs // Palaeontology. 1979. Vol. 22. P. 921–946.
82. Araújo R., Smith A.S., Liston J.J. The Alfred Leeds fossil vertebrate collection of the National Museum of Ireland—Natural History // Irish Journal of Earth Sciences. 2008. Vol. 26. P. 17–32.
83. Arkell W.J. The Jurassic System in Great Britain. Oxford: Clarendon Press. 1933. 681 p.
84. Arkhangelsky M.S., Zverkov N.G. On a new ichthyosaur of the genus *Undorosaurus* // Proceedings of the Zoological Institute. 2014. Vol. 318, №3. P. 187–196. (0,90 п.л. / вклад автора 50%)
85. 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 palaeobiogeography of marine reptiles // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. 2020. Vol. 100. P. 197–218. (2,06 п.л. / вклад автора 40%)
86. Balini M., Renesto S. C. *Cymbospondylus* vertebrae (ichthyosauria, shastasauridae) from the upper Anisian Prezzo limestone (Middle Triassic, Southern Alps) with an overview of the chronostratigraphic distribution of the group // Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. 2012. Vol. 118. No 1. P. 155–172.
87. Baraboshkin E.J. Early Cretaceous seaways of the Russian platform and the problem of Boreal/Tethyan correlation / In: J. Machalik (ed.) // Tethyan/Boreal Cretaceous correlation.

- Mediterranean and Boreal Cretaceous paleobiogeographic areas in Central and Eastern Europe. Bratislava: VEDA, Slovak Academy of Sciences, 2002. P. 39–78.
88. *Bardet N.* Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs // *Terra Nova*. 1992. Vol. 4, P. 649–656
 89. *Bardet N.* Extinction events among Mesozoic marine reptiles // *Historical Biology*. 1994. Vol. 7. P. 313–324.
 90. *Bardet N.* Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque // *Palaeovertebrata*. Montpellier. 1995. Vol. 24. P. 177–283.
 91. *Bardet N., Fernández M.* A new ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria // *Journal of Paleontology*. 2000. No 74. P. 503–511.
 92. *Bardet N., Duffaud S., Martin M., Mazin J.-M., Pereda-Suberbiola X., Vidier J.-P.* Découverte de l'ichthyosaure *Ophthalmosaurus* dans le Tithonien (Jurassique supérieur) du Boulonnais, Nord de la France // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 1997. No 205. P. 339–354.
 93. *Barrientos-Lara J.I., Alvarado-Ortega J.* *Acuetzpalin carranzai* gen et sp. nov. A new ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico // *Journal of South American Earth Sciences*. 2020. Vol. 98, 102456.
 94. *Baur G.* Ueber den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia // *Jahresberichte und Mitteilungen des Ober-rheinischen geologischen Vereines*. 1887a. Vol. 20. P. 17–20.
 95. *Baur G.* On the morphology and origin of the Ichthyopterygia // *American Naturalist*. 1887b. Vol. 21. P. 837–840.
 96. *Benson R.B.J., Druckenmiller P.S.* Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic-Cretaceous transition // *Biological Reviews*. 2014. Vol. 89. No 1. P. 1–23.
 97. *Benson R.B.J., Butler R.J., Lindgren J., Smith A.S.* Mesozoic marine tetrapod diversity: mass extinctions and temporal heterogeneity in geological megabiases affecting vertebrates // *Proceedings of the Royal Society B*. 2010. Vol. 277. P. 829–834.
 98. *Bernard A, Lécuyer C, Vincent P, Amiot R, Bardet N, Buffetaut E, Cuny G, Fourel F, Martineau F, Mazin JM and Priour A.* Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles // *Science*. 2010. Vol. 328. No 5984. P. 1379–1382.
 99. *Blainville H.M.D. de.* Description de quelques especes de reptiles de la Californie, precedee de l'analyse d'un systeme general d'herpetologie et d'amphibiologie // *Nouvelles Annales du Museum d'Histoire Naturelle, Paris*. 1835. Vol. 4. P. 233–296.
 100. *Bonaparte C.L.* A new systematic arrangement of vertebrated animals // *Transactions of the Linnean Society of London*. 1841. Vol. 18. P. 247–304.

101. *Boulenger G.A.* Abstracts of the Proceedings of the Zoological Society of London // Proceedings of the Zoological Society of London, 1904a. Vol. 2. P. 18.
102. *Boulenger G.A.* Exhibition of, and remarks upon, a paddle of a new species of ichthyosaur // Proceedings of the Zoological Society of London. 1904b. P. 424–426.
103. *Boyd I.L.* 2004. Migration of marine mammals / In: Werner D. (ed.) // Biological Resources and Migration. Berlin, Heidelberg: Springer, 2004. P. 203–210.
104. *Brazeau M.D.* Problematic character coding methods in morphology and their effects // Biological Journal of the Linnean Society. 2011. Vol. 104. P. 489–498.
105. *Buchy M.-C.* First record of *Ophthalmosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Tithonian (Upper Jurassic) of Mexico // Journal of Paleontology. 2010. Vol. 84. No 1. P. 149–155.
106. *Buchy M.-C., López Oliva J.G.* Occurrence of a second ichthyosaur genus (Reptilia: Ichthyosauria) in the Late Jurassic Gulf of Mexico // Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 2009. Vol. 61. No 2. P. 233–238.
107. *Buffrénil V. de, Mazin J.-M.* Bone histology of the ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation // Paleobiology. 1990. Vol. 16. P. 435–447.
108. *Buitrón B.E.* Late Jurassic bivalves and gastropods from Northern Zacatecas, Mexico, and their biogeographic significance / In: Westermann G.E.G. (ed.) // Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America: Geological Association of Canada, Special Papers. 1984. No 27. P. 89–98.
109. *Broili F.* Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide // Palaeontographica. 1907. Vol. 54. P. 139–152.
110. *Campos L., Fernández M.S., Herrera Y.* A new ichthyosaur from the Late Jurassic of north-west Patagonia (Argentina) and its significance for the evolution of the narial complex of the ophthalmosaurids // Zoological Journal of the Linnean Society. 2020. Vol. 188. P. 180–201.
111. *Casey R.* The ammonite succession at the Jurassic-Cretaceous boundary in eastern England / In: Casey R., Rawson P.F. (eds.) // The Boreal Lower Cretaceous. Geological Journal. Special Issue 5. Liverpool: Seel House Press, 1973. P. 193 – 266.
112. *Cecca F.* *Palaeobiogeography* of Tethyan ammonites during the *Tithonian* (latest Jurassic) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1999. No 147. P. 1–37.
113. *Cleary T.J., Moon B.C., Dunhill A.M., Benton M.J.* The fossil record of ichthyosaurs, completeness metrics and sampling biases // Palaeontology. 2015. Vol. 58. P. 521–536.
114. *Conybeare W.D.* Additional notices on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus* // Transactions of the Geological Society of London. 1822. Vol. 1. P. 103–123.

115. *Cox B.M., Gallois R.W.* Stratigraphy of the Kimmeridge Clay of the Dorset type area and its correlation with some other Kimmeridgian sequences // Report of the Institute of Geological Sciences. 1981. Vol. 80/4, 44 pp.
116. *Dallmann W.K.* (ed.) Lithostratigraphic Lexicon of Svalbard. Review and recommendations for nomenclature use. Upper Paleozoic to Quaternary. Tromsø: Norsk Polarinstitutt. 1999. 318 p.
117. *Damborenea S.E., Manceñido M.O.* On the Palaeogeographical Distribution of the Pectinid Genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1979. No 27. P. 85–102.
118. *Deeming D.C., Halstead L.B., Manabe M., Unwin D.M.* 1993. An ichthyosaur embryo from the Lower Lias (Jurassic: Hettangian) of Somerset, England, with comments on the reproductive biology of ichthyosaurs // Modern Geology. Vol. 18. P. 423–442.
119. *De la Beche H. T., Conybeare W.D.* Notice of the discovery of a new fossil animal, forming a link between the Ichthyosaurus and crocodile, together with general remarks on the osteology of the Ichthyosaurus // Transactions of the Geological Society of London. 1821. Vol. 1. No 5. P. 559–594.
120. *Delair J.B.* The Mesozoic Reptiles of Dorset // Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society. 1960. Vol. 81. P. 57–85.
121. *Delair J.B.* The first record of the occurrence of ichthyosaurs in the Purbeck // Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society. 1969. Vol. 90. P. 128–132.
122. *Delair J.B.* Some little known Jurassic ichthyosaurs from Dorset // Proceedings of the Dorset Natural Historical and Archaeological Society. 1986. No 107. P. 127–134.
123. *Delair J.B., Wimbledon W.A.* Reptilia from the Portland Stone (Upper Jurassic) of England: a preliminary survey of the material and the literature // Modern Geology. 1993. Vol. 18. P. 331–348.
124. *Delsett L.L., Novis L.K., Roberts A.J., Koevoets M.J., Hammer Ø., Druckenmiller P.S., Hurum J.H.* The Slotsmøya marine reptile Lagerstätte: depositional environments, taphonomy and diagenesis // Geological Society, London, Special Publications. 2016. Vol. 434. No 1. P. 165–188.
125. *Delsett L.L., Roberts A.J., Druckenmiller P.S., Hurum J.H.* A New Ophthalmosaurid (Ichthyosauria) from Svalbard, Norway, and Evolution of the Ichthyopterygian Pelvic Girdle // PLoS ONE. 2017. Vol. 12. No 1. e0169971.
126. *Delsett L.L., Druckenmiller P.S., Roberts A.J., Hurum J.H.* 2018 A new specimen of *Palvennia hoybergeti*: implications for cranial and pectoral girdle anatomy in ophthalmosaurid ichthyosaurs. PeerJ. 2018. Vol. 6. P. e5776. DOI: 10.7717/peerj.5776

127. *Delsett L.L., Roberts A.J., Druckenmiller P.S., Hurum J.H.* 2019. Osteology and phylogeny of Late Jurassic ichthyosaurs from the Slottsmøya Member Lagerstätte (Spitsbergen, Svalbard) // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2019. Vol. 64. No 4. P. 717–743.
128. *Dibner V.D.* (ed.) *Geology of Franz-Josef Land* // *Meddelelser Norsk Polarinstitut*. 1998. No 146. 190 p.
129. *Druckenmiller P.S., Maxwell E.E.* A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada // *Canadian Journal of Earth Sciences*. 2010. Vol. 47. P. 1037–1053.
130. *Druckenmiller P.S., Hurum J.H., Knutsen E.M., Nakrem H.A.* Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway // *Norwegian Journal of Geology*. 2012. No 92. P. 311–339.
131. *Eichwald E.I.* Ueber Ichthyosauren und Ceratiten Russlands // *Bulletin Scientifique puble par l'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersburg*. 1841. Vol. IX. № 4. P. 108–119.
132. *Embry A.F.* Uppermost Triassic, Jurassic, and lowermost Cretaceous stratigraphy, Melville Island area, Arctic Canada // *The Geology of Melville Island, Arctic Canada. Geological Survey of Canada Bulletin 450*. 1993. P. 139–159.
133. *Énay R.* The Jurassic/Cretaceous system boundary is an impasse. Why do not go back to Oppel's 1865 original an historic definition of the Tithonian? // *Cretaceous Research*. 2020. Vol. 106, 104241.
134. *Ensom P.C., Clements R.G., Feist-Burkhardt S., Milner A.R., Chitolie J., Jeffery P.A., Jones C.* The age and identity of an ichthyosaur reputedly from the Purbeck Limestone Group, Lower Cretaceous, Dorset, southern England // *Cretaceous Research*. 2009. Vol. 30. P. 699–709.
135. *Etches S., Clarke J.* Steve Etches' Kimmeridge Collection Illustrated Catalogue. Published privately by J. Clarke. 1999. 131 p.
136. *Fernández M.S.* A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, Northwestern Patagonia, Argentina // *Journal of Paleontology*. 1997. Vol. 71, № 3. P. 479–484.
137. *Fernández M.S.* A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina // *Journal of Paleontology*. 1999. Vol. 73. No 4. P. 677–681.
138. *Fernández M.S.* Redescription and phylogenetic position of Caypullisaurus (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) // *Journal of Paleontology*. 2007. Vol. 81. P. 368–375.

139. *Fernández M.S., Maxwell E.E.* The genus *Arthropterygius* Maxwell (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic of the Neuquén Basin, Argentina // *Geobios*. 2012. No 45. P. 535–540.
140. *Fernández M.S., Campos L.* Ophthalmosaurids (Ichthyosauria: Thunnosauria): alpha taxonomy, clades and names // *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*. 2015. Vol. 15. P. 20–30.
141. *Fischer V., Clément A., Guiomar M., Godefroit P.* The first definite record of a Valanginian ichthyosaur and its implication for the evolution of post-Liassic Ichthyosauria // *Cretaceous Research*. 2011. Vol. 32. P. 155–163.
142. *Fischer V., Masure E., Arkhangelsky M.S., Godefroit P.* A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2011b. Vol. 31. No 5. P. 1010–1025.
143. *Fischer V., Maisch M.W., Naish D., Kosma R., Liston J., Joger U., Krüger F.J., Fritz J., Pardo Pérez J., Tainsh J., Appleby R.* New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary // *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7. No 1. DOI:10.1371/journal.pone.0029234.
144. *Fischer V., Appleby R.M., Naish D., Liston J., Riding J.B., Brindley S., Godefroit P.* A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs // *Biology Letters*. 2013. Vol. 98. No 4. P. 20130021.
145. *Fischer V., Arkhangelsky M.S., Uspensky G.N., Stenshin I.M., Godefroit P.* A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae // *Geological Magazine*. 2014a. Vol. 151. No 1. P. 60–70.
146. *Fischer V., Bardet N., Guiomar M., Godefroit P.* High Diversity in Cretaceous Ichthyosaurs from Europe Prior to Their Extinction // *PLoS ONE*. 2014b. Vol. 9. No 1. e84709.
147. *Fischer V., Arkhangelsky M.S., Naish D., Stenshin I.M., Uspensky G.N., Godefroit P.* *Sibirskiasaurus* and *Pervushovisaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2014c. Vol. 171. P. 822–841.
148. *Fischer V., Bardet N., Benson R.B.J., Arkhangelsky M.S., Friedman M.* Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility // *Nature Communications*. 2016. Vol. 7. P. e10825
149. *Fischer de Waldheim G.F.* Notice sur quelques sauriens fossiles du gouvernement de Moscou // *Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou*. 1846. T. 19. P. 90–107.

150. *Fitzinger L.I.* Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften: nebst einer verwandtschafts-tafel und einem verzeichnisse der reptilien-sammlung des K. K. zoologischen museum's zu Wien. Wien: J.G. Heubner Verlag, 1826. 66 p.
151. *Foffa D., Young M.T., Brusatte S.L.* Filling the Corallian gap: New information on Late Jurassic marine reptile faunas from England // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2018. Vol. 63, No 2. P. 287–313.
152. *Gallois R. W.* The Kimmeridge Clay: the most intensively studied formation in Britain. *Open University Geological Journal*. 2004. Vol. 25. P. 33–38.
153. *Gasparini, Z.* Marine reptiles from the circum-Pacific region / In: Westermann G.E.G. (ed.) // *The Jurassic of the circum Pacific. World and regional Geology*. Vol. 3. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. P. 361–364.
154. *Gasparini Z., Iturralde-Vinent M.* The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway // *Neues Jahrbuch für Mineralogie und Paläontologie Abhandlungen*. 2006. Vol. 240, №3. P. 343–371.
155. *Gilmore C.W.* Osteology of *Baptanodon* (Marsh) // *Memoirs of the Carnegie Museum*. 1905. Vol. 2. No 2. P. 77–129.
156. *Gilmore C.W.* Notes on osteology of *Baptanodon* with a description of a new species // *Memoirs of the Carnegie Museum*. 1906. Vol. 2, No 9. P. 325–337
157. *Gilmore C.W.* A new species of *Baptanodon* from the Jurassic of Wyoming // *The American Journal of Science, series 4*. 1907. Vol. 23. No 135. P. 193–198.
158. *Główniak E., Kiselev D.N., Rogov M., Wierzbowski A., Wright J.* The Middle Oxfordian to lowermost Kimmeridgian ammonite succession at Mikhalenino (Kostroma District) of Russian Platform, and its stratigraphical and palaeogeographical importance // *Volumina Jurassica*. 2010. Vol. 8. P. 8–45.
159. *Goloboff P., Catalano S.* TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics // *Cladistics*. 2016. DOI: 10.1111/cla.12160.
160. *Granier B., Énay R., Charollais J.* Discussion of the paper by Wimbledon et al., 2020b, entitled “The proposal of a GSSP for the Berriasian Stage (Cretaceous System): Part 1” // *Volumina Jurassica*. 2020. Vol. XVIII. No 2. P. 239–252.
161. *Green J.P., Lomax D.R.* An ichthyosaur (Reptilia: Ichthyosauria) specimen from the Lower Cretaceous (Berriasian) Spilsby Sandstone Formation of Nettleton, Lincolnshire, UK // *Proceedings of the Geologists' Association*. 2014. Vol. 125, Issue 4. P. 432–436.
162. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. No 1. P. 1–9.

163. *Hedrick B., Schachner E., Rivera G., Dodson P., Pierce S.* The effects of skeletal asymmetry on interpreting biologic variation and taphonomy in the fossil record // *Paleobiology* 2019. Vol. 45. No 1. P. 154–166.
164. *Hillebrandt A., Smith P., Westermann G.E.G., Callomon J.H.* Ammonite zones of the circum-Pacific region / In: Westermann, G.E.G. (ed.) // *The Jurassic of the Circum-Pacific*. University Press, Cambridge. 1992. P. 247–272.
165. *Home E.* Some account of the fossil remains of an animal more nearly allied to fishes than any other classes of animals // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1814. Vol. 101. P. 571–577.
166. *Home E.* An account of the fossil skeleton of the Proteo-Saurus // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1819a. Vol. 109. P. 209–211.
167. *Home E.* Reasons for giving the name Proteo-Saurus to the fossil skeleton which has been described // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1819b. Vol. 109. P. 212–216.
168. *Houssaye A., Scheyer T.M., Kolb C., Kolb C., Fischer V., Sander P. M.* A new look at ichthyosaur long bone microanatomy and histology: implications for their adaptation to an aquatic life // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9. No 4. DOI:10.1371/journal.pone.0095637.
169. *Huene F. von.* Beitrage zur Kennhus der Ichthyosaurier im deutschen Muschelkalk // *Palaeontographica*. 1916. Vol. 62. P. 1–68.
170. *Huene F. von.* Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger. 1922. 114 p.
171. *Huene F. von.* Short review of the lower tetrapods / In: Du Toit A.L. (ed.) // *Robert Broom Commemorative Volume*. Special Publication of the Royal Society of South Africa, Cape Town : Royal Society of South Africa, 1948. P. 65–106.
172. *Huene F. von.* Eine neue ichthyosaurier gattung der mittleren Trias // *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Abhandlungen*. 1951. Vol. 94. P. 80–92.
173. *Huene F. von.* Palaeontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena : G. Fischer Verlag. 1956. 716 p.
174. *Hulke J.W.* Note on some teeth associated with two fragments of a jaw from Kimmeridge Bay // *Quarterly Journal of the Geological Society*. 1870. Vol. 26. P. 172–174.
175. *Hulke. J. W.* Note on an *Ichthyosaurus* (*I. enthekiodon*) from Kimmeridge Bay, Dorset // *Quarterly Journal of the Geological Society*. 1871. Vol. 27. P. 440–441.
176. *Imlay R.W.* Late Jurassic ammonites from the western Sierra Nevada, California // *Geological Survey Professional paper*. 1961. 374-D. P. 1–30.

177. *Imlay R.W., Jones D.L.* Ammonites from the Buchia zones in Northwestern California and Southwestern Oregon // United States Geological Survey Professional Paper. 1970. 647-B. P. 1–29.
178. *Janssen N., Rogov M.A., Zakharov V.A.* Ryazanian molluscs and biostratigraphy of the Dutch and Norwegian North Sea area (south of Viking Graben) // Netherlands Journal of Geosciences. [In press]
179. *Ji C., Jiang D.-Y., Motani R., Rieppel O., Hao W., Sun Z.-Y.* Phylogeny of the Ichthyopterygia incorporating recent discoveries from South China // Journal of Vertebrate Paleontology. 2016. Vol. 36. P. e1025956.
180. *Johnson R.* Size independent criteria for estimating relative age and the relationship among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia: Ichthyosauria) // Canadian Journal of Earth Sciences. 1977. Vol. 14. P. 1916–1924.
181. *Johnson R.* The osteology of the pectoral complex of *Stenopterygius* Jaekel Reptilia: Ichthyosauria // Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie Abhandlungen. 1979. Vol. 159. No 1. P. 41-86.
182. *Kammerer C.F., Deutsch M., Lungmus J.K., Angielczyk K.D.* Effects of taphonomic deformation on geometric morphometric analysis of fossils: a study using the dicynodont *Diictodon feliceps* (Therapsida, Anomodontia) // PeerJ. 2020. Vol. 8, P. e9925.
183. *Kear B. P.* Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia // Zoological Journal of the Linnean Society. 2005. Vol. 145. P. 583–622.
184. *Kelley N.P., Motani R., Embree P., Orchard M.J.* A new Lower Triassic ichthyopterygian assemblage from Fossil Hill, Nevada // PeerJ. 2016. No 4. P. e1626. DOI: 10.7717/peerj.1626
185. *Kiprijanoff W.* Studien über die Fossilien Reptilien Russlands. I. Theil. Gattung *Ichthyosaurus* König aus dem Severischen Sandstein oder Osteolith der Kreide-Gruppe // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. Vol. 28. 1881. P. 1–103.
186. *Klein N., Schmitz L., Wintrich T., Sander P.M.* A new cymbospondylid ichthyosaur (Ichthyosauria) from the Middle Triassic (Anisian) of the Augusta Mountains, Nevada, USA // Journal of Systematic Palaeontology. 2020. Vol. 18. No 14. P. 1167–1191.
187. *Knight W.C.* Some notes on the genus *Baptanodon* with description of a new species // American Journal of Science. 1903. Vol. XV. P. 76–81.
188. *König C. D. E.* Synopsis of the Contents of the British Museum. London. 1818.
189. *Kolb C., Sander P.M.* Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the lower cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany) // Palaeontographica. 2009. Abteilung A. Vol. 288. No 4–6. P. 151–192.

190. *Kuhn O.* Ichthyosauria // *Quenstedt F.A.* (ed.) Fossilium Catalogus. I: Animalia, 63. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1934. 72 pp.
191. *Kuhn O.* Ein Skelett von *Ichthyosaurus (Platypterygius) hercynicus* n. sp. aus dem Aptium von Gitter // *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg.* 1946. Vol. 29. P. 69–82.
192. *Lhwyd E.* Lithophylacii Britannici Ichnographia. Sive Lapidum aliorumque Fossilium Britannicorum singulari figura insignium, quotquot hactenus vel ipse invenit vel ab amicis accepit, Distributio Classica: Scrinii sui lapidarii Repertorium cum locis singulorum natalibus exhibens. Additis rariorum aliquot figuris aere incis; cum Epistolis ad Clarissimos Viros de quibusdam circa marina Fossilia & Stirpes minerales praesertim notandis London, 1699. 139 p.
193. *Lindgren J., Sjövall P., Thiel V., Zheng W., Ito S., Wakamatsu K., Hauff R., Kear B.P., Engdahl A., Alwmark C., Eriksson M.E., Jarenmark M., Sachs S., Ahlberg P.E., Marone F., Kuriyama T., Gustafsson O., Malmberg P., Thomen A., Rodríguez-Meizoso I., Uvdal P., Ojika M., Schweitzer M.H.* Soft-tissue evidence for homeothermy and crypsis in a Jurassic ichthyosaur // *Nature.* 2018. Vol. 564. P. 359–365.
194. *Liu J., Motani R., Jiang D.-Y., Hu S.-X., Aitchison J.C., Rieppel O., Benton M.J., Zhang Q.-Y., Zhou C.-Y.* The first specimen of the Middle Triassic *Phalarodon atavus* (Ichthyosauria: Mixosauridae) from South China, showing postcranial anatomy and peri-Tethyan distribution // *Palaeontology.* 2013. Vol. 56. P. 849–866.
195. *Lucas S.G.* Biochronology of Triassic marine reptiles // *Albertiana.* 1995. P. 92–97.
196. *Lucas S.G.* Marine reptiles and Mesozoic biochronology / In: Callaway J.M., Nicholls E.L. (eds) // *Ancient Marine Reptiles.* San Diego, California: Academic Press, 1997. P. 423–434.
197. *Lucas S.G., González-León C.M.* Ichthyosaurs from the Upper Triassic of Sonora and the biochronology of Triassic ichthyosaurs // *Geological Society of America, Special Paper.* 1995. Vol. 301, P. 17–20.
198. *Luschi P.* Long-distance animal migrations in the oceanic environment: orientation and navigation correlates // *International Scholarly Research Notice.* 2013. Vol. 2013. P. 631839, DOI: 10.1155/2013/631839.
199. *Lydekker R.* Note on the classification of the Ichthyopterygia with a notice of two new species // *Geological Magazine.* 1888. V 3, №5. P. 309–314.
200. *Lydekker R.* Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part II. Containing the Orders Ichthyopterygia and Sauropterygia. British Museum (Natural History), London. 1889. 307 p.
201. *Lydekker R.* Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part IV. Containing the orders Anomodontia, Ecaudata, Caudata, and

- Labyrinthodontia; and Supplement. British Museum (Natural History), London. 1890. xxiv+295 p.
202. *Maisch M.W.* Variationen im Verlauf der Gehirnnerven bei *Ophthalmosaurus* (Ichthyosaurier, Jura) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte. 1997. P. 425–433.
203. *Maisch M.W.* A new ichthyosaur genus from the Posidonia Shale (Lower Toarcian, Jurassic) of Holzmaden, SW-Germany with comments on the phylogeny of post-Triassic ichthyosaurs // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. 1998a. Vol. 209. P. 47–78.
204. *Maisch M.W.* The temporal region of the Middle Jurassic ichthyosaur *Ophthalmosaurus* – further evidence for the nondiapsid cranial architecture of the Ichthyosauria // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte. 1998b. P. 401–414.
205. *Maisch M.W.* Phylogeny, systematics, and origin of the Ichthyosauria – the state of the art // Palaeodiversity. 2010. Vol. 3. P. 151–214.
206. *Maisch M.W., Matzke A.T.* *Mikadocephalus gracilirostris* n. gen., n. sp., a new ichthyosaur from the Granzbitumenzone (Anisian-Ladinian) of Monte San Giorgio (Switzerland) // Palaontologische Zeitschrift. 1997. Vol. 71. P. 267–289.
207. *Maisch M.W., Matzke A.T.* The Ichthyosauria // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, 2000. Serie B. Vol. 298. 159 p.
208. *Mansell-Pleydell J. C.* Memoir upon a new ichthyopterygian from the Kimmeridge Clay of Gillingham, Dorset, *Ophthalmosaurus pleydelli* // Proceedings of the Dorset Natural History and Antiquarian Field Club. 1890. Vol. 11. P. 7–15.
209. *Marsh O.C.* 1879. A new order of extinct reptiles (Sauranodonta) from the Jurassic Formation of the Rocky Mountains. Annals and Magazine of Natural History Vol. 3. No. 5. P. 175–176.
210. *Marsh O.C.* The limbs of Sauranodon, with notice of a new species // American Journal of Science. 1880a. Vol. 19. P. 169–171.
211. *Marsh O.C.* Note on Sauranodon // American Journal of Science. 1880b. Vol. 19. P. 491.
212. *Mariette H.* Decouverte d'une partie de la colonne vertebrale et d'une palette natatoire d'Ichthyosaurus dans la falaise au Nod de Boulogne-sur-Mer // Annales de la Societe Geologique du Nord. 1952. P. 98–105.
213. *Martill D.M.* A taphonomic and diagenetic case study of a partially articulated ichthyosaur // Palaeontology. 1987. Vol. 30. P. 543–555.
214. *Martill D.M.* Marine Reptiles / In: *Martill D.M., Hudson J.D.* (eds) // Palaeontological Association Field Guides to Fossils, 4, Fossils of the Oxford Clay. Palaeontological Association, London. 1991. P. 226–243.

215. *Massare J.A.* Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1987. Vol. 7. P. 121–137.
216. *Massare J.A., Buchholtz E.A., Kenney J.M., Chomat A.M.* Vertebral morphology of *Ophthalmosaurus natans* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Jurassic Sundance Formation of Wyoming // *Paludicola*. 2006. Vol. 5. P. 242–254.
217. *Massare J., Wahl W., Ross M., Connely M.* Palaeoecology of the marine reptiles of the Redwater Shale Member of the Sundance Formation (Jurassic) of central Wyoming, USA // *Geological Magazine*. 2014. Vol. 151, №1. 167–182.
218. *Maxwell E.E.* Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2010. Vol. 2. No 30. P. 403–415.
219. *Maxwell E. E., Kear B.P.* Postcranial anatomy of *Platypterygius americanus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Cretaceous of Wyoming // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2010. Vol. 30. P. 1059–1068.
220. *Maxwell E.E., Cortés D.* A revision of the Early Jurassic ichthyosaur *Hauffiopteryx* (Reptilia: Ichthyosauria), and description of a new species from southwestern Germany // *Palaeontologia Electronica*. 2020. Vol. 23. No 2. P. a31. DOI: 10.26879/937palaeo-electronica.org/content/2020/3078-revision-of-hauffiopteryx.
221. *Maxwell E.E., Fernández M.S., Schoch R.R.* First diagnostic marine reptile remains from the Aalenian (Middle Jurassic): a new ichthyosaur from southwestern Germany // *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7. P. e41692.
222. *Maxwell E. E., Zammit M., Druckenmiller P.S.* Morphology and orientation of the ichthyosaurian femur // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2012. Vol. 32. No 5. P. 1207–1211.
223. *Maxwell E.E., Dick D., Padilla S., Parra M.L.* A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia // *Papers in Palaeontology*. 2016. Vol. 2. P. 59–70.
224. *Maxwell E.E., Cortés D., Patarroyo P., Parra Ruge M.L.* A new specimen of *Platypterygius sachicarum* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia and its phylogenetic implications // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2019. Vol. 39. P. e1577875. DOI: 10.1080/02724634.2019.1577875.
225. *Mazin J.-M.* Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia // *Geobios*. 1982. Vol. 6. P. 85–98.
226. *McGowan C.* The distinction between latipinnate and longipinnate ichthyosaurs // *Life Sciences Occasional Paper, Royal Ontario Museum*. 1972a. Vol. 20. P. 1–12.

227. *McGowan C.* The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America // Contributions to Geology, University of Wyoming. 1972b. Vol. 11. P. 9–29.
228. *McGowan C.* Differential growth in three ichthyosaurs: *Ichthyosaurus communis*, *I. breviceps*, and *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia, Ichthyosauria) // Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum. 1973a. Vol. 93. P. 1–21.
229. *McGowan, C.* The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England // Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology. 1973b. Vol. 24 P. 1–109.
230. *McGowan C.* A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with description of the new species (Reptilia, Ichthyosauria) // Life sciences contributions, Royal Ontario Museum. 1974a. Vol. 97. P. 1–37.
231. *McGowan C.* A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia: Ichthyosauria). Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum. 1974b. Vol. 100. P. 1–30.
232. *McGowan C.* The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England // Canadian Journal of Earth Sciences. 1976. No 13. P. 668–683.
233. *McGowan C.* Further evidence for the wide geographical distribution of ichthyosaur taxa (Reptilia, Ichthyosauria) // Journal of Paleontology. 1978. Vol. 52. P. 1155–1162.
234. *McGowan C.* The taxonomic status of *Grendelius mordax*: a preliminary report // Journal of Vertebrate Paleontology. 1997. No 17. P. 428–430.
235. *McGowan C., Motani R.* Handbook of paleoherpetology. Ed. H.-D. Sues. Verlag. Dr. Fr. Pfeil: Munchen. 2003. 178 p.
236. *Merriam J. C.* Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada // University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology. 1902. Vol. 3. No 4. P. 63–108.
237. *Merriam J. C.* Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American forms // Memoirs of the University of California. 1908. Vol. 1. P. 1–252.
238. *Moon B.C.* A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia:Diapsida) // Journal of Systematic Palaeontology. 2019. Vol. 17. No. 2. P. 129–155. DOI: 10.1080/14772019.2017.1394922
239. *Moon B.C., Kirton A.M.* Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic. Part 1. *Ophthalmosaurus* // Monograph of the Palaeontographical Society. 2016. Vol. 170. Issue 647. P. 1–84.
240. *Moon B.C., Kirton A.M.* Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic. Part 2. *Brachypterygius*, *Nannopterygius*, *Macropterygius* and *Taxa invalida* // Monograph of the Palaeontographical Society. 2016. Vol. 172. Issue 650. P. 85–197.

241. *Motani R.* On the evolution and homologies of ichthyopterygian forefins // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1999a. Vol. 19. P. 28–41.
242. *Motani R.* Phylogeny of the Ichthyopteria // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1999b. Vol. 19. P. 473–496.
243. *Motani R., Jiang D.-Y., Tintori A., Ji C., Huang J.-D.* Pre- versus post-mass extinction divergence of Mesozoic marine reptiles dictated by time-scale dependence of evolutionary rates // *Proceedings of the Royal Society B*. 2017. Vol. 284. P. 20170241. DOI 10.1098/rspb.2017.0241.
244. *Mutterlose J., Brumsack H., Flogel S., Hay W., Klein C., Langrock U., Lipinski M., Ricken W., Soding E., Stein R., Swientek O.* The Greenland-Norwegian Seaway: A key area for understanding Late Jurassic to Early Cretaceous paleoenvironments // *Paleoceanography*. 2003. Vol. 18. No 1. P. 1–26.
245. *Naisch D., Moon B.* Ichthyosaurs / In: Martill D.M., Etches S. (eds) // *Fossils of the Kimmeridge Clay Formation Volume 2 Vertebrate palaeontology*. London: The Palaeontological Association, 2020. P. 75 – 90.
246. *Nace R. L.* A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming // *American Journal of Science*. 1939. Vol. 237. P. 673–686.
247. *Nicholls E.L., Brinkman D., Callaway J.M.* New material of Phalarodon (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic of British Columbia and its bearing on the relationships of mixosaurs // *Palaeontographica Abteilung A*. 1999. Vol. 252. P. 1–22.
248. *Otero R.A., Sepúlveda P.* First temnodontosaurid (Ichthyosauria, Parvipelvica) from the Lower Jurassic of the Atacama Desert, northern Chile // *Journal of South American Earth Sciences*. 2020. Vol. 98, 102459.
249. *Owen R.* Report on the British fossil reptiles, pt. 1, report of the ninth meeting of the British Association for the Advancement of Science, Birmingham, 1839. London. 1840. P. 43–126.
250. *Owen R.* On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution in time // *Report of the British Association for the Advancement of Science*. 1860. Vol. 29. P. 153–166.
251. *Paparella I., Maxwell E.E., Cipriani A., Roncacè S., Caldwell M.W.* The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian-Marchean Apennines (Marche, Central Italy) // *Geological Magazine*. 2017. Vol. 154. No 4. P. 837–858.
252. *Páramo-Fonseca M. E., García-Guerrero J., Benavides-Cabra C.D., Padilla-Bernal S., Castañeda-Gomez A. J.* A benchmark specimen of *Muisecasaurus catheti* from the upper Aptian of Villa de Leiva, Colombia: New anatomical features and phylogenetic implications // *Cretaceous Research*. 2021. Vol. 119. 104685. DOI: 10.1016/j.cretres.2020.104685.

253. *Poulton T.P.* Jurassic stratigraphy and fossil occurrences -Melville, Prince Patrick, and Borden islands // *The Geology of Melville Island, Arctic Canada*. Geological Survey of Canada Bulletin 450. 1993. P. 161–193.
254. *Raup D.M., Sepkoski J.J.Jr.* Periodicity of extinctions in the geologic past // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1984. Vol. 81. P. 801–805.
255. *Roberts A.J., Druckenmiller P.S., Sætre G.-P., Hurum J.H.* A New Upper Jurassic Ophthalmosaurid Ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of Central Spitsbergen // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, No 8. P. e103152. DOI: 10.1371/journal.pone.0103152
256. *Roberts A.J., Druckenmiller P.S., Delsett L.L., Hurum J.H.* Osteology and relationships of *Colymbosaurus* Seeley, 1874, based on new material of *C. svalbardensis* from the Slottsmøya member, Agardhfjellet formation of Central Spitsbergen // *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 37. No. 1. P. e1278381. DOI:10.1080/02724634.2017.1278381.
257. *Rogov M.A.* A precise ammonite biostratigraphy through the Kimmeridgian–Volgian boundary beds in the Gorodischi section (Middle Volga area, Russia), and the base of the Volgian Stage in its type area // *Volumina Jurassica*, 2010. No 8. P.103–130.
258. *Rogov M.A.* The end-Jurassic extinction. In “Extinction”, *Grzimek’s Animal Life Encyclopedia*, Detroit: Gale/Cengage Learning. 2013. P. 487–495.
259. *Rogov M.* Infrazonal subdivision of the Volgian Stage in its type area using ammonites and correlation of the Volgian and Tithonian Stages // *STRATI 2013. First International Congress on Stratigraphy. At the Cutting Edge of Stratigraphy*. Springer Geology, 2014. P. 577–580.
260. *Rogov M.A.* Infrazonal ammonite biostratigraphy, paleobiogeography and evolution of Volgian craspeditid ammonites // *Paleontological Journal*. 2020. Vol. 54. No. 10. P. 1189–1219.
261. *Rogov M.A., Poulton T.P.* Aulacostephanid ammonites from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of British Columbia (western Canada) and their significance for correlation and palaeobiogeography // *Bulletin of Geosciences*. 2015. No 90. P. 7–20.
262. *Rogov M., Zakharov V.* Ammonite- and bivalve-based biostratigraphy and Panboreal correlation of the Volgian Stage // *Science in China Series D, Earth Sciences*. 2009. No 52. P. 1890–1909
263. *Rogov M., Zakharov V., Kiselev D.* Molluscan immigrations via biogeographical ecotone of the Middle Russian Sea during the Jurassic // *Volumina Jurassica*. 2008. Vol. VI. P. 143–152.
264. *Rogov M.A., Zakharov V.A., Nikitenko B.L.* The Jurassic-Cretaceous Boundary Problem and the Myth on J/K Boundary Extinction // *Earth Science Frontiers*. 2010. Vol. 17. Special Issue. P. 13–14.

265. *Romer A. S.* Osteology of the Reptiles. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1956. xxi+772 pp.
266. *Rosanolov A.* Sur la question de la subdivision des couches à Virgati dans les environs de Moscou // Annuaire géologique et minéralogique de la Russie. 1906. Vol. VIII. No 6-7. P. 198–210.
267. *Rouillier C. F.* Etudes paléontologiques sur les environs de Moscou / In: Jubilaem semisaeculare Doctoris medicinae et philosophiae Gotthelf Fischer de Waldheim celebrant sodales Societatis caesariae naturae scrutatonlm mosquensis. Moscow. 1847. 35 p.
268. *Rusconi C.* Nuevo género de ictiosaurio argentino // Boletín Paleontológico de Buenos Aires. 1942. Vol. 13. P. 1–2.
269. *Russell D.A.* Reptilian diversity and the Cretaceous-Tertiary transition in North America // The Geological Association of Canada Special Paper No 13. 1975. 119–136.
270. *Russell D.A.* Jurassic marine reptiles from Cape Grassy, Melville Island, Arctic Canada // The Geology of Melville Island, Arctic Canada. Geological Survey of Canada Bulletin 450. 1994. P. 195–201.
271. *Sander P.M.* *Cymbospondylus* (Shastasauridae: Ichthyosauria) from the Middle Triassic of Spitsbergen: filling a paleobiogeographic gap // Journal of Paleontology. 1992. Vol. 66. P. 332–337.
272. *Sander P.M.* Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny // Paläontologische Zeitschrift. 2000. Vol. 74. P. 1–35.
273. *Sauvage H.-E.* Sur les Reptiles trouvés dans le Portlandien supérieur de Boulogne-sur-Mer // Bulletin de la société géologique de France. 3rd séries. 1888. No 16. P. 623–632.
274. *Sauvage H.-E.* Recherches sur les vertébrés du Jurassique supérieur de Fumel (Lot-et-Garonne) // Mémoires de la Société Géologique de France. 1902a. Vol. 25. P. 5–32.
275. *Sauvage H.-E.* La faune herpétologique du Boulonnais pendant l'époque Jurassique // Bulletin de la Société Académique de l'Arrondissement de Boulogne-sur-Mer. 1902b. Vol. 6. P. 399–416.
276. *Sauvage H.-E.* Note sur quelques reptiles du Jurassique supérieur du Boulonnais // Bulletin de la Société Académique de l'Arrondissement de Boulogne-sur-Mer. 1902c. Vol. 6. P. 380–398.
277. *Sauvage H.-E.* Les poissons & les reptiles du Jurassique supérieur du Boulonnais au Musée du Havre // Bulletin de la Société Géologique de Normandie. 1902d. Vol. 21. P. 15–26.
278. *Sauvage H.-E.* Les ichtyosauriens des formations jurassiques du Boulonnais // Bulletin de la Société Académique de l'Arrondissement de Boulogne-sur-Mer. 1911. Vol. 9. P. 424–445.

279. *Schmitz L., Sander P.M., Storrs G.W., Rieppel O.* New Mixosauridae (Ichthyosauria) from the Middle Triassic of the Augusta Mountains (Nevada, USA) and their implications for mixosaur taxonomy // *Palaeontographica. Abteilung A*, 2004. Vol. 270. P. 133–162.
280. *Seeley H.G.* Index to the Fossil Remains of Aves, Ornithosauria, and Reptilia in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. Cambridge: Deighton, Bell and Co., U.K. 1869. 143 p.
281. *Seeley H.G.* On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay // *Quarterly Journal of the Geological Society*. 1874. Vol. 30. P. 696–707.
282. *Seeley H.G.* Further Observations on the Shoulder Girdle and Clavicular Arch in the Ichthyosauria and Sauropterygia // *Proceedings of the Royal Society of London*. 1893. Vol. 54. P. 149–168.
283. *Seeley H. G.* On the extremity of the tail in Ichthyosauria // *Annals and Magazine of Natural History*. 1908. Vol. 8. No 1. P. 436–444.
284. *Sissons R.L., Caldwell M.W., Evenchick C.A., Brinkman D.B., Vavrek M.J., Sues H.-D.* An Upper Jurassic ichthyosaur (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) from the Bowser Basin, British Columbia // *Canadian Journal of Earth Sciences*. 2015. Vol. 53. No 1. P. 34–40.
285. *Southwood A., Avens L.* Physiological, behavioral, and ecological aspects of migration in reptiles // *Journal of Comparative Physiology B*. 2009. Vol. 180. P. 1–23.
286. *Stanley G.* Late Paleozoic and Early Mesozoic Reef-building Organisms and Paleogeography: The Tethyan-North American Connection // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. 1994. No 172. P. 69–75.
287. *Stevick P.T., Neves M.C., Johansen F., Engel M.H., Allen J., Marcondes M.C.C., Carlson C.* A quarter of a world away: female humpback whale moves 10,000 km between breeding areas // *Biology Letters*. 2011. Vol. 7. P. 299–302.
288. *Storrs G.W., Arkhangelsky M.S., Efimov V.M.* Marine reptiles of Russia and the former Soviet Union // In Benton, M.J., Shishkin, M.A., Unwin, D.M., Kurochkin E.N. *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 140–159.
289. *Tennant J.P., Mannion P.D., Upchurch P.* Environmental drivers of crocodyliform extinction across the Jurassic/Cretaceous transition // *Proceedings of the Royal Society B*. 2016. Vol. 283. P. 20152840. DOI: 10.1098/rspb.2015.2840.
290. *Trautschold H.* Recherches géologiques aux environs de Moscou. Couche jurassique de Mniovniki // *Bull, de la Soc. (Imp.) des Nat. de Moscou*. 1861. T. XXXIV. P. 64–94.

291. *Trautschold H.* Über eine Ichthyosaurus-Flosse aus dem Moskauer Kimmeridge // Записки Императорского Санкт-Петербургского минералогического общества. 1879. Сер. 2. Ч. 14. С. 168–173.
292. *Tyborowski D.* A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Late Jurassic of Owadów-Brzezinki Quarry, Poland // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2016. Vol. 61. No. 4. P. 791–803.
293. *Valenciennes M.A.* D'une tête de grand Ichthyosaure, trouvée dans l'argile de Kimmeridge par M. Lennier, au cap la Hève, près le Havre // *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*. Vol. 53. P. 267–273.
294. *Valenciennes M.A.* D'un nouveau reptile très voisin du genre Ichthyosaure, trouvé dans l'argile du Kimmeridge de Bleville, au nord du cap la Hève du Havre // *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*. 1861b. Vol. 53. P. 999–1001.
295. *Villaseñor A.B., Olóriz F., Palomino I.L., López-Caballero I.* Updated ammonite biostratigraphy from Upper Jurassic deposits in Mexico // *Revue de Paléobiologie*, 2012. No 11. P. 249–267.
296. *Wade M.* *Platypterygius australis*, an Australian Cretaceous ichthyosaur // *Lethaia*. 1984. Vol. 17. P. 99–113.
297. *Wierzbowski H., Dubicka Z., Rychliński T., Durska E., Olempska E., Błazejowski B.* Depositional environments of the Owadów-Brzezinki conservation. Lagerstätte (uppermost Jurassic, central Poland): evidence from microfacies analysis, microfossils and geochemical proxies // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*. 2016. Vol. 282/1. P. 81–108.
298. *Zakharov V.A., Rogov M.A.* High-resolution stratigraphy of buchiid bivalves and ammonites from the Jurassic–Cretaceous boundary beds in the Paskenta area (California) // *Cretaceous Research*. 2020. Vol. 110. 104422.
299. *Zell P., Beckmann S., Stinnesbeck W.* Late Jurassic-earliest Cretaceous belemnites (Cephalopoda: Coleoidea) from northeastern Mexico and their palaeobiogeographic implications // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 2013. Vol. 270. No 3. P. 325–341.
300. *Zverkov N.G., Grigoriev D.V.* An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) // *Cretaceous Research*. 2020. Vol. 115. P. 104550.
301. *Zverkov N.G., Efimov V.M.* Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2019. V. 17, №14. P. 1183–1213. (2,92 п.л. / вклад автора 90%)

302. **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. No 1. P. 228–275. (4,55 п.л. / вклад автора 80%)
303. **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%)
304. **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*. 2015a. Vol. 319. No 1. P. 81–97. (1,15 п.л. / вклад автора 70%)
305. **Zverkov N.G.**, *Arkhangelsky M.S.*, *Stenshin I.M.* On the Upper Jurassic ichthyosaur remains from the Russian North // *Proceedings of the Zoological Institute*. 2015b. Vol. 319. No 4. P. 558–588. (2,49 п.л. / вклад автора 70%)
306. **Zverkov N.G.**, *Fischer V.*, *Madzia D.*, *Benson R.B.J.* Increased pliosaurid dental disparity across the Jurassic–Cretaceous transition // *Palaeontology*. 2018. Vol. 61. No 6. P. 825–846.
307. **Zverkov N.G.**, *Grigoriev D.V.*, *Danilov I.G.* Early Jurassic palaeopolar marine reptiles of Siberia // *Geological Magazine*. 2021. Vol. 158, Issue 7. P. 1305–1322.

Рукописи

308. *Архангельский М.С.* Морские рептилии мезозоя Саратовского Поволжья, их стратиграфическое и биономическое значение. Дисс. канд. г-м. н. Саратов. 1998б. 261 с.
309. *Костева Н.Н.* Литостратиграфия мезозоя архипелага Земля Франца-Иосифа. Дисс. канд. г-м. н. СПб. 2002. 214 с.
310. *Ефимов В.М.* Позднеюрские и раннемеловые ихтиозавры Среднего Поволжья и Подмосковья. Дисс. канд. г-м. н. Саратов. 1998б. 182 с.
311. *Callaway, J.M.* Systematics, phylogeny, and ancestry of Triassic ichthyosaurs. PhD thesis, University of Rochester. 1989. 204 p.
312. *Kirton A.M.* A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. PhD thesis, University of Newcastle-upon-Tyne. 1983. 239 p.

Интернет-источники

313. *Blakey R.C.* Deep Time Maps Inc. 2011. <http://deeptimemaps.com> (доступ 10 мая 2021 г.)
314. *Maddison W.P.*, *Maddison D.R.* Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, v.3.61. 2019. <http://www.mesquiteproject.org> (доступ 10 января 2020 г.).

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ**Таблица I**

Ophthalmosaurus icenicus Seeley, 1874 экз. СМК ОФ 242/1-19; элементы черепа; Самарская область, городской округ Сызрань, Заводское обнажение; верхняя юра, оксфордский–кимериджский ярусы.

Фиг. 1, основная затылочная кость: 1а – вид сзади, 1б – вид сверху, 1в – вид спереди, 1г – вид сбоку.

Фиг. 2, левое стремечко: 2а – вид спереди, 2б – вид сзади, 2в – вид сверху, 2г – вид снизу, 2д – медиальная поверхность.

Фиг. 3, левая сочленовная кость: 3а – медиальная поверхность, 3б – вид спереди, 3в – латеральная поверхность.

Фиг. 4, левая квадратная кость: 4а – вид сбоку, 4б – медиальная поверхность, 4в – вид сзади, 4г – вид снизу.

Данная фототаблица опубликована в работе (Архангельский и др., 2018, табл. VIII).

Обозначения здесь и далее – см. список анатомических сокращений в Приложении 3.

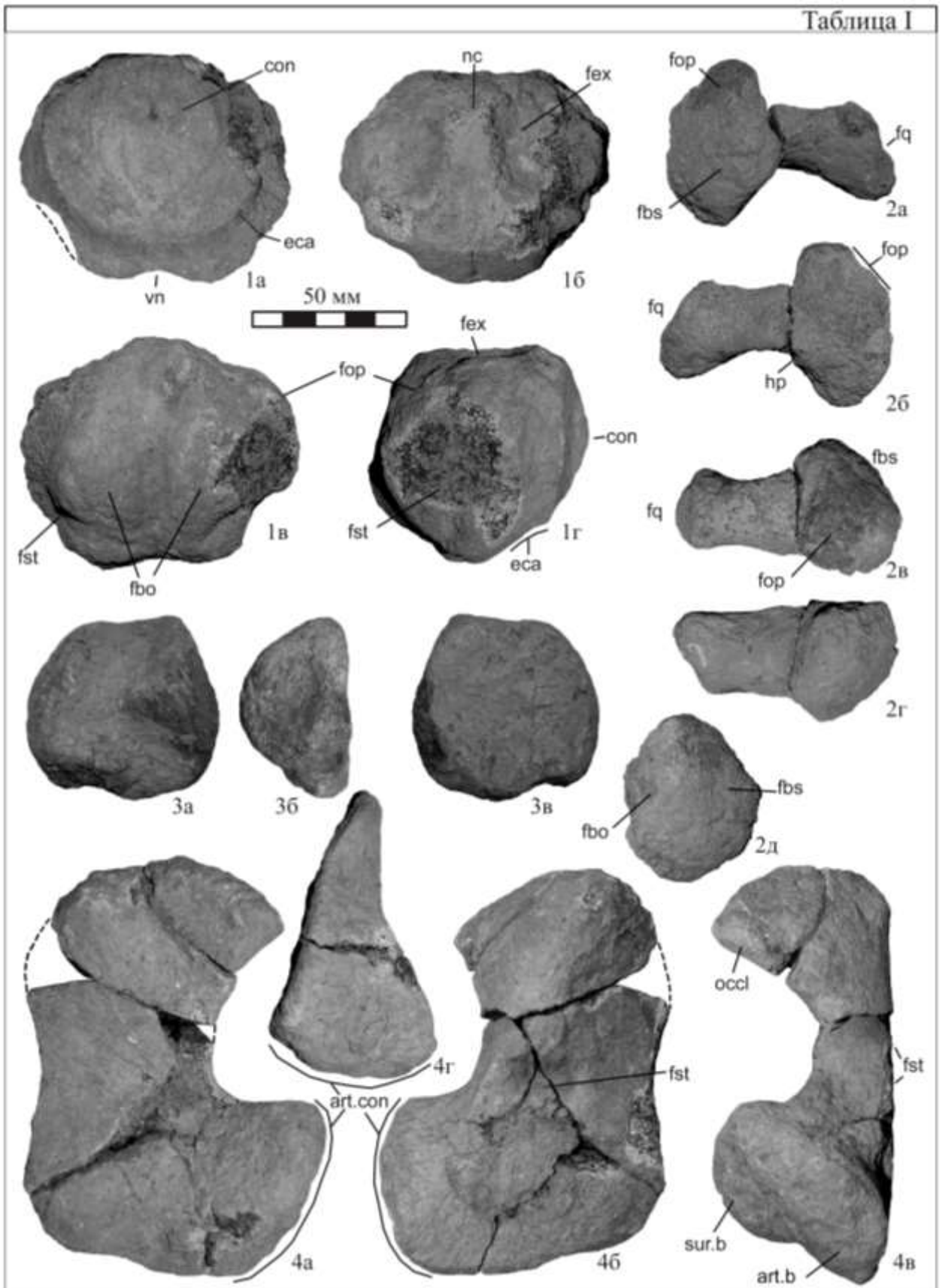


Таблица II

Ophthalmosaurus icenicus Seeley, 1874 экз. СМК ОФ 242/1-19; элементы посткраниального скелета; Самарская область, городской округ Сызрань, Заводское обнажение; верхняя юра, оксфордский–кимериджский ярусы.

Фиг. 1, правый коракоид: 1а – вид снизу, 1б – медиальная поверхность.

Фиг. 2, правая плечевая кость: 2а – проксимальная поверхность, 2б – дистальная поверхность, 2в – дорсальная поверхность, 2г – вид сзади.

Фиг. 3, элементы эпиподия и автоподия.

Фиг. 4, локтевая кость, вид сзади.

Фиг. 5, лопатка.

Фиг. 6, комплекс атланта-аксиса; 6а – вид спереди, 6б – вид сбоку; 6в – вид сзади; 6г – вид сверху, 6д – вид снизу.

Данная фототаблица опубликована в работе (Архангельский и др., 2018, табл. IX).

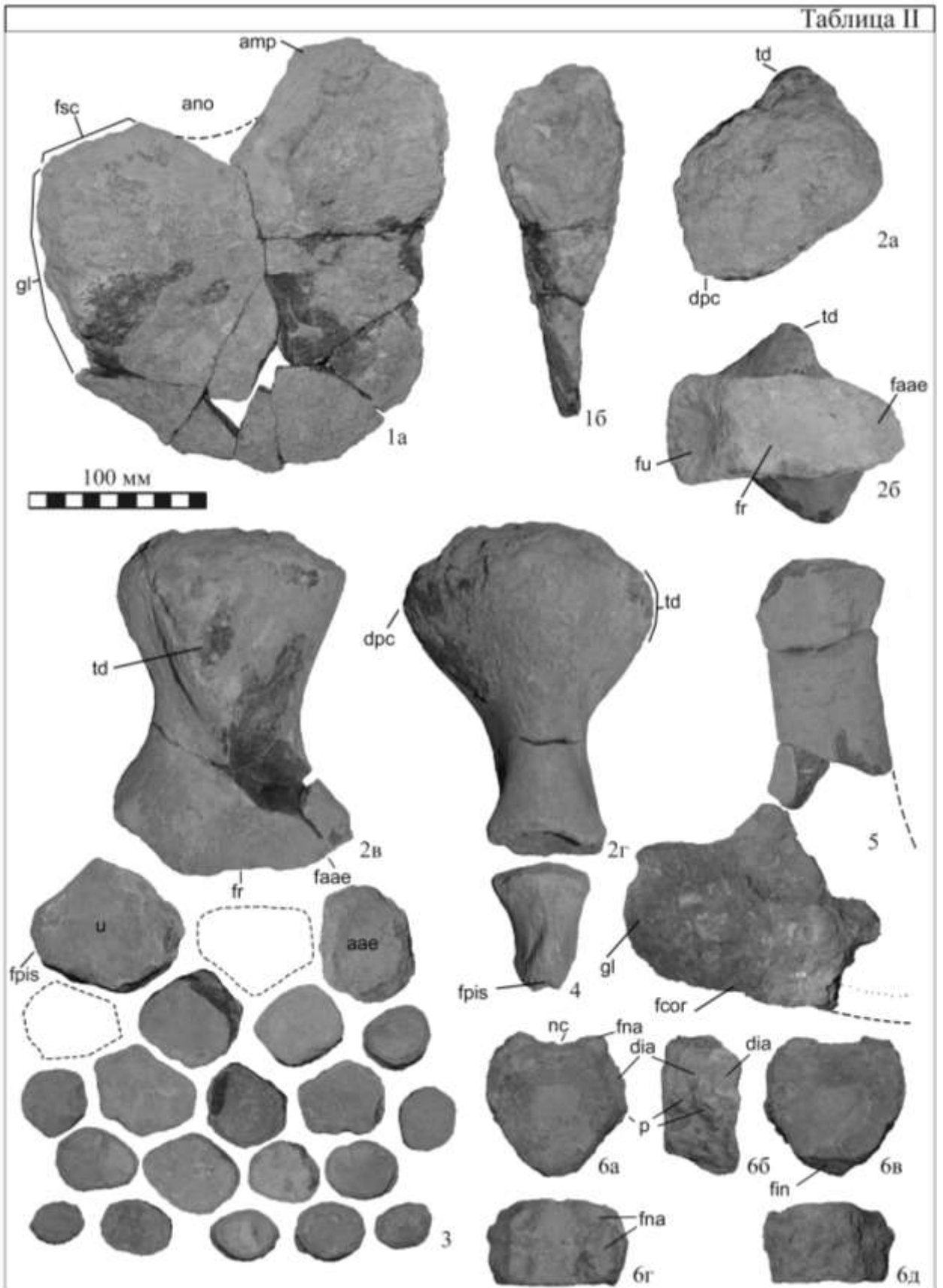


Таблица III

Ophthalmosaurus icenicus Seeley, 1874 плечевые кости из свиты кимериджских глин (кимериджский–волжский ярусы) Англии.

Фиг. 1, левая плечевая кость экз. OUMNH J48754, окрестности Оксфорда.

Фиг. 2, правая плечевая кость NHMUK 47885, окрестности Оксфорда (Шотовер).

Фиг. 3, левая плечевая кость OUMNH J48754, окрестности Оксфорда.

Фиг. 4, *Ophthalmosaurus* cf. *icenicus* правая плечевая кость NHMUK 42283, о. Портленд, Дорсет.

Для всех фигур: а – вид сверху (дорсально), б – вид спереди, в – вид снизу (вентрально), г – вид сзади, д – вид со стороны проксимальной суставной поверхности, е – вид со стороны дистального конца.

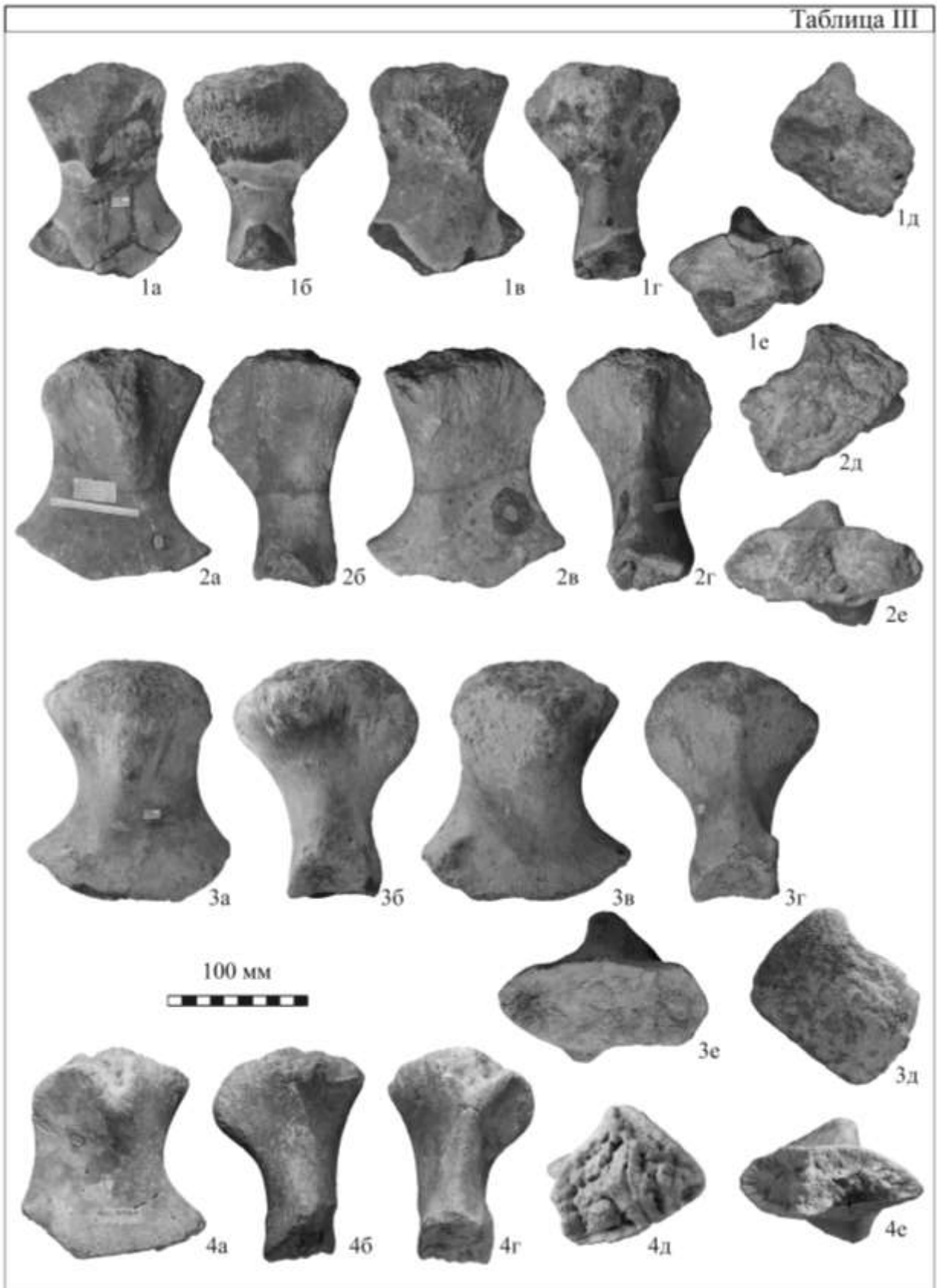


Таблица IV

Ophthalmosaurus icenicus Seeley, 1874 паратип экз. NHMUK PV R 2134; неполная левая передняя конечность; Питерборо, графство Кембриджшир, Англия; средняя юра, келловейский ярус, свита оксфордских глин.

Фиг. 1. Плечевая кость: 1а – с вентральной стороны; 1б – сверху; 1в – спереди; 1г – сзади; 1д – дистальный конец; 1е – проксимальный конец.

Фиг. 2 – элементы эпиподия и мезоподия в сочленении, вид с вентральной стороны.

Ophthalmosaurus sp. indet. cf. *O. icenicus* экз. КНЦ 415/38, неполный ласт; р. Волонга, Заполярный район Ненецкого автономного округа; верхняя юра – нижний мел, верхи волжского – низы берриасского яруса.

Фиг. 3. Правая плечевая кость: 3а – сверху; 3б – дистально; 3в – сечение в области диафиза; 3г – спереди; 1д – сзади.

Фиг. 4. Локтевая кость, вид сверху.

Фиг. 5. Лучевая кость, вид сверху.

Фиг. 6. Преаксиальный дополнительный элемент эпиподия, вид сверху.

Фиг. 3–6 данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov et al., 2015a, fig. 8).

Таблица IV

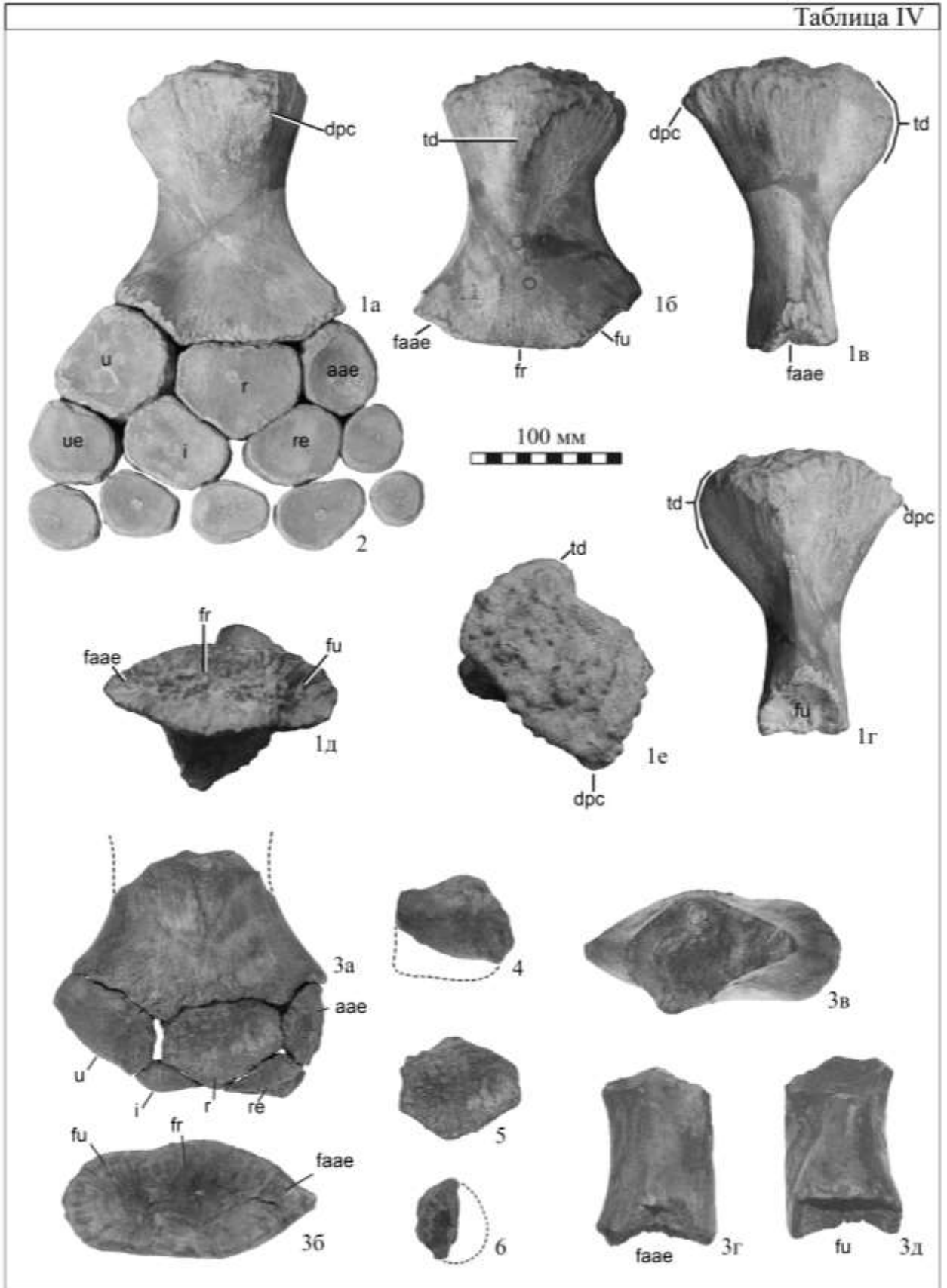


Таблица V

Arthropterygius chrisorum (Russell, 1994) экз. РМО 222.669; кости черепа; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмая.

Фиг. 1, заднеушная кость (правая): 1а – вид сзади (в сочленении со стремечком), 1б – вид сбоку (латерально); 1в – вид снизу (вентрально).

Фиг. 2, стремечко (правое): 2а – вид сзади (в сочленении с заднеушной костью), 2б – дорсально; 2в – спереди.

Фиг. 3, крыша черепа. вид сверху (3а) и интерпретация (3б).

Фиг. 4, парабазисфеноид, вид с вентральной стороны.

Фиг. 5, левая квадратная кость постеромедиально.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, figs. 2, 4).

Таблица V

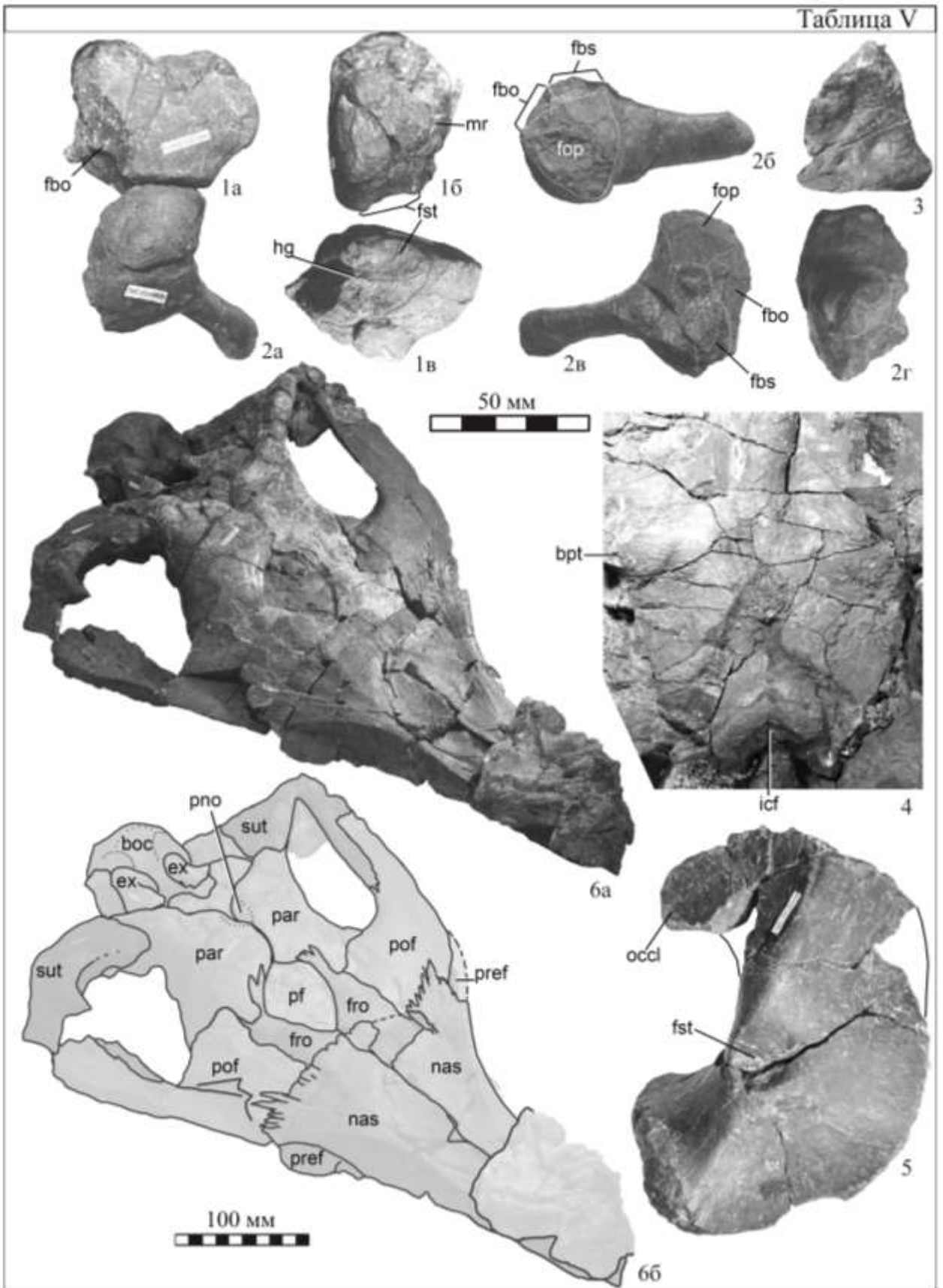


Таблица VI

Arthropterygius chrisorum (Russell, 1994) экз. ЦНИГР 17-44/13328; кости черепа; архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; нижний мел, берриасский ярус, хёферовская свита.

Фиг. 1, парабазисфеноид экз. ЦНИГР 17-44/13328: 1а – вид с вентральной стороны, 1б – вид сверху; 1в – вид спереди, 1г – вид сбоку.

Фиг. 3, левая квадратная кость экз. ЦНИГР 17-44/13328: 3а – постеромедиально, 3б – антеролатерально; 3в – постеролатерально, 3г – вид снизу, со стороны сочленовного мышцелка.

Arthropterygius chrisorum (Russell, 1993) экз. ЦНИГР 3-16/13328; кости черепа; архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; верхняя юра, верхневолжский подъярус, хёферовская свита.

Фиг. 2, парабазисфеноид экз. ЦНИГР 3-16/13328: 2а – вид с вентральной стороны, 2б – вид сверху; 2в – вид сбоку, 2г – вид спереди, 2д – скол по сагиттальной плоскости, виден канал внутренних сонных артерий.

Фиг. 4, левая квадратная кость экз. ЦНИГР 3-16/13328: 4а – вид снизу, со стороны сочленовного мышцелка, 4б – постеромедиально, 4в – постеролатерально, 4г – антеролатерально.

Фиг. 5, отросток надвосточной кости для сочленения с теменной костью (левый) ЦНИГР № 3-16/13328: 5а – вид со стороны фасетки для теменной кости, 5б – вид сзади.

Фиг. 6, отросток надвосточной кости для сочленения с теменной костью (правый) ЦНИГР 3-16/13328, вид со стороны фасетки для теменной кости.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 3).

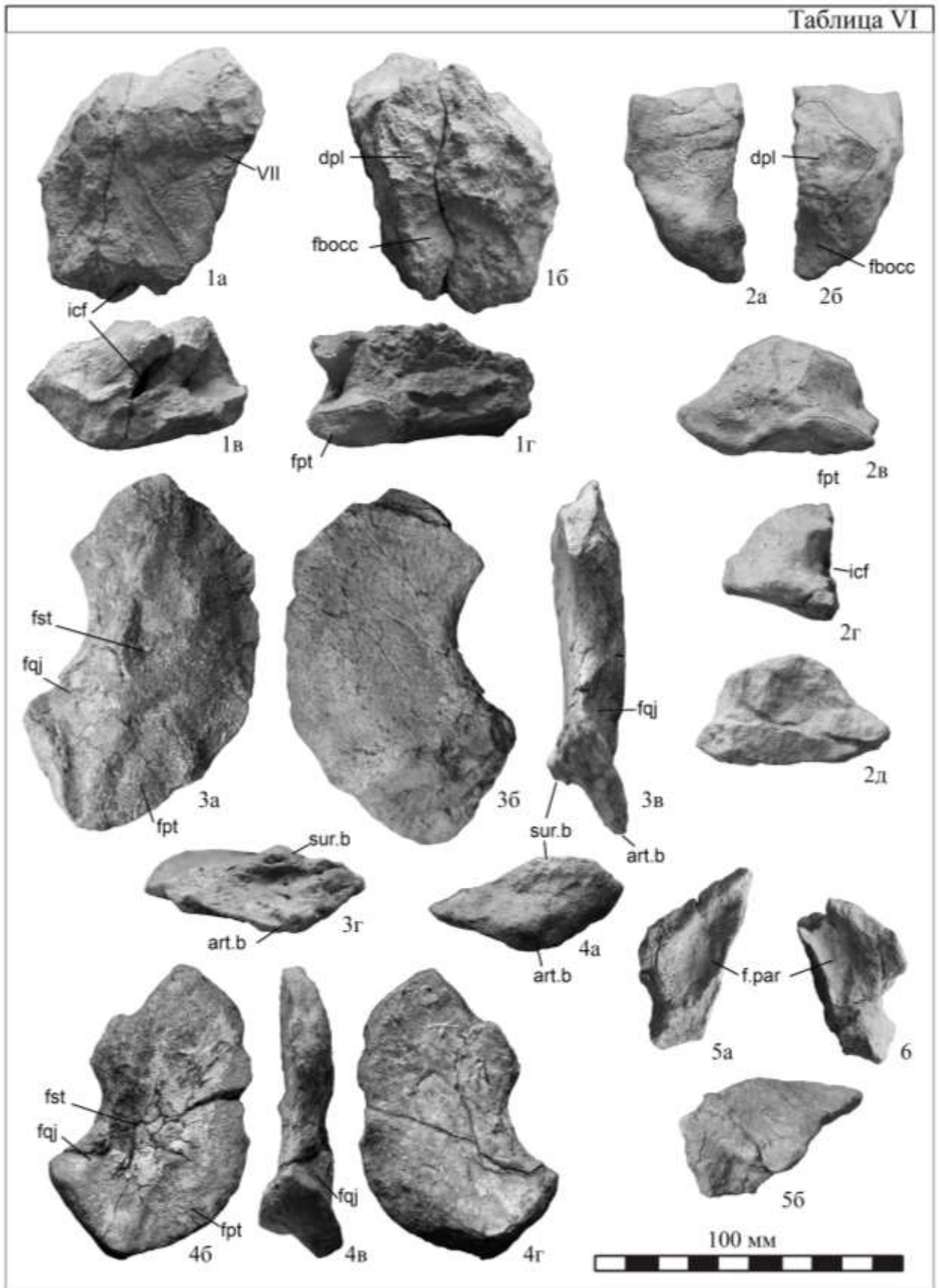


Таблица VII

Arthropterygius chrisorum (Russell, 1994) экз. ЦНИГР № 17-44/13328; кости нижней челюсти; архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; нижний мел, берриасский ярус, хёферовская свита.

Фиг. 1, заднелобная кость (правая): 1а – вентрально; 1б – дорсально; 1в – латерально.

Фиг. 2, предлобная кость(правая): 2а – вентрально; 2б – латерально.

Фиг. 3, предлобная кость(левая): 3а – вентрально; 3б – дорсально.

Фиг. 4, фрагмент правой носовой кости: 4а – латерально; 4б – дорсально; 3в – вентрально.

Фиг. 5, скуловая кость (левая): 5а – медиально, 5б – латерально.

Фиг. 6, неполная левая ветвь нижней челюсти (надугловая, угловая, пластинчатая, предсочленовная кости): 6а – латерально, 6б – то же с интерпретацией; 6в – медиально, 6г – то же с интерпретацией.

Фиг. 7, схема расположения изображенных на таблице элементов в черепе.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, figs. 2, 5).

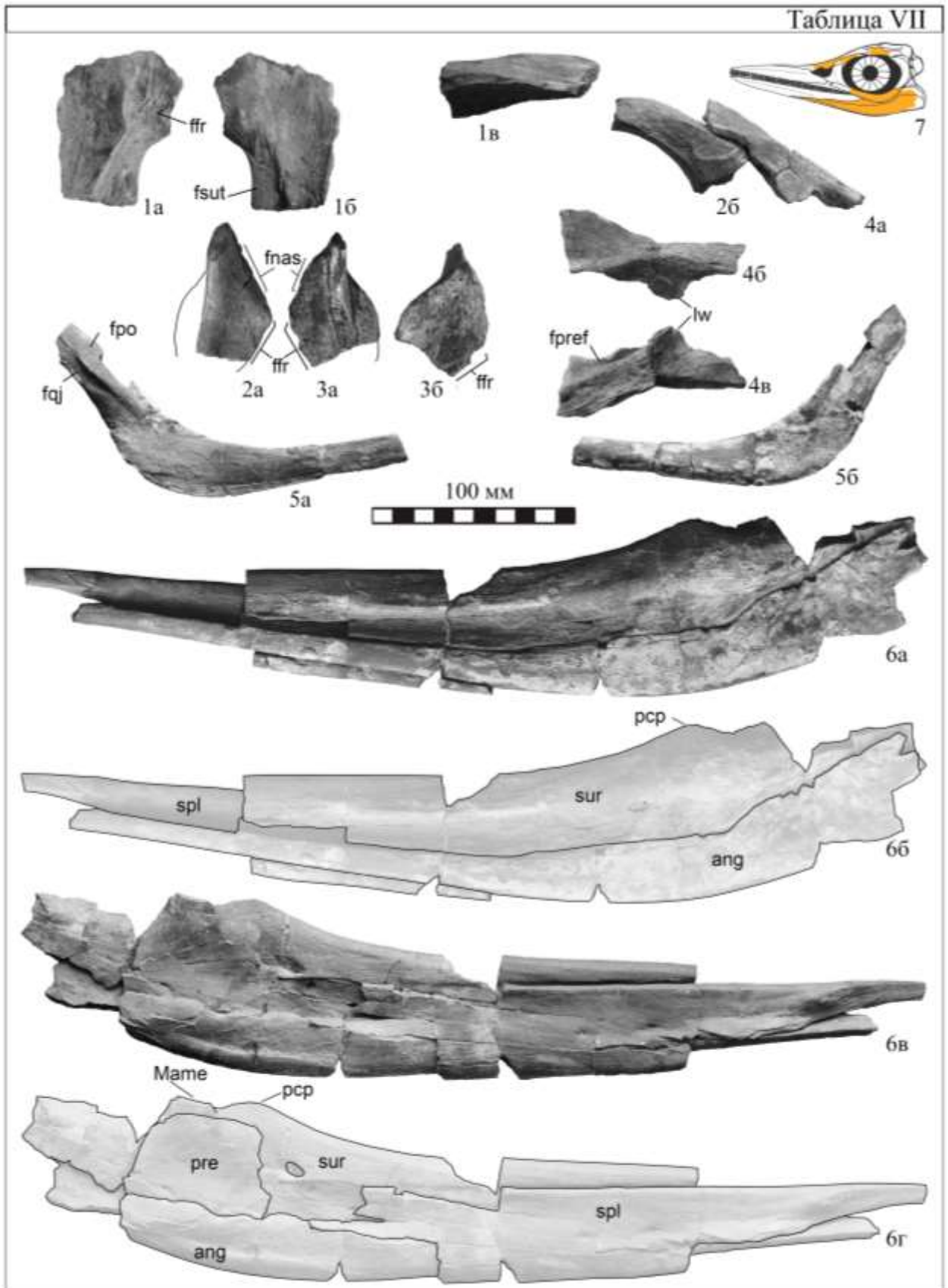


Таблица VIII

Кости посткраниального скелета *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1994), экз. ГГМ 1573; Ульяновская область, Ульяновский район, берег Волги «между Симбирском и Городищем» (Боголюбов, 1910); верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, плечевая кость (левая): 1а – вид сверху, 1б – вид снизу, 1в – спереди, 1г – со стороны дистального конца, 1д – со стороны проксимального конца.

Фиг. 2, межключица: 2а – вид снизу, 2б – вид сверху.

Фиг. 3, комплекс атланта-аксиса: 3а – вид со стороны передней сочленовной поверхности, 3б – вид сбоку, 3в – вид со стороны задней сочленовной поверхности.

Фиг. 4, переднетуловищный позвонок: 4а – вид со стороны передней сочленовной поверхности, 4б – вид сбоку.

Фиг. 5, позвонок из средней части туловища: 5а – вид со стороны задней сочленовной поверхности, 5б – вид сбоку.

Фиг. 6, позвонок из задней части туловища (ближе к крестцовому отделу): 6а – вид со стороны задней сочленовной поверхности, 6б – вид сбоку.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, figs. 6, 7).

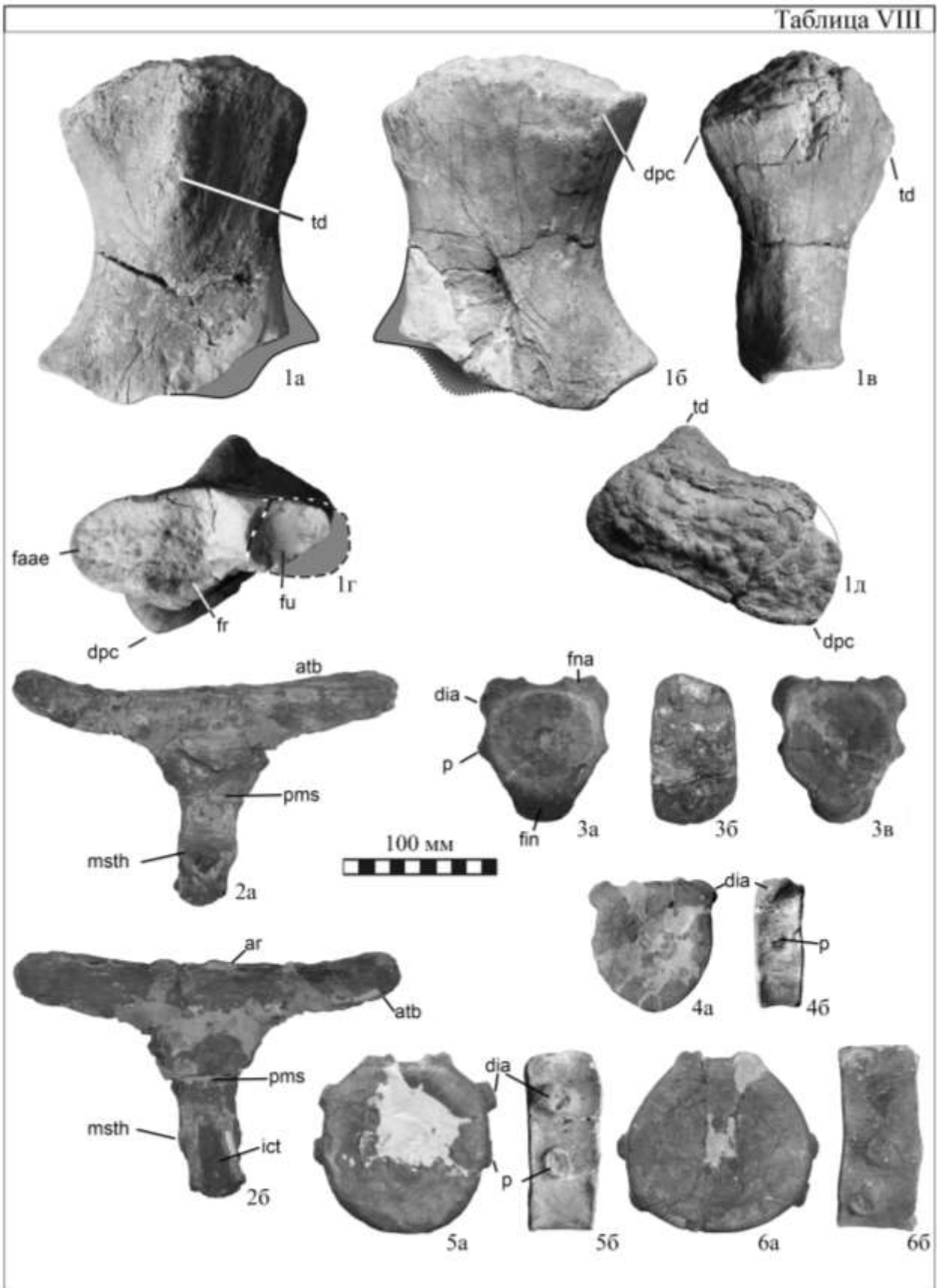


Таблица IX

Кости посткраниального скелета *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1993), экз. ЦНИГР № 17-44/13328; архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; нижний мел, берриасский ярус, хёферовская свита.

Фиг. 1, неполная правая передняя конечность: 1а – вентрально; далее только плечевая кость: 1б – дорсально; 1в – сзади, 1г – со стороны дистального конца, 1д – со стороны проксимального конца.

Фиг. 2, проксимальная часть левой плечевой кости.

Фиг. 3, правая ключица: 3а – спереди, 3б – сзади, 3в – вентрально.

Фиг. 4, левая бедренная кость: 4а – вентрально, 4б – дорсально, 4в – спереди, 4г – сзади, 4д – со стороны проксимального конца, 4е – со стороны дистального конца.

Фиг. 5, фрагмент ишиопубиса.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, figs. 7, 8).

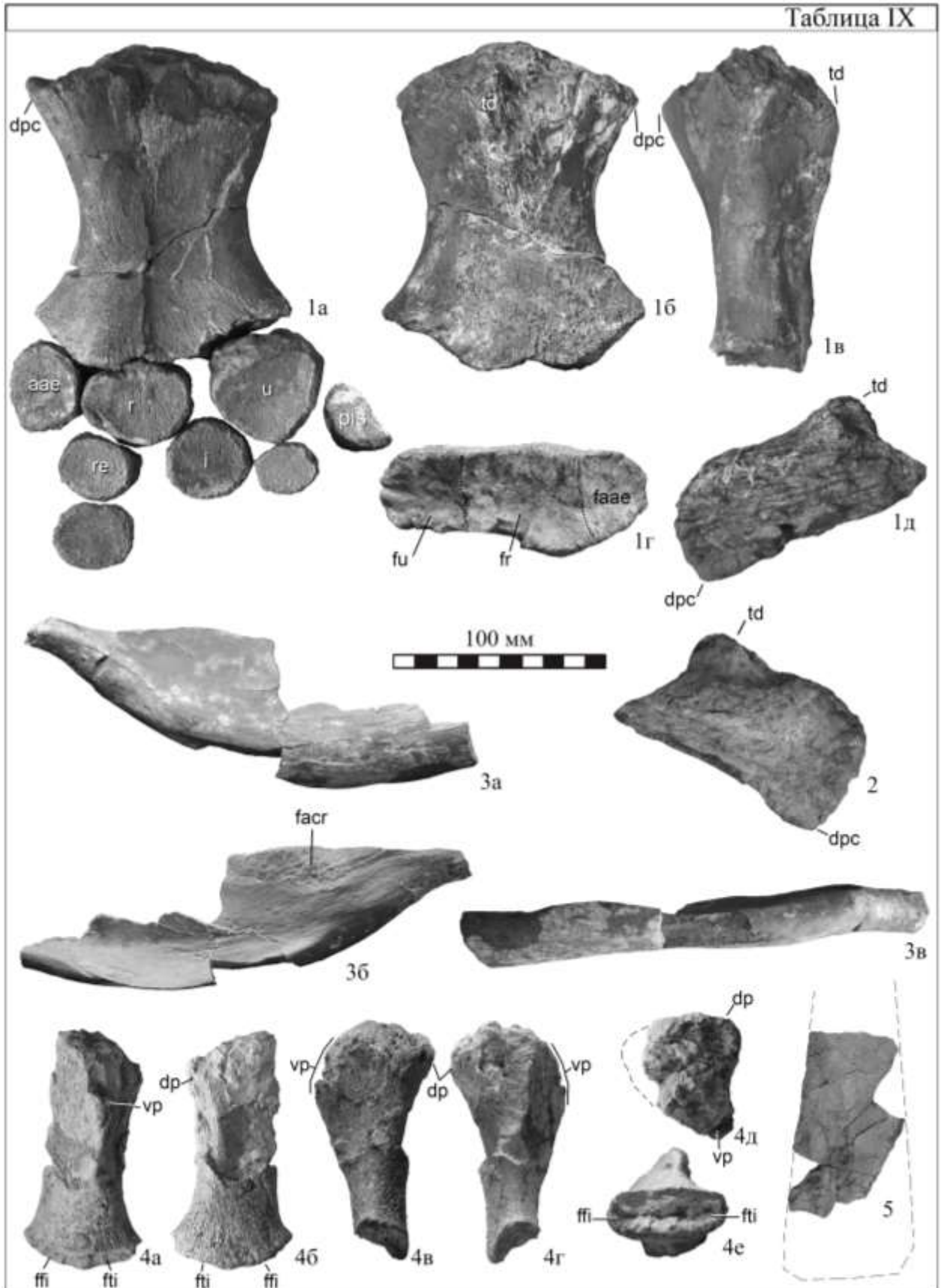


Таблица X

Arthropterygius sp. juv. cf. *A. chrisorum* (Russell, 1994) экз. РМО 222.655, голотип *Keilhauia nui* Delsett, Roberts, Druckenmiller et Hurum, 2017; передняя конечность; Норвегия, о. Западный Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра – нижний мел, верхневолжский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмоя.

Фиг. 1. Неполная правая передняя конечность, вид сверху.

Arthropterygius chrisorum (Russell, 1994) экз. ЦНИГР 3-16/13328; кости аппендикулярного скелета; архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; нижний мел, берриасский ярус, верхняя часть хёферовской свиты.

Фиг. 2, неполная правая передняя конечность: 2а – вид сверху (дорсально); далее только плечевая кость: 2б – вентрально; 2в – спереди, 2г – сзади, 2д – со стороны дистального конца, 2е – со стороны проксимального конца.

Фиг. 3, левая лопатка: 3а – латерально, 3б – спереди, 3в – со стороны проксимального конца.

Фиг. 4, коракоиды: 4а – сочлененные коракоиды спереди, 4б – вентрально, 4в – правый коракоид латерально, 4г – правый коракоид медиально.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 7).

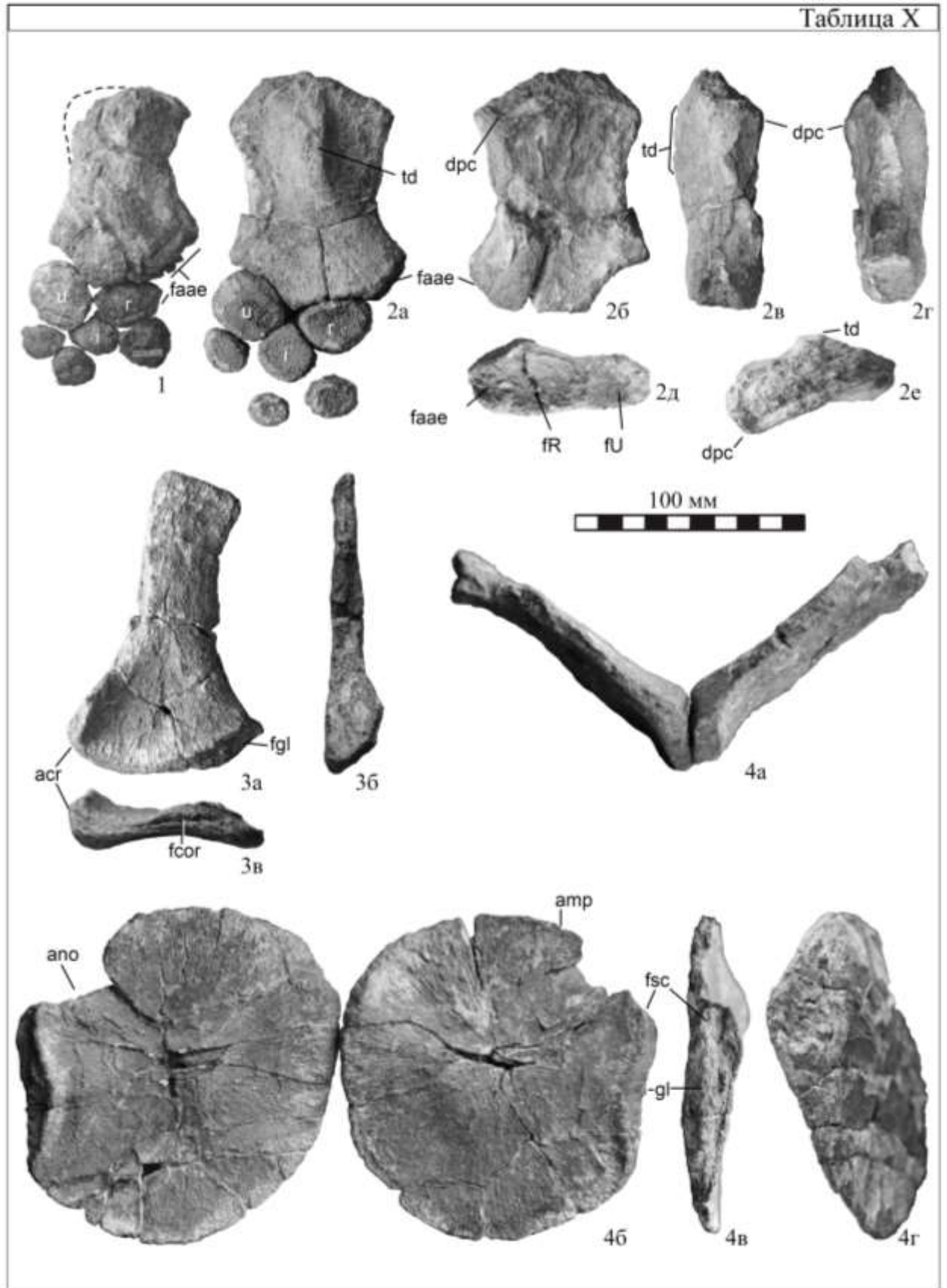


Таблица XI

Arthropterygius hoybergeti (Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012), экз. PМО (SVB) 1451, голотип; череп; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмая.

Фиг. 1, весь череп, вид сверху-слева, под углом.

Фиг. 2, крыша черепа (2а) и интерпретация элементов (2б).

Фиг. 3, височная и заглазничная области черепа (3а) и интерпретация элементов (3б).

Фигуры 2 и 3 данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 9); фиг. 1 по (Druckenmiller et al., 2012, fig. 12).

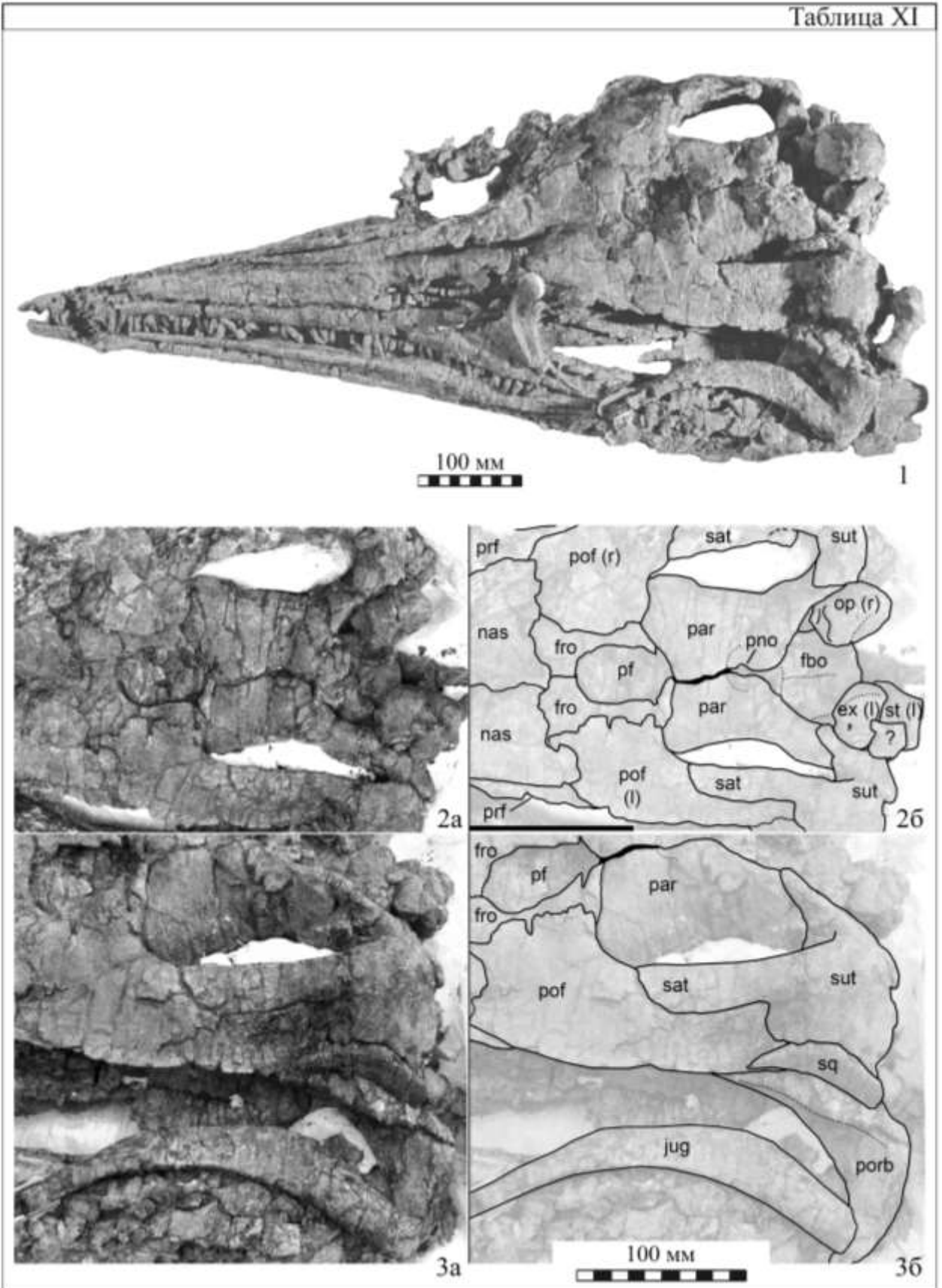


Таблица XII

Arthropterygius hoybergeti (Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012), экз. РМО (SVB) 1451, голотип; элементы черепа; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмоя.

Фиг. 1, затылочные элементы в сочленении, вид сзади-справа, под углом.

Фиг. 2, заднеушная кость левой стороны. 2а – сзади, 2б –спереди, 2в – снизу, 2г – сверху, 2д,е – медиально, с интерпретацией каналов внутреннего уха, 2ж – латерально.

Фиг. 3, стремечко (правое): 3а – медиально, 3б – латерально, 3в – сзади, 3г – сверху, 3д – снизу.

Фиг. 4, парабазисфеноид вентрально.

Фиг. 5, квадратная кость (левая), суставная поверхность.

Фиг. 6, квадратная кость (правая), дорсальная часть постеромедиально.

Фиг. 7, основная затылочная кость: 7а – сбоку, 7б – сверху.

Фиг. 8, сочленовная кость: 8а – медиально, 8б – латерально.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 10).

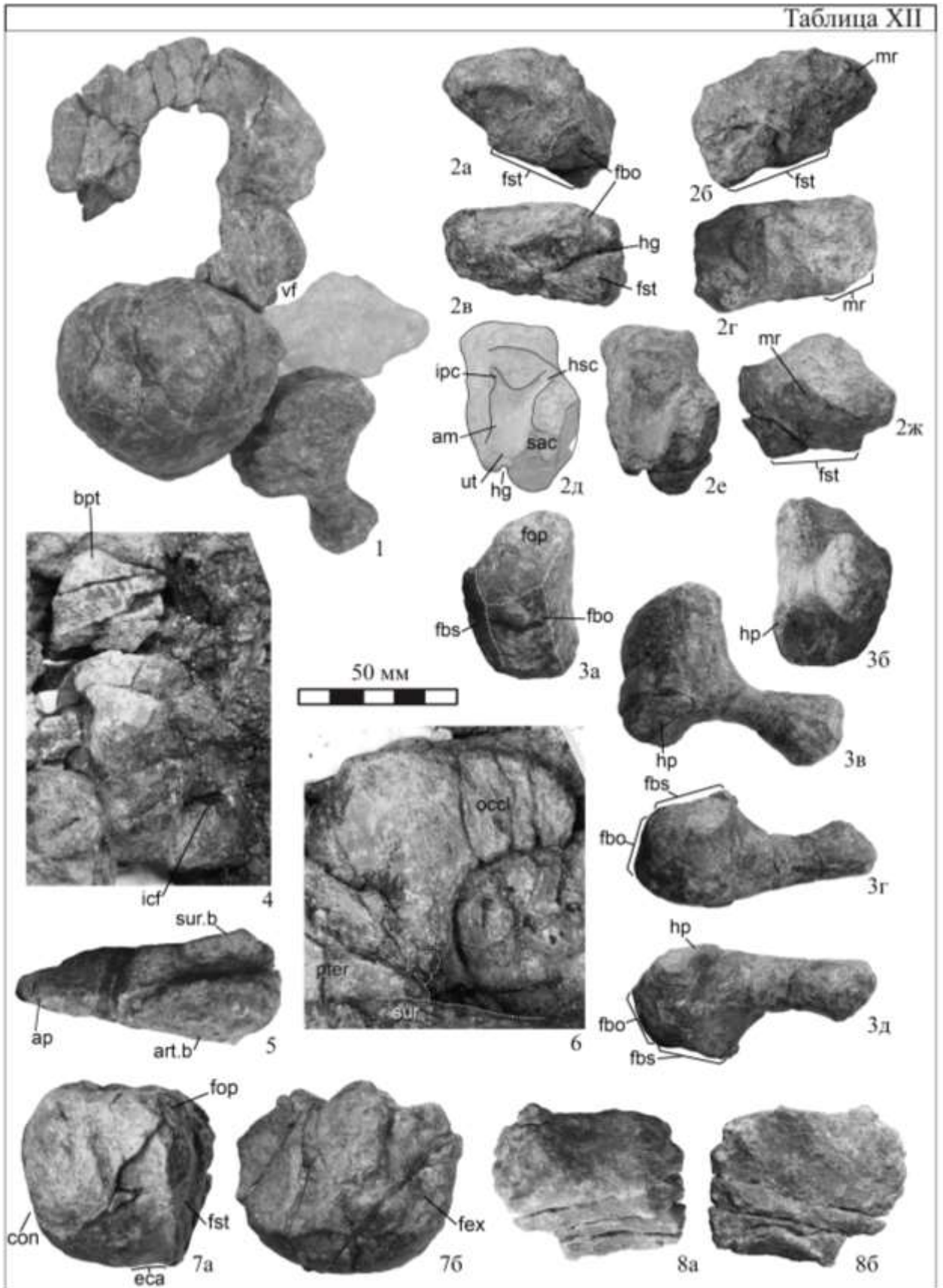


Таблица XIII

Arthropterygius hoybergeti (Druckenmiller, Hurum, Knutsen et Narkem, 2012), экз. РМО (SVB) 1451, голотип; элементы пояса передних конечностей и неполная передняя конечность; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмоя.

Фиг. 1, правая ключица, вид спереди.

Фиг. 2, дистальный конец лопатки. 2а – латерально, 2б – сечение.

Фиг. 3, проксимальный конец плечевой кости: 3а – суставная поверхность, 3б – антеровентрально.

Фиг. 4, антеродистальный фрагмент плечевой кости в сочленении с элементами эпиподия и мезоподия.

Arthropterygius sp. indet. cf. *A. hoybergeti*, плечевые кости и неполная передняя конечность; Ульяновская область, Ульяновский район, Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 5, плечевая кость (левая), экз. УПМ 2442. 5а – проксимальная суставная поверхность, 5б – дистальный конец, 5в – вентрально, 5г – спереди, 5д – сверху.

Фиг. 6, плечевая кость (правая), экз. УКМ 63548. 6а – проксимальная суставная поверхность, 6б – сверху, 6в – спереди, 6г – дистальный конец..

Фиг. 7, слепок левой плечевой кости в сочленении с локтевой, лучевой и промежуточной костями, экз. УКМ 63548: 7а – сверху, 7б – проксимальная суставная поверхность.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 12).

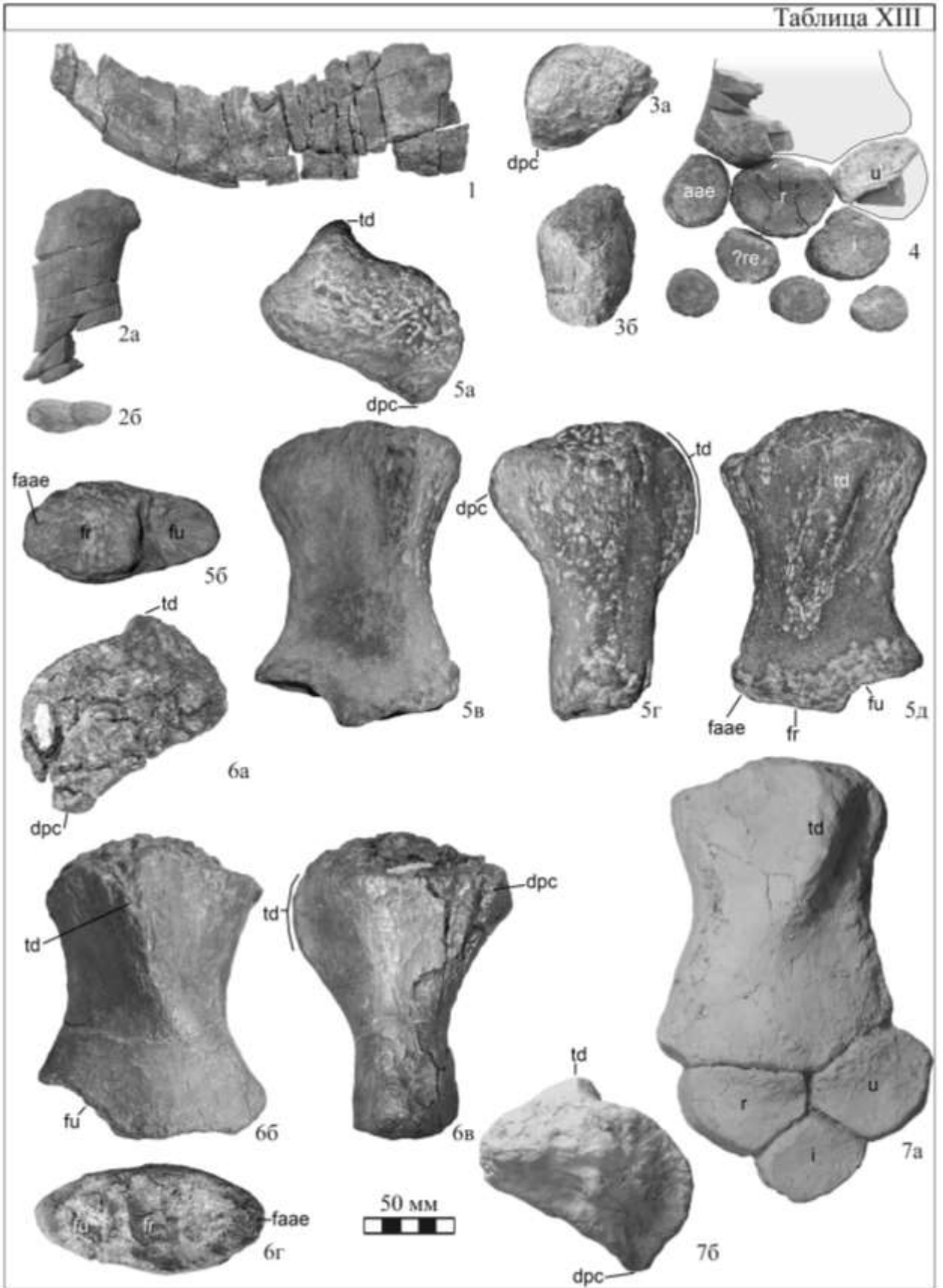


Таблица XIV

Arthropterygius lundi (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014), экз. РМО 222.654, голотип; элементы черепа; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, нижневолжский–средневолжский подъярусы, свита агардфьеллет, пачка слотсмоя.

Фиг. 1, правая заднеушная кость: 1а – спереди, 1б – сзади, 1в – сверху, 1г – снизу, 1д – латерально, 1е – медиально, ая поверхность с отпечатками каналов внутреннего уха.

Фиг. 2, левое стремечко: 2а – вид спереди, 2б – латерально, 2в – сверху, 2г – медиально.

Фиг. 3, крыша черепа и область орбиты: 3а – фотография, 3б – интерпретация.

Фиг. 4, затылочная часть черепа и нижняя челюсть постеромедиально: 4а – фотография, 4б – интерпретация.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, figs. 13, 14).

Таблица XIV

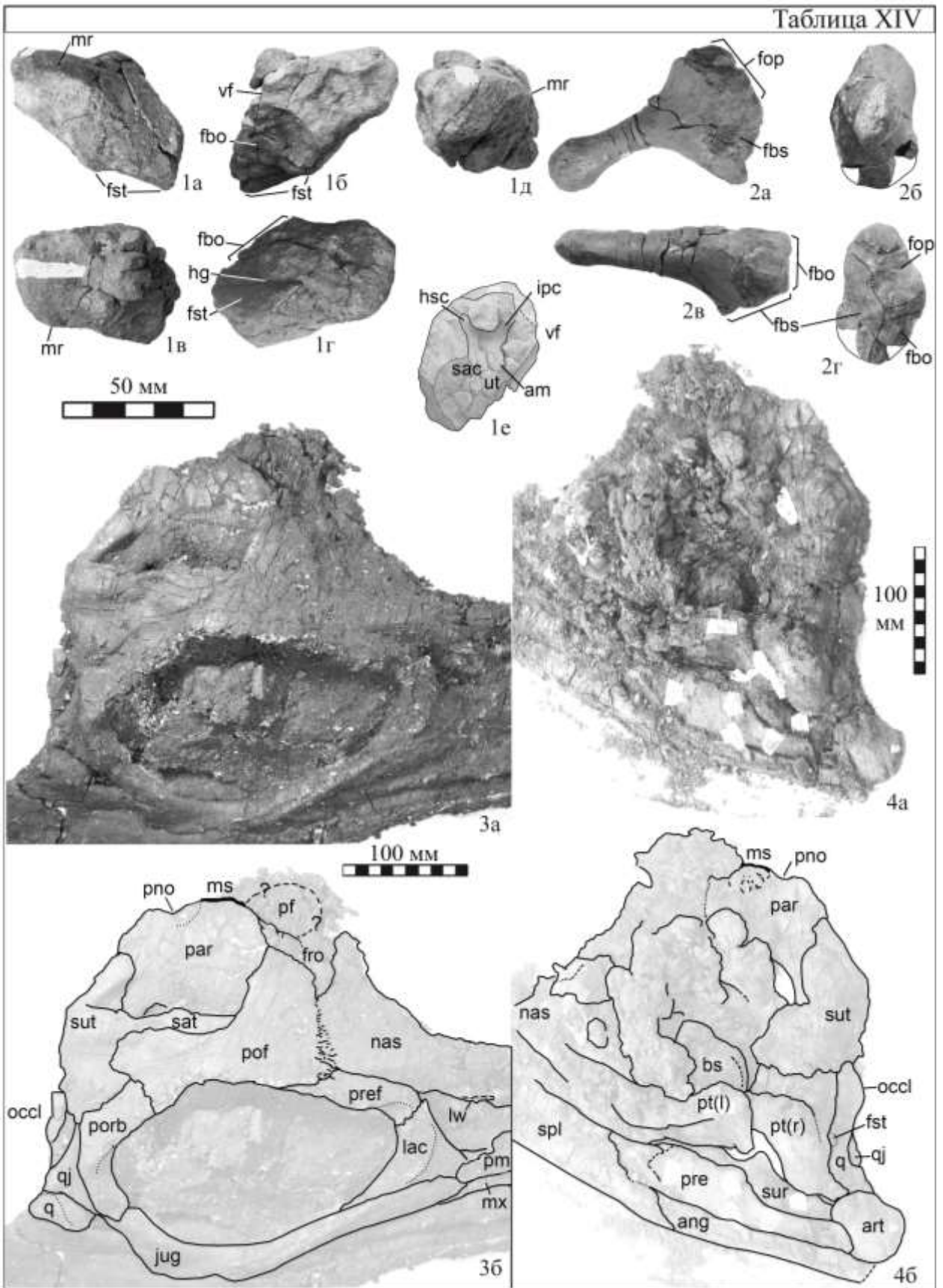


Таблица XV

Arthropterygius lundi (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014), экз. РМО 222.654, голотип; элементы пояса передних конечностей и неполная передняя конечность; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, нижневолжский–средневолжский подъярусы, свита агардфьеллет, пачка слотемоя.

Фиг. 1, правые лопатка и ключица в сочленении: 1а – вид спереди, 1б – сзади.

Фиг. 2, межключица: 2а – вид сбоку под углом, 2б – сверху.

Фиг. 3, неполная передняя конечность: 3а – вид сверху, 3б – проксимальный конец плечевой кости, 3в – дистальный конец плечевой кости.

Фиг. 4, коракоиды в сочленении с ключицей и лопаткой, вид спереди (масштаб отличается от остальных фигур).

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 15).

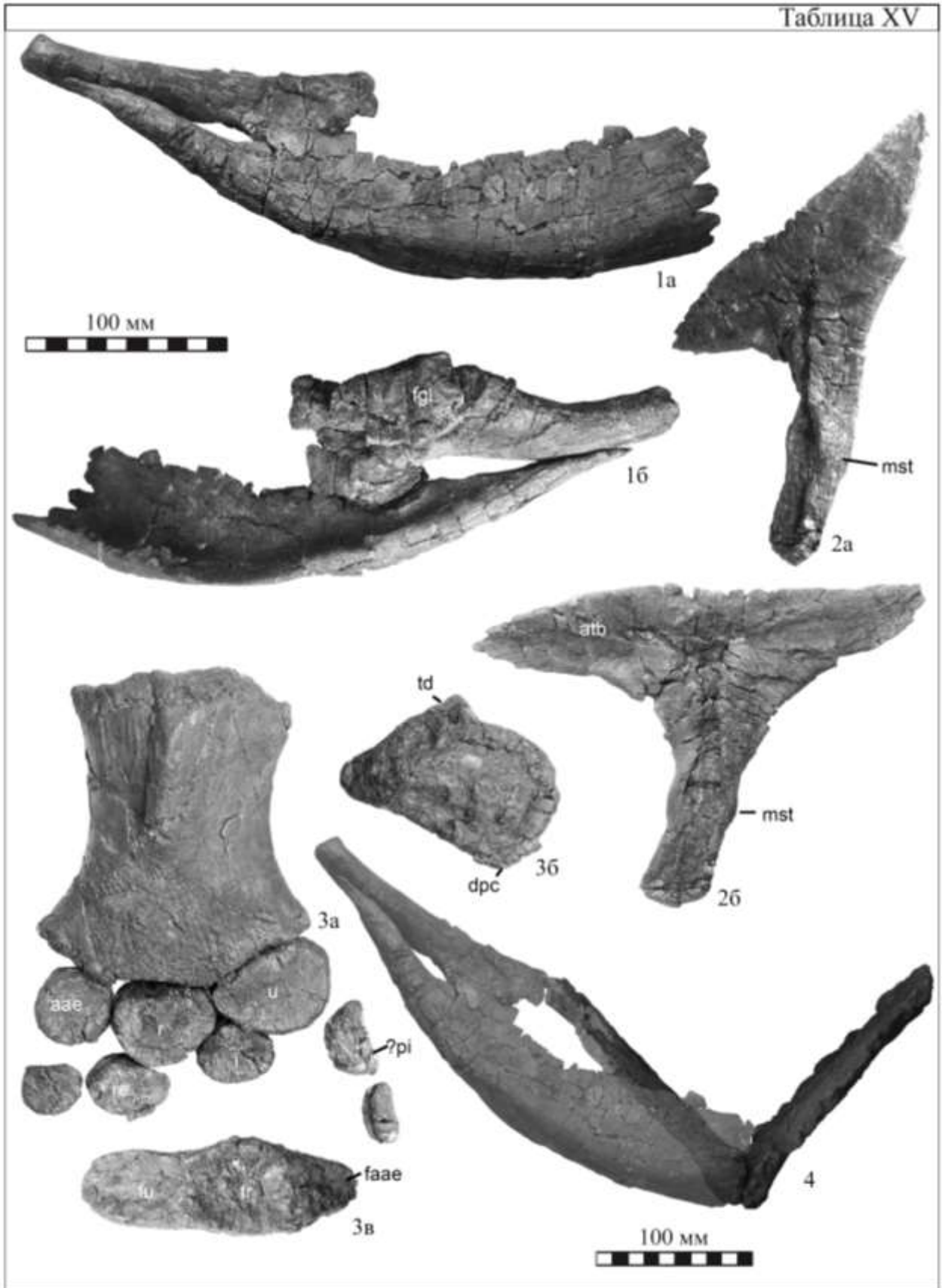


Таблица XVI

Arthropterygius lundi (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014), экз. ГТМ 1502; парабазисфеноид, часть ростра, лопатка, плечевая кость, позвонки; Республика Коми, Сосногорский район, р. Ижма, с. Порожжское; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, парабазисфеноид: 1а – вид снизу (вентрально), 1б – сверху (дорсально), 1в – сбоку, 1г – спереди, 1д – сзади.

Фиг. 2, реконструкция зуба.

Фиг. 3, кончик ростра с сохранившимися зубами: 3а – сверху, 3б – снизу.

Фиг. 4, лопатка (правая): 4а – медиально, 4б – латерально, 4в – проксимальный конец.

Фиг. 5, плечевая кость (правая): 5а – сверху, 5б – снизу, 5в – сечение в районе диафиза, 5г – дистальный конец.

Фиг. 6, переднетуловищный позвонок (один из первых): 6а – передняя сочленовная поверхность; 6б – вид сбоку.

Фиг. 7, переднетуловищный позвонок: 7а – передняя сочленовная поверхность; 7б – вид сбоку.

Фиг. 8, хвостовой позвонок из префлексурной части: 8а – передняя сочленовная поверхность; 8б – вид сбоку.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov et al., 2015a, figs. 3–7).

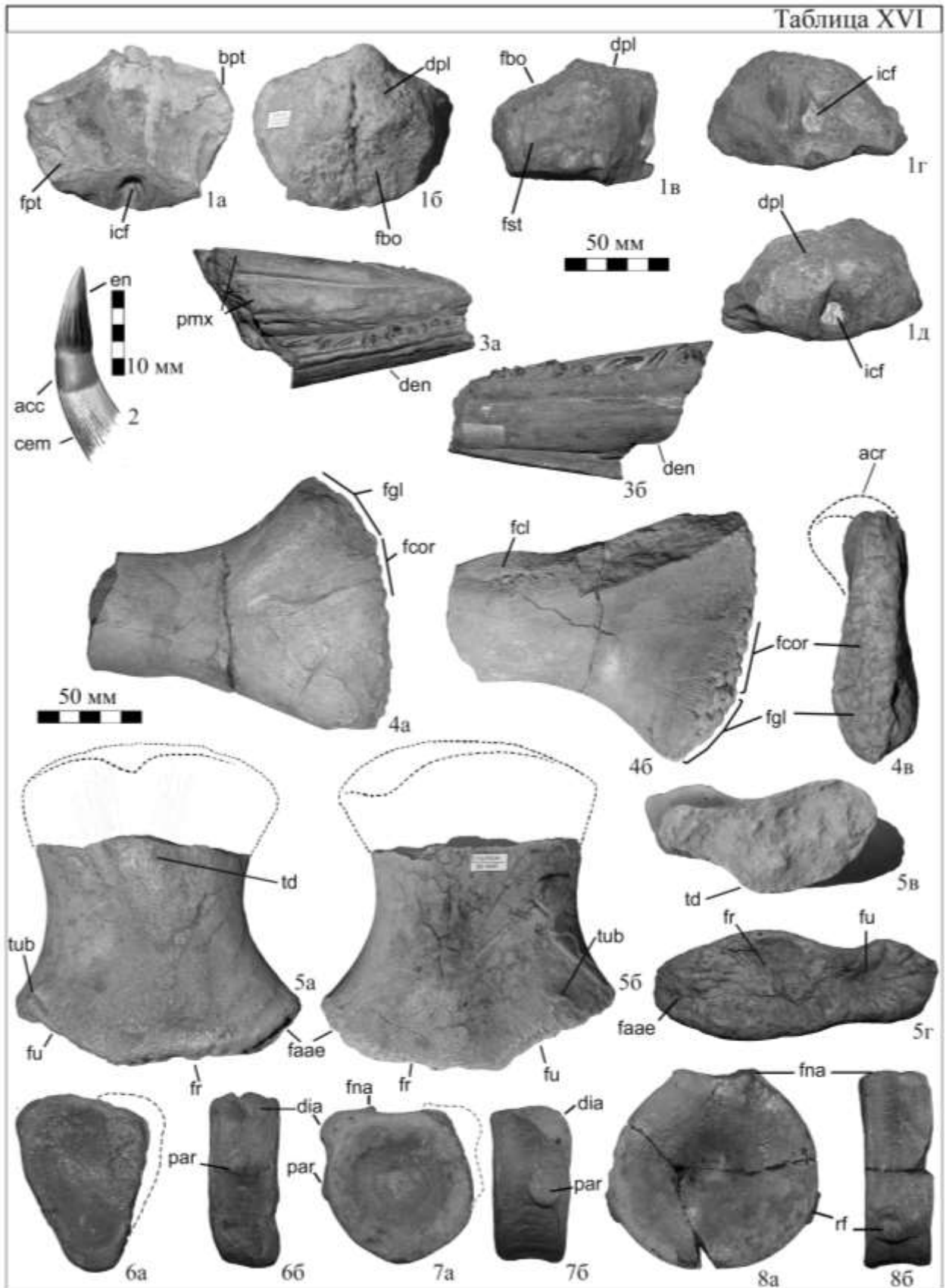


Таблица XVII

Arthropterygius lundi (Roberts, Druckenmiller, Sætre et Hurum, 2014), экз. ГГМ 1731-01–15; кости аппендикулярного скелета; Самарская область, городской округ Сызрань, Кашпир; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, левый коракоид вентрально.

Фиг. 2, левая лопатка: 2а – латерально, 2б – со стороны проксимального конца.

Фиг. 3, левая плечевая кость: 3а – дорсально, 3б – вентрально, 3в – спереди, 3г – со стороны дистального конца, 3д – со стороны проксимального конца.

Фиг. 3, элементы эпиподия и автоподия левой конечности вентрально.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 15).

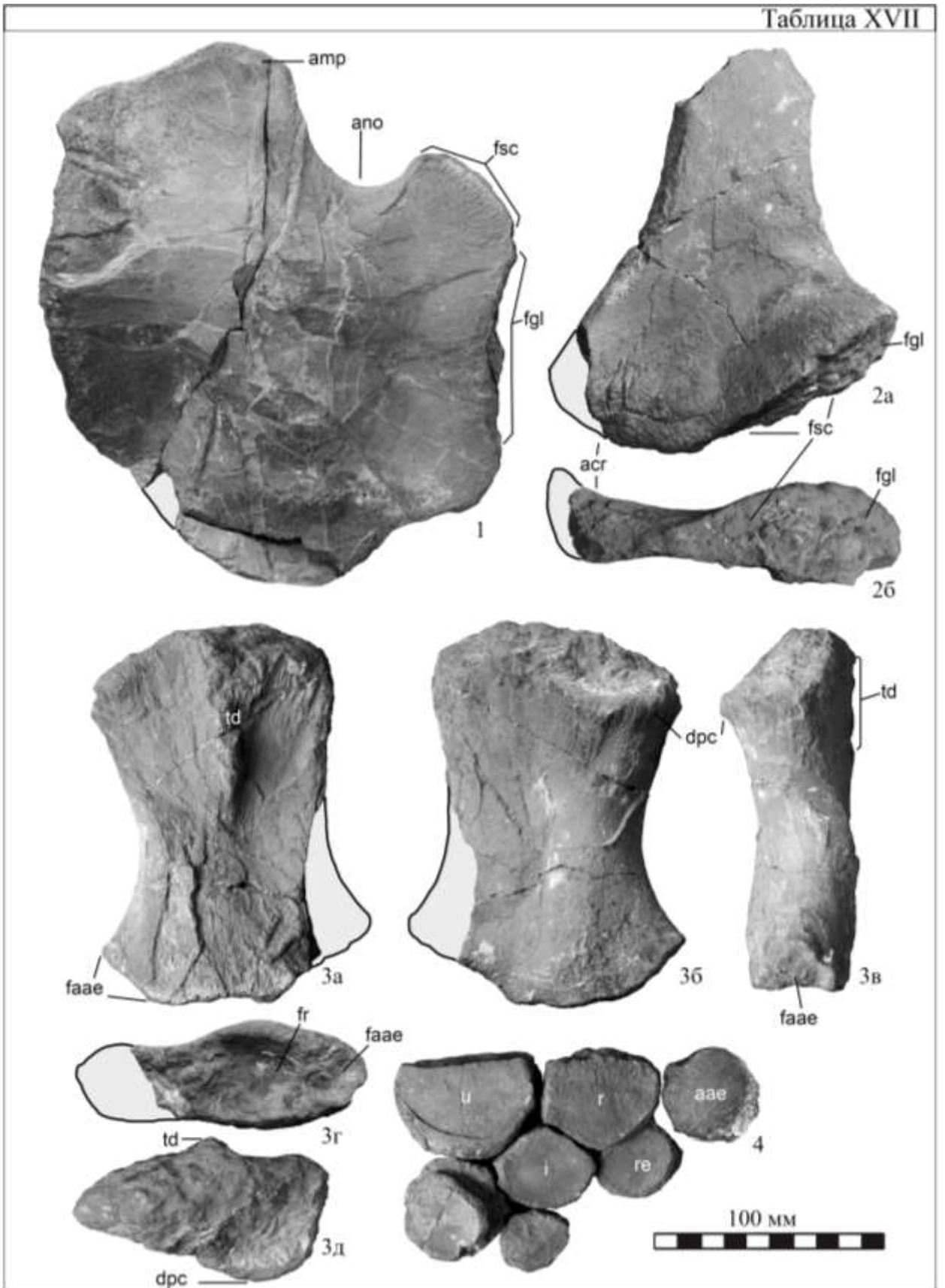


Таблица XVIII

Arthropterygius volgensis (Kasansky, 1903), экз. КФУ 982/P-213 (голотип); кости черепа; Самарская обл., Сызранский район, д. Новая Рачейка; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, базисфеноид: 1а – вид с вентральной стороны, 1б – вид сверху, 1в – вид спереди, 1в – вид сзади, 1д – вид сбоку.

Фиг. 2, заднеушная кость (левая): 2а – сзади, 2б – спереди, 2в – дорсально, 2г – медиально, со стороны слуховой капсулы.

Фиг. 3, заднеушная кость (правая): 3а – вентрально, 3б – латерально.

Фиг. 4, левая квадратная кость: 4а – постеромедиально, 4б – антеролатерально, 4в – постеролатерально, 4г – вид снизу, со стороны сочленовного мышцелка.

Фиг. 5, сочленовная кость (правая): 5а – медиально, 5б – латерально, 5в – дорсально.

Фиг. 6, теменная кость (левая): 6а – дорсально, 6б – латерально, 6в – вентрально.

Фиг. 7, неполная теменная кость (правая) дорсально.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 16).

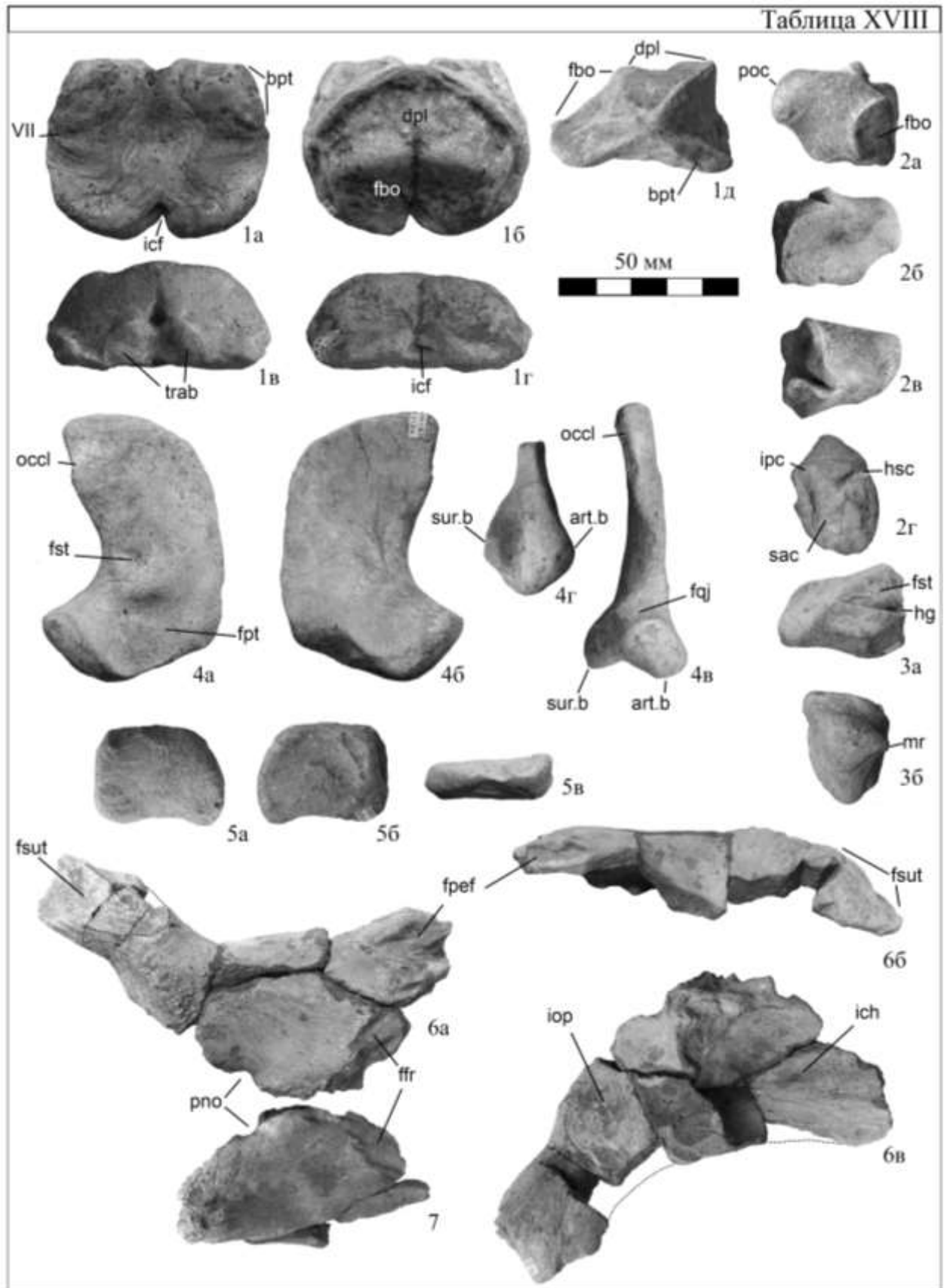


Таблица XIX

Arthropterygius volgensis (Kasansky, 1903), экз. КФУ 982/P-213 (голотип); кости посткраниального скелета; Самарская обл., Сызранский район, д. Новая Рачейка; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, коракоиды: 1а – левый коракоид дорсально, 1б – правый коракоид вентрально, 1в – сочлененные коракоиды спереди, 1г – правый коракоид латерально, 1д – правый коракоид медиально.

Фиг. 2, ключицы (фрагменты): 2а – правая спереди, 2б – левая спереди.

Фиг. 3, акромиальный отросток правой лопатки: 3а – дорсально, 3б – медиально.

Фиг. 4, межключица: 4а – дорсально, 4б – вентрально.

Фиг. 5, дистальная часть левой бедренной кости: 5а – вентрально, 5б – дорсально, 5в – спереди, 5г – со стороны дистального конца.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Prilepskaya, 2019, fig. 17).

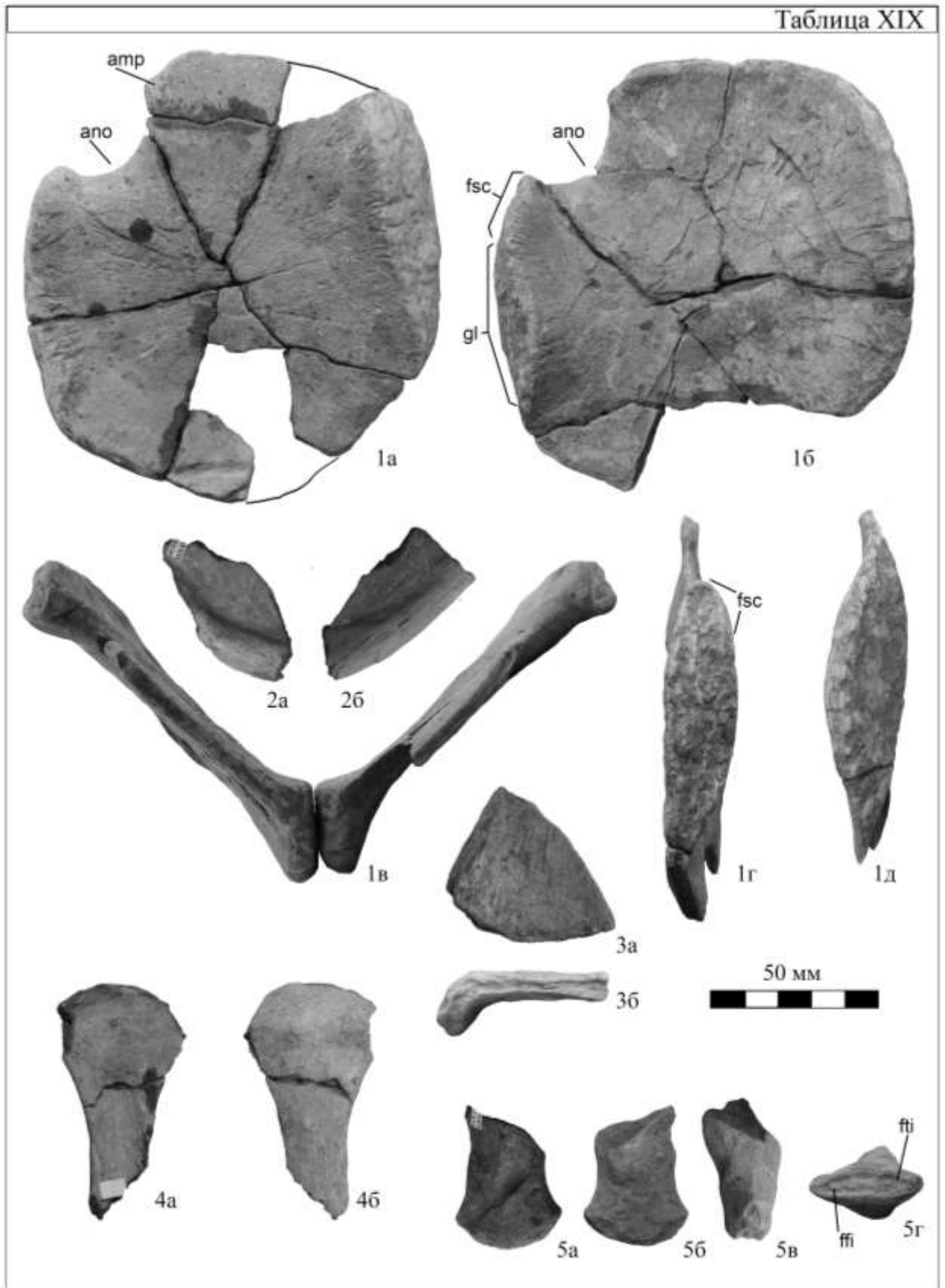


Таблица XX

Arthropterygius sp. nov. forma anglica, экз. OUMNH J 10354–6 (предлагаемый голотип); кости затылочной части и основания черепа; Англия, графство Оксфордшир, Шотовер; верхняя юра, кимериджский – волжский ярусы, свита кимериджских глин.

Фиг. 1, базисфеноид: 1а – вид с вентральной стороны, 1б – вид сверху, 1в – вид сбоку, 1г – вид спереди, 1д – вид сзади,.

Фиг. 2, основная затылочная кость (базиокципитале): 2а – латерально; 2б – сзади; 2в – спереди; 2г – дорсально; 2д – вентрально.

Фиг. 3, фрагмент правой стороны верхней затылочной кости (супраокципитале): 3а – спереди, 3б – латерально, 3в – вентрально, 3г – медиально.

Фиг. 4, стремечко (левое): 4а – сзади, 4б – спереди, 4в – латерально, 4г – медиально, 4д – дорсально, 4е – вентрально.

Фиг. 5, правая квадратная кость: 5а – антеролатерально, 5б – постеромедиально, 5в – постеролатерально, 5г – антеромедиально, 5д – вид снизу, со стороны сочленовного мышцелка.

Фиг. 6, левая квадратная кость: 6а – дорсально; 6б – вид снизу, со стороны сочленовного мышцелка.

Arthropterygius sp. indet. OUMNH J 12452 основная затылочная кость; Англия, графство Оксфордшир, Шотовер; верхняя юра, кимериджский – волжский ярусы, свита кимериджских глин.

Фиг. 7, основная затылочная кость (базиокципитале): 7а – сзади; 7б – спереди; 7в – латерально; 7г – дорсально; 7д – вентрально.

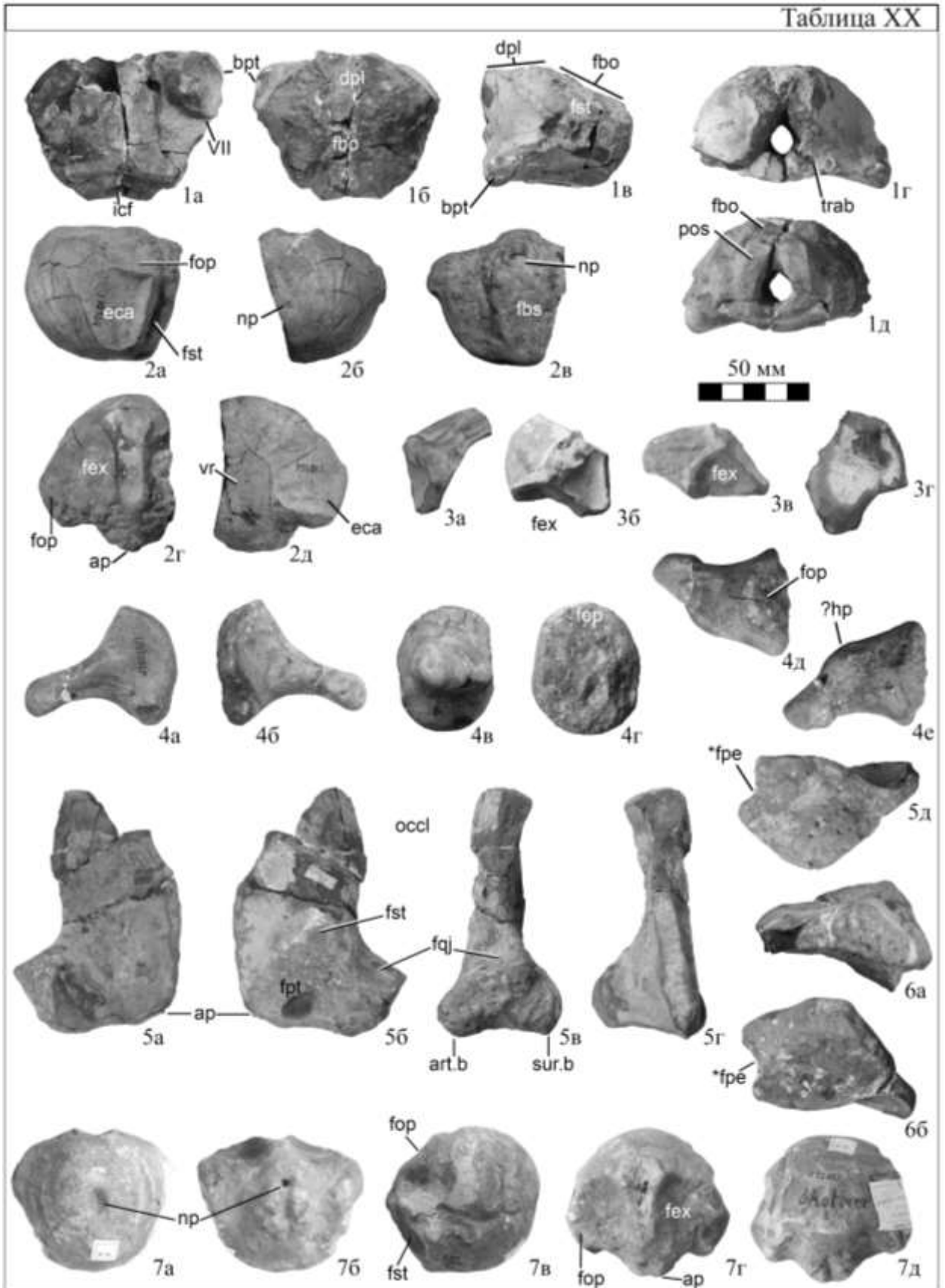


Таблица XXI

Arthropterygius sp. indet., плечевые кости и передние конечности из кимериджских глин Англии.

Фиг. 1, левая плечевая кость экз. OUMNH J 1587, Суиндон, графство Уилтшир.

Фиг. 2, левая плечевая кость экз. OUMNH J 68542, окрестности Оксфорда (Шотовер), графство Оксфордшир.

Фиг. 3, левая плечевая кость ювенильной особи OUMNH J 12047, окрестности Оксфорда (Буллингдон), графство Оксфордшир (возможно, происходит из слоев кораллиан, оксфордского возраста).

Фиг. 4, правая плечевая кость SAMSM J 29856-9, Или, графство Кембриджшир: 4а – вид сверху, 4б – спереди, 4в – дистальный конец, 4г – проксимальный конец.

Фиг. 5, локтевая кость, ульнарная и промежуточная кость в сочленении, экз. SAMSM J 29856-9, вид сверху; Или, графство Кембриджшир.

Фиг. 6, правая передняя конечность MJML K 292, вид снизу; Флит Бэкуотер, графство Уэймут; нижние кимериджские глины (кимериджский ярус).

Для всех фигур, кроме 4: а – вид сверху (дорсально), б – вид спереди, в – вид снизу (вентрально), г – вид сзади, д – вид со стороны проксимальной суставной поверхности, е – вид со стороны дистального конца.

Таблица XXI

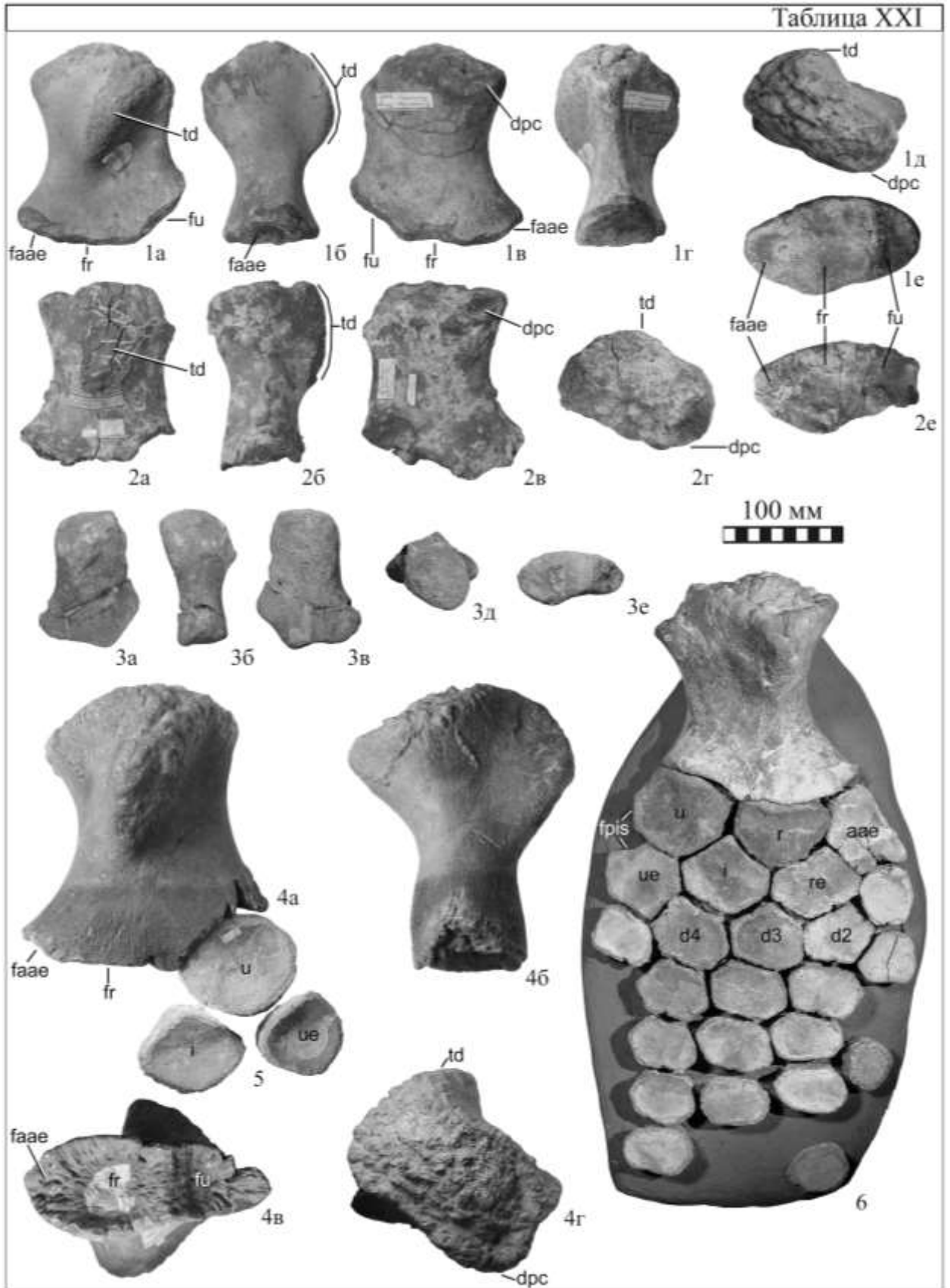


Таблица XXII

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. NHMUK PV 46497, голотип, практически полный скелет; Англия, графство Дорсет, бухта Киммеридж; верхняя юра, киммериджский ярус, зоны *Aulacostephanus* нижних киммериджских глин (Arkell, 1933).

Фотография (а) и интерпретация (б).

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. S1).

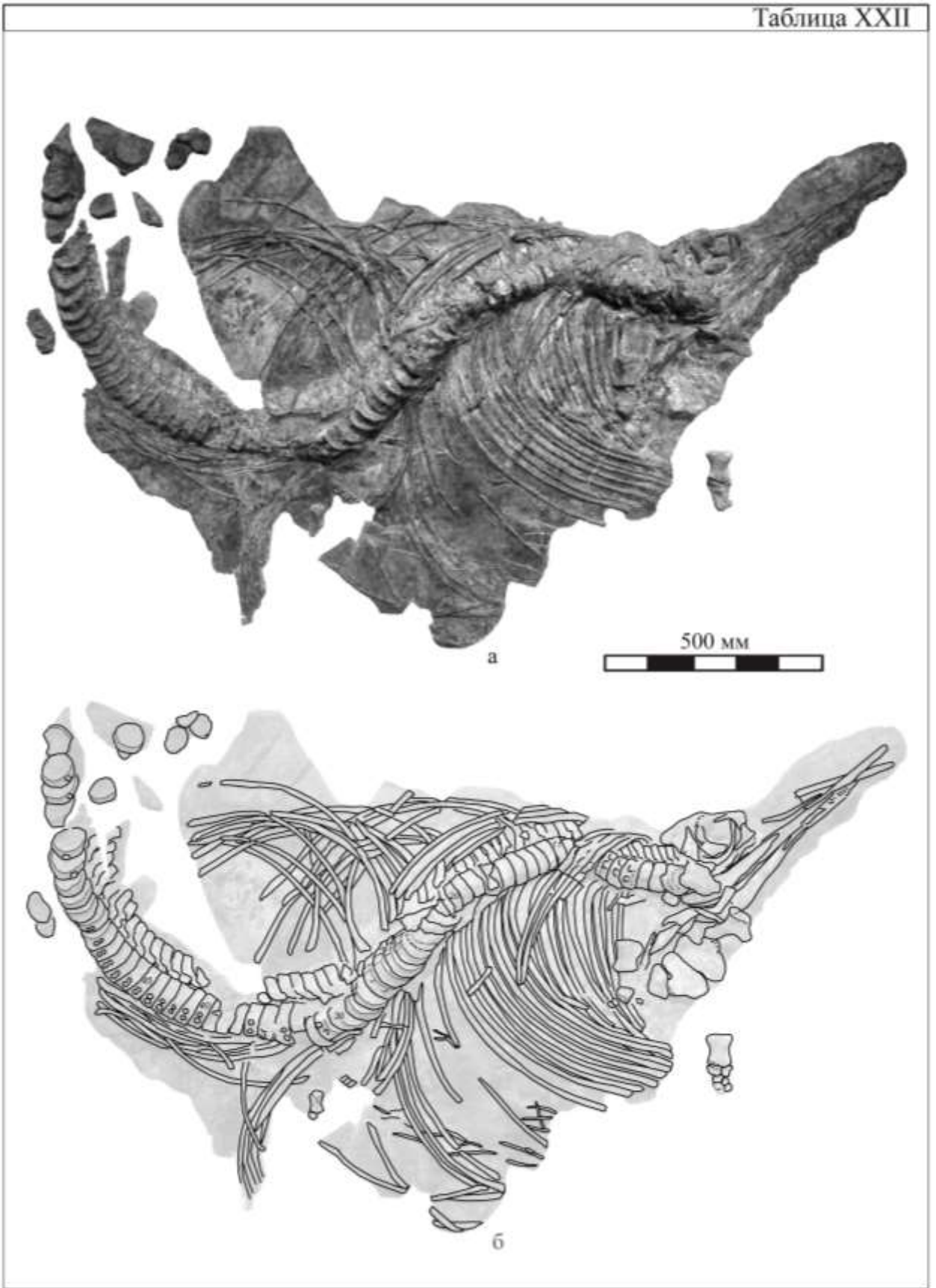


Таблица XXIII

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871); кости черепа и пояса передних конечностей; Англия, графство Дорсет; верхняя юра, верхнекимериджский – нижневолжский подъярусы, свита кимериджских глин.

Фиг. 1, экз. NHMUK PV 46497, голотип: 1а – фотография, 1б – интерпретация.

Фиг. 2, экз. MJML K 1776: 2а – фотография, 2б – интерпретация.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 3).

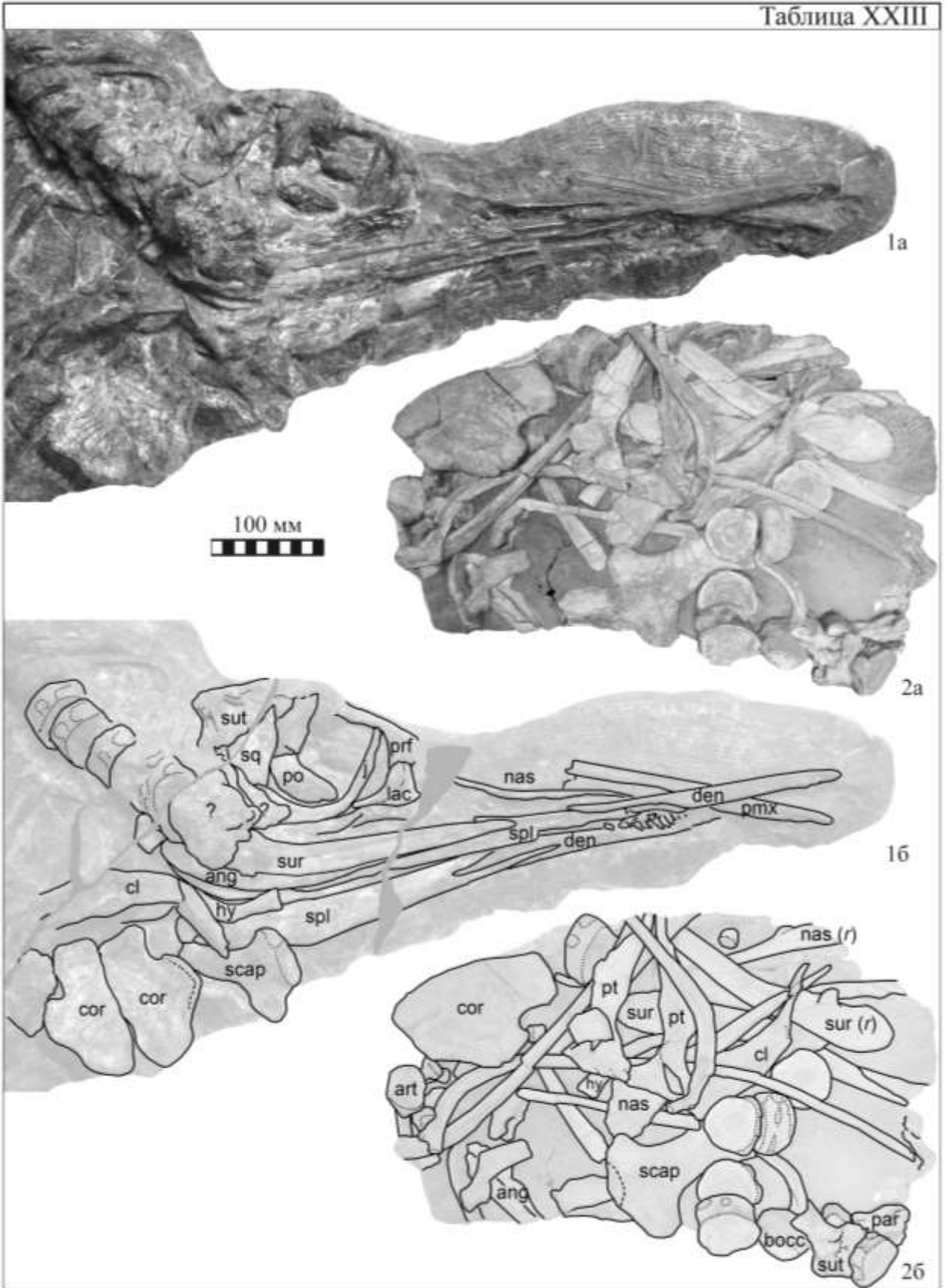


Таблица XXIV

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871); экз. MJML K 1776; некоторые элементы черепа и нижней челюсти; Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Pectinatites hudlestoni*.

Фиг. 1, сочленовная кость с латеральной стороны.

Фиг. 2, основная затылочная кость: 2а – вид сзади, 2б – вид сверху.

Фиг. 3, надвисочная кость (правая): 3а – сзади, 3б – сбоку.

Фиг. 4, крыловидные кости (птеригоиды) в сочленении, вид сверху.

Фиг. 5, правая надугловая кость медиально.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 4).

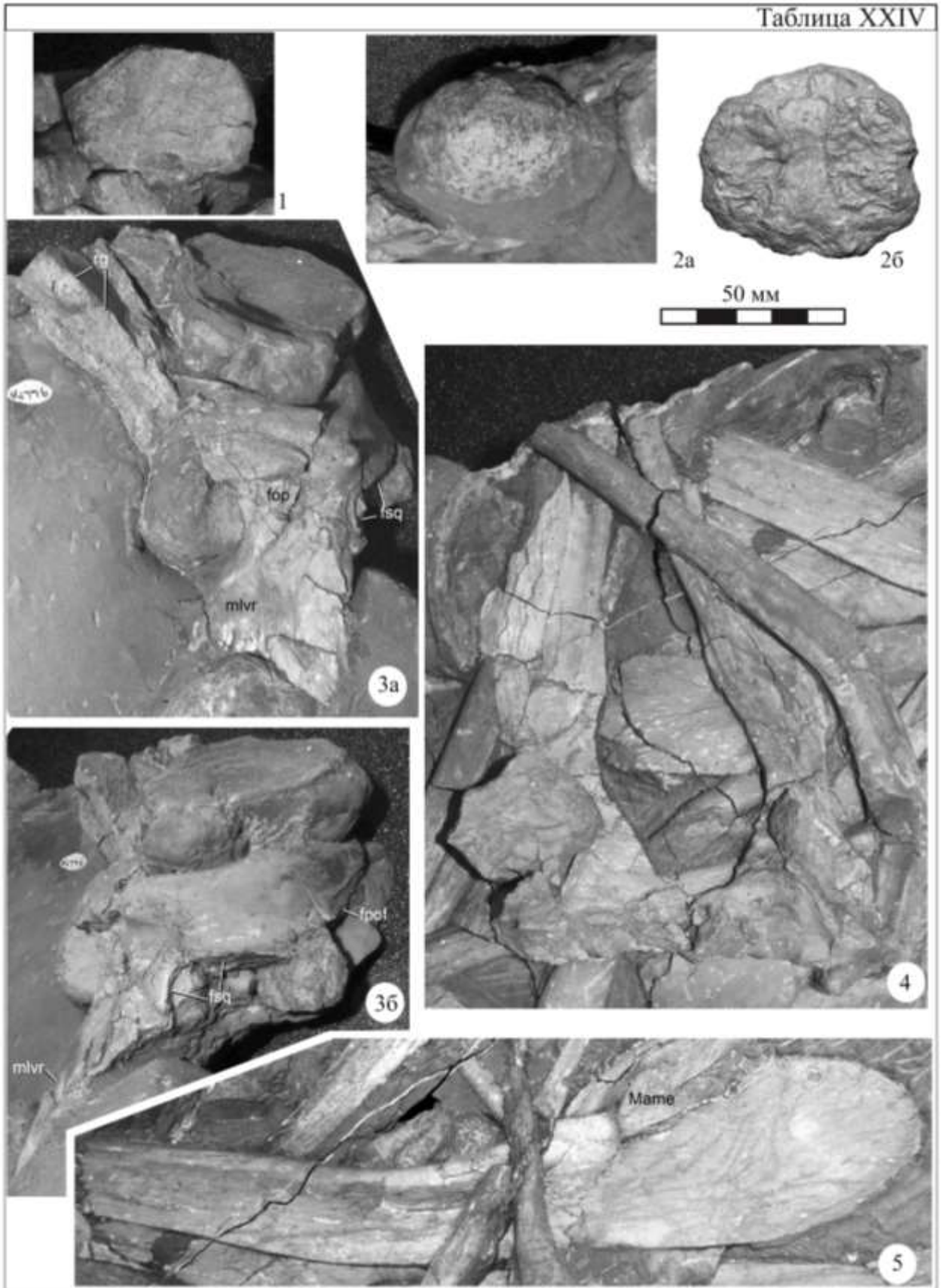


Таблица XXV

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871); экз. OUMNH J 10574/1-19; элементы черепа и нижней челюсти; Англия, графство Оксфордшир, окрестности Оксфорда, Шотовер; верхняя юра, кимериджский ярус, нижние кимериджские глины.

Фиг. 1, теменные кости: 1а – левая теменная кость, вид спереди; 1б – обе теменные кости сверху, 1в – снизу (вентрально), 1г – сбоку, 1д – сзади.

Фиг. 2, левая квадратная кость: 2а – постеролатерально, 2б – постеромедиально, 2в – антеролатерально, 2г – сочленовная поверхность челюстного мышцелка.

Фиг. 3, левая сочленовная кость: 3а – вид спереди, 3б – медиально, 3в – латерально.

Фиг. 4, носовые кости: 4а – вид сбоку (справа), 4б – сверху.

Фиг. 5, левая надугловая кость: 5а – медиально, 5б – сверху, 5в – латерально.

Фиг. 6, основная затылочная кость: 6а – вид сверху, 6б – снизу, 6в – сзади, 6г – сбоку.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 5).

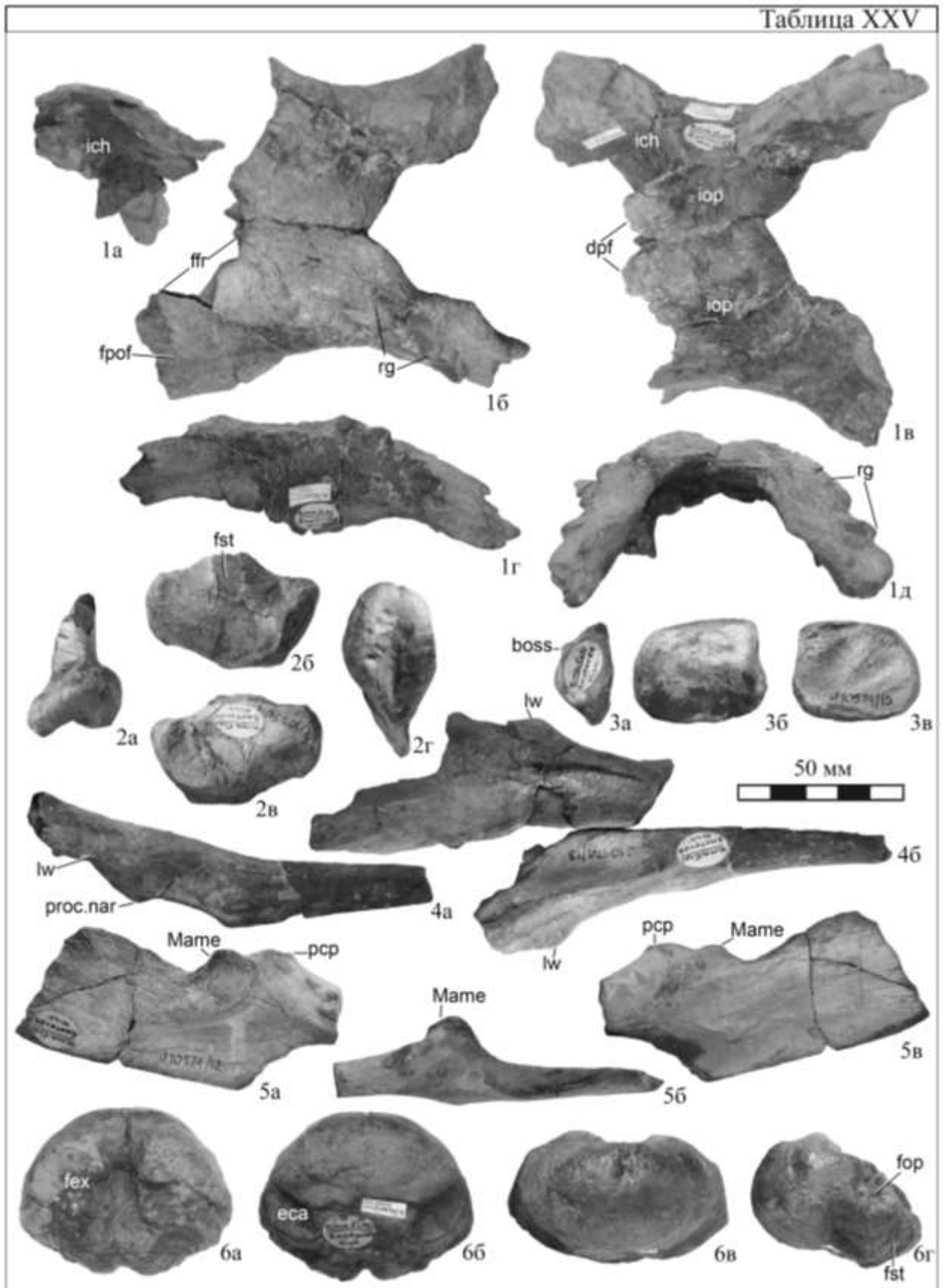


Таблица XXVI

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. NHMUK PV 46497, голотип; Англия, графство Дорсет, бухта Киммеридж; верхняя юра, киммериджский ярус, зоны *Aulacostephanus* spp. нижних киммериджских глин (Arkell, 1933).

Фиг. 1, кости пояса передних конечностей: 1а – фотография, 1б – интерпретация.

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. SAMSM J 29422; левая лопатка; Англия, графство Кембриджшир, окрестности Или; верхняя юра, верхняя часть нижних киммериджских глин, зоны *Aulacostephanus* spp.

Фиг. 2, левая лопатка: 2а – медиодорсально, 2б – вентролатерально, 2в – проксимальный конец, 2г – вид сзади.

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. OUMNH J 10360; правая лопатка; Англия, графство Оксфордшир, окрестности Оксфорда; верхняя юра, свита киммериджских глин.

Фиг. 3, правая лопатка: 3а – вентролатерально, 3б – сзади, 3в – проксимальный конец.

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. MJML K 2010; лопатки и ключицы; Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Virgatosphinctoides scitulus*.

Фиг. 4, правая лопатка вентролатерально.

Фиг. 5, левая лопатка вентролатерально.

Фиг. 6, ключицы в сочленении, вид сзади.

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871); экз. MJML K 1776; кости пояса передних конечностей; Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Pectinatites hudlestoni*.

Фиг. 7, правая лопатка: 7а – медиодорсально, 7б – сзади, 7в – вентролатерально, 7г – проксимальный конец.

Фиг. 8, правый коракоид, вид сверху.

Nannopterygius etchesi экз. MJML K 1174; кости пояса передних конечностей; Англия, графство Оксфордшир, Абингдон; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Virgatosphinctoides wheatleyensis*.

Фиг. 9, левый коракоид, вид сверху.

Фиг. 10, правая лопатка вентролатерально.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 7).

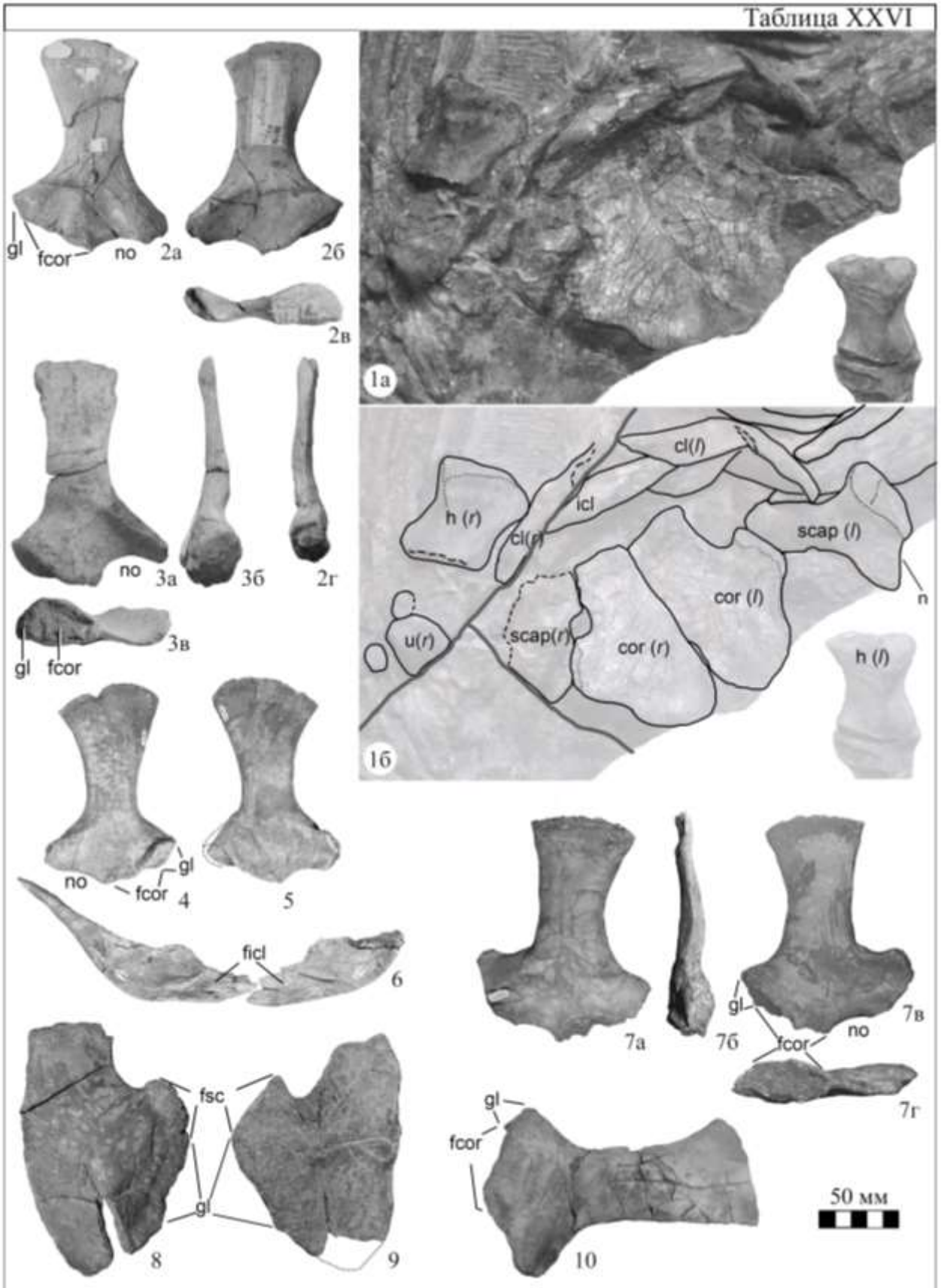


Таблица XXVII

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. NHMUK PV 46497, голотип; Англия, графство Дорсет, бухта Киммеридж; верхняя юра, киммериджский ярус, зоны *Aulacostephanus* нижних киммериджских глин (Arkell, 1933).

Фиг. 1, неполная левая передняя конечность: 1а – вид спереди (под углом), 1б – сверху, 1в – сзади (под углом).

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. MJML K 2010; Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Virgatosphinctoides scitulus*.

Фиг. 2, правая передняя конечность, вид сверху.

Nannopterygius enthekiodon, экз. СОИКМ вр.0330.1.08; Европейская Россия, Самарская область, Заводское обнажение; верхний киммеридж, зона *A. autissiodorensis*.

Фиг. 3, левая плечевая кость: 3а – вид сверху, 3б – сзади, 3в – снизу, 3г – дистальный конец, 3д – проксимальный конец.

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. OUMNH J 10346; неполная передняя конечность; Англия, графство Оксфордшир, окрестности Оксфорда (Шотовер); верхняя юра, свита киммериджских глин.

Фиг. 4, правая плечевая кость в сочленении с локтевой, лучевой и промежуточной костями: 4а – вид сверху, 4б – спереди, 4в – плечевая кость снизу, 4г – дистальный конец плечевой кости, 4д – проксимальный конец.

Фиг. 5, локтевая кость, вид сзади.

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871); экз. MJML K 1776; кости пояса передних конечностей; Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Pectinatites hudlestoni*.

Фиг. 6, правая передняя конечность, вид сверху.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 8).

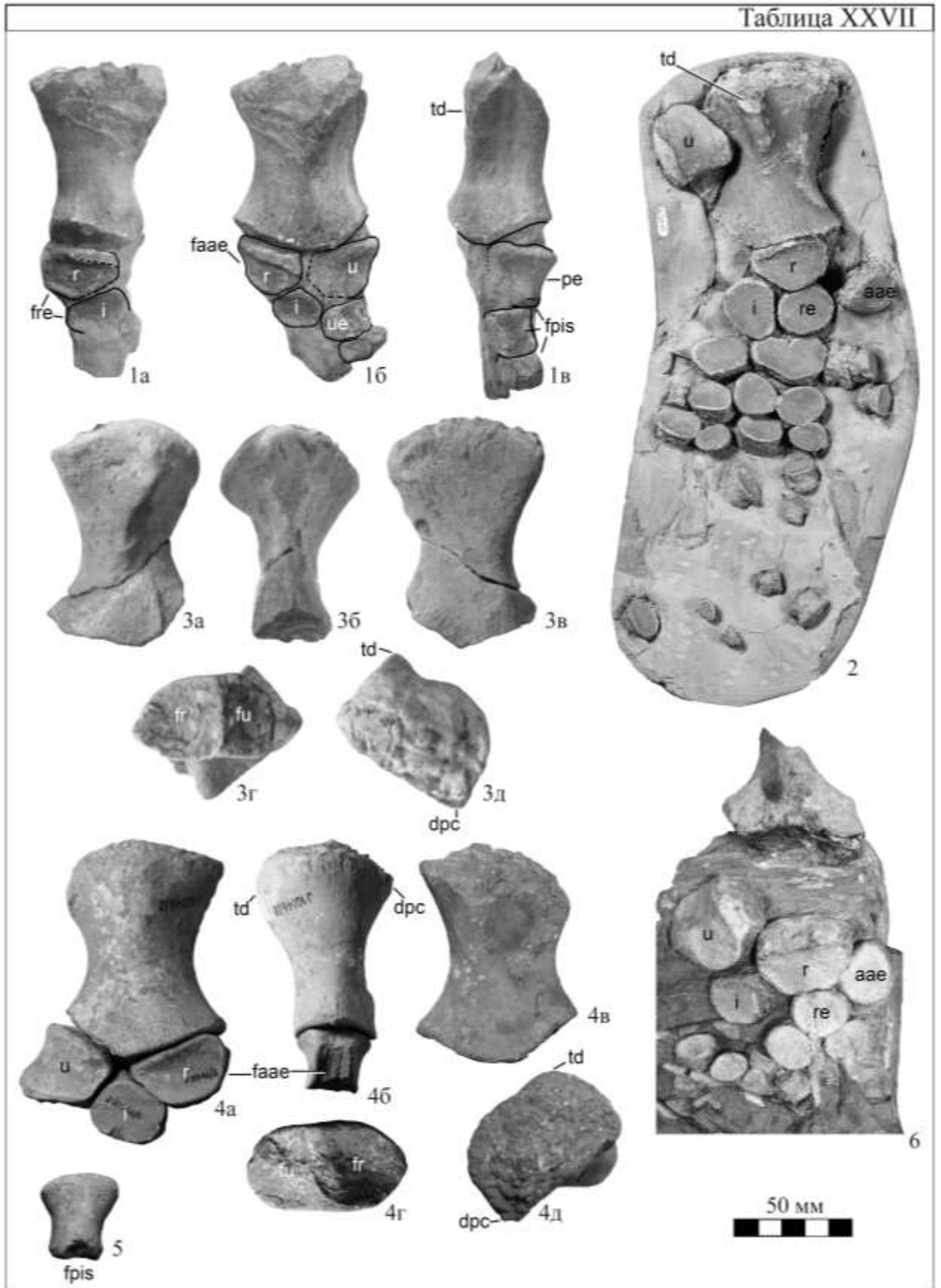


Таблица XXVIII

Nannopterygius enthekiodon (Hulke, 1871), экз. NHMUK PV 46497а, неполный задний ласт, а также бедренная и малая берцовая кости голотипа NHMUK PV 46497; Англия, графство Дорсет, бухта Киммеридж; верхняя юра, киммериджский ярус, зоны *Aulacostephanus* нижних киммериджских глин (Arkell, 1933).

Фиг. 1, неполный задний ласт экз. NHMUK PV 46497а: 1а – вид снизу (вентрально), 1б – сзади, 1в – сверху, 1г – спереди, 1д – проксимальная суставная поверхность, 1е – интерпретация (1а).

Фиг. 2, бедренная и малая берцовая кости голотипа NHMUK PV46497: 2а – постеродорсально, 2б – сверху (дорсально), 2в – антеродорсально.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. S2).

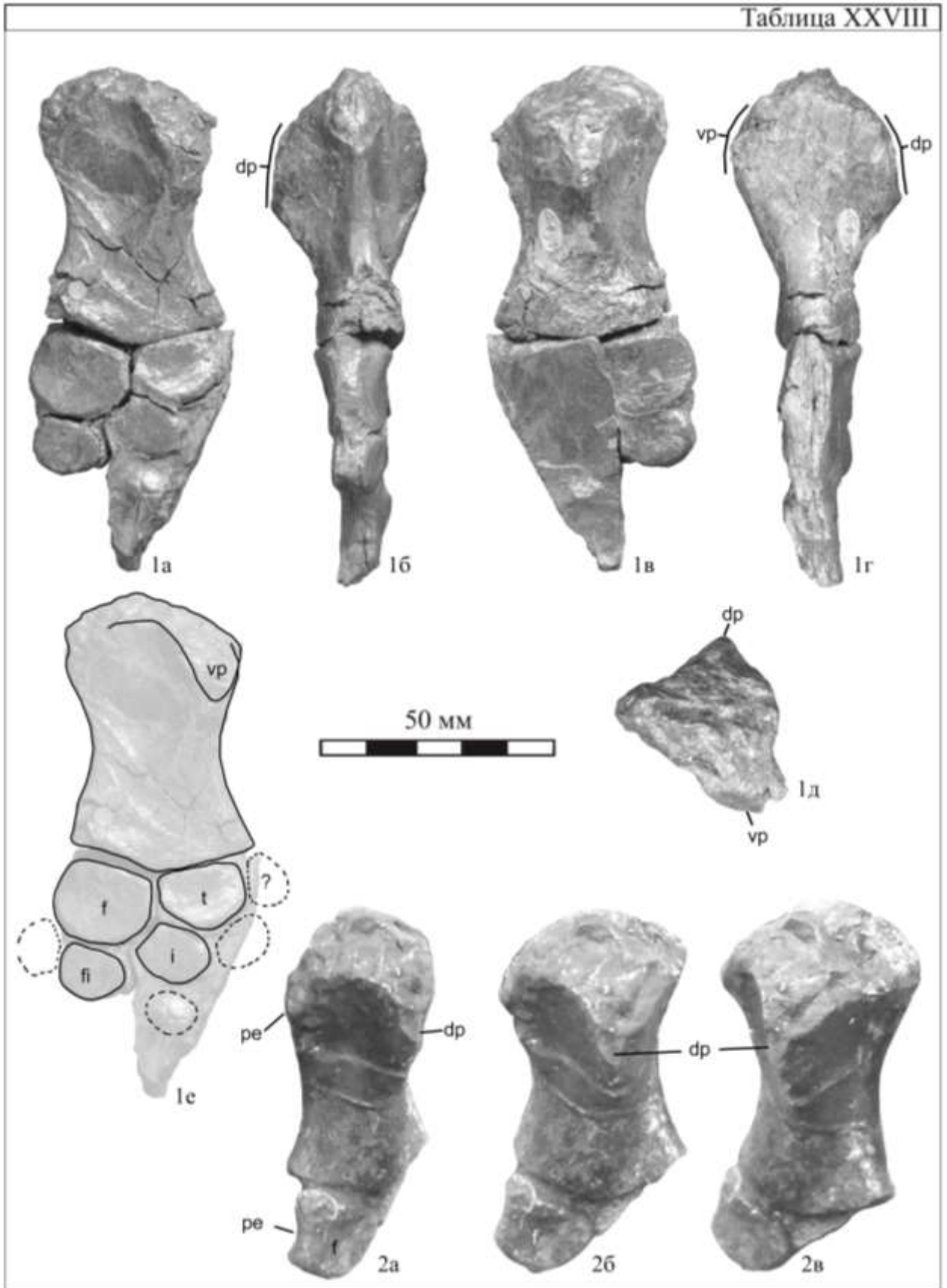


Таблица XXIX

Nannopterygius sp. indet., экз. NHMUK (без номера), часть ростра с зубами – предполагаемый «утраченный» экземпляр “*Enthekiodon*” Hulke, 1870; Англия, бухта Киммеридж; верхняя юра, свита киммериджских глин.

Фиг. 1, весь экземпляр.

Фиг. 2, 3, отдельные зубы из областей, выделенных прямоугольниками на фиг. 1, снятые с увеличением и под разными углами.

Nannopterygius sp. indet. основные затылочные кости из киммериджских глин окрестностей Оксфорда (Шотовер), графство Оксфордшир, Англия.

Фиг. 4, экз. OUMNH J 50333.

Фиг. 5, экз. OUMNH J 48757.

Фиг. 6, экз. OUMNH J 48756.

Для фиг. 4–6: а – вид сверху, б – снизу, в – сзади, г – сбоку.

Масштабные отрезки даны отдельно для фиг. 1, фиг 2, 3 и фиг 4–6.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, figы. 2, 9).

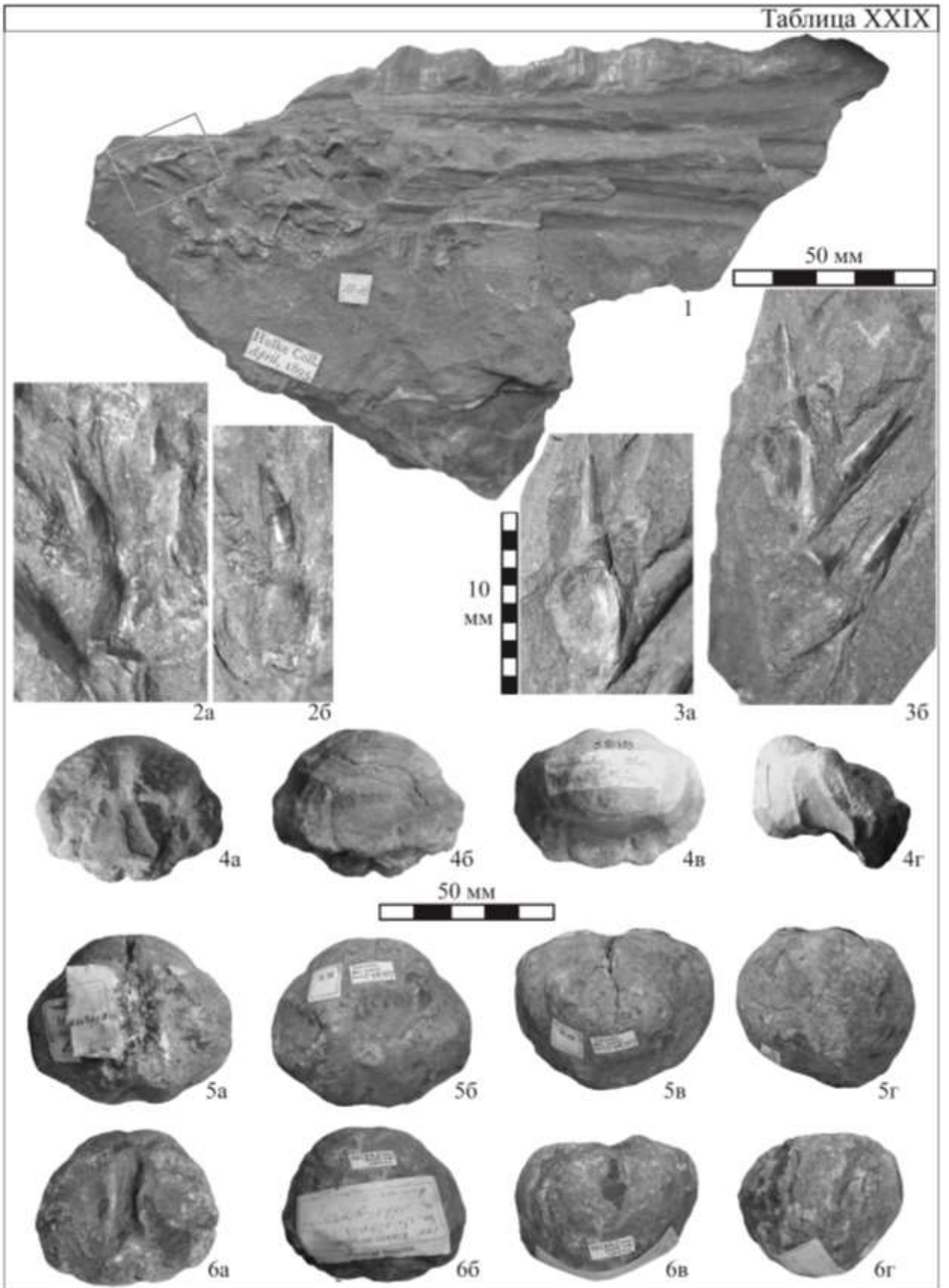


Таблица XXX

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997) экз.104а-23, голотип; передняя часть скелета в породе. Саратовская область, Краснопартизанский район, кирпичный карьер около пос. Горный; верхняя юра, средневожжский подъярус, зона *Virgatites virgatus*.

Фиг. 1, общий вид экземпляра.

Фиг. 2, крыша черепа: 2а – фото. 2б – интерпретация.

Фиг. 3, череп, с правой стороны: 3а – фото. 3б – интерпретация.

Фиг. 4, противоположная сторона блока с черепом: 4а – фото. 4б – интерпретация.

Фиг. 5, реконструкция черепа: 5а – вид сверху, 5б – сбоку. 5в – сзади.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, figs. 10, 11).

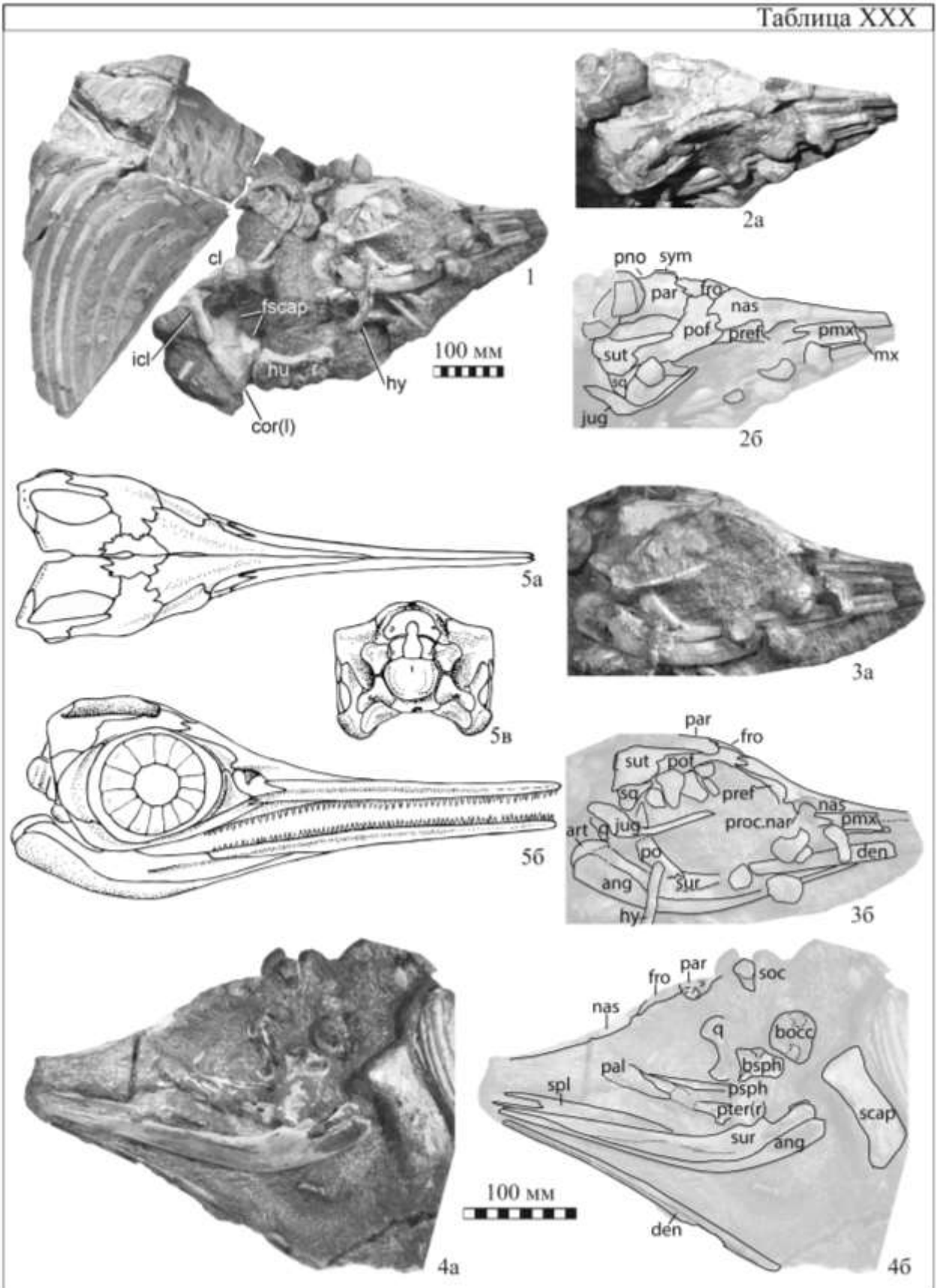


Таблица XXXI

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997) экз. УПМ ЕП-П-9(1000), кости крыши и затылочной части черепа и сочленовная кость нижней челюсти; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона *Virgatites virgatus*.

Фиг. 1, теменные кости: 1а – правая теменная кость, вид сбоку; 1б – сверху, 1в – обе теменные кости снизу (вентрально).

Фиг. 2, основная затылочная кость: 2а – вид снизу, 2б – сверху, 2в – сзади, 2г – сбоку. 2д – спереди.

Фиг. 3, правое стремечко: 3а – вид сзади, 3б – спереди, 3в – латерально, 3г – снизу, 3д – сверху, 3е – медиально.

Фиг. 4, верхняя затылочная кость: 4а – вид сбоку, 4б – постеродорсально, 4в – снизу.

Фиг. 5, левая заднеушная кость: 5а – сзади, 5б – спереди, 5в – медиальная поверхность с отпечатками каналов внутреннего уха, 5г – латерально, 5д – снизу.

Фиг. 6, левая квадратная кость: 6а – постеромедиально, 6б – постеролатерально, 6в – антеролатерально, 6г – дорсально, 6д – сочленовная поверхность челюстного мышцелка.

Фиг. 7, правая сочленовная кость: 7а – медиально, 7б – латерально, 7в – спереди, 7г – снизу, 7д – сверху.

Фиг. 8, правая сочленовная кость медиально.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, figs. 12, 13).

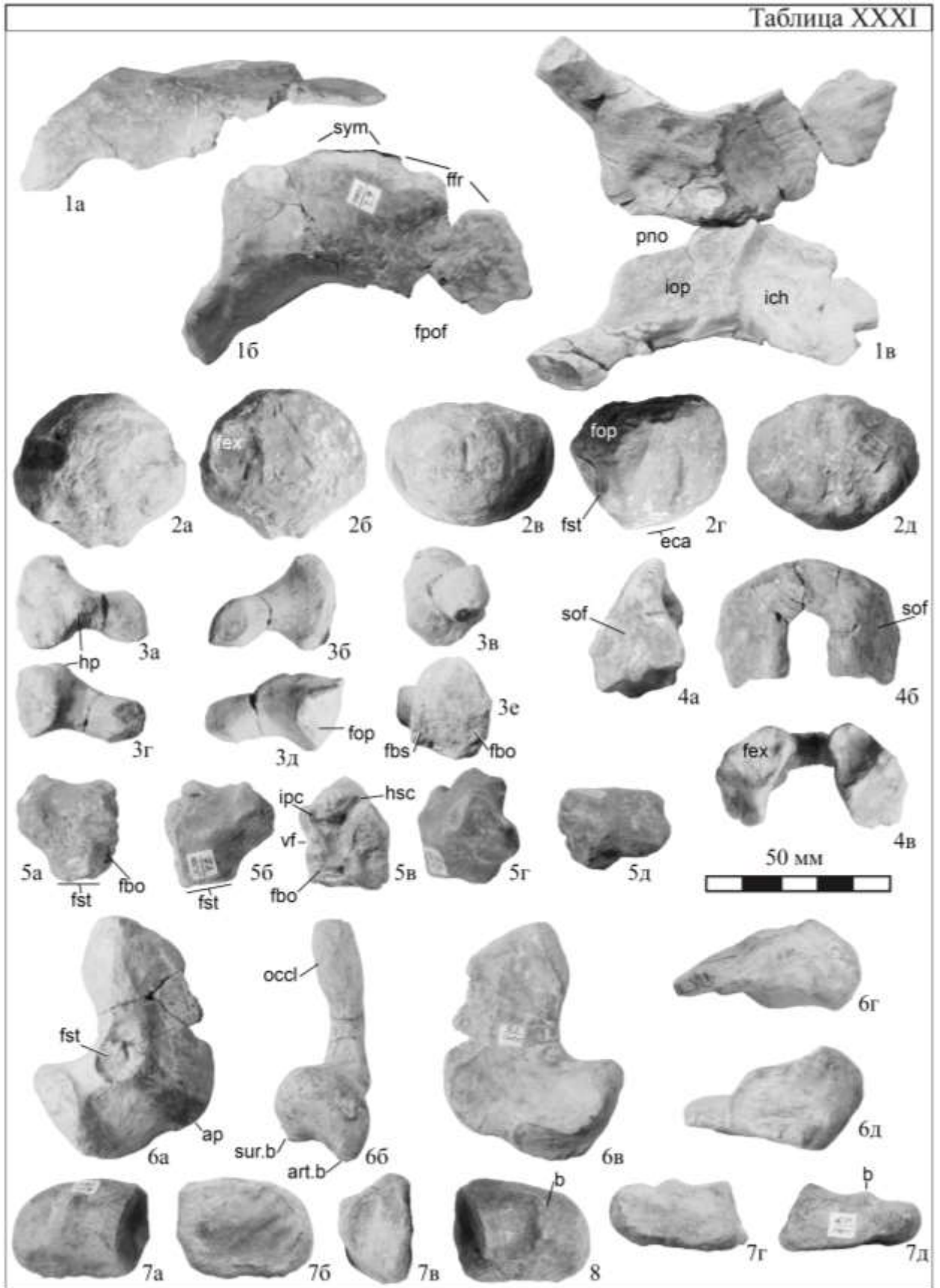


Таблица XXXII

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997) экз. УПМ ЕП-II-9(1000), кости поясов передних и задних конечностей, элементы передних конечностей; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Virgatites virgatus*.

Фиг. 1, правая лопатка: 1а – вентролатерально, 1б – сзади, 1в – дорсомедиально, 1г, д – со стороны проксимального конца.

Фиг. 2, коракоиды: 2а – в сочленении, вид снизу (вентрально), 2б – правый, латерально, 2в – медиально, 2г – спереди.

Фиг. 6, межключица: 6а – вид сбоку, 6б – снизу, 6в – спереди, 6г – сверху.

Фиг. 7, неполная правая передняя конечность, вид сверху.

Фиг. 8, левая плечевая кость: 8а – вид спереди, 8б – сзади, 8в – снизу, 8г – проксимальный конец, 8д – дистальный конец.

Фиг. 12, ишиопубис: 12а – вид снизу, 12б – спереди, 12 в – медиальный конец.

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997) экз. УПМ ЕП-II-16(1202), кости пояса передних конечностей и передняя конечность; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 3, левый коракоид в сочленении с проксимальной частью лопатки, вид сверху.

Фиг. 9, правая плечевая кость: 9а – проксимальный конец, 9б – в сочленении с лучевой и промежуточной костями, вид сверху.

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997) экз. УПМ ЕП-II-8(1076), (голотип *Yasykovia kabanovi* Efimov, 1999), кости пояса передних конечностей и передняя конечность; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 4, правый коракоид: 4а – вид спереди, 4б – сверху, 4в – латерально, 4г – медиально.

Фиг. 5, левая лопатка: 5а – вентролатерально, 5б – проксимальный конец.

Фиг. 11, неполная левая передняя конечность: 11а – проксимальный конец плечевой кости, 11б – вид снизу, 11в – сзади.

Nannopterygius saveljeviensis (Arkhangelsky, 1997) экз. УПМ ЕП-II-17(864), передняя конечность, фрагмент ишиопубиса и бедренной кости; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 10, неполная правая передняя конечность: 10а – сверху, 10б – дистальный конец плечевой кости.

Фиг. 13, проксимальный конец ишиопубиса: 13а – проксимально, 13б – сверху.

Фиг. 14, проксимальный конец левой бедренной кости: 14а – проксимально. 14б – сечение диафиза, 14 в – снизу.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, figs. 15, 16).

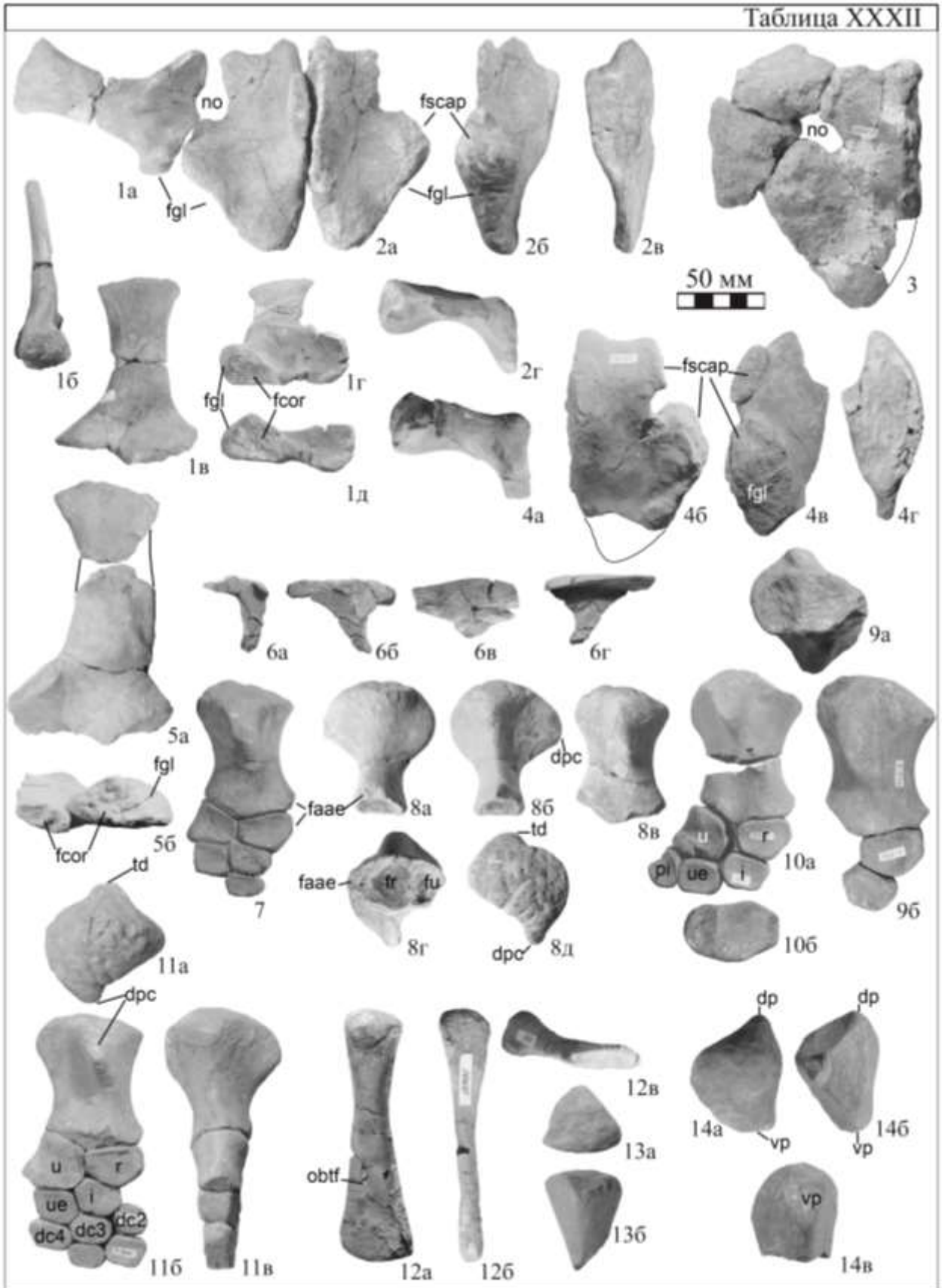


Таблица XXXIII

Nannopterygius yasykovi (Efimov, 1999), экз. УПМ-ЕП-П-7 (1235), голотип, передняя часть скелета в матриксе; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у «Детского санатория»; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона *Epirvirgatites nikitini*.

Фиг. 1, весь экземпляр: 1а – фото, 1б – интерпретация.

Фиг. 2, череп: 2а – фото, 2б – интерпретация.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zvetkov, Jacobs, 2021, fig. 17).

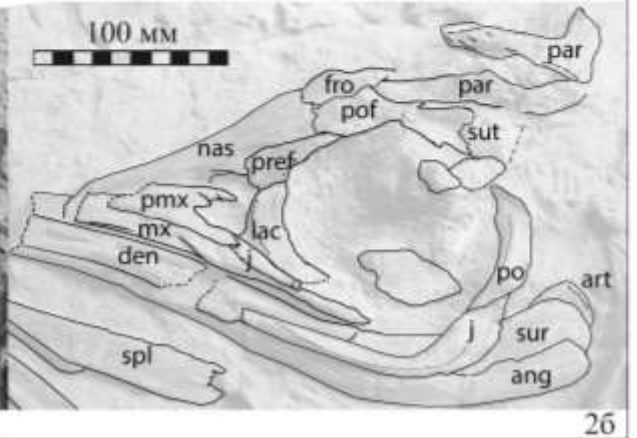
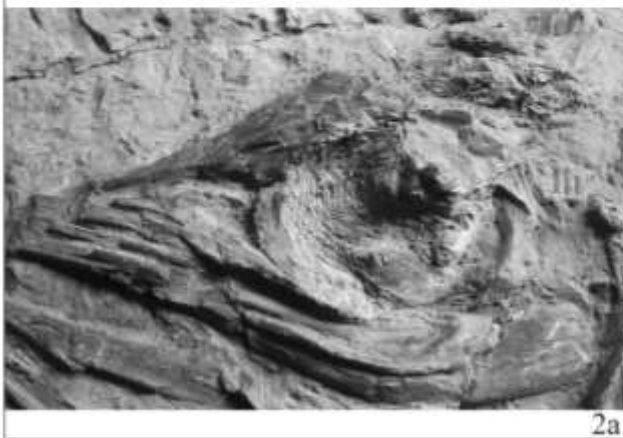
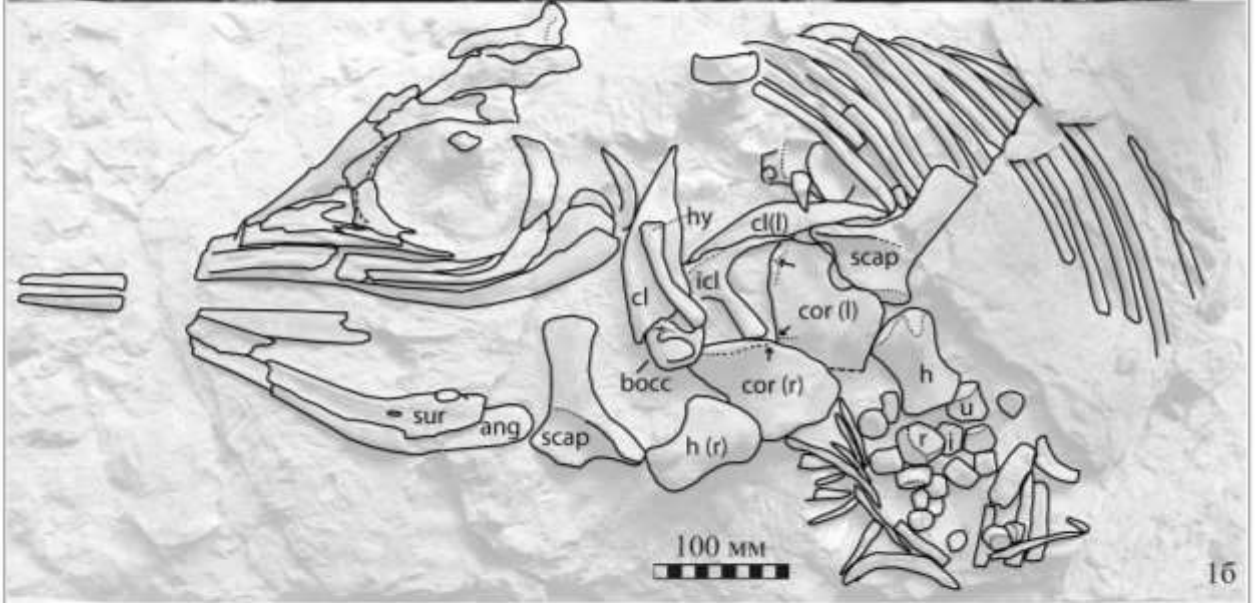


Таблица XXXIV

Nannopterygius yasykovi (Efimov, 1999), экз. УПМ-ЕП- II-11(3-М), голотип *Yasykovia sumini* Efimov, 1999, кости черепа и нижней челюсти; Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово; верхняя юра, верхневолжский подъярус, зона *Kachpurites fulgens*.

Фиг. 1, теменные кости: 1а – левая теменная кость, вид сверху; 1б – спереди. 1в – обе теменные кости сзади, 1в – левая снизу, 1г – медиально, 1д – латерально (сбоку).

Фиг. 2, предлобная кость (правая): 2а – вид сверху, 2б – снизу, 2в – сбоку.

Фиг. 3, задняя часть левой надугловой кости: 3а – медиально, 3б – латерально, 3в – сверху.

Фиг. 4, задняя часть левой угловой кости: 4а – вид сбоку, 4б – сверху.

Фиг. 5, задний фрагмент правой крыловидной кости: 5а – вид сзади, 5б – снизу. 5в – сверху.

Фиг. 6, правая сочленовная кость: 6а – вид сверху, 6б – спереди, 6в – медиально, 6г – латерально.

Фиг. 7, левая сочленовная кость: 7а – латерально, 7б – медиально.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 18).

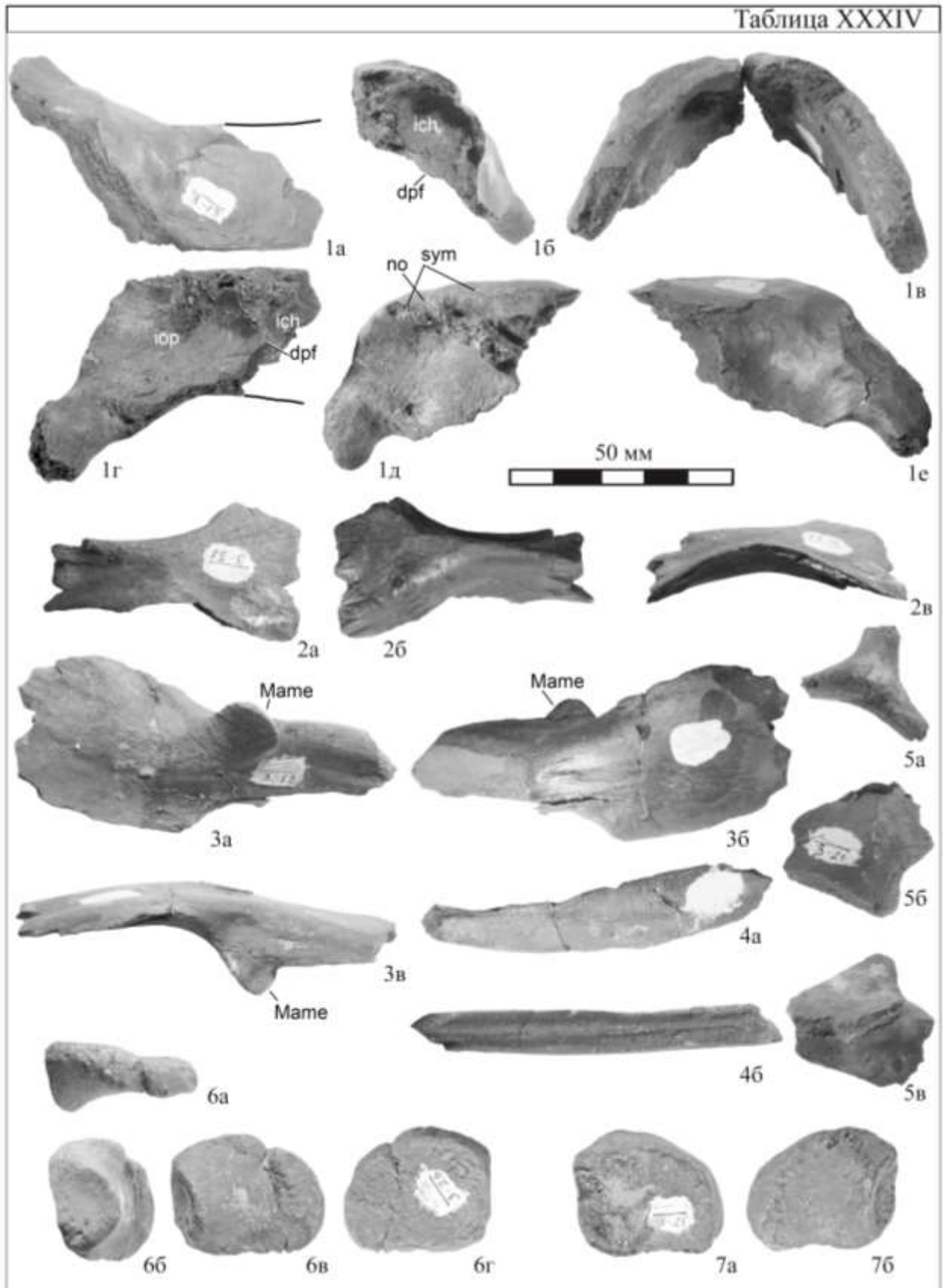


Таблица XXXV

Nannopterygius yasykovi (Efimov, 1999), экз. УПМ-ЕП- II-11(3-М), голотип *Yasykovia sumini* Efimov, 1999, кости черепа; Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово; верхняя юра, верхневолжский подъярус, зона *Kachpurites fulgens*.

Фиг. 1, парабазисфеноид: 1а – вид снизу; 1б – ссверху, 1в – сбоку, 1в – спереди, 1г – сзади.

Фиг. 2, основная затылочная кость: 2а – вид сверху (в сочленении с парабазисфеноидом), 2б – сзади, 2в – снизу, 2г – сбоку. 2д – спереди.

Фиг. 3, левая заднеушная кость: 3а – сзади, 3б – спереди, 3в – вентрально, 3г –латерально, 3д – медиальная поверхность с отпечатками каналов внутреннего уха.

Фиг. 4, фрагмент верхней затылочной кости с отпечатками каналов внутреннего уха.

Фиг. 5, правая квадратная кость (неполная): 5а – постеромедиально, 5б – антеролатерально, 5в – постеролатерально, 5г – сочленовная поверхность челюстного мышцелка.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 19).

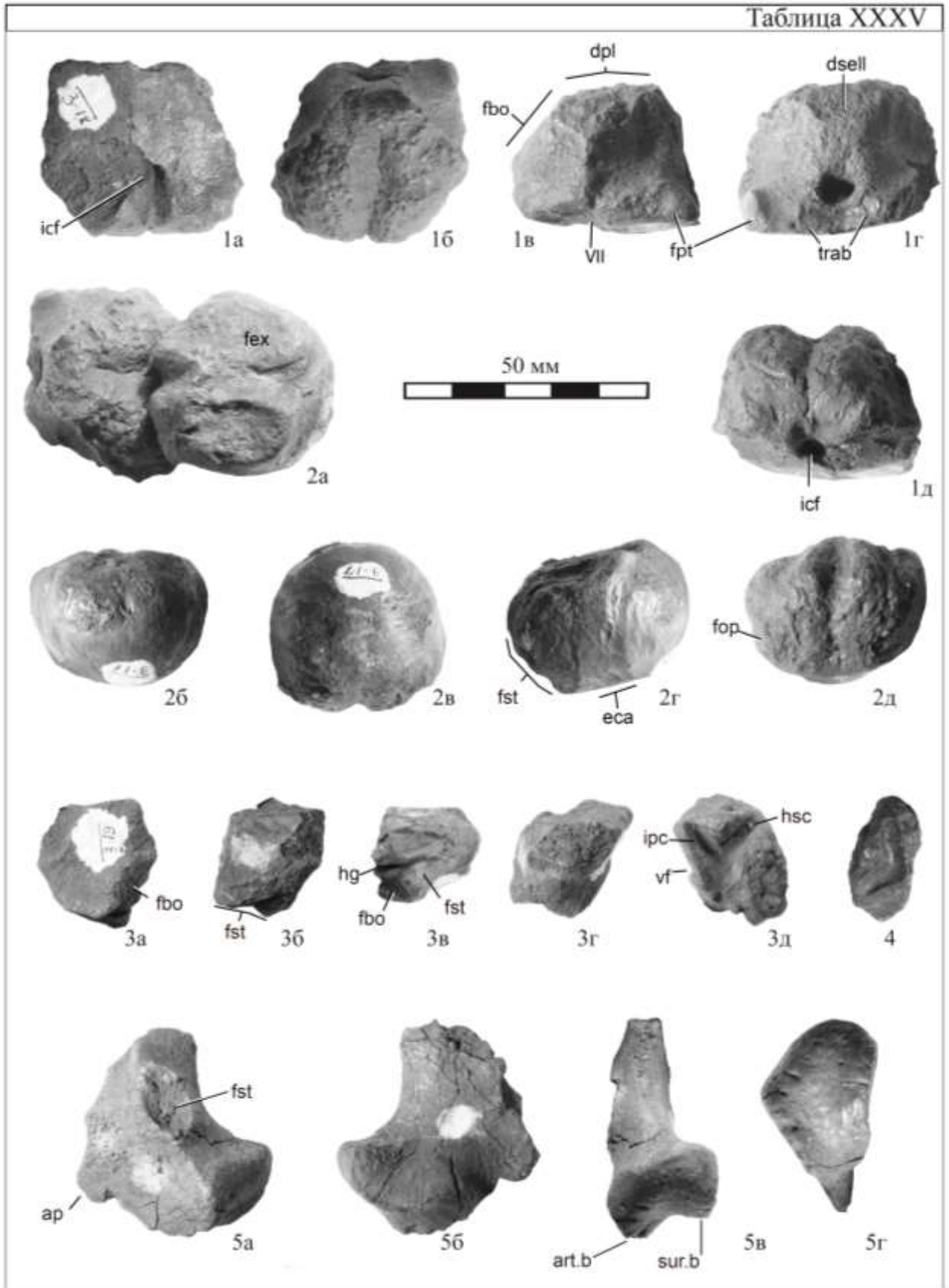


Таблица XXXVI

Nannopterygius yasykovi (Efimov, 1999), экз. УПМ-ЕП-II-7 (1235), голотип; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у «Детского санатория»; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Eprivirgatites nikitini*.

Фиг. 1, правая лопатка вентролатерально (снизу-сбоку).

Nannopterygius yasykovi (Efimov, 1999), экз. УПМ-ЕП- II-11(3-М), (голотип *Yasykovia sumini* Efimov, 1999), кости пояса передних конечностей и плечевая кость; Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово; верхняя юра, верхневожский подъярус, зона *Kachpurites fulgens*.

Фиг. 2, лопатка: 2а – дорсомедиально, 2б – вентролатерально, 2в – сзади, 2г – проксимальная поверхность.

Фиг. 3, межключица: 3а – вид спереди, 3а – вентрально.

Фиг. 4, коракоиды: 4а – медиальная сочленовная поверхность правого коракоида, 4б – коракоиды в сочленении, вид снизу, 4в – вид спереди.

Фиг. 5, левая ключица: 5а – вид сзади, 5б – спереди.

Фиг. 6, правая ключица: 6а – вид сзади, 6б – спереди.

Фиг. 7, плечевая кость (левая): 7а – вид сверху, 7б – спереди, 7в – снизу. 7г – сзади, 7д – проксимальный конец, 7е – дистальный конец.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 21).

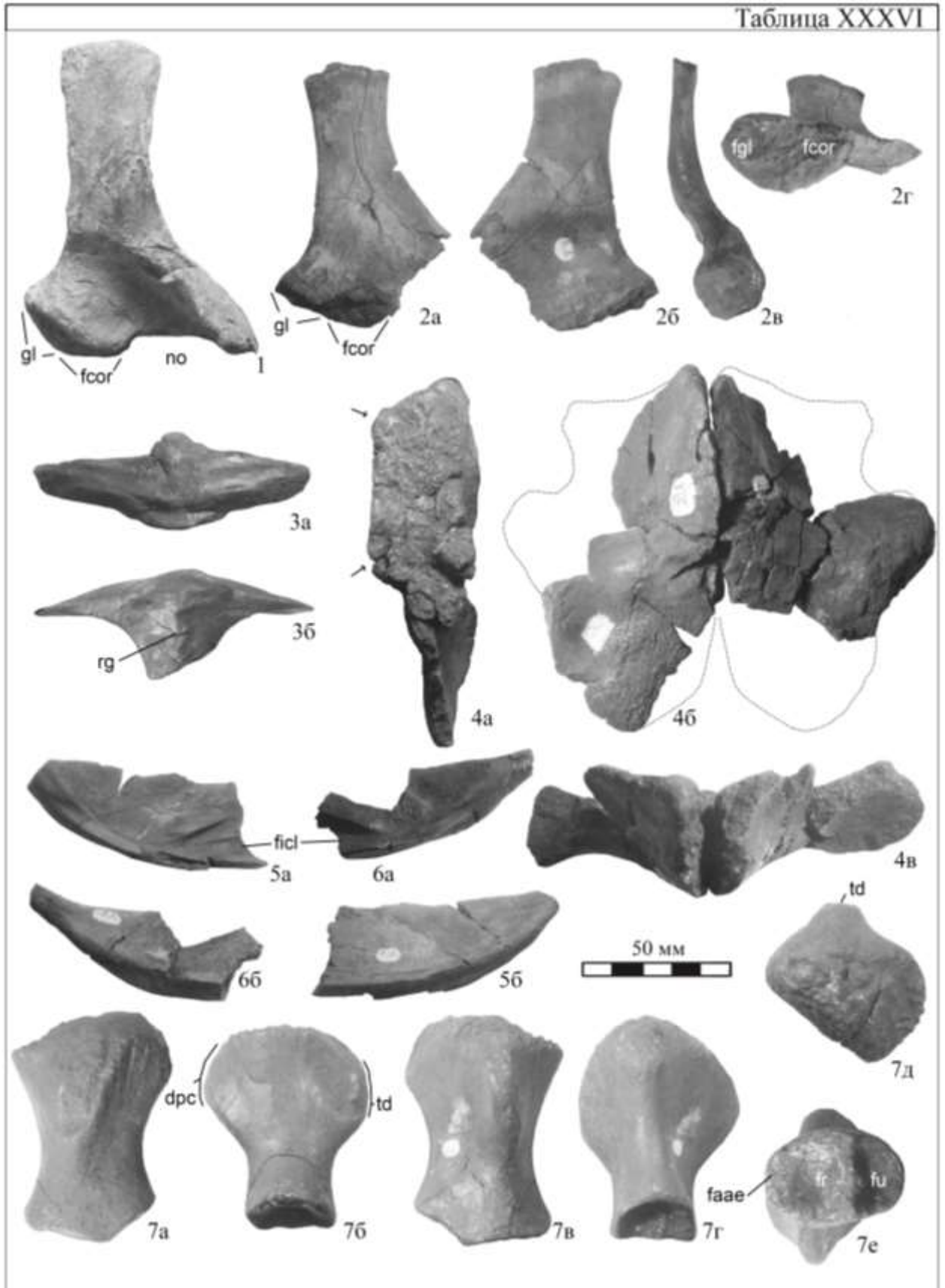


Таблица XXXVII

Nannopterygius sp. indet., экз. УПМ ЕП-II-12(4-М) (голотип *Yasykovia mittai* Efimov, 1999); коракоиды и правая лопатка; Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово; верхняя юра, верхневолжский подъярус, зона *Kachpurites fuigens*.

Фиг. 1, коракоиды в сочленении друг с другом и с лопаткой, вид сверху.

Фиг. 2, правая лопатка: 2а – вентролатерально, 2б – спереди, 2в – проксимальный конец.

Фиг. 3, коракоиды: 3а – левый коракоид спереди, 3б – правый коракоид снизу, 3в – левый коракоид латерально, 3г – медиально.

Nannopterygius sp. indet., экз. ПИН 426/55-59 (голотип *Paraophthalmosaurus saratoviensis* Arkhangel'sky, 1998); пояса передних конечностей, передние конечности и бедренные кости; Саратовская область, Краснопартизанский район, поселок Горный, Савельевский сланцевый рудник; верхняя юра, средневолжский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 4, фрагменты лопатки и коракоида правой стороны в сочленении, вид снизу.

Фиг. 5, медиальный фрагмент левого коракоида: 5а – снизу, 5б – медиально.

Фиг. 6, латеральная часть правого коракоида, вид сбоку.

Фиг. 7, проксимальная часть правой лопатки: 7а – проксимальная поверхность, 7б сечение в области диафиза, 7в – дорсомедиально, 7г – сзади.

Фиг. 8, правая плечевая кость: 8а – вид сверху, 8б – снизу, 8в – сзади, 8г – спереди, 8д – дистальный конец, 8е – проксимальный конец.

Фиг. 9, элементы эпиподия и мезоподия в сочленении.

Фиг. 10, правая бедренная кость: 10а – проксимальный конец, 10б – дистальный конец, 10в – вид снизу, 10г – спереди, 10д – сверху, 10е – сзади.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, figs. S3, S4).



Таблица XXXVIII

Nannopterygius borealis Zverkov et Jacobs, 2021 экз. РМО 222.658, фрагмент правой носовой кости, дистальный конец лопатки, коракоиды, неполная левая передняя конечность и фрагмент правой плечевой кости; архипелаг Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра – низы мела, верхневолжский подъярус, свита агардфьеллет, верхняя часть пачки слотсмая.

Фиг. 1, фрагмент правой носовой кости, вид сверху.

Фиг. 2, дистальный конец лопатки: 2а – медиально/латерально, 2б – спереди/сзади.

Фиг. 3, коракоиды: 3а – левый и правый коракоиды в сочленении вид сверху, 3б – латеральная суставная поверхность, 3в – медиальная суставная поверхность.

Фиг. 4, неполная левая передняя конечность: 4а – вид сверху, 4б – плечевая кость сзади, 4в – снизу, 4г – проксимальный конец плечевой кости, 4д – дистальный конец плечевой кости.

Фиг. 5, проксимальный конец правой плечевой кости.

Nannopterygius borealis Zverkov et Jacobs, 2021 экз. ЦНИГР 45–46/13328, правая плечевая кость; архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; нижний мел, берриасский ярус, зона *Heteroceras kochi*, верхняя часть хёферовской свиты.

Фиг. 6, правая плечевая кость: 6а – вид сверху, 6б – сзади, 6в – снизу, 6г – проксимальный конец, 6д – дистальный конец.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Jacobs, 2021, fig. 22).

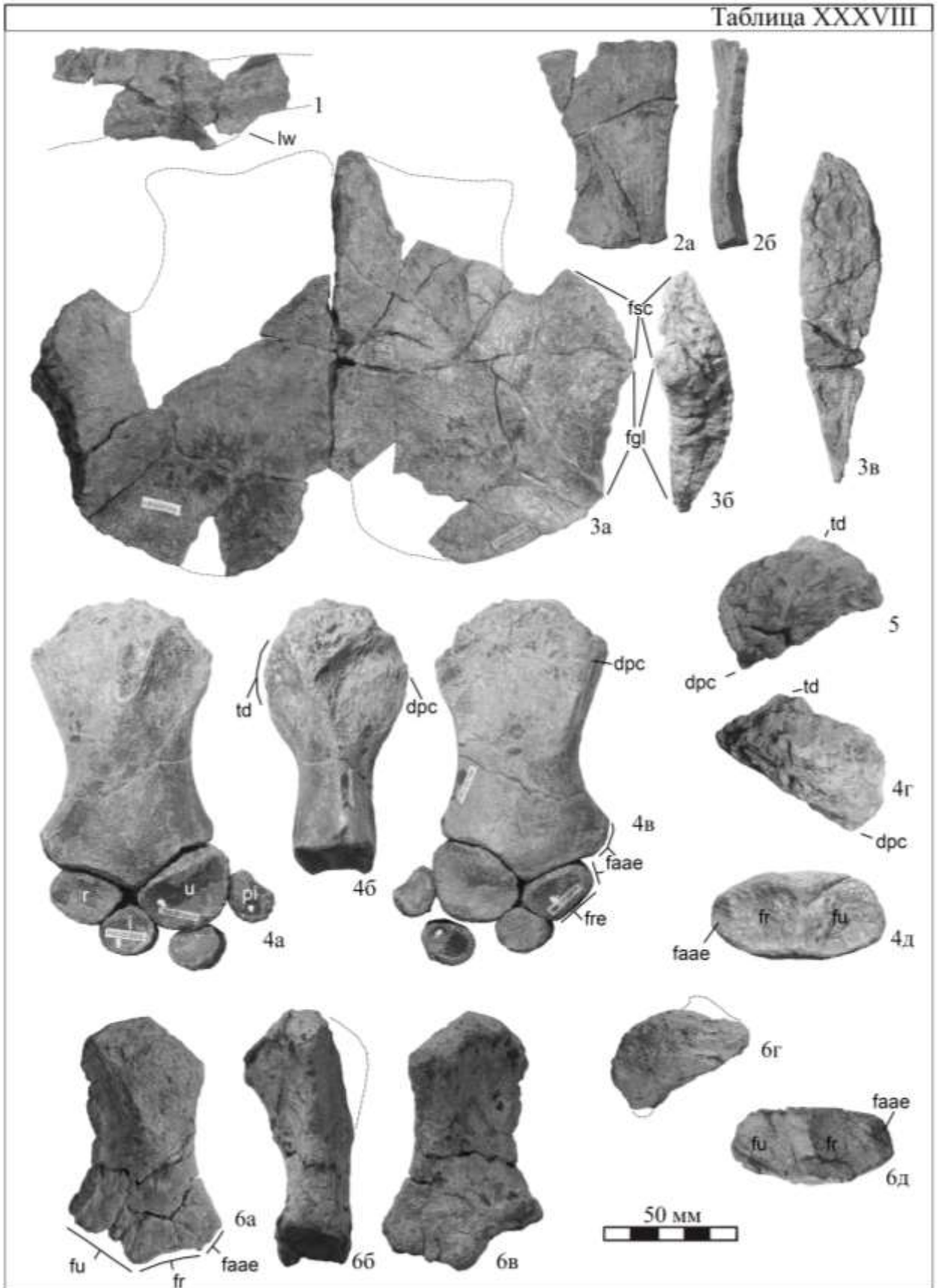


Таблица XXXIX

Brachypterygius extremus (Boulenger, 1904) экз. NHMUK PV R3177, голотип, правая передняя конечность в матриксе; Англия, графство Дорсет, окрестности Уэймута; верхняя юра, кимериджский ярус, нижняя часть нижних кимериджских глин.

Фиг. 1, правая передняя конечность: 1а – вид сверху на всю конечность, 1б – плечевая кость антеродорсально, 1в – постеродорсально, 1г – сзади.

Brachypterygius sp. indet. экз. CAMSM J29864, правая передняя конечность; Англия, графство Кембриджшир, окрестности Или; верхняя юра, верхняя часть нижних кимериджских глин, зоны *Aulacostephanus* spp.

Фиг. 2, правая передняя конечность: 2а – вид снизу на плечевую кость в сочленении с элементами эпиподия и мезоподия; 2б – вид сверху на всю конечность, 2в – плечевая кость сзади, 2г – спереди, 2д – проксимальный конец.

cf. *Brachypterygius* экз. CAMSM 29803, левая плечевая кость; Англия, графство Кембриджшир, окрестности Или; верхняя юра, верхняя часть нижних кимериджских глин, зоны *Aulacostephanus* spp.

Фиг. 3, левая плечевая кость: 3а – вид сверху (дорсально), 3б – спереди, 3в – снизу (вентрально), 3г – проксимальный конец, 3д – дистальный конец.

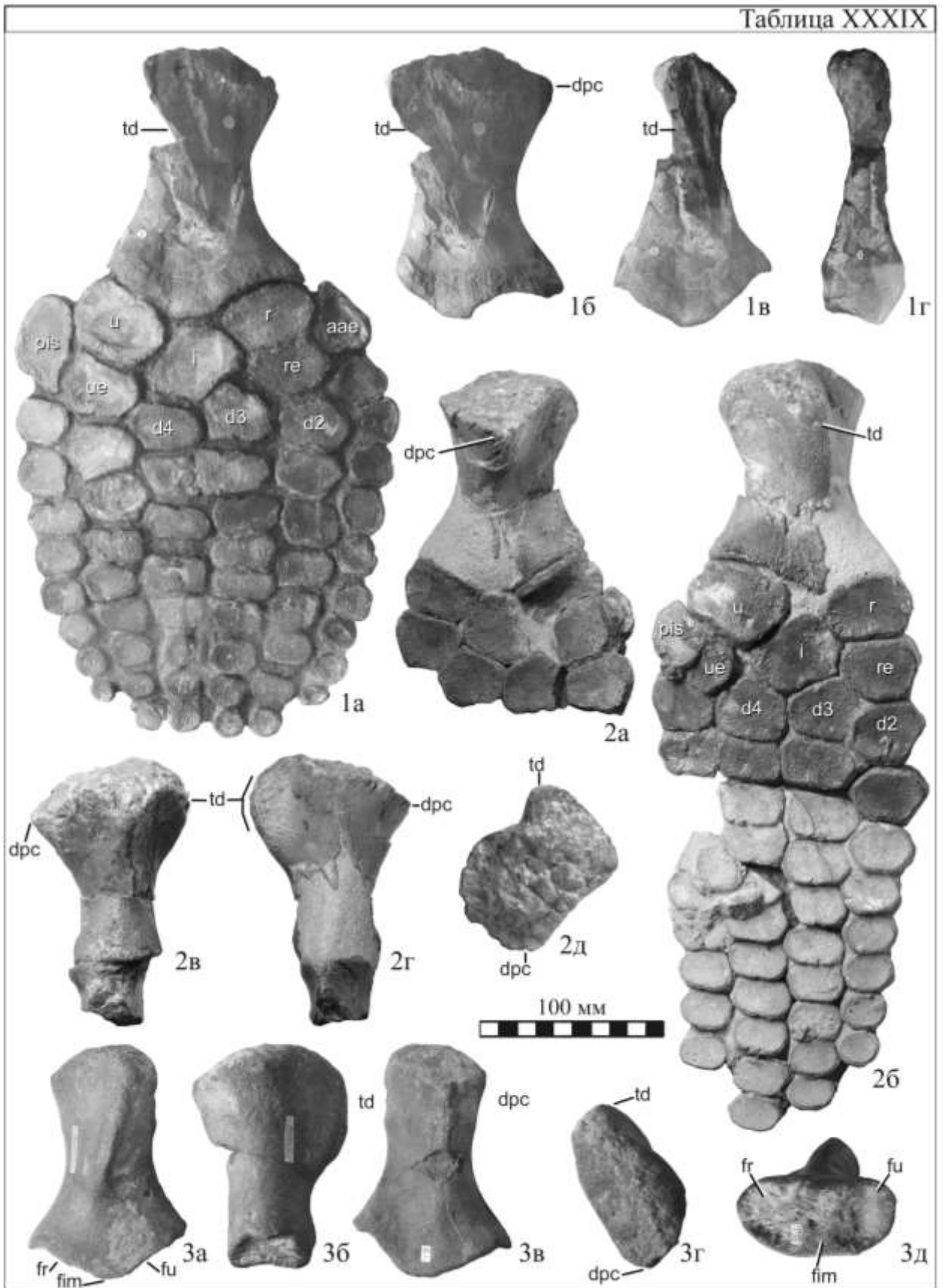


Таблица XL

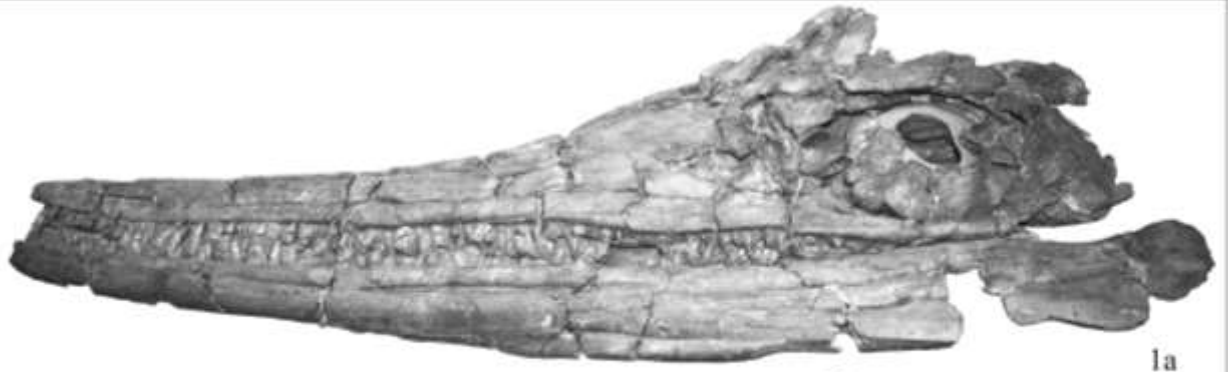
Grendelius mordax McGowan, 1976 экз. SAMSM J68516, голотип, череп взрослой особи; Англия, графство Норфолк, 12 км к югу от Кингс-Линн; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Virgatosphinctoides wheatleyensis*.

Фиг. 1, левая сторона черепа: 1а – фотография, 1б – интерпретация.

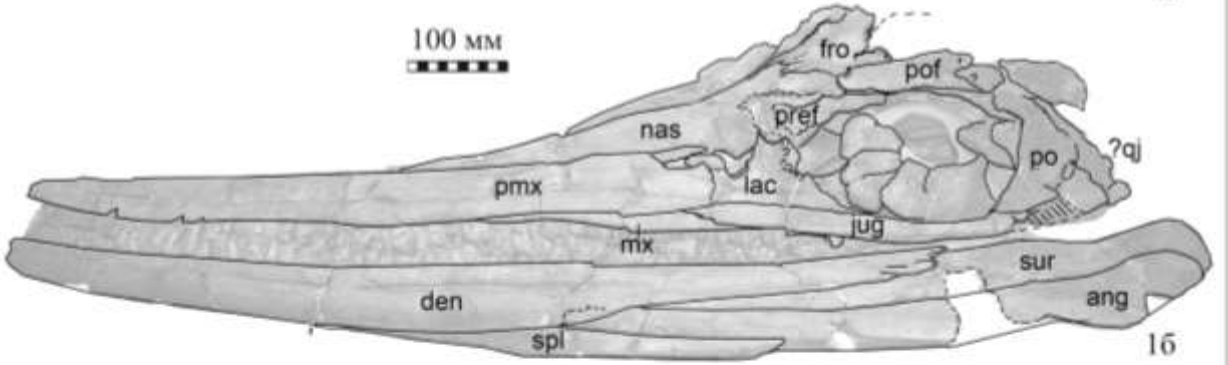
Grendelius mordax McGowan, 1976 экз. BRSMG Ce 16696, передняя часть скелета молодой особи с практически полным черепом, плечевым поясом и передними конечностями; Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж; верхняя юра, нижневолжский подъярус, верхние киммериджские глины, зона *Arkillites huddlestoni*.

Фиг. 2, левая сторона передней части скелета: 2а – фотография, 2б – интерпретация элементов черепа.

Фигура 2а составлена из фотографий, приведенных в работе Б. Муна и А. Киртон (Moon, Kirton, 2018, text-figs 39, 40)



100 MM



100 MM

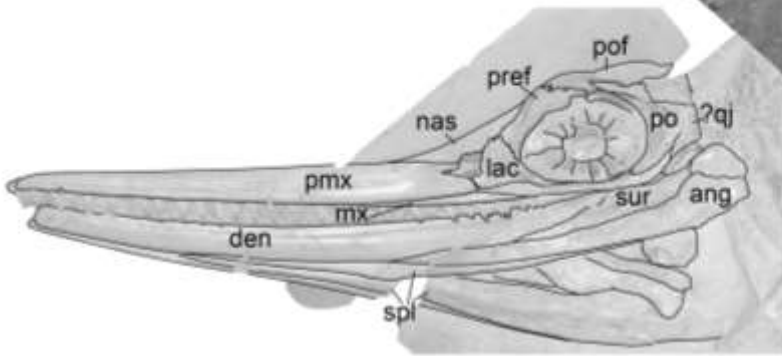


Таблица XLI

Grendelius mordax McGowan, 1976 экз. SAMSM J68516, голотип; отдельные элементы черепа, нижней челюсти и коракоид; Англия, графство Норфолк, 12 км к югу от Кингс-Линн; верхняя юра, нижневолжский подъярус, зона *Pectinates wheatleyensis*.

Фиг. 1, парабазисфеноид: 1а – вид снизу (вентрально), 1б – спереди, 1в – сверху, 1г – сбоку.

Фиг. 2, основная затылочная кость: 2а – вид сбоку, 2б – сзади, 2в – сверху, 2г – спереди, 2д – снизу.

Фиг. 3, заднеушная кость (левая): 3а – вид сзади, 3б – медиальная поверхность с отпечатками каналов внутреннего уха, 3в – вид спереди, 3г – снизу, 3д – сверху.

Фиг. 4, боковая затылочная кость (правая): 4а – вид с медиальной стороны, 4б – антеролатерально, 4в – сбоку (латерально), 4г – сзади, 4д – сверху, 4е – снизу.

Фиг. 5, головка стремечка в матриксе.

Фиг. 6, фрагмент правой надугловой кости: 6а – сверху (дорсально), 6б – медиально.

Фиг. 7, сочленовная кость (правая): 7а – спереди, 7б – медиально, 7в – латерально.

Фиг. 8, коракоид, вид сверху либо снизу.

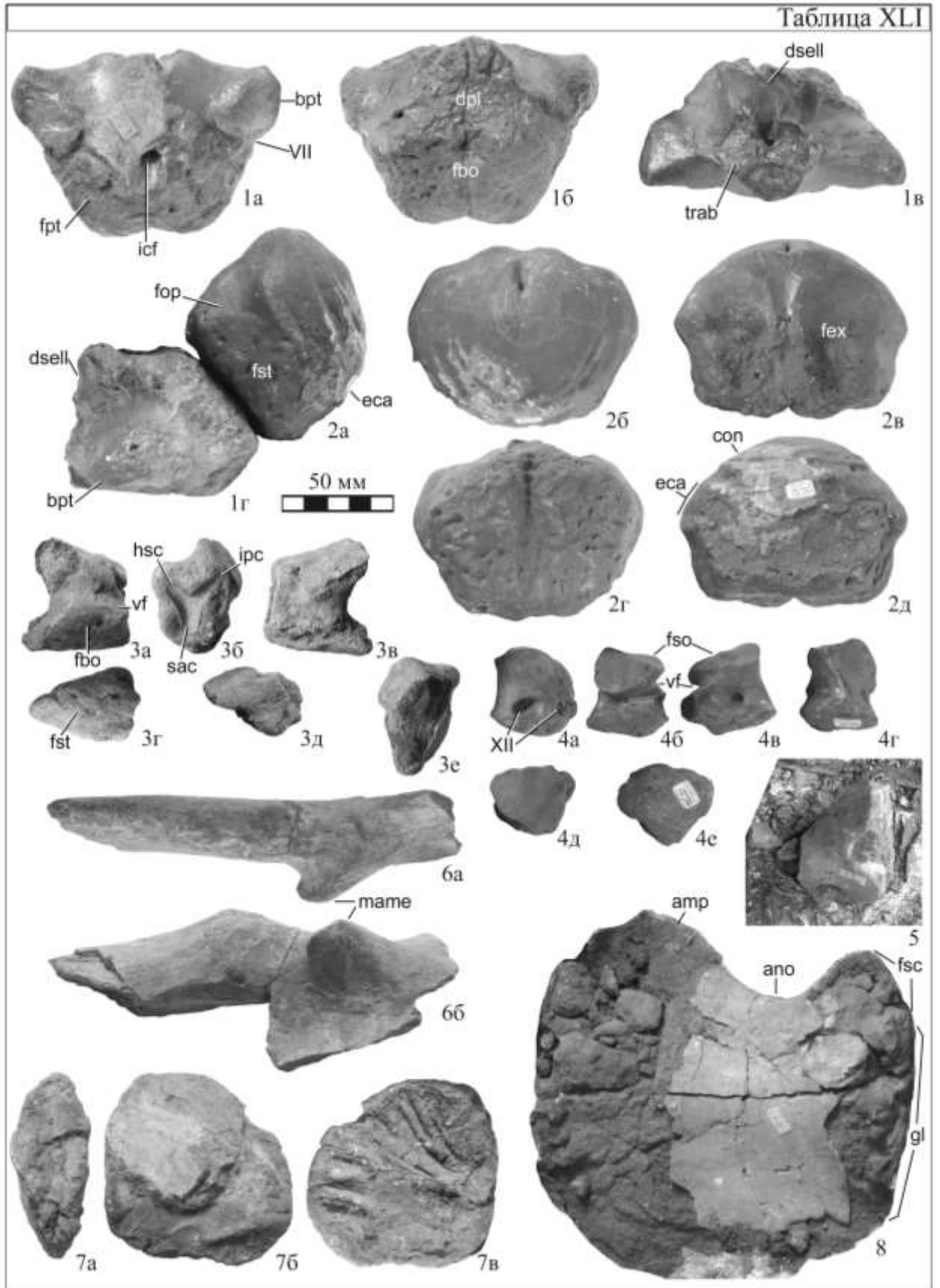


Таблица XLII

Grendelius pseudoscythicus (Efimov, 1998) экз. УПМ ЕП-3/100, голотип; кости черепа, пояс передних конечностей и передняя конечность; Ульяновская область, Ульяновский район, правый берег р. Волга около с. Новая Беденьга; верхняя юра, ?нижневолжский подъярус.

Фиг. 1, парабазисфеноид (слепок): 1а, е – вид снизу (вентрально), 1б – сверху, 1в – спереди, 1г – сзади, 1д – сбоку.

Фиг. 2, теменные кости в сочленении друг с другом, а также с левой лобной и правой надвисочной костями, вид сверху.

Фиг. 3, ?крыловидная кость.

Фиг. 4, левая квадратная кость, постеромедиально.

Фиг. 5, правая квадратная кость антеролатерально.

Фиг. 6, подъязычная кость (гиоид).

Фиг. 7, дистальная ветвь левой лопатки: 7а – спереди, 7б – сбоку.

Фиг. 8, правая лопатка, сохранившаяся часть (8а) и слепок (8б–е): 8а,б – дорсомедиально, 8в – спереди, 8г – сзади, 8д – латероventрально, 8е – проксимальная поверхность.

Фиг. 9, межключица: 9а – вид снизу, 9б – вид сбоку, 9в – вид снизу (архивное фото).

Фиг. 10, правый коракоид: 10а – вид снизу (слепок), 10б – сверху (слепок), 10в – снизу (архивное фото).

Фиг. 11, левый коракоид, вид снизу (архивное фото).

Фиг. 12, коракоиды (слепки) в сочленении, вид спереди.

Фиг. 13, левая передняя конечность: 13а – слепок, 13б – архивное фото.

Масштабные отрезки даны отдельно для фиг. 1–6 и фиг. 7–12.

Фиг. 1е, 2–6, 9в, 13б, 10в, 11 – фотографии из архива В.М. Ефимова.

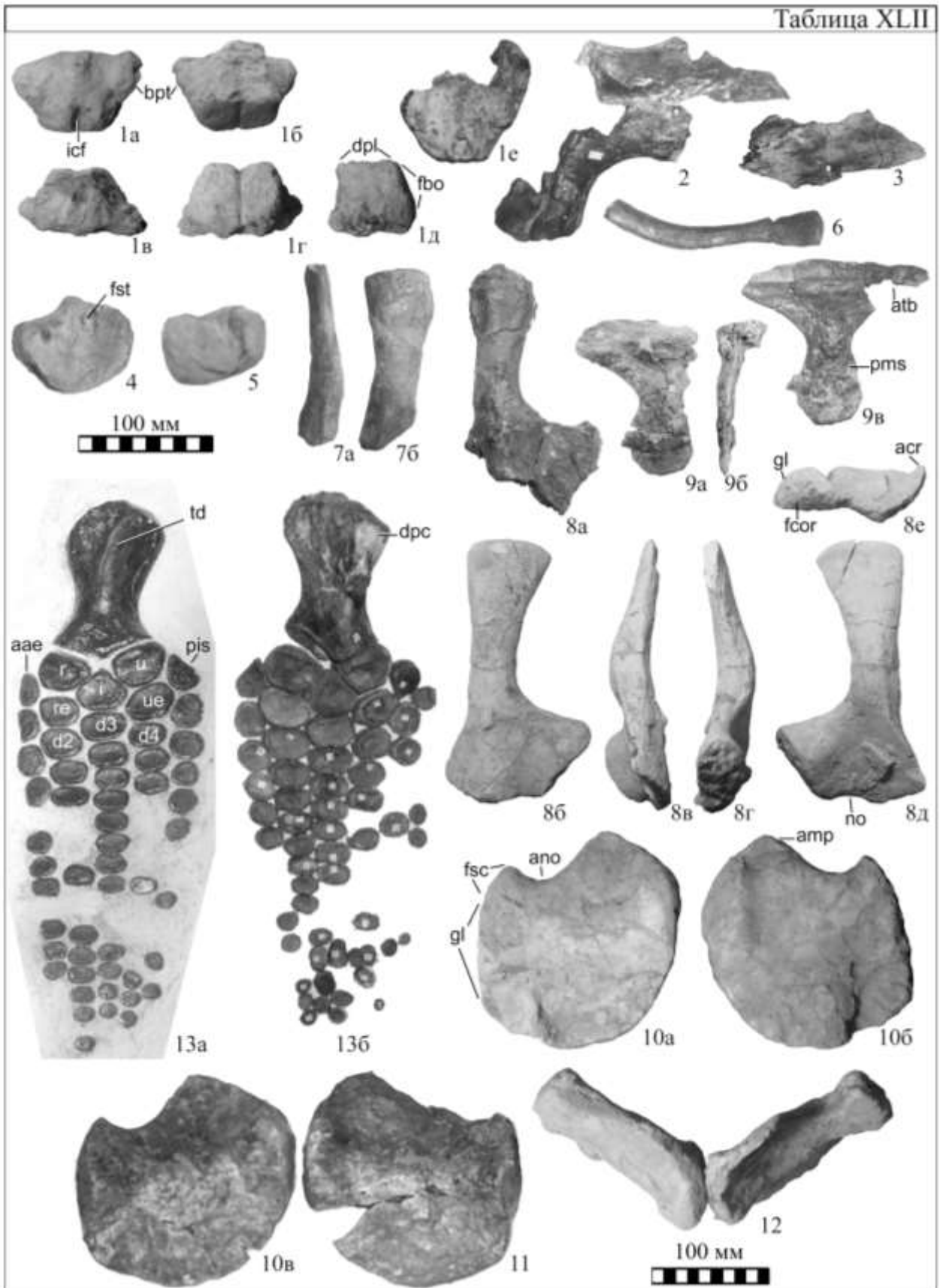


Таблица XLIII

Grendelius zhuravlevi (Arkhangelsky, 1998) экз. ПИН 426/60-76, голотип; кости затылочной части черепа и сочленовная кость нижней челюсти; Саратовская область, Краснопартизанский район, поселок Горный, Савельевский сланцевый рудник; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, стремечко (левое): 1а – вид сзади, 1б – спереди, 1в – сверху, 1г – снизу, 1д – латерально, 1е – медиально.

Фиг. 2, заднеушная кость (левая): 2а – вид спереди, 2б – сзади, 2в – снизу, 2г – сверху, 2д – латерально, 2е – медиальная поверхность с отпечатками каналов внутреннего уха.

Фиг. 3, стремечко и заднеушная кость левой стороны в сочленении, вид сзади.

Фиг. 4, заднеушная кость (правая): 4а – вид сзади, 4б – медиальная поверхность с отпечатками каналов внутреннего уха.

Фиг. 5, квадратная кость (левая), нижняя часть: 5а – вид сверху (дорсально), 5б – постеромедиально, 5в – антеролатерально, 5г – снизу (вентрально), 5д – постероventрально, суставная поверхность челюстного мышцелка.

Фиг. 6, квадратная кость (правая), нижняя часть: 6а – постеромедиально, 6б – сверху (дорсально).

Фиг. 7, сочленовная кость (левая): 7а – медиально, 7б – спереди, 7в – латерально, 7г – сверху.

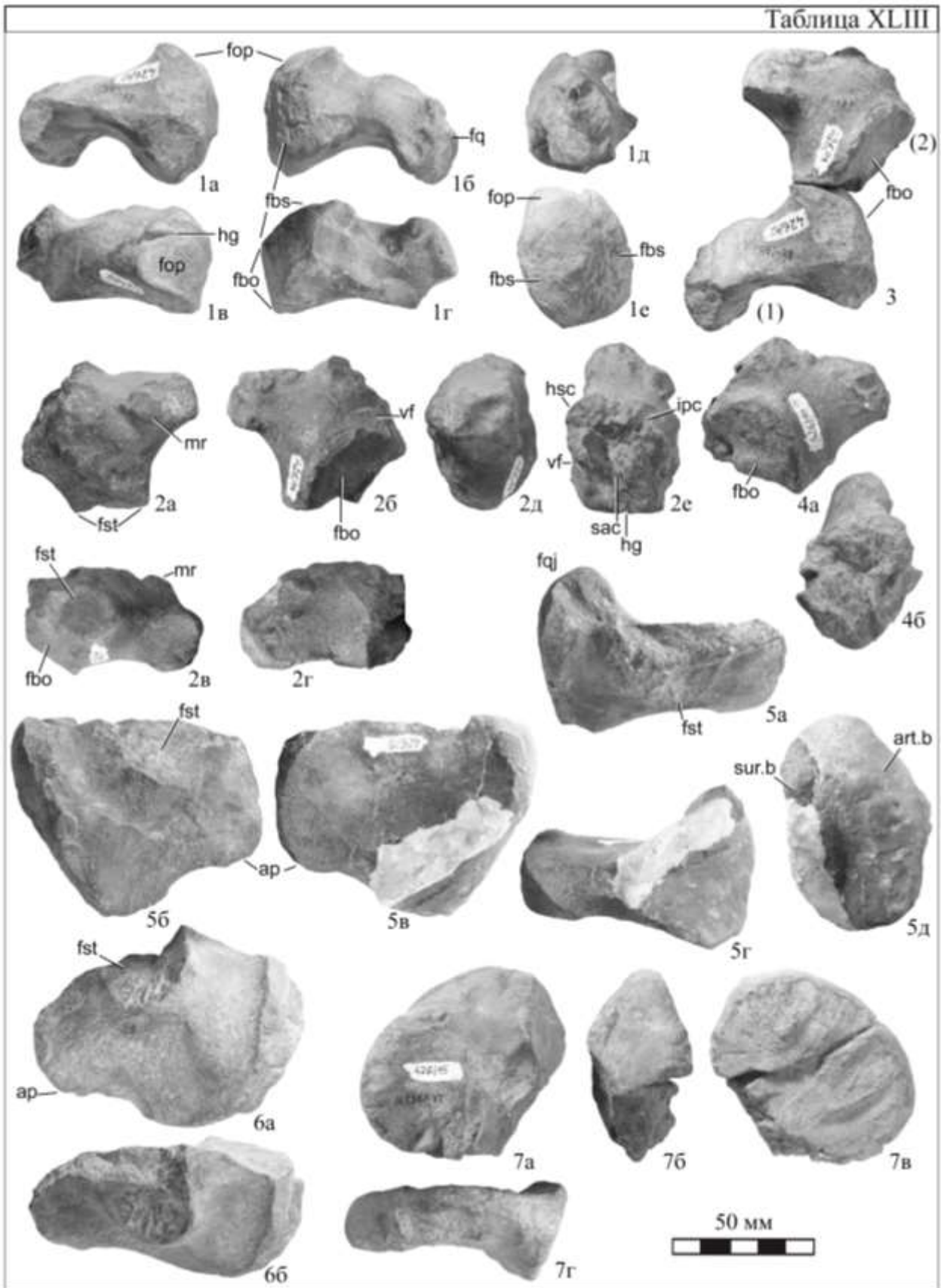


Таблица XLIV

Grendelius zhuravlevi (Arkhangelsky, 1998) экз. ПИН 426/60-76, голотип; левая плечевая кость с элементами эпиподия и автоподия, фрагменты костей пояса передних конечностей; Саратовская область, Краснопартизанский район, поселок Горный, Савельевский сланцевый рудник; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, левая плечевая кость: 1а – вид сверху (в сочленении с лучевой костью), 1б – вид снизу, 1в, г – спереди, под разными углами, 1д – сзади, 1е – проксимальный конец, 1ж – дистальный конец.

Фиг. 2–5, отдельные элементы автоподия сверху (2) и их суставные поверхности (3–5).

Фиг. 6, медиальный фрагмент левого коракоида: 6а – вентрально, 6б – медиально, 6в – сверху, 6г – спереди.

Фиг. 7, латеральный фрагмент правого коракоида: 7а – вид сверху, 7б – латеральная поверхность плечевого сустава, 7в – снизу, 7г – спереди.

Фиг. 8, левая правая лопатка: 8а – вид сбоку-снизу (латероventрально), 8б – спереди, 8в – сзади, 8г – дорсомедиально, 8д – проксимальная поверхность, 8е – вид со стороны дистального конца.

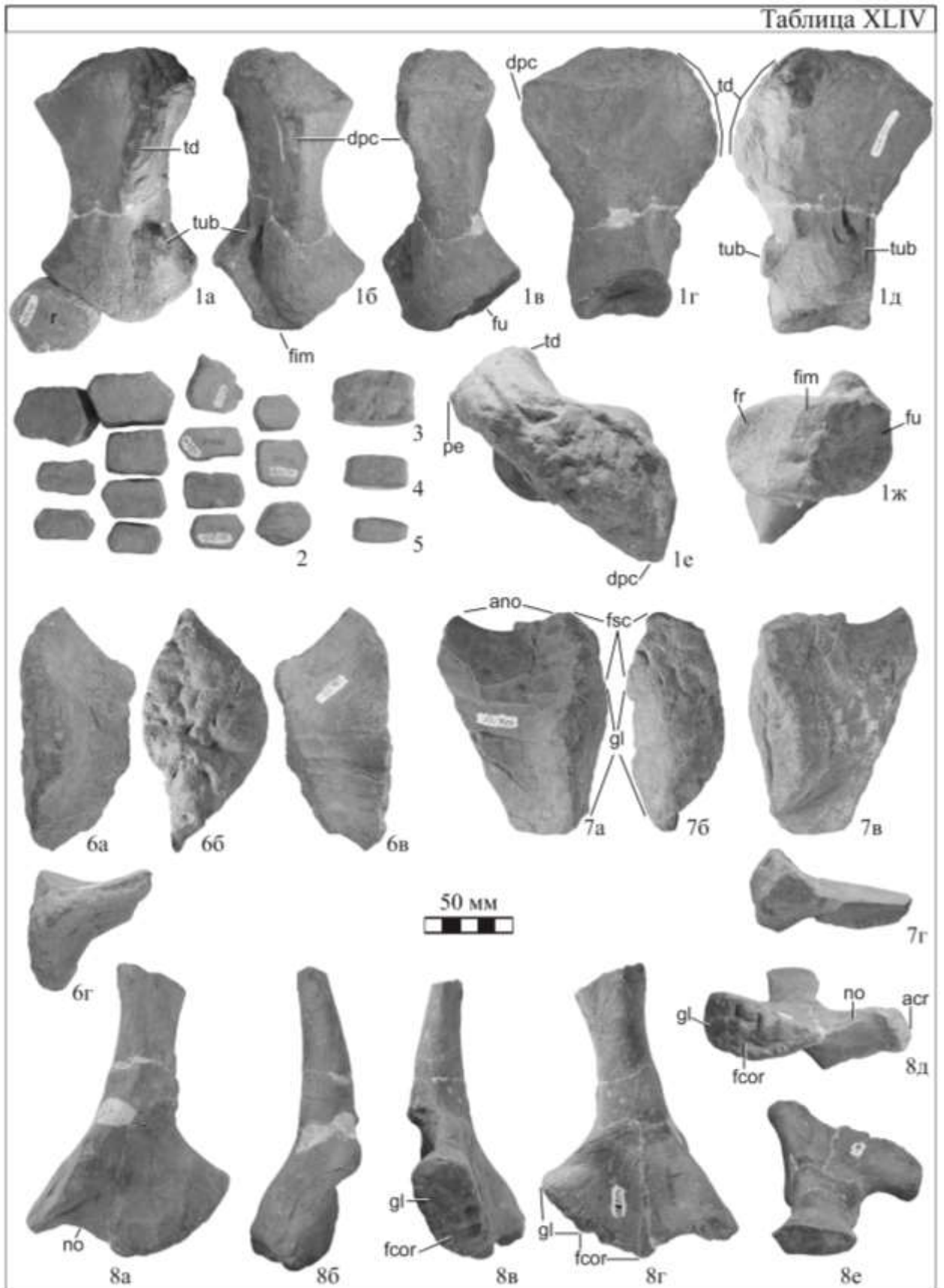


Таблица XLV

Grendelius zhuravlevi (Arkhangelsky, 1998) экз. СОМК Нб 30192, плечевая кость, элементы эпиподия и автоподия, бедренная кость; Самарская область, Сызранский район, Кашпирские рудники (Шахта № 3); верхняя юра, средневожский подъярус, нижняя часть зоны *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, левая плечевая кость: 1а – вид сверху, 1б – снизу, 1в – спереди, 1г – дистальный конец, 1д – проксимальный конец, 1е – вид сзади.

Фиг. 2, лучевая кость: 2а – вид снизу, 2б – спереди.

Фиг. 3, локтевая кость: 3а – вид сверху, 3б – сзади.

Фиг. 4, промежуточная кость, вид сверху.

Фиг. 5–8, отдельные элементы автоподия.

Фиг. 9, правая бедренная кость: 9а – вид снизу, 9б – сверху, 9в – спереди, 9г – сзади, 9д – проксимальный конец, 9е – дистальный конец.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov et al., 2015b, figs. 10, 12).

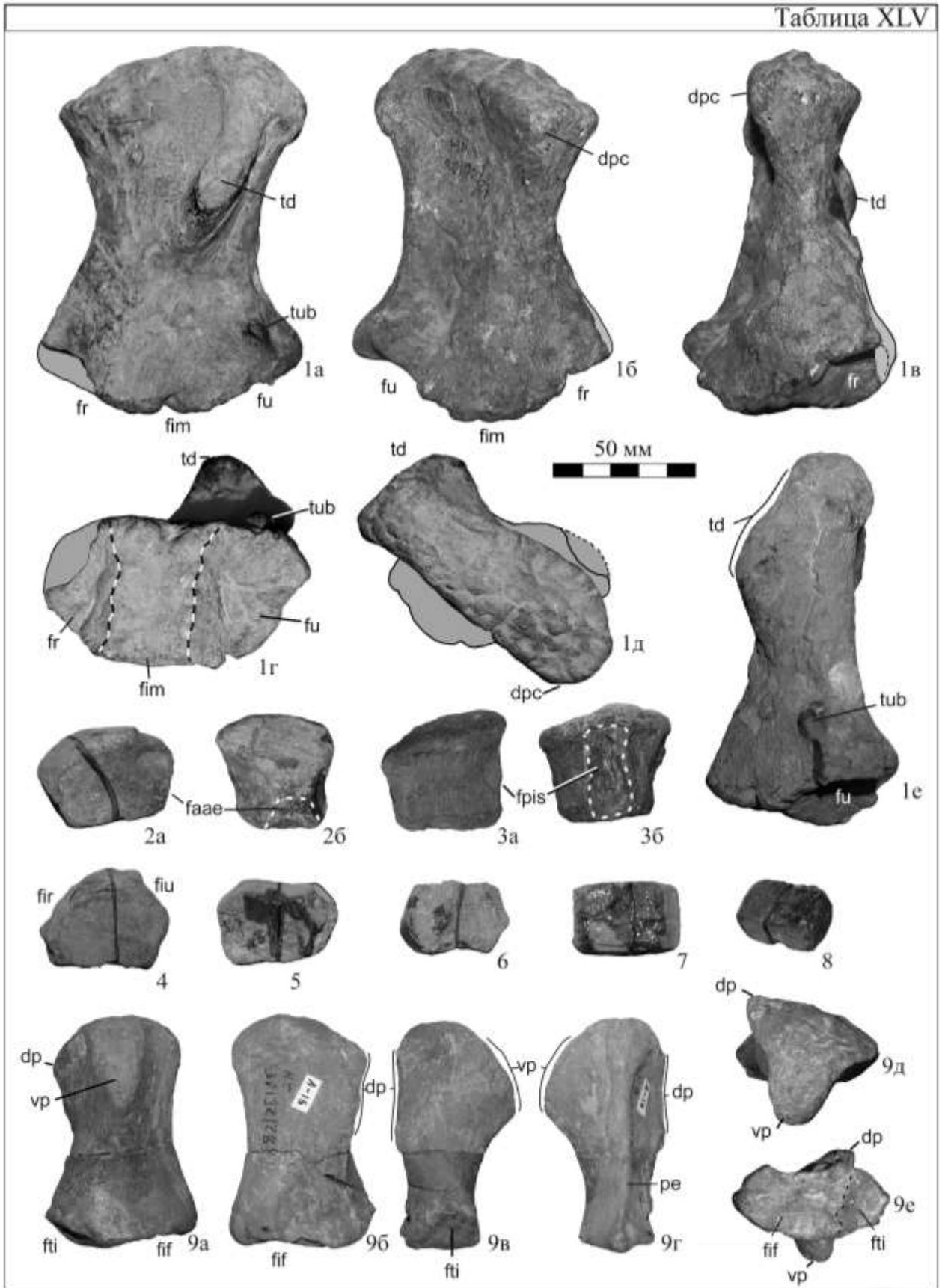


Таблица XLVI

Grendelius alekseevi (Arkhangelsky, 2001) экз. УКМ 56702, голотип; элементы черепа и нижней челюсти; Ульяновская область, Ульяновский район, Детский санаторий, правый берег Волги; верхняя юра, средневожский подъярус, основание зоны *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, область левой наружной ноздри: 1а – вид сбоку (латерально), 1б – интерпретация.

Фиг. 2, фрагмент левой ветви нижней челюсти: 2а – вид сбоку (латерально), 2б – интерпретация.

Фиг. 3, основная и боковые затылочные кости в сочленении: 3а – вид сзади, 3б – сверху, 3в – сбоку.

Фиг. 4, парабазисфеноид: 4а – вид сверху, 4б – снизу, 4в – сбоку, 4г – спереди.

Фиг. 5, левое стремечко: 5а – вид сзади, 5б – спереди, 5в – сверху, 5г – медиальная поверхность, 5д – латерально.

Фиг. 6, левая квадратная кость: 6а – антеролатерально, 6б – постеромедиально, 6в – постеролатерально.

Масштабные отрезки даны отдельно для фиг. 1, 2 и фиг. 3–6.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov et al., 2015b, figs. 2, 3).

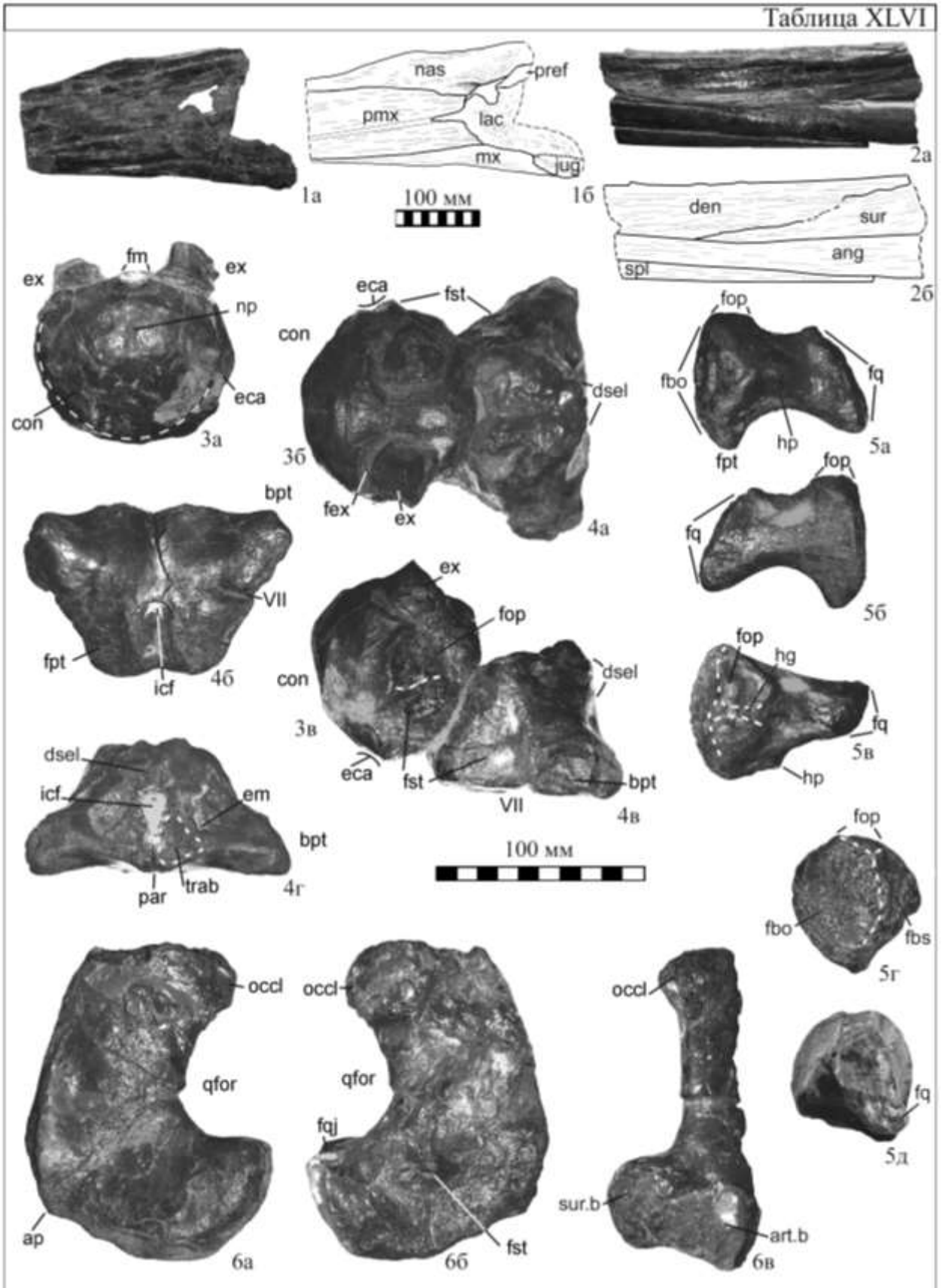


Таблица XLVII

Grendelius alekseevi (Arkhangelsky, 2001) экз. УКМ 56702, голотип; кости пояса передних конечностей и конечности; Ульяновская область, Ульяновский район, Детский санаторий, правый берег Волги; верхняя юра, средневожский подъярус, основание зоны *Dorsoplanites panderi*.

Фиг. 1, правая лопатка: 1а – вид сбоку-снизу (латероventральнo), 1б – спереди, 1в – дорсомедиальнo, 1г – проксимальная поверхность.

Фиг. 2, левая лопатка: 2а –латероventральнo, 2б – дорсомедиальнo, 2в – проксимальная поверхность.

Фиг. 3, межключица: 3а – сверху (дорсальнo), 3б – постероventральнo, 3в – снизу (вентральнo).

Фиг. 4, левый коракоид: 4а – латеральная поверхность, 4б – вид сверху (дорсальнo), 4в – медиальная поверхность.

Фиг. 5, правый коракоид, вид снизу (вентральная поверхность).

Фиг. 6, левая плечевая кость и сочлененные с ней элементы эпиподия: 6а – вид снизу (вентральнo), 6б – сзади, 6в – спереди, 6г – проксимальный конец.

Фиг. 7, левая передняя конечность: 7а – фотография, вид сверху, 7б – интерпретация элементов.

Фиг. 8, правая передняя конечность: 8а – фотография, вид сверху, 8б – интерпретация элементов.

Масштабные отрезки даны отдельно для фиг. 1–5 и фиг. 6, 7.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov et al., 2015b, figs. 7–9).

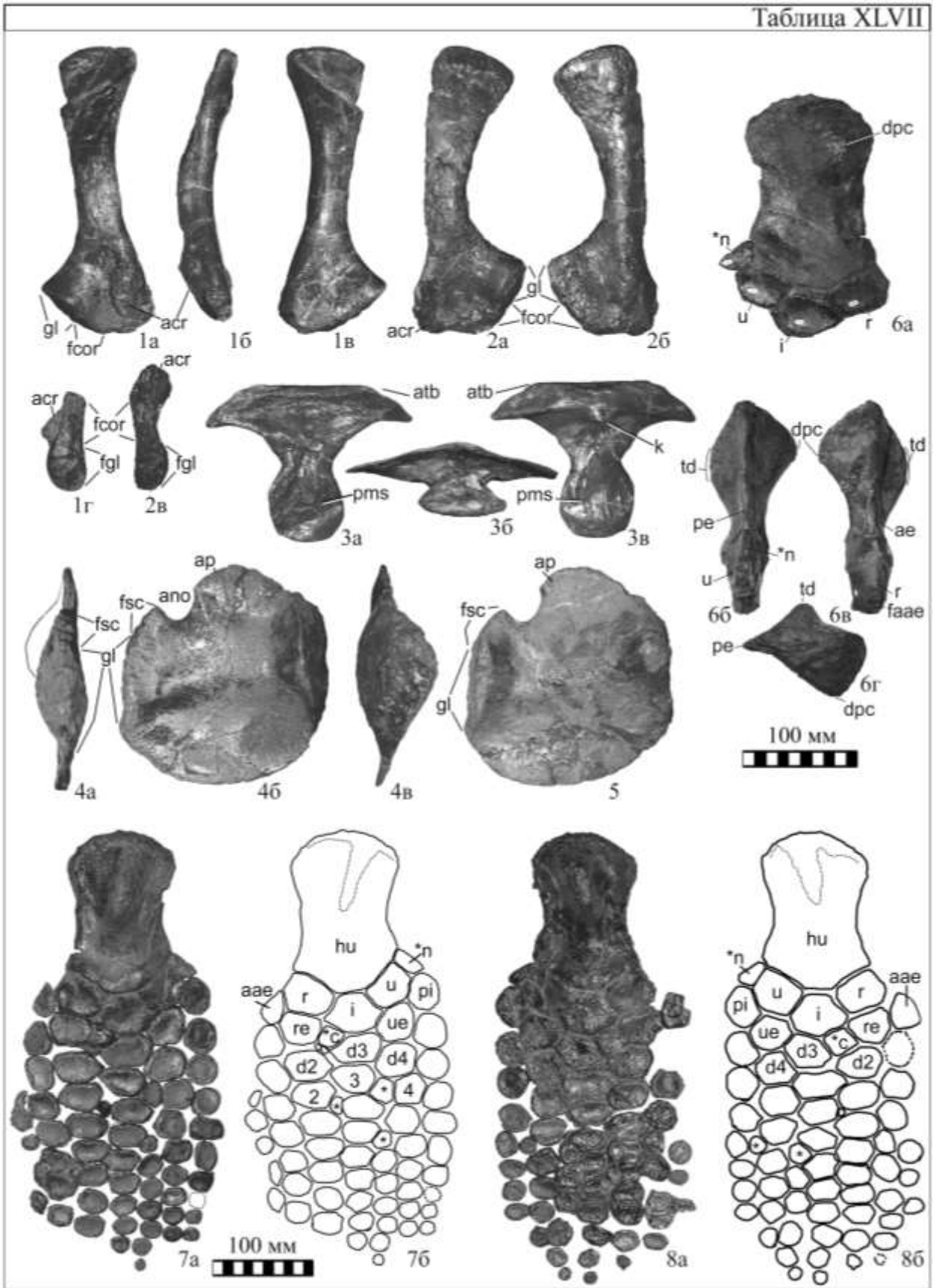


Таблица XLVIII

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 голотип, УПМ ЕП-П-20(572); кости черепа; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Eprivirgatites nikitini*.

Фиг. 1, носовая кость (левая): 1а – вид сбоку, 1б – вид сверху.

Фиг. 3, теменная кость (левая): 3а – дорсально, 3б – вентрально, 3в – латерально, 3г – медиально, 3д – вид сзади, 3е – спереди.

Фиг. 4, квадратноскуловая кость (правая): 4а – латерально, 4б – медиально.

Фиг. 5, скуловая кость: 5а – латерально, 5б – медиально.

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 экз. РМО 214.578 (голотип *Cryopterygius kristiansenae* Druckenmiller et al., 2012); Норвегия, о. Западный Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмая, зона *Crendonites anguinus*.

Фиг. 2, область наружного носового отверстия.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Efimov, 2019, fig. 3).

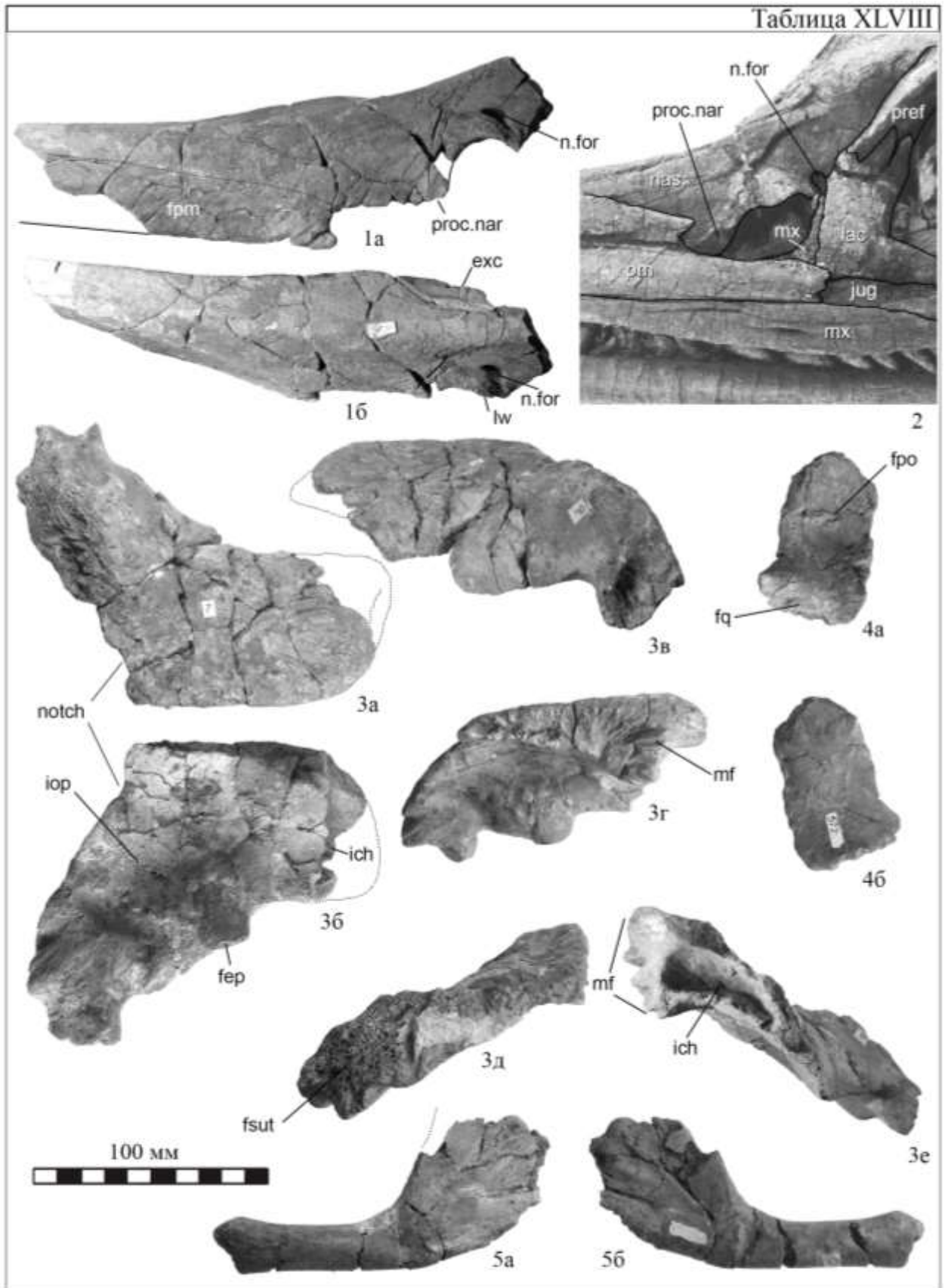


Таблица XLIX

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999, экз. УПМ ЕП-II-20(1075); основная затылочная кость; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 1, основная затылочная кость: 1а – вид сзади, 1б – вид сбоку, 1в – вид сверху (дорсально), 1г – вид снизу (вентрально).

Undorosaurus sp. indet., экз. УПМ ЕП-II-22(1073); основная затылочная кость; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 2, основная затылочная кость: 2а – вид сзади, 2б – вид сбоку, 2в – вид сверху (дорсально).

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 экз. РМО 214.578 (голотип *Cryopterygius kristiansenae* Druckenmiller et al., 2012); Норвегия, о. Западный Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмоя, зона *Crendonites anguinus*.

Фиг. 3, основная затылочная кость: 2а – вид сзади, 2б –сбоку, 2в – снизу (вентрально), 2г – сверху (дорсально).

Фиг. 4, парабазисфеноид: 4а – вид сбоку, 4б – снизу.

Фиг. 5, стречечко (левое): 5а – сзади, 5б – сверху, 5в – медиально.

Фиг. 6, заглазничная область: 6а – фото, 6б – интерпретация.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Efimov, 2019, figs. 4, 6).

Таблица XLIX

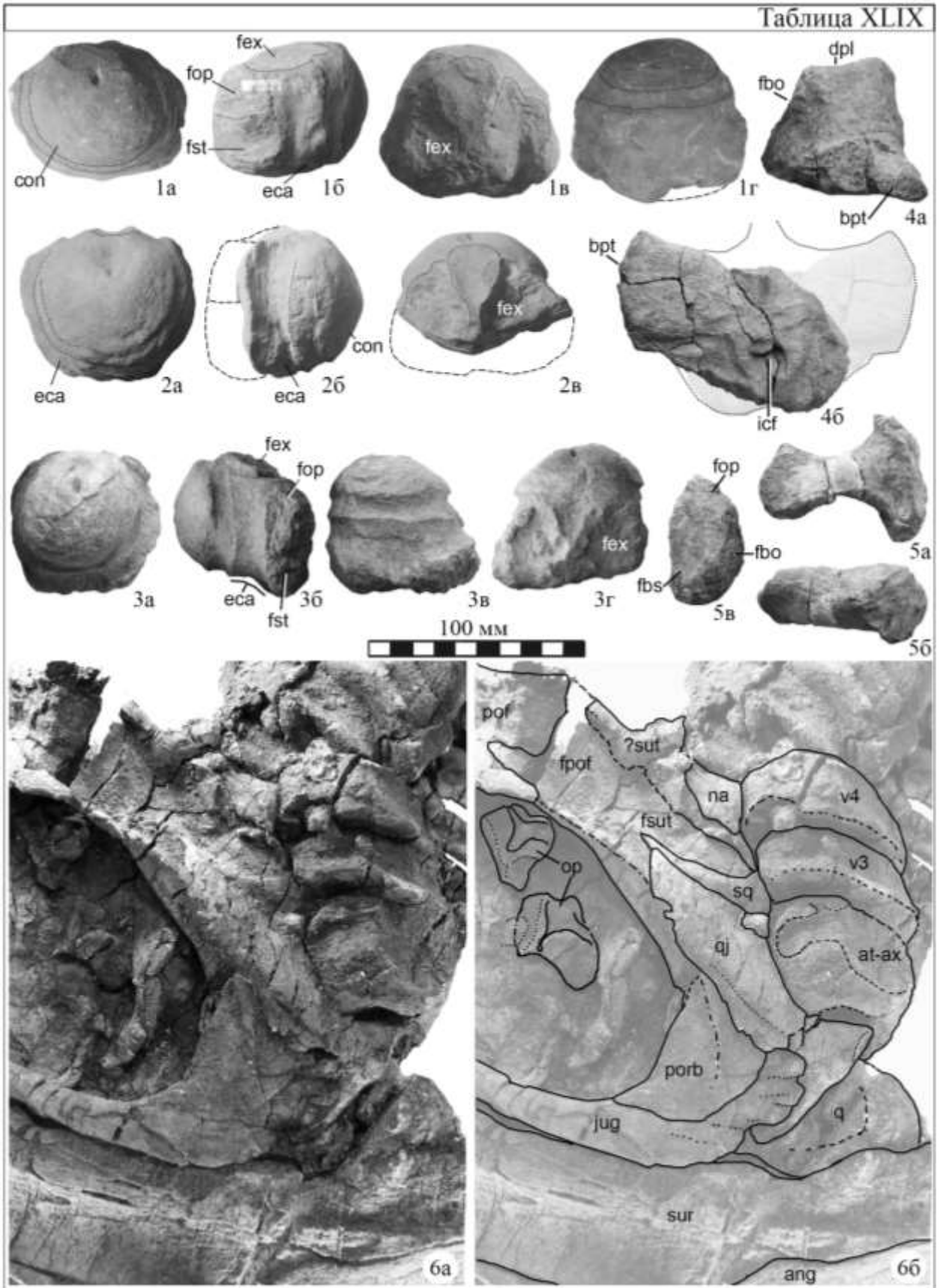


Таблица L

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999, голотип, УПМ ЕП-II-20(572); кости черепа; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 1, основная клиновидная кость (базисфеноид): 1а – вид снизу (вентрально), 1б – вид сверху (дорсально), 1в – вид спереди, 1г – вид сбоку.

Фиг. 2, стремечко (правое): 2а – вид сзади, 2б – вид спереди, 2в – вид сверху, 2г – медиально, 2д – латерально.

Фиг. 3, боковая затылочная кость (правая): 3а – медиально, 3б – сзади, 3в – латерально.

Фиг. 4, верхняя затылочная кость: 4а – вид сверху, 4б – вид сзади, 4в – вид спереди.

Фиг. 5, заднеушная кость (левая): 5а – спереди, 5б – сзади, 5в – латерально, 5г – медиально, со стороны слуховой капсулы, 5д – вентрально.

Фиг. 6, квадратная кость (правая): 6а – постеромедиально, 6б – антеролатерально, 6в – постеролатерально, 6г – вид снизу, со стороны сочленовного мышцелка.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Efimov, 2019, fig. 5).

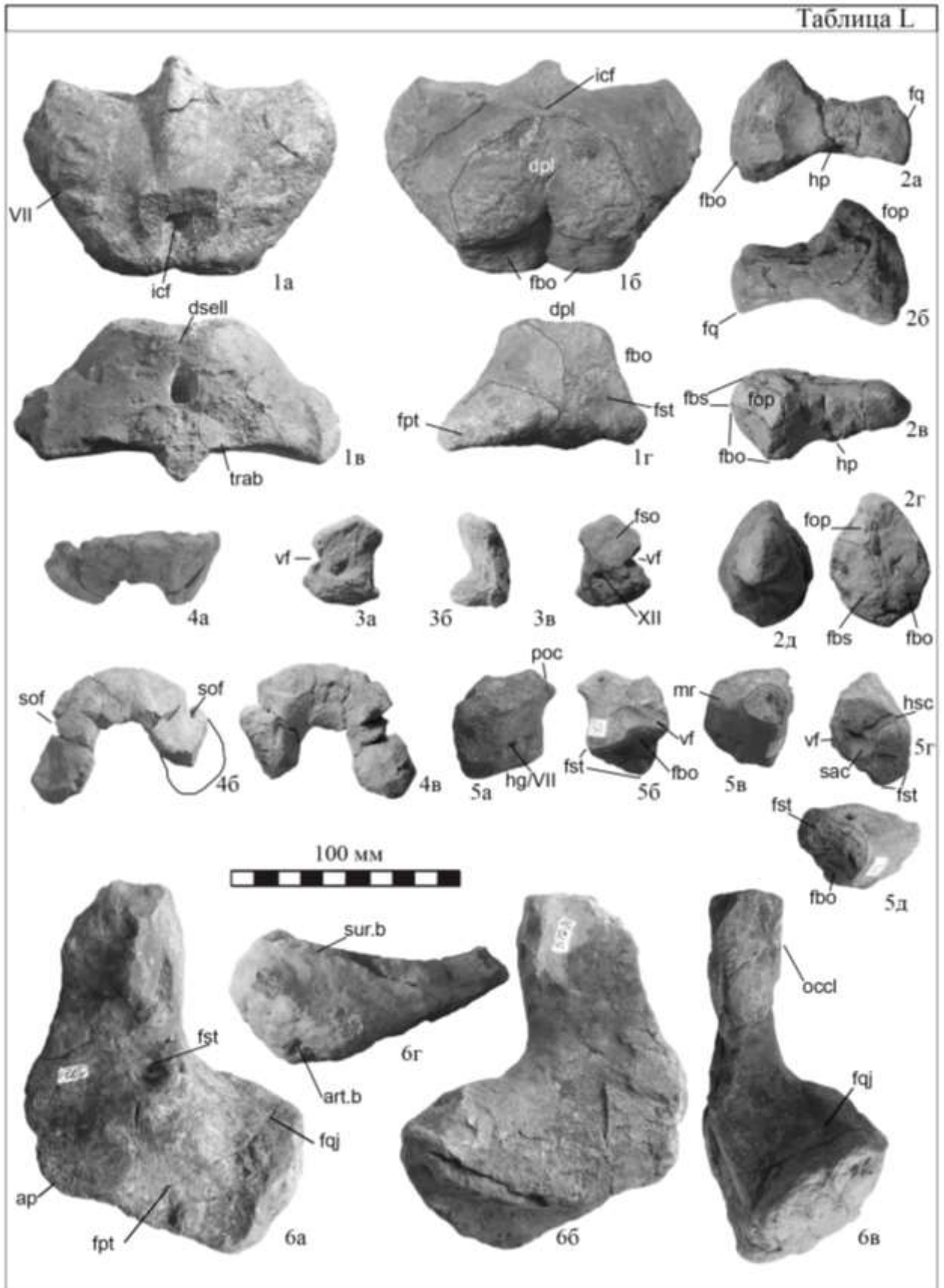


Таблица LI

Undorosaurus sp., экз. УПМ ЕП-II-22(1073); квадратная кость; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 1, квадратная кость (левая): 1а – антеролатерально, 1б – спереди, 1в – постеромедиально, 1г – вид сверху.

Undorosaurus gorodischensis, экз. УПМ ЕП-II-23(744); кости левой ветви нижней челюсти; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Garniericeras catenulatum*.

Фиг. 2, надугловая кость: 2а – медиально, 2б – дорсально, 2в – латерально.

Фиг. 3, угловая кость медиально.

Undorosaurus sp., экз. УПМ ЕП-II-22(1073); Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 4, подъязычная кость.

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999, голотип, УПМ ЕП-II-20(572); Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. сочленовная кость: 5а – вид спереди, 5б – медиально, 5в – латерально, 5г – вентрально.

Фиг. 6–8, зубы.

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999, экз. РМО 214.578 (голотип *Cryopterygius kristiansenae* Druckenmiller et al., 2012); зубы; Норвегия, о. Западный Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмоя, зона *Crendonites anguinus*.

Фиг. 9–11, зубы.

Undorosaurus gorodischensis, экз. УПМ ЕП-II-23(744); Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Garniericeras catenulatum*.

Фиг. 12–13, зубы

Масштабные отрезки даны отдельно для фиг. 1, фиг. 2–5 и фиг. 6–13.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Efimov, 2019, figs. 6–8).

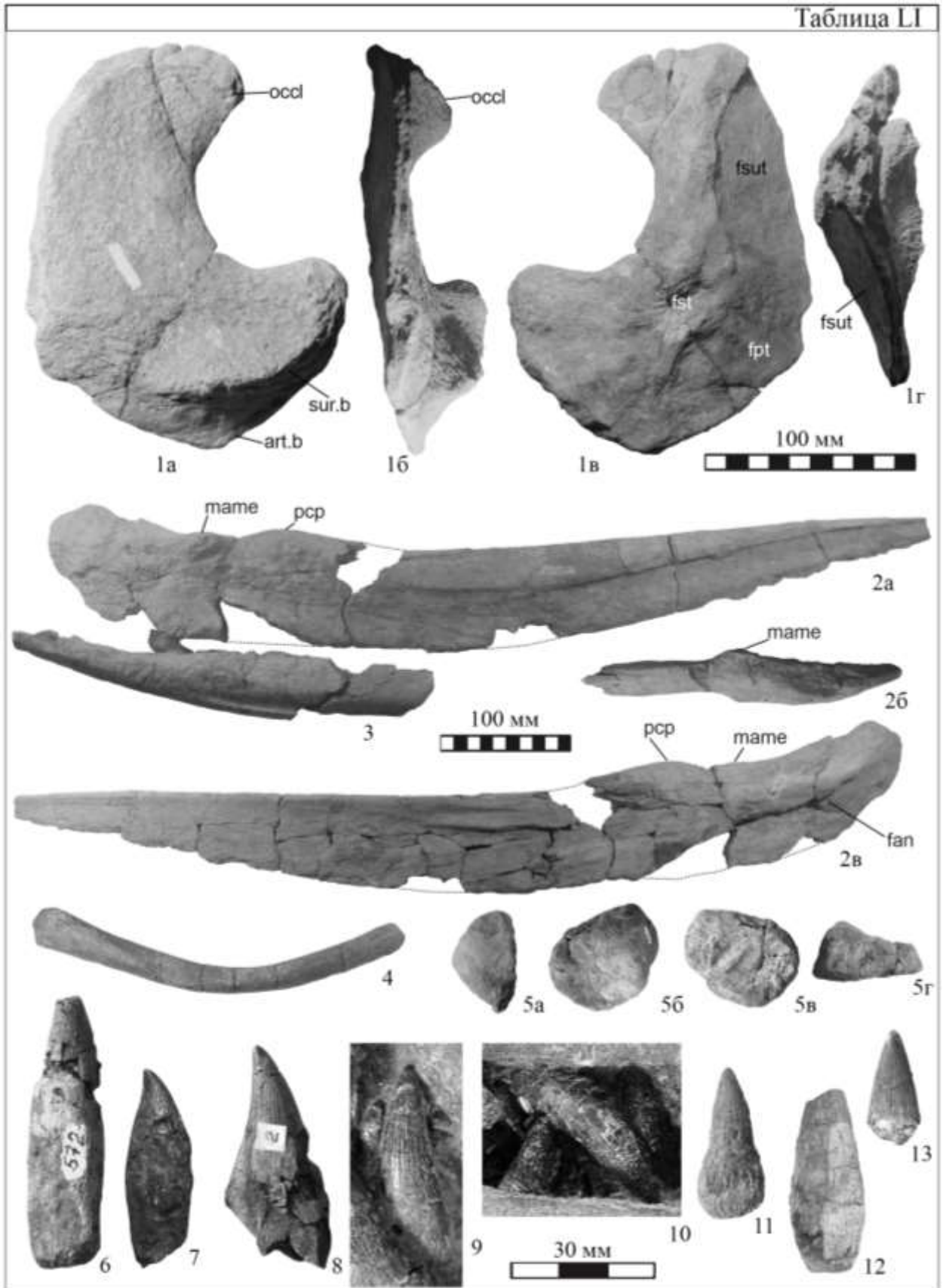


Таблица ЛП

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999, голотип, УПМ ЕП-II-20(572); кости пояса передних конечностей; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 2, лопатка (правая) латерально.

Фиг. 3, лопатка (левая): 3а – скол в области диафиза, 3б – проксимальный конец, 3в – медиально, 3г – латерально.

Фиг. 4, фрагмент ключицы: 4а – дорсально, 4б – вид спереди.

Фиг. 7, коракоид (левый): 7а – вид сверху (дорсально), 7б – медиально (под углом).

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 экз. РМО 214.578 (голотип *Cryopterygius kristiansenae* Druckenmiller et al., 2012); Норвегия, о. Западный Шпицберген, г. Янусфьеллет; верхняя юра, средневожский подъярус, свита агардфьеллет, пачка слотсмая, зона *Crendonites anguinus*.

Фиг. 1, ключица (левая): 1а – вентрально, 1б – спереди.

Фиг. 5, межключица: 5а – спереди, 5б – снизу.

Фиг. 6, лопатка (левая): 6а – спереди, 6б – сбоку (латерально), 6в – проксимальная поверхность.

Фиг. 8, элементы правой передней конечности: 8а – плечевая кость в сочленении с элементами эпиподия вентрально, 8б – плечевая кость спереди, 8в – сзади, 8г – дистальный конец, 8д – проксимальный конец

Фиг. 9, проксимальные поверхности элементов эпиподия правой передней конечности.

Фиг. 10, левая передняя конечность (без дистальных частей автоподия), вид сверху.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Efimov, 2019, figs. 9, 10, 12).

Таблица LII

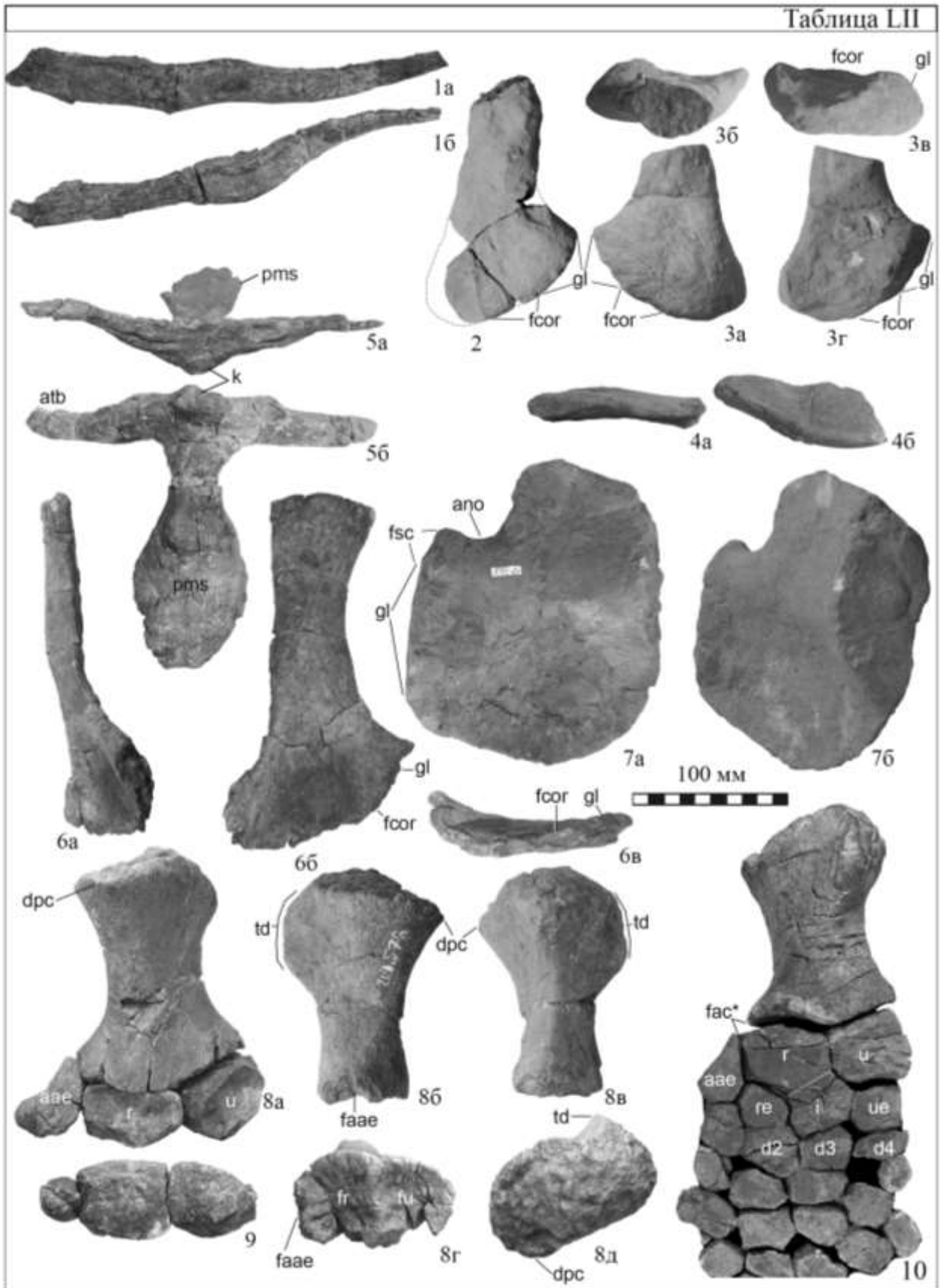


Таблица ЛП

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 голотип, УПМ ЕП-II-20(572); кости аппендикулярного скелета; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 1, левая передняя конечность: 1а – вид сверху (дорсально), 1б – проксимальный конец.

Фиг. 5, задняя конечность (правая): 5а – дорсально, 5б – вентрально, 5в – спереди.

Фиг. 6, задняя конечность (левая): 6а – вентрально, 6б – проксимальный конец бедренной кости.

Фиг. 7, ишиопубис (правый): 7а – вентрально, 7б – суставная часть, 7в – спереди.

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 экз. УПМ ЕП-II-23(744); левая передняя конечность; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Garniericeras catenulatum*.

Фиг. 2, левая передняя конечность: 2а – вид сверху (дорсально), 2б – проксимальный конец плечевой кости, 2в – дистальный конец плечевой кости.

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 экз. УКМ 44028-7; передняя конечность; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у «Детского санатория»; средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 3, левая передняя конечность в матриксе (вид снизу).

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 экз. УПМ ЕП-II-20(1075); передняя конечность; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Epivirgatites nikitini*.

Фиг. 4, левая передняя конечность: 4а – вид сверху (дорсально), 4б – плечевая кость вентрально, 4в – спереди, 4г – дистальный конец плечевой кости, 4д – проксимальный конец.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Efimov, 2019, figs. 11, 14).

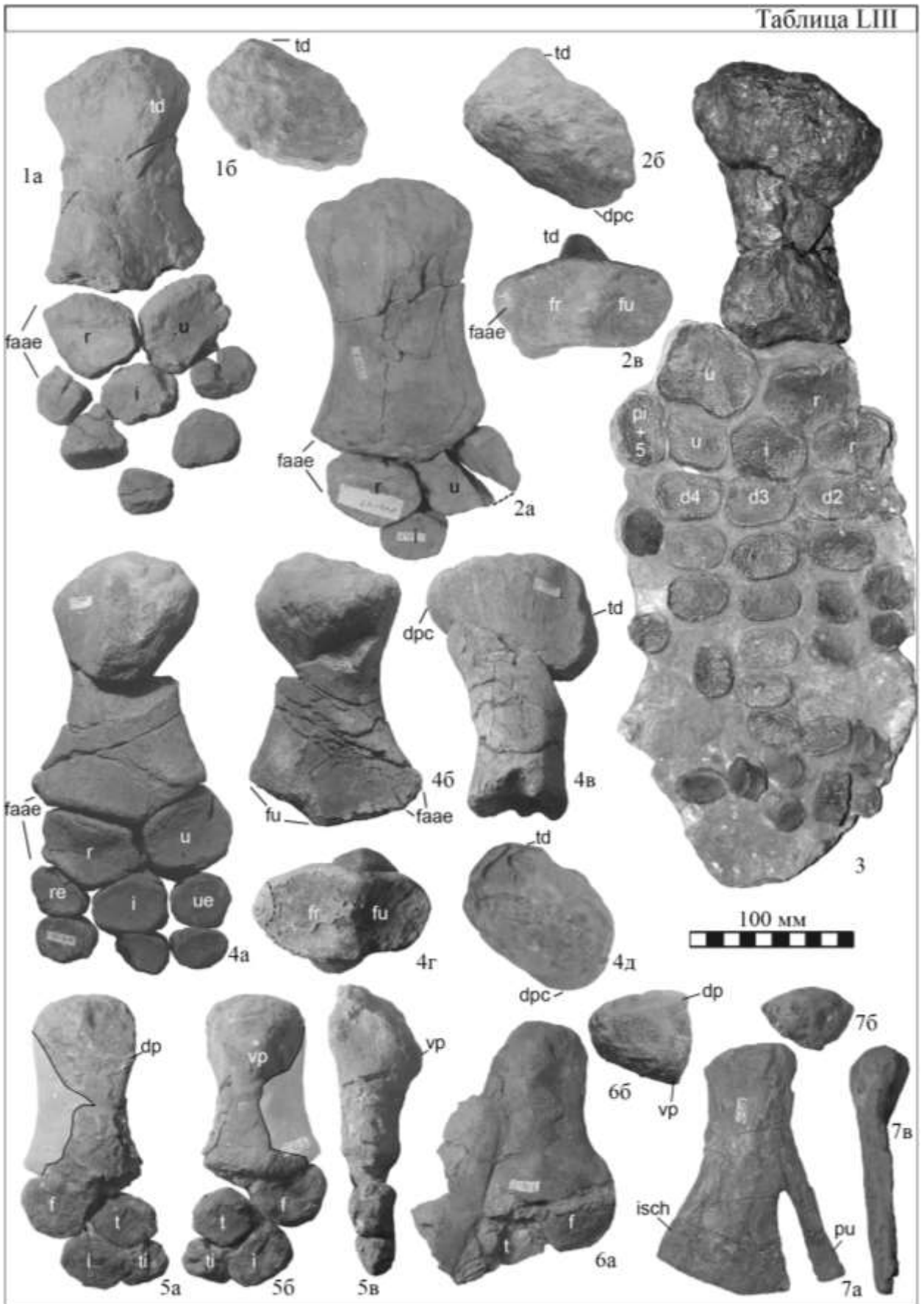


Таблица LIV

Undorosaurus gorodischensis Efimov, 1999 экз. УПМ ЕП-II-27(870) голотип *Undorosaurus khorlovensis* Efimov, 1999; плечевые и фрагмент бедренной кости; Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово; верхняя юра, средневожский подъярус, зона *Virgatites virgatus*.

Фиг. 1, правая плечевая кость: 1а – сзади, 1б – спереди, 1в – снизу, 1г – сверху, 1д – дистальный конец, 1е – проксимальный конец.

Фиг. 2, левая плечевая кость: 2а – сзади, 2б – спереди, 2в – сверху, 2г – дистальный конец, 2д – проксимальный конец.

Фиг. 3, проксимальный конец левой бедренной кости: 3а – проксимальная поверхность, 3б – вид сверху, 3в – вид сзади.

Undorosaurus trautscholdi Arkhangelsky et Zverkov, 2014 экз. ГГМ 1503, голотип; левая передняя конечность; г. Москва, берег р. Москва у бывшей д. Мнёвники; верхняя юра, средне- верхневожский подъярус, зоны *Epirvgatites nikitini* – *Kachpurites fulgens*.

Фиг. 4, левая передняя конечность (неполная): 4а – проксимальная поверхность плечевой кости, 4б – передняя конечность сверху (дорсально).

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работах (Zverkov, Efimov, 2019, fig. 13) и (Arkhangelsky, Zverkov, 2014, fig. 2).

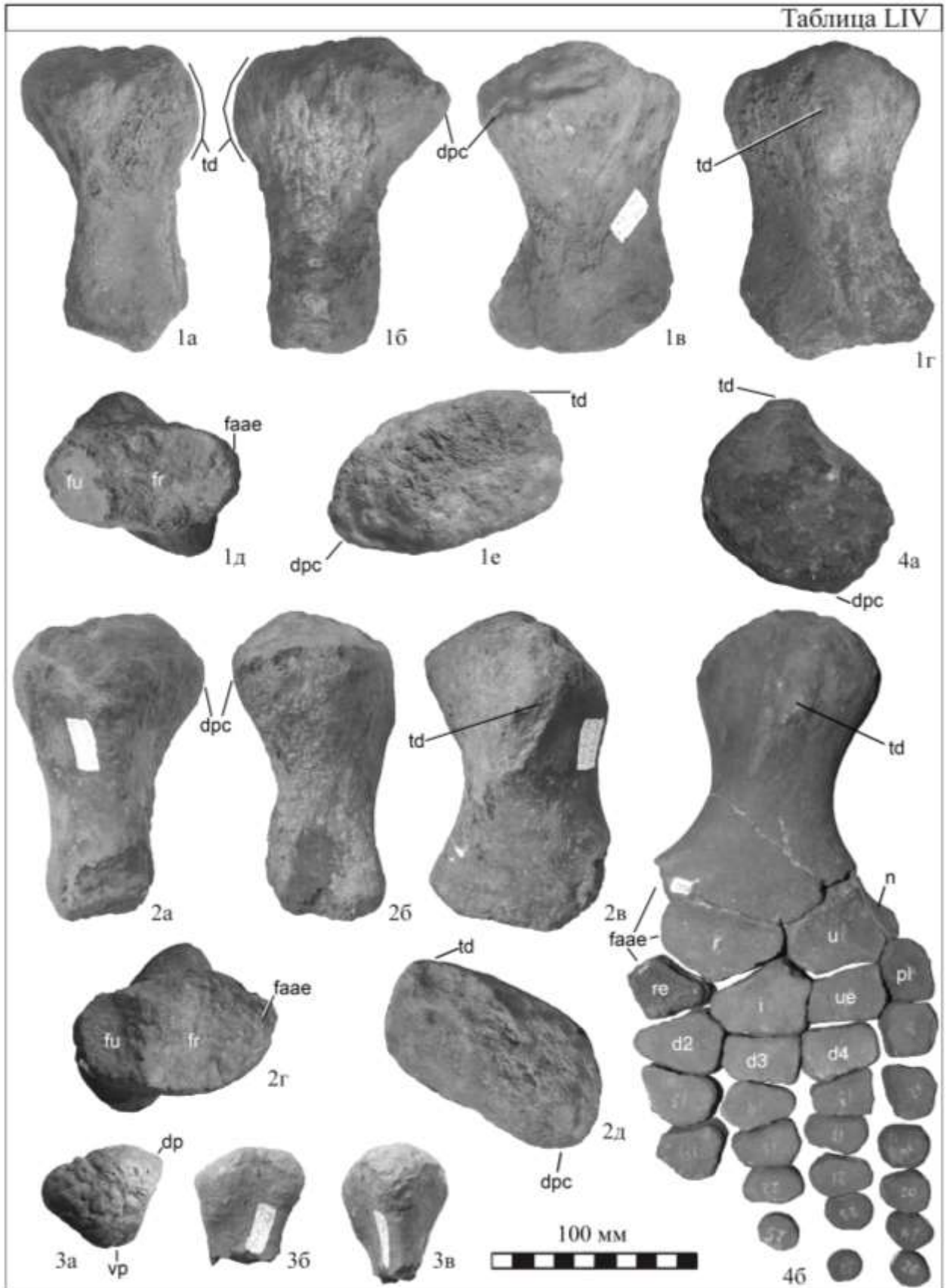


Таблица LV

Undorosaurus nessovi Efimov, 1999, голотип, УПМ ЕП-П-24(785); кости черепа; Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Сланцевый Рудник; средневолжский подъярус, зона *Virgatites virgatus*.

Фиг. 1, основная клиновидная кость (базисфеноид): 1а – вид снизу (вентрально), 1б – вид сверху (дорсально), 1в – вид спереди, 1г – вид сбоку.

Фиг. 2, стремечко (правое): 2а – вид сзади, 2б – вид сверху, 2в – вид снизу, 2г – медиально.

Фиг. 3, квадратная кость (левая): 3а – постеромедиально, 3б – постеролатерально, 3в – антеролатерально, 3г – вид снизу, со стороны сочленовного мыщелка, 3д – вид сверху.

Фиг. 4, надугловая кость (правая) вид сбоку.

Фиг. 5, угловая кость (правая) вид сбоку.

Фиг. 6, сочленовная кость (левая): 6а – вид спереди, 6б – медиально, 6в – латерально.

Фиг. 7, подъязычная кость (гиоид).

Масштабные отрезки даны отдельно для фиг. 1–3 и фиг. 4–7.

Фигуры данной фототаблицы опубликованы в работе (Zverkov, Efimov, 2019, figs. 15, 16).

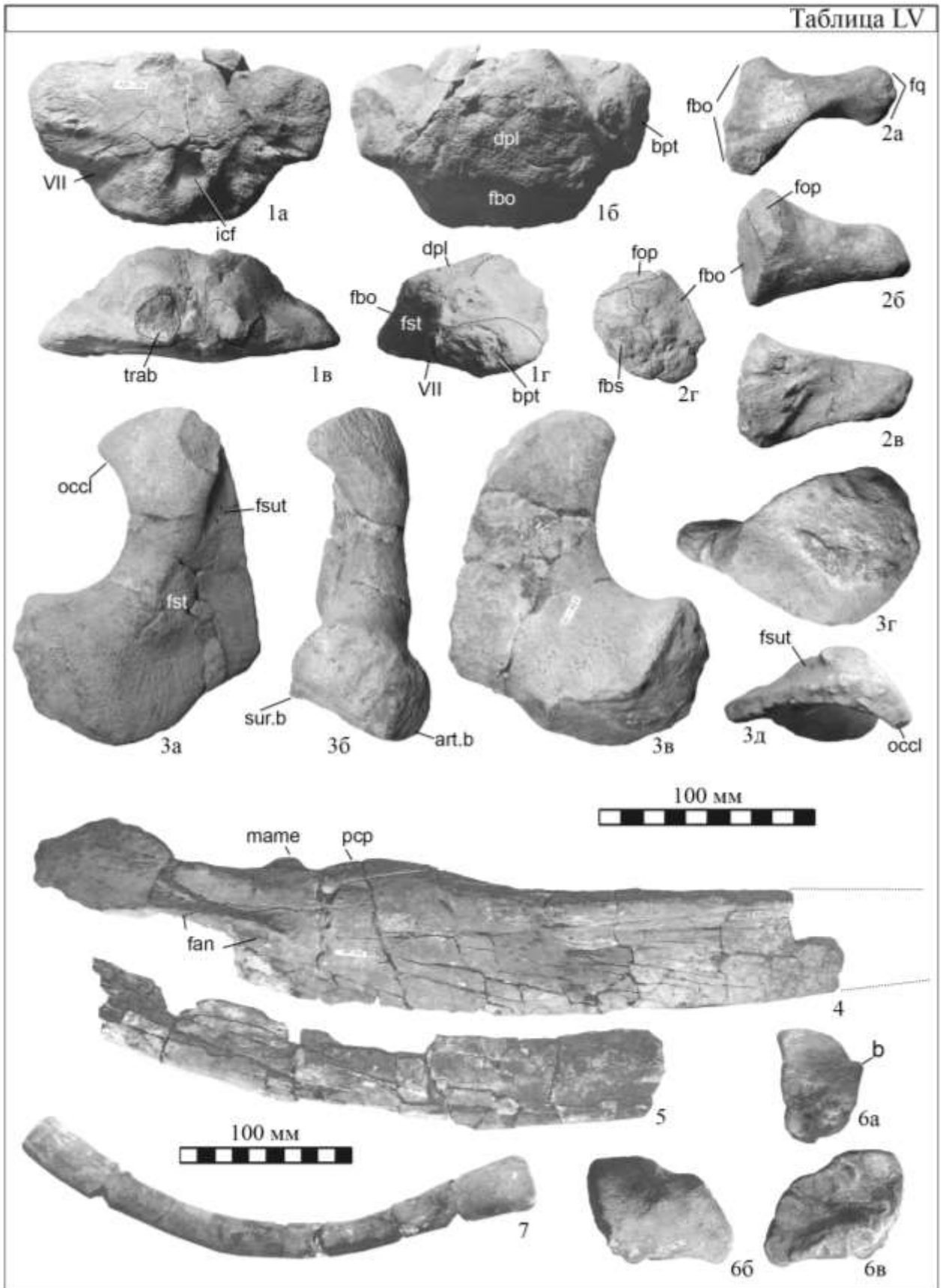


Таблица LVI

Undorosaurus nessovi Efimov, 1999, голотип, УПМ ЕП-II-24(785); кости аппендикулярного скелета; льяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Сланцевый Рудник; средневожский подъярус, зона *Virgatites virgatus*.

Фиг. 1, правая передняя конечность, вид сверху

Фиг. 2, правая плечевая кость: 2а – вид спереди, 2б – вентрально, 2в – сзади, 2г – дистальный конец, 2д – проксимальный конец.

Фиг. 3, неполный коракоид.

Фиг. 4, лопатка (левая): 4а – скол в области диафиза, 4б – латерально, 4в – проксимальный конец.

Фиг. 5, лопатка (правая): 5а – латерально, 5б – сзади, 5в – проксимальный конец.

Фиг. 6, проксимальные сочленовные поверхности элементов эпиподия.

Фиг. 7, локтевая кость (правая): 7а – вид сзади, 7б – дорсально.

Фиг. 8, локтевая кость (левая), вид сзади.

Данная фототаблица опубликована в работе (Zverkov, Efimov, 2019, fig. 17).

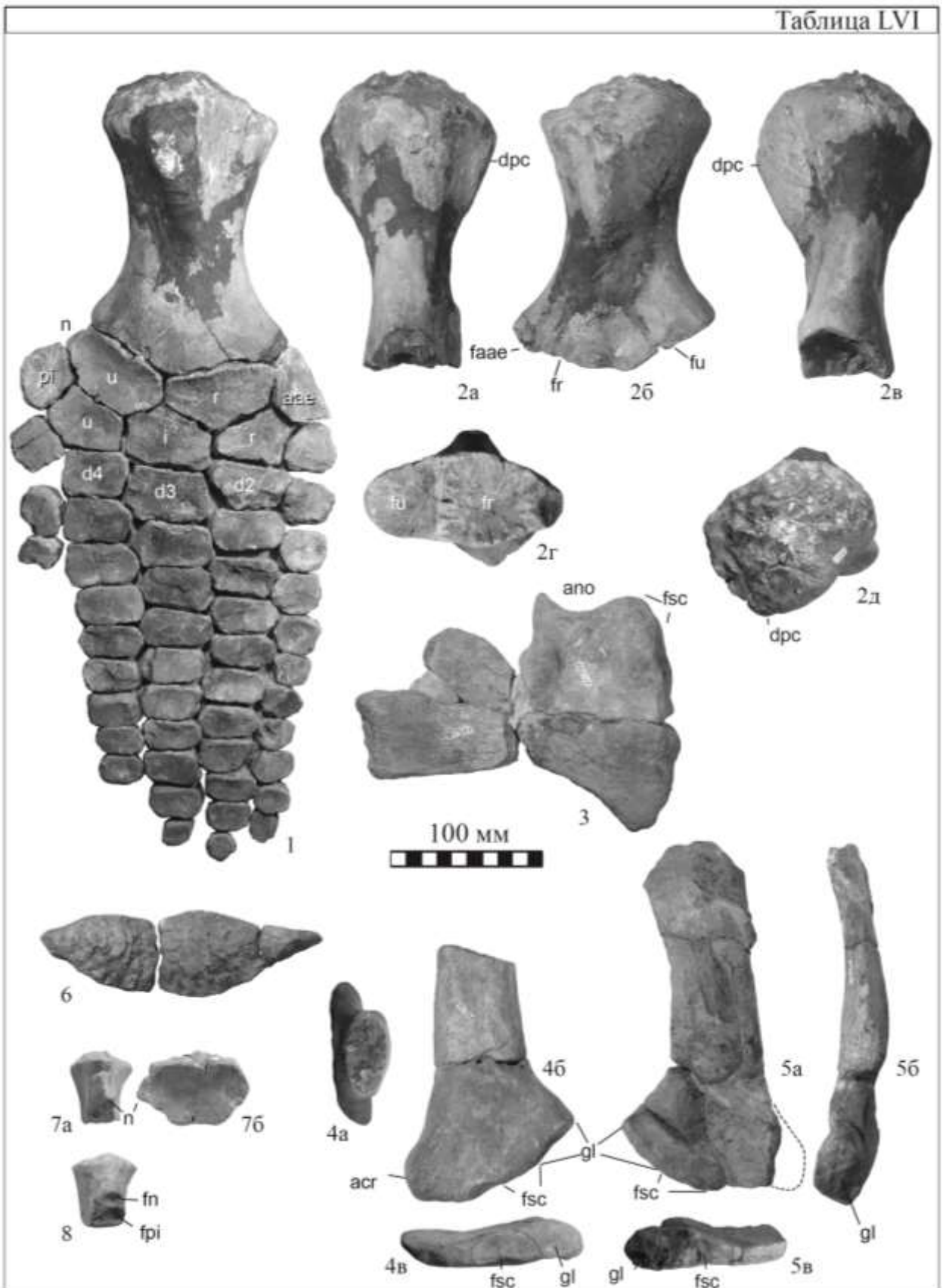


Таблица LVII

?*Undorosaurus pleydelli*, Lydekker, 1890; плечевые кости из свиты кимериджских глин (кимериджский–волжский ярус) Англии.

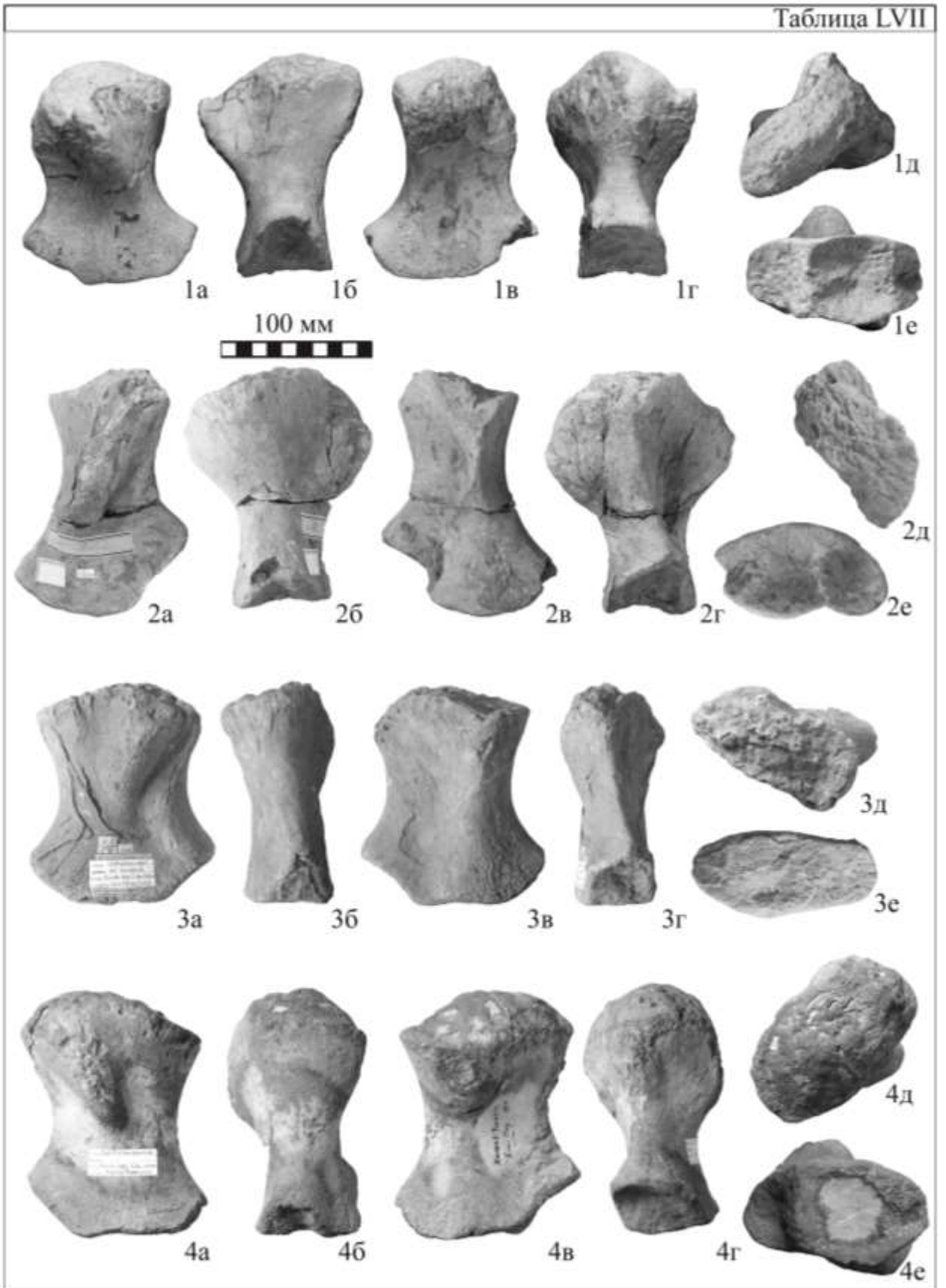
Фиг. 1, правая плечевая кость (слепок голотипа '*Ophthalmosaurus*' *pleydelli*, Lydekker, 1890) экз. NHMUK PV R1712, окрестности г. Гиллингем, графство Дорсет.

Фиг. 2, левая плечевая кость OUMNH J68538, окрестности Оксфорда, графство Оксфордшир.

Фиг. 3, левая плечевая кость CAMSM J29796, окрестности д. Четтишем, графство Кембриджшир.

Фиг. 4, правая плечевая кость CAMSM J29860, окрестности д. Маркет-Рейзен, графство Линкольншир.

Для всех фигур: а – вид сверху (дорсально), б – вид спереди, в – вид снизу (вентрально), г – вид сзади, д – вид со стороны проксимальной суставной поверхности, е – вид со стороны дистального конца.



ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Сведения о местонахождениях, из которых происходит изученный в работе материал, и описания разрезов

П.1.1. Местонахождения на территории Российской Федерации

Самарская область, городской округ Сызрань, Заводское обнажение

Заводское обнажение расположено в городском округе Сызрань Самарской обл., у пос. Заводской на берегу Саратовского водохранилища, на правом склоне долины р. Волга. В настоящее время обнажение в значительной степени застроено производственными объектами, однако некоторые его части до сих пор доступны. Коренные породы на Заводском обнажении представлены оксфордским, кимериджским и волжским ярусами (Моров, Кучера, 2012) (рис. П.1.1). Отложения оксфорда представлены светло-серыми глинами, имеющими видимую мощность около 1 м и погружающимися под уровень водохранилища. Кимериджские отложения несогласно залегают на оксфордских и представлены лишь низами зоны *Aulacostephanus autissiodorensis* (Моров, Кучера, 2012). На заводском обнажении они внешне трудно отличимы от оксфордских.

Скелет ихтиозавра *Ophthalmosaurus icenicus* (СКМ ОФ 242/1-19) на Заводском обнажении был обнаружен школьниками в 2007 году, непосредственно у берега, в небольшом обрыве, сложенном светло серыми глинами, характерными как для оксфордской, так и для кимериджской частей разреза. Вместе с костями была встречена раковина аммонита без скульптуры и плохой сохранности, что не позволяет уточнить возраст слоев (перс. сообщ. М.А. Рогова). Плечевая кость *Nannopterygius enthekiodon* (СОИКМ вр.0330.1.08) была обнаружена И.В. Съедугиным в 2017 г. на бичевнике вместе с некоторыми другими костями в конкрециях и аммонитами *A. autissiodorensis* (определены М.А. Роговым), что позволяет говорить о происхождении находок из одноименной аммонитовой зоны.

Описание разреза приводится по (Моров, Кучера, 2012):

Слой 1. Глины светло-серые, сланцеватые, известковистые. В кровле залегает горизонт фосфоритовых конкреций с обломками фосфатизированной древесины, фрагментами ядер неопределимых аммонитов и неизменёнными створками *Gryphaea*. На створках встречены известковые трубки серпулид, наиболее характерных для средне-верхнеоксфордских комплексов. Видимая мощность около 1 м, глины погружаются под уровень водохранилища.

Слой 2. Глины светло-серые, сланцеватые, известковистыми. Остатки беспозвоночных организмов встречаются лишь в нижнем интервале разреза (ок. 1 м от подошвы), в основном в раздавленном состоянии: аммониты (*Sutneria* aff. *rebholzi*, *Aulacostephanus kirghisensis*, *A. volgensis*, *Aspidoceras* cf. *catalaunicum*, *Nannocardioceras* sp., ?*Neochetoceras* sp.), двустворки (*Nuculoma* cf. *variabilis*, *Liostrea plastica*, ?*Inoceramus* sp.), скафоподы, гастроподы (*Dicroloma cohleata*) и серпулы (?*Nogrobs (Tetraserpula)* sp.). Видимая мощность отложений до 3 м. Верхняя граница повсеместно перекрыта оползнями или задернована.

Вышележащие отложения представлены средним и верхним подъярусами волжского яруса. Нижний контакт задернован, а выходы отмечаются лишь в оползнях и представлены глинами, местами битуминозными (средняя волга) а также алевролитами слоистыми рыхлыми опоковидными палевой окраски (верхняя волга). В волжских слоях встречаются остатки беспозвоночных: ядра аммонитов (*Kachpurites fulgens*, *Craspedites mosquensis*, *C. kaschpuricus*, *C. parakaschpuricus*, *Garniericeras* sp.), белемниты (*Acroteuthis mosquensis*), двустворки (*Anopaea sphenoides*, *Buchia terebratuloides*).

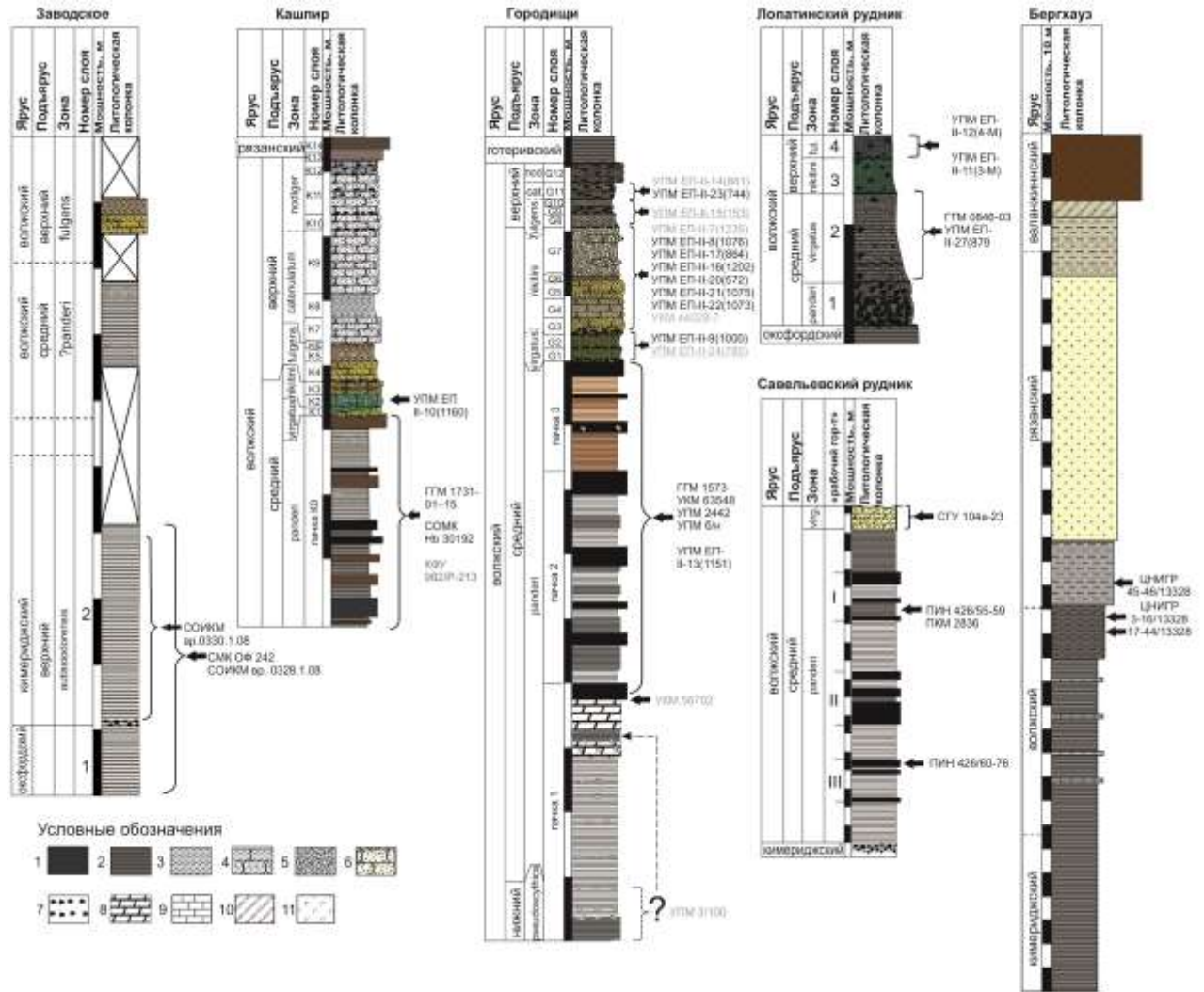


Рис. П.1.1. Разрезы местонахождений, из которых происходит материал в России. Уровни, с которых происходят находки ихтиозавров, отмечены стрелочками; в случае неопределенности стрелки указывают на стратиграфические интервалы, выделенные скобками. Условные обозначения: 1 – горючие сланцы; 2 – глины (глины и аргиллиты для разреза о. Бергхауз); 3 – алевриты; 4 – алевролиты; 5 – пески; 6 – песчаники; 7 – фосфориты; 8 – мергели; 9 – известняки; 10 – каолинизированные породы коры выветривания и обожженные породы; 11 – диориты. Разрез Заводского обнажения составлен по данным (Моров, Кучера, 2012); разрезы Кашпир и Городищи по (Рогов и др., 2015), разрез Лопатинского рудника по данным (Митта, 1993); разрез о. Бергхауз предоставлен В.Б. Ершовой (СПбГУ), приведен с изменениями. Серым цветом показаны находки из близлежащих местонахождений: для Кашпира это Новая Рачейка, для Городищ – «Детский санаторий» и Сланцевый рудник (дополнительно подчеркнут).

Самарская область, городской округ Сызрань, деревня Новая Рачейка

В Сызранском районе юрские отложения выходят не только вдоль берегов Волги Сызранки и Кубры, но также и по многочисленным оврагам. В устье одного из таких оврагов (овр. Березовый Дол, рядом с д. Новая Рачейка), в начале прошлого века был найден неполный скелет ихтиозавра. Разрез местонахождения описанный П.А. Казанским (1903) в целом не отличается от прочих юрских разрезов данной местности (см. описание

кашпирского разреза ниже). Здесь также на пачке переслаивающихся серых глин и горючих сланцев зоны *Dorsoplanites panderi* ветлянского горизонта залегают алевролитисто-песчаные породы ундорского горизонта. Скелет ихтиозавра *Arthropterygius volgensis* (КФУ 982/P-213) был найден в верхней части пачки глин и глинистых сланцев вместе с аммонитами *Dorsoplanites cf. panderi* и двустворками *Buchia mosquensis* (Казанский, 1903).

Самарская область, городской округ Сызрань, поселок Кашпир

Кашпирские обнажения протягиваются вдоль берега р. Волги к югу от Заводского обнажения. Здесь представлены более высокие части юры и нижний мел (до готеривского яруса, включительно). Первые сведения о выходах юрских и нижнемеловых отложений у Кашпира были получены в ходе экспедиций И.И. Лепехина и П.С. Палласа (Лепехин, 1771; Pallas, 1771). Этот разрез также служил одним из экскурсионных объектов при проведении геологических конгрессов, а И.Г. и Н.Т. Сазоновы (1977, 1979) предложили его в качестве стратотипа для «кашпурского яруса». Для разреза Кашпира детально изучена фауна беспозвоночных, есть данные по палинологии и наннопланктону, по геохимии горючих сланцев, и палеомагнитные данные (см. ссылки в работе Рогов и др., 2015).

В Кашпире с начала прошлого века ведется добыча горючих сланцев средневожской зоны *Dorsoplanites panderi* ветлянского горизонта. Основные находки из Кашпира, описанные в данной работе, происходят именно из этого стратиграфического интервала, представленного чередованием глин тёмно-серых известковистых и горючих сланцев. Видимая мощность этого интервала в береговом обнажении достигает 2,6 м. Скелет ихтиозавра *Arthropterygius lundi* экз. ГГМ 1731-01–15 был найден в 1937 г. в береговом обнажении, зоне *Dorsoplanites panderi* (Zverkov, Prilepskaya, 2019); скелет *Grendelius zhuravlevi* СОМК Нб 30192 был найден в Шахте № 3, в нижней части зоны *Dorsoplanites panderi* (Архангельский, 2000).

Выше этого интервала залегают алевролитисто-песчаные породы ундорского горизонта (зоны *Virgatites virgatus* – *Craspedites nodiger*) (рис. П.1.1). Один из экз. *Nannopterygius saveljeviensis* (УПМ ЕП-П-10(1160)) был найден В.М. Ефимовым в береговом обнажении, в зоне *E. nikitini* (Ефмов, 1999а).

Описание Кашпирского разреза приводится по материалам М.А. Рогова с соавторами (2015).

Пачка К0. Чередование сланцев, глинистых, темно-серых и глин серых известковитых серых. Выделяется 18 слоев и прослоев мощностью 0,05 – 0,5 м. Содержат аммонитов *Zaraiskites pommerania*, *Zaraiskites kuteki*, *Dorsoplanites cf. panderi*, *Acuticostites acuticostatus*. *Zaraiskites regularis regularis*. Видимая мощность над урезом воды 2,6 м.

На размытой поверхности битуминозных сланцев, залегают:

Слой К1. Песчаник зелёный биотурбированный кварц-глауконитовый с бурыми и коричневыми фосфоритовыми гальками с заполненными зелёным песком полостями и гнёздами

ожелезнения. В нижней части – пиритовые стяжения, также встречаются более плотные тёмные стяжения. Граница с нижележащим слоем неровная, с норами типа *Thalassinoides* (до 1 см и более в толщину), заполненными зелёным песком. Из фосфоритовых галек определены *Dorsoplanites panderi* и *Zarajskites scythicus*; в слое встречены *Virgatites* spp., включая (в кровле) формы, характерные для подзоны *Rosanovi*. Кровля размыта и обохрена. Мощность 0,11 м.

Слой К2. Песчаник биотурбированный фосфоритовый, зеленовато-серый, на выветрелой поверхности ожелезнённый, с *Virgatites* cf. *sosia* в основании. Мощность 0,1 м. Южнее, в разрезе у Лодочной станции, мощность этого слоя (тёмно-зелёный глауконитовый песчаник с прослоями фосфоритов) увеличивается до ~ 0,5 м. Аммониты в основном представлены раздавленными деформированными ядрами. В интервале 0-25 см выше подошвы встречаются *Epirvirgatites* (*Biplicioceras*) *bipliciformis*, *Titanites* sp., выше (от 30 см выше подошвы вплоть до кровли слоя) - *Epirvirgatites* (*E.*) *lahuseni*, *Taimyrosphinctes* spp., *Paracraspedites* sp., *Titanites* sp.

Слой К3. Песчаник мелкозернистый, зеленовато-серый, на выветрелой поверхности рыжий, с многочисленными белемнитами и фосфоритовыми стяжениями, с *Epirvirgatites nikitini*, *E.* aff. *lahuseni*, *Epilaugeites* cf. *vogulicus*. Мощность 0,12 м.

Слой К4. Песчаник тёмно-серый с зеленоватым оттенком, местами коричневый, со стяжениями серого фосфатизированного песчаника, с *Kachpurites tenuicostatus*, *K. fulgens*, *Craspedites* (*C.*) *praeokensis*. Залегает на подстилающем слое с перемывом (выщелоченные белемниты). Мощность 0,3 м.

Слой К5. Алевролит опокovidный серо-коричневый, светлый, плотный, несколько более тёмный в нижней части слоя. Отдельность переходит от тонкоплитчатой вверху к толстоплитчатой, с биотурбациями, внизу. В середине слоя наблюдаются более светлые известковистые пятна размером 5x5x1 см. От вышележащего слоя отделяется перемывом. Встречаются *Kachpurites cheremkhensis*, *K. subfulgens*, *K.* aff. *fulgens*. Вблизи кровли встречены *K. involutus*. Из краспедитин в слое присутствуют *Craspedites* (*C.*) *okensis*, *C.* (*C.*) *nekrassovi*. Мощность 0,3-0,35 м.

Слой К6. Алевролит серо-рыжий опокovidный, с ожелезнёнными выщелоченными рострами белемнитов, с редкими *Craspedites* (*C.*) *okensis*, *Kachpurites* aff. *fulgens*. Мощность 0,05-0,1 м.

Слой К7. Песчаник известковистый опокovidный, серый. В нижних 0,15 м менее плотный, в верхней части крепкий, с многочисленными *Buchia*. В нижних 5 см встречен *Kachpurites involutus* Rogov, выше появляются *Garniericeras catenulatum*. Также встречаются *Craspedites* (*C.*) *okensis*, *C.* (*C.*) *subditus*. Мощность 0,4 м.

Слой К8. Алевролит песчанистый опокovidный, серый, в подошве с ожелезнением, с многочисленными светлыми фосфоритовыми конкрециями, с *Craspedites* (*C.*) *okensis*, *C.* (*C.*) *subditus*, *Garniericeras catenulatum*. Мощность 0,4 м.

Слой К9. Песчаник известковистый опокovidный, серый с желтыми участками, плотный. В нижних 0,4 м с многочисленными *Craspedites* (*C.*) *subditus*, *Garniericeras* cf. *subclypeiforme* (в основании с *G. catenulatum*). Начиная с 0,3 м выше подошвы, в прослое фосфоритов с *Craspedites* (*C.*) cf. *subditus* (Trd.) встречаются *Craspedites* (*Mosquitoes*) ex gr. *pseudonodiger*, *Craspedites* (*Mosquitoes*) *mosquensis*. Мощность 1 м.

Слой К10. Песчаник известковистый опокovidный, серый, с фосфоритовым прослоем в основании, с *Craspedites* (*Mosquitoes*) *mosquensis*, *C.* (*Trautscholdiceras*) aff. *nodiger*, *Garniericeras subclypeiforme*. Мощность 0,25 м.

Слой К11. Песчаник известковистый опокovidный, серый, с фосфоритовым прослоем в основании, а также на уровнях 0,3 и 0,5 м выше подошвы, с *Craspedites* (*Mosquitoes*) *mosquensis*, *C.* (*Taimyrocera*) sp., *C.* (*Trautscholdiceras*) *nodiger*, *C.* (*T.*) *parakashpuricus*, *C.* (*T.*) *kashpuricus*, *Garniericeras subclypeiforme*. Мощность 0,65 м.

Слой К12. Песчаник известковистый опокovidный, серый (до темно-серого), с большим количеством фосфоритов. Резко преобладают *Craspedites* (*Trautscholdiceras*) *milkovensis* и *C.* (*T.*) *kashpuricus*, находки *Garniericeras subclypeiforme* редки. Мощность 0,15-0,25 м.

Слой К13. Песчаник рыхлый опокovidный желтовато-серый, местами выклинивающийся. Мощность до 0,1 м.

Слой К14. Битуминозный сланец желтовато-коричневый, в верхней части слоя серый, с очень редкими *Riasanites* cf. *rjasanensis*. Мощность 0,15-0,3 м.

Вся вышележащая часть разреза (включая слой К-14) относится к нижнему мелу.

Материалы, описываемые в данной работе (*Arthropterygius lundi*, экз. ГГМ 1731-01–15, и *Grendelius zhuravlevi*, экз. СОМК Нб 30192), происходят из горючих сланцев зоны

Dorsoplanites panderi. В литературе есть указания на находки ихтиозавров (*Nannopterygius saveljeviensis*, экз. УПМ ЕП-II-10(1160)) из более высоких стратиграфических уровней (зона *E. nikitini*) этого разреза (Ефимов, 1999б).

Ульяновская область, Ульяновский район, деревня Городищи

В Поволжье самые значимые находки морских рептилий происходят из Ульяновского палеонтологического заказника. Наиболее полный разрез в пределах заказника располагается на правом берегу р. Волга приблизительно в 25 км севернее г. Ульяновска у д. Городищи. обнажение открыто еще в конце XVIII в теми же экспедициями, что открыли и кашпирское обнажение (Лепехин, 1771; Pallas, 1771), и является одним из наиболее изученных разрезов верхней юры европейской части России.

Здесь в высоких береговых обрывах обнажаются слои верхнего кимериджа – готерива, залегающие с небольшим наклоном на юг, вследствие чего прямо по д. Городищи выходят верхнекимериджские – средневожские слои, а южнее постепенно появляются более молодые отложения. Нижне-средневожские отложения здесь представлены глинами, глинистыми сланцами и мерглями ветлянского горизонта, верхневожские отложения представлены мелкозернистыми песками и песчаниками ундорского горизонта. Детальное описание разреза проводилось рядом авторов, в том числе в последние годы М.А. Роговым с соавторами (Rogov, 2010; Киселев, Рогов, 2005; Рогов, 2013; Рогов и др., 2015; Price, Rogov, 2009). Ниже приведено описание средней части разреза, из которой известны находки остатков морских рептилий (зоны *Dorsoplanites panderi* – *Garniericeras catenulatum*), по материалам из вышеупомянутых работ М.А. Рогова с соавторами.

Пака 1. Переслаивание мергелей и глин светло-серых, местами переходящих в мергель, с аммонитами (иногда пиритовыми) и многочисленными фосфоритовыми конкрециями. Содержат *'Pseudovirgatites' puschi* и *?Pavlovia pavlovi*, более высокая часть относится к зоне *Dorsoplanites panderi* средневожского подъяруса и содержит *Zaraiskites quenstedti*, *Z. scythicus*, *Dorsoplanites panderi*, *Pavlovia pavlovi*. Мощность 3,2 м.

Пачка 2. Чередование сланцев, глинистых, темно-серых и глин серых известковитых серых. Выделяется 16 слоев и прослоев мощностью 0,05 – 0,4 м. Содержат многочисленные *Zaraiskites kuteki* и более редкие *Dorsoplanites* sp., *Acuticostites* sp. Мощность пачки 3 м.

Пачка 3. Чередование глин и глинистых сланцев бежевых, известковитых, сланцеватых, с ожелезнением в нижней части, с фосфоритовыми конкрециями. Содержат *Zaraiskites regularis*, *Dorsoplanites* sp. *Zaraiskites zarajskensis*. Выделяется 7 слоев и прослоев мощностью 0,05 – 0,3 м. Мощность пачки 1,55 м.

На размытой поверхности сланцев залегают:

Слой G1. Песок зелёный с жёлтыми примазками, с фосфоритовыми конкрециями с переотложенными *Zaraiskites* cf. *zarajskensis* в основании. В кровле слоя наблюдается поверхность “рыхлого дна”. Мощность 0,1-0,3 м.

Слой G2. Зеленоватый биотурбированный кварц-глауконитовый глинистый рыхлый песчаник с рыжими пятнами ожелезнения по пириту, с прослоем фосфоритовых конкреций в основании. В матриксе встречаются *Virgatites virgatus*, в фосфоритовых гальках в основании слоя – *V. gerassimovi*, *V. virgatus*. Мощность 0,25-0,5 м.

Слой G3. Песок мелкозернистый, переходящий в рыхлый песчаник, охристый, переполненный переотложенной фосфоритовой галькой, местами образующей конгломерат. В слое,

свободном от фосфоритов, песок нередко образует концентрически слоистые «мячики» лимонно-охристого цвета. В фосфоритах часто встречаются переотложенные аммониты *Virgatites* spp., *Lomonossovella lomonosovi*, *Dorsoplanites* spp. Мощность 0,2-0,3 м.

Слой G4. Песчаник мелкозернистый, серовато-бурый, плотный, слоистый с деформированными ядрами аммонитов *Epivirgatites (Biplicioceras) bipliciformis*, а также единичными *Lomonossovella* sp. Кроме того, начиная с этого слоя и вплоть до сл. G5 иногда встречаются мегаконхи, ранее большинством авторов относимые к *Epivirgatites*. Эти аммониты резко отличаются от эпивиргатитесов крупными и гигантскими размерами раковин. Мощность 0,25-0,3 м.

Слой G5. Песок мелкозернистый, зеленовато-буровато серый, плотный, слоистый, местами переходящий в рыхлый песчаник. Аммониты сильно раздавлены. Среди них определены *Epivirgatites (E.) lahuseni*, *E. (E.) aff. nikitini*, *Taimyrosphinctes (Udschasphinctes)* sp. (часто), *Titanites* sp., *Lomonossovella* sp. Мощность 0,3 м.

Слой G6. Песок алевритистый, буровато-рыжий, ожелезненный, плотный, плавно переходящий в мелкие песчанистые конкреции. Мощность 0,05-0,1 м.

Слой G7. Песок мелкозернистый или алевритистый, зеленовато-бурый, неяснослоистый, плотный, с двумя горизонтами караваеобразных конкреций песчаника рыхлого, местами переполненного раковинами бухий. Слой часто выклинивается по латерали и имеет линзовидное залегание. Мощность 0,75 м. Аммониты расположены в 4 горизонтах и представлены *Epivirgatites (E.) nikitini*, *Kachpurites* sp. nov., *Subcraspedites* sp., *S. sowerbyi*, *S. cf. preplicomphalus*, *Swinnertonia* sp., *Taimyrosphinctes* sp.

Слой G8. Алеврит серый, темнее нижележащего слоя, с многочисленными бухиями и белемнитами. Граница с подстилающим слоем неотчётливая. Мощность 0,2-0,22 м.

Слой G9. Песок серый, с зеленоватым оттенком, с многочисленными фосфоритовыми конкрециями, с *Kachpurites* ex gr. *cheremkhensis*, *K. aff. fulgens* (редко), *Craspedites (C.) praeokensis*, *C. (C.) okensis*, *C. (C.)* ex gr. *nekrassovi*. Мощность 0,1-0,12 м.

Слой G10. Алеврит от серого до тёмно-серого, полосчатый (с бежево-серыми линзочками), с редкими *Craspedites (C.) okensis*. Мощность 0,13 м.

Слой G11. Песок, переходящий в рыхлый песчаник (образуя линзовидную «плиту»), с многочисленными фосфоритовыми конкрециями. В верхней части слой становится плотнее. Встречаются многочисленные *Craspedites (C.) okensis* и сравнительно редкие *C. (C.) cf. subditus*, *Garniericeras catenulatum*. Мощность 0,25 м.

Слой G12. Плита, состоящая из тёмно-серых стяжений фосфатизированного песчаника и фосфорита. Встречаются редкие *Craspedites (Trautscholdiceras) parakachpuricus* Geras. В расположенном примерно в 8 км к югу разрезе у п. Новая Беденьга в аналогичном слое был встречен *Riasanites cf. swistowianus*. Мощность до 0,3 м.

Выше залегают черные глины, относящиеся к верхнеготеривской зоне *Speetonicerias versicolor*.

Находки остатков морских рептилий встречаются преимущественно в глинистых сланцах зоны *Dorsoplanites panderi (Arthropterygius chrisorum*, экз. ГГМ 1573; *Arthropterygius cf. hoybergeti*, экз. УКМ 63548 и экз. УПМ б/н; *Nannopterygius cf. saveljeviensis*, экз. УПМ ЕП-II-13(1151)) и в песках зон *Virgatites virgatus (N. saveljeviensis* экз. УПМ ЕП-II-9(1000)) и *Epivirgatites nikitini* (рис. П.1.1; *N. saveljeviensis* экз. УПМ ЕП-II-8(1076), УПМ ЕП-II-17(864), УПМ ЕП-II-16(1202); *Undorosaurus gorodischensis* экз. УПМ ЕП-II-20(572), УПМ ЕП-II-21(1075), УПМ ЕП-II-22(1073)). Также неполный скелет *Undorosaurus gorodischensis* УПМ ЕП-II-23(744) найден в верхневолжской зоне *Garniericeras catenulatum* (Ефимов, 1999б).

Ульяновская область, Ульяновский район, «Детский санаторий»

Береговые обнажения р. Волга около «Детского санатория» (3 км к востоку от с. Новая Беденьга) вскрывают отложения среднего и верхнего подъярусов волжского яруса. По строению разрез сходен с таковым в Городищах. Наиболее базальные слои, обнажающиеся при низкой воде в данном местонахождении – мергели, аналогичные таковым из верхней части первой пачки разреза у Городищ (личные наблюдения автора совместно с М.А. Роговым, 2015 г., перс. сообщ. И.М. Стеньшина, 2020 г.). По всей видимости, из прослоя серых глин, разделяющих слои мергелей, происходит скелет ихтиозавра *Grendelius pseudoscythicus* (УПМ 3/100), который В.М. Ефимов отнес к нижеволжскому подъярису, зоне *Howaiskya pseudoscythica*, опираясь, вероятно, на литологию, а не на данные по аммонитам. Современные представления о стратиграфии ниже- и средневолжского подъярусов в данной местности (Рогов, 2013; Рогов и др., 2015) позволяют утверждать, что нижеволжские отложения в районе «Детского санатория» расположены ниже уровня воды. Таким образом, экз. УПМ 3/100 должен происходить из нижней части зоны *Dorsoplanites panderi*. Скелет *Grendelius alekseevi* (голотип, УКМ 5670) залегал на границе мергеля и первой пачки горючего сланца зоны *Dorsoplanites panderi* (Архангельский, 2001). Из вышележащих отложений данного местонахождения, песчаников зоны *Epivirgatites nikitini*, происходят ласт *Undorosaurus gorodischensis* (УКМ 44028-7) и передняя часть скелета *Nannopterygius yasykovi* (голотип, УПМ ЕП-II-7(1235)). В.М. Ефимов (1999а) указывал, что экз. УПМ ЕП-II-7(1235) происходит из зоны *Craspedites subdites*, однако, беспозвоночные, залегающие в породе вокруг экземпляра (аммониты *Epivirgatites* cf. *lahuseni* и двустворки *Buchia* cf. *fischeriana*), типичны для зоны *Epivirgatites nikitini* (перс. сообщ. М. А. Рогова и В.А. Захрова, ГИН, 2019). Также из зоны *Craspedites subdites* (= зона *G. catenulatum*) данного местонахождения Ефимов указывает экз. УПМ ЕП-II-14(881), который он отнес к “*Yasykovia kabanovi*” = *N. saveljeviensis*.

Ульяновская область, Ульяновский район, Сланцевый (Захарьевский) рудник

В береговых обрывах р. Волга около д. Сланцевый рудник (бывш. Захарьевский рудник) также обнажаются средне- и верхневолжский подъярусы, строение которых в общих чертах сходно с таковым в Городищах и «Детском санатории» (личные наблюдения автора 2019 г.). Волжские отложения в Сланцевом руднике перекрывает фосфоритовая плита, датируемая ?валанжином и толща готеривских глин. Обнажение у Сланцевого рудника является опорным разрезом верхнеготеривского подъяруса (Барабошкин, Благовещенский, 2010).

В данном местонахождении В.М. Ефимовым в зоне *V. virgatus* обнаружен неполный скелет *Undorosaurus nessovi* (голотип, экз. УПМ ЕП-II-24(785); Ефимов, 1999б), а из зоны

K. fulgens отмечена находка коракоеидов “*Yasykovia kabanovi*” (экз. УПМ ЕП-II-15(153); Ефимов, 1999а).

Московская область, Воскресенский район, Лопатинский рудник

Многочисленные находки остатков позднеюрских морских рептилий были сделаны в Подмосковье, однако юрские разрезы позапрошлого и прошлого веков, где были совершены основные находки, к настоящему времени в большинстве своем недоступны, что связано с застройкой и укреплением берегов (разрезы в Мнёвниках и на Воробьевых горах) а также с закрытием и затоплением Воскресенских фосфоритдобывающих карьеров. Тем не менее автору представляется не лишним привести по литературным данным (Митта, 1993) описание разреза волжских отложений Лопатинского рудника, дающего достаточно полное представление о составе и литологии волжского яруса Московской синеклизы, и являющегося важным местонахождением морских рептилий (рис. П.1.1). Данный разрез относится к волжскому ярусу, ундорскому горизонту, а его нижняя часть представлена конденсированными верхами ветлянского горизонта, зоной *Dorsoplanites panderi* (Митта, 1993).

Большинство находок остатков морских рептилий в данном местонахождении происходит из слоя темных, опесчаненных глин зоны *Virgatites virgatus* (Митта, 1984; Ефимов, 1999б). Остатки представителей рода *Nannopterygius* отмечены как из зоны *V. virgatus*, так и из зоны *K. fulgens* (Ефимов, 1999а; Зверьков и др., 2017; Zverkov, Jacobs, 2021).

Описание разреза 14 Лопатинского рудника, в настоящее время затопленного, приведено по данным В.В. Митта (1993).

На темно-серой плотной оксфордской глине с *Amoeboceras alternans* трансгрессивно залегают:

Слой 1. Фосфоритовый пласт, содержащий в нижней части источенную сверлящими моллюсками буровато-черную, с поверхности глянцевитую гальку с ископаемыми кимериджа (*Desmosphinctes* spp.) и буровато-серые, также окатанные и источенные конкреции с ядрами *Dorsoplanites panderi*, *Pavlovia pavlovi*, *Zaraiskites scythicus*, *Acuticostites acuiicostatus* и др. В верхней части пласта часто встречаются раковины *Virgatites gerassimovi* Mitter, *V. pallasianus*, сохранившие перламутровый слой. Общая мощность пласта 0,25 м.

Слой 2. Глины темные, песчаные. В нижней части обильные *Virgatites gerassimovi* Mitter, *V. pallasianus*, реже *V. sosia*, *Dorsoplanites serus* Gerasimov. В средней части ископаемые редки, встречены *Virgatites virgatus*, *V. pallasianus*, *V. larisae*, *V. sosia*, *Dorsoplanites serus*, *Lomonossovetla lomonossovi*. В верхней части часто встречаются *Dorsoplanites serus*, *Virgatites virgatus*, *V. pallasianus*, *V. sosia*, *V. larisae*, *V. crassicostatus*, *Lomonossovetla lomonossovi*. Общая мощность глин 1 м.

Слой 3. Пески темные, глинистые, глауконитовые, содержащие конкреции некрепкого песчанистого фосфорита с раковинами *Epivirgatites bipliciformis*, *Lomonossovetla lomonossovi*, *Laugaites* sp. juv. Мощность 0,4 м.

Выше по разрезу залегают темно-зеленые мелкозернистые глинистые глауконитовые пески зоны *Kachpurites fulgens* верхнего подъяруса волжского яруса.

Мощности зон и подзон среднего волжского подъяруса в районе фосфоритных карьеров не выдержаны и по простиранию могут уменьшаться, иногда вплоть до полного выклинивания.

Находки остатков *Undorosaurus* происходят из зоны *Virgatites virgatus* (Слой 2; Митта, 1984; Герасимов и др., 1995; Ефимов, 1999б; Зверьков и др., 2017). Также из зоны *V. virgatus* карьера 7-2бис происходит экз. ГГМ 0846-03 *Nannopterygius* cf. *yasykovi* (Зверьков и др., 2017; Zverkov, Jacobs, 2021). Согласно статье Ефимова (1999а) из зоны *K. fulgens* происходят голотипы «*Yasykovia mittai*» УПМ ЕП-II-12 (4-М) и «*Y.sumini*» УПМ ЕП-II-11 (3-М).

Москва, Мнёвники

В настоящее время место, где располагалась д. Мнёвники, входит в состав Москвы (район Хорошово-Мнёвники). Юрские обнажения по берегам Москвы-реки здесь уже в основном недоступны для изучения, однако сравнительно недавно был расчищен и описан небольшой разрез на Карамышевской набережной (Рогова, Стародубцева, 2014). С.Н. Никитин (1890) при составлении 57 листа общегеологической карты России отмечал, что разрезы непосредственно у деревни Мнёвники «не представляют однако же ни полноты, ни значительного богатства ископаемыми, почему и не заслуживают особаго описания» (Никитин, 1890, с. 211). Более полные разрезы описаны им для обнажений между д. Мнёвники и Шелепихой. В этих разрезах Никитин (1890, с. 213) отмечает «довольно часто попадающаяся разобщённые части скелета ихтиозавров и плезиозавров», которые, скорее всего, происходят из зоны *V. virgatus*. Ласт ихтиозавра *Undorosaurus trautscholdi* был найден Г.А. Траутшольдом в глинистом, глауконитовом, черном песке (thonigen, glaukonitischen, schwarzen Sande) около д. Мнёвники (Trautschold, 1979). Предположительно эта находка происходит из зон *E. nikitini*–*K. fulgens* (Akhangelsky, Zverkov, 2014; Зверьков и др., 2017).

Московская область, Раменский район, деревня Еганово, карьер Раменского ГОКа

Карьер Раменского ГОКа по добыче верхневолжских стекольных и формовочных песков у д. Еганово (Раменский район, Московская область) известен находками верхнеюрской фауны беспозвоночных и позвоночных. Детальное описание разреза было опубликовано в 2017 г. (Рогов, 2017). Богатые фауной слои верхней юры вскрываются в дренажных канавах, в то время как из верхней, разрабатываемой части разреза находки макрофауны неизвестны. Разрез устроен следующим образом (Рогов, 2017; личн. набл. автора 2015 – 2017 гг.): в основании вскрываются темно-серые глины нижнего кимериджа, их перекрывают сильно конденсированные (мощностью 0,3 м) глауконитовые пески со

стяжениями фосфорита и фауной характерной для зоны *D. panderi* и в верхней части – подзоны *Virgatites gerassimovi* зоны *V. virgatus*; выше залегают: алевроит темный зеленовато-серый, песчанистый с глауконитом и фауной зоны *V. virgatus* (мощность до 2 м); песок тёмно-зелёный глауконитовый, глинистый с фауной зоны *E. nikitini* (мощность до 0,6 м); аналогичный песок, темный зеленовато-серый, алевроитистый с фауной зоны *K. fulgens* (до 0,35 м); алевроит тёмно-серый с зеленоватым оттенком, с зелёными примазками и линзочками (до 0,4 м) и песок зеленовато-коричневый, алевроитистый, с обильными рыхлыми тёмно-коричневыми фосфоритовыми конкрециями (0,3 м) с фауной зоны *K. fulgens*; фосфоритовая плита с большими количеством окаменелостей зоны *G. catenulatum* (0,2 м); выше залегают серый алевроит и светлые пески без макрофауны (Рогов, 2017).

Находки остатков морских рептилий (включая остатки ихтиозавров родов *Undorosaurus* и *Nannopterygius*) в Еганово известны из зон *V. virgatus* – *K. fulgens*, однако большинство находок происходит из отвалов дренажных канав и их точное положение в разрезе не установлено (Зверьков и др., 2017).

Саратовская область, Краснопартизанский район, Савельевский сланцевый рудник

Савельевское месторождение горючих сланцев разрабатывалось с 1931 по 1957 гг. и в настоящее время закрыто. Оно расположено на правом берегу р. Сакмы (левый приток р. Большой Иргиз) в 35 км к юго-западу от г. Пугачев, около с. Савельевки Краснопартизанского района Саратовской области. В каталоге Е.М. Первушова и др. (1999) местонахождение названо «Горный-1». В довоенные годы сборы остатков морских рептилий на местонахождении проводил директор Пугачевского краеведческого музея К.И. Журавлев (Журавлев, 1941, 1943). В его статье приводится следующее описание разреза (Журавлев, 1943; с комментариями и уточнениями):

(1) В основании разреза буровые скважины и шурфы вскрывают конгломерат из фосфоритовых галек с гладкой черной поверхностью, содержащих *Aulacostephanus subeudoxus* и *Perisphinctes contiguus* мощностью 0,1-0,2 м. (кимеридж)

(2) Выше залегают толща темно-серых мергелистых и битуминозных глин и горючих сланцев, чередующихся между собой, в которой насчитывается до 13 прослоев горючих сланцев различной мощности (от нескольких см до одного и более метров). Сближенные между собой пачки горючего сланца объединялись в три рабочих горизонта (I–III), счет которых вели сверху вниз. Общая мощность глинисто-сланцевой толщи достигает 17-18 м. Верхний рабочий горизонт (I) по мнению Журавлева (1943) относился к зоне *V. virgatus*, по присутствию *Virgatites cf. virgatus* Buch, а большая часть толщи (II и III горизонты) принадлежат зоне «*Perisphinctes panderi*» и «*Virgatites scythicus*». Это мнение повторяется также в работе Первушова и др. (1999). Однако по сообщению М.А. Рогова (личн. сообщ. 2021), наиболее вероятно, что за *Virgatites cf. virgatus* Журавлевым были ошибочно приняты *Zaraiskites regularis*. Это позволяет говорить о том, что I рабочий горизонт, по-видимому, принадлежит к биогоризнту *Zaraiskites regularis* зоны *Dorsoplanites panderi* и в целом вся толща представляет зону *D. panderi*.

(3) Вышележащие отложения представлены известково-мергелистой толщей, сложенной из переслоев различной твердости глауконитово-песчаных известняков и мергелей с обилием фауны. Присутствуют аммониты *Virgatites virgatus*, двустворки *Buchia mosquensis* обильны остатки иглокожих. Мощность 8,71-10,19 м. Журавлев (1943) рассматривал эту часть разреза как средневожскую зону *Virgatites virgatus*.

(4) Выше залегают глины серые песчанистые и пески с фосфоритовым горизонтом в основании. Мощность от 0,4-0,5 м до 4,7 м. Возраст этой части разреза оценивается как верхневожский–валанжинский (Журавлев, 1943)

(5) Верхнюю часть разреза формируют глины темно-серые сланцеватые гипсоносные с сидеритовыми конкрециями. Присутствует фауна неопределимых двустворчатых и рюхоногих моллюсков. Мощность до 20 м и более. Возраст этой части разреза оценивается как готерив–апт (Журавлев, 1943).

Находки остатков морских рептилий в Савельевском руднике происходят исключительно из зоны *D. panderi*, главным образом из II рабочего горизонта (Журавлев, 1943). Скелет небольшого ихтиозавра (голотип «*Paraophthalmosaurus saratoviensis*» ПКМ 2836 и ПИН 426/55-59 был обнаружен в шахте № 2 в феврале 1933 г., он залегал в серой битуминозной глине между прослоями горючего сланца I рабочего горизонта – по этой причине Архангельский (1998) и Первушов и др., (1999) относили его к зоне *V. virgatus*, однако наиболее вероятно, что он принадлежит к биогоризонту *Zaraiskites regularis* - верхнему биогоризонту зоны *Dorsoplanites panderi*. Скелет *Grendelius zhuravlevi* (голотип, ПИН 426/60-76) был найден в 1934 г. в верхней пачке III рабочего горизонта, в третьем западном штреке шахты № 1. Таким образом он происходит из нижней части зоны *D. panderi* (рис. П.1.1).

Саратовская область, Краснопартизанский район, карьер у поселка Горный

Карьер Кирпичного завода, расположенный на северо-восточной окраине пос. Горный Краснопартизанского района Саратовской области в настоящее время не действует и является ООПТ регионального значения «карьер Горный». Данное местонахождение названо «Горный-2» в работе Е.М. Первушова и др. (1999).

Описание разреза приводится по работе Первушова с соавторами (1999):

Слой 1. Серый известковистый песчаник с массой остатков аммонитов и двустворок, характерных для зоны *Virgatites virgatus*, а также остатками ихтиозавра (экз. СГУ 104а-23, голотип *Nannopterygius saveljeviensis*); мощность 0,5 м.

Слой 2. Песок желто-бурый, тонкозернистый; мощность 1,0 м.

Слой 3. Крупные караваи серого известковистого песчаника, обособленные уплотненным с плитчатыми отдельностями песком; мощность 0,5 м.

Слой 4. Песок, как в слое 2; мощность 0,2 м.

Архангельский (1997) ошибочно указал возраст экз. СГУ 104а-23 (голотип *Nannopterygius saveljeviensis*) как ранневожский, что было позднее исправлено (Первушов и др., 1999).

Республика Коми, муниципальный район «Сосногорск», деревня Порожск

На правом берегу р.Ижмы около дер. Порожск, примерно 500 м ниже по течению расположен типовой разрез сланценосной пачки паромесской свиты. Описание разреза приведено в нескольких работах (Крымгольц, 1972; Сакс, 1976; Месежников, 1984). В разрезе определяется лишь зона *Dorsoplanites panderi*. Автор диссертации имел возможность посетить разрез во время полевых работ на р. Ижма в 2018 г. В настоящее время видимая мощность обнажения не превышает 13 м, и его строение соответствует описанию в «Стратиграфии юрской системы севера СССР» (Сакс, 1976). Остатки ихтиозавра *Arthropterygius lundi* (экз. ГГМ 1502) были обнаружены В.В. Меннером предположительно в 1943-44 гг. Ввиду отсутствия данных о положении находки в разрезе, более точную стратиграфическую привязку дать затруднительно, поэтому описание разреза здесь не приводится. Анализ матрикса экз. ГГМ 1502 на микрофауну (выполненный Е.М. Тесаковой и М.А. Устиновой) и микрофлору (выполненный Г.Н. Александровой) подтверждает, что материал происходит из зоны *D. panderi* (подробнее см. Zverkov et al., 2015a).

Ненецкий автономный округ, Заполярный район, Волонгский отторженец

Небольшое обнажение глин с обильной морской фауной расположено на правом берегу р. Волонги в 7 км выше ее устья. Эти выходы глин считают крупным отторженцем, заключенным в толще ледниковых отложений четвертичного возраста (Коссовой, 1969). Наиболее подробное описание разреза отложений верхней юры – низов мела (волжский и берриасский ярусы) р. Волонги приведено в работе М.С. Месежникова (1984). Новые находки фауны, включая неполный ласт *Ophthalmosaurus* sp., были сделаны П.А. Безносовым в 2013 г. (Безносов, 2013). Ласт ихтиозавра найден *ex situ*, однако споропыльцевой анализ матрикса, выполненный Л.А. Сельковой (ИГ КНЦ, Сыктывкар) позволяет говорить о верхневолжском – берриасском возрасте находки (Zverkov et al., 2015a).

Архангельская область, архипелаг Земля Франца-Иосифа, Остров Бергхауз

Остров Бергхауз расположен в северной части архипелага Земля Франца-Иосифа (ЗФИ) в 1,5 километрах к югу от ближайшего берега острова Галля, на входе в залив Гидрографов. Этот небольшой остров-гора имеет около 2,3 км в поперечнике и полностью свободен ото льда.

Разрез представлен толщей алевролитов и алевроитов хеферовской свиты (Костева, 2005), которые в северо-восточной части острова, где велись наблюдения, формируют склон до высотной отметки 180 м над ур. м., на которой их сменяют пески и песчаники с

прослоями известняков ламонской серии, имеющие нижнемеловой возраст. Мощность ламонской серии здесь около 150 м. Разрез бронируют базальты армитиджской свиты, формирующие вершину острова с максимальной высотной отметкой 372 м над ур. м. (Dibner, 1998).

Описание юрской части разреза острова приводилось Пирожниковым (1961), меловая часть разреза описана в «Объяснительной записке ...» (2006).

От уровня моря наблюдается следующая последовательность (по данным В.Б. Ершовой и автора):

Чередование пачек темноцветных тонкоплитчатых до листоватых алевролитов и/либо аргиллитов (мощностью 10–30 м) и маломощных прослоев песчаников и карбонатов (известняков, сидеритов).

С абсолютной отметки 180 м над ур. м., литологический состав пород заметно изменяется. Выше залегают пески глинистые серые с пластами глинистых известняков, содержащих многочисленные *Buchia fischeriana* и *B. unschensis*. Мощность пачки составляет 28 м.

Алевриты и песчаники алевритистые, слоистые светло-зеленовато-серые, голубовато-серые. Встречаются крупные (2–3 м) конкреции песчаников известковистых в лимонитовой корке. Мощность пачки около 100 м.

Пески серые глинистые, переходящие в дресвяные глинистые алевриты. В подошве (1,5 м) в песках присутствуют конкреции сидерита. Мощность 20 м.

Выше залегают каолинизированные породы коры выветривания и туфогенные породы армитиджской свиты.

Скелеты ихтиозавров *Arthropterygius chrisorum* найдены на северо-восточном склоне острова в верхней части последовательности тонкослоистых черных алевритистых сланцев, на высоте около 150 м (ЦНИГР 17-44/13328) и 155 м (ЦНИГР 3-16/13328) над уровнем моря. Остатки *Nannopterygius borealis* (ЦНИГР 45-46/13328) найдены выше, на высоте около 170 м над ур. м. Вместе с ихтиозаврами *A. chrisorum* были обнаружены многочисленные раковины двустворчатых моллюсков *Buchia fischeriana* и *B. unschensis* хорошей сохранности, характерные для пограничного интервала юры и мела. Приблизительно на этом же уровне (или немного выше), на другом склоне, были встречены многочисленные фрагменты раковин *Surites* cf. *praeanalogus*, свидетельствующие о присутствии зоны *Heteroceras kochi* рязанского яруса. В 20 м ниже найдены многочисленные представители вида-индекса верхней зоны волжского яруса *Chetaites chetae*. Примерно в 50 м ниже уровня с *A. chrisorum* были собраны хорошей сохранности аммониты *Laugeites lambecki* и *Praechetaites* cf. *exoticus*. Эти находки позволяют выделить здесь ранее установленные на Шпицбергене и в Восточной Гренландии биогоризонт *Laugeites lambecki* (зона *Laugeites groenlandicus*) и верхнюю зону средневожского подъяруса *Praechetaites exoticus* (Рогов и др., 2016). Отсутствие находок аммонитов непосредственно в слоях с *A. chrisorum* не позволяет говорить с уверенностью относятся ли они к верхневожскому подъярису или к рязанскому ярису, однако остатки *N. borealis* обнаружены в слоях выше находок *Surites* cf. *praeanalogus*, что позволяет говорить об их достоверно рязанском возрасте.

П.1.2. Местонахождения архипелага Шпицберген, Арктической Канады и Англии

Норвегия, архипелаг Шпицберген, гора Янусфьеллет

Точное стратиграфическое положение (приуроченность к аммонитовым зонам) для юрских морских рептилий Шпицбергена остается под вопросом в связи с недостаточно хорошей документацией при раскопках, с учетом меняющейся мощности и наличия деформаций. Норвежские исследователи указывали в своих работах, что большая часть находок происходит из зон *Dorsoplanites ilovaiskii* – *Dorsoplanites maximus* (Druckenmiller et al., 2012; Delsett et al., 2016), которые приблизительно соответствуют зонам *Dorsoplanites panderi* – *Virgatites virgatus* Восточно-Европейской платформы (рис. 6; Рогов, 2010). Ряд находок однозначно происходит из более высоких и низких стратиграфических интервалов и охватывает нижневолжский и верхневолжский подъярусы, а также, возможно, берриасский ярус нижнего мела (Delsett et al., 2016, 2017, 2018). Вместе с голотипом *Cryopterygius kristiansenae* (РМО 214.578) были обнаружены фрагменты аммонитов, которые М.А. Рогов (ГИН) определил, как *Taimyrosphinctes evolutus* Mesezhnikov, 1984, известные из зоны *Taimyrosphinctes excentricus* Сибири, что примерно соответствует зоне *Crendonites anguinus* Шпицбергена (Zverkov, Efimov, 2019). Отпечаток аммонита, сфотографированный во время раскопок голотипа *Janusaurus lundi* (РМО 222.654), по мнению М.А. Рогова, указывает, с большей вероятностью, на нижневолжский возраст данного экземпляра.

Канадский Арктический архипелаг, остров Мелвилл, мыс Грасси

В Арктической Канаде самые важные находки морских рептилий были сделаны в обнажениях мыса Грасси острова Мелвилл. Здесь были найдены скелеты плезиозавра *Borealonectes russelli* Sato et Wu, 2008 и ихтиозавра *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1994). Скелет плезиозавра был найден в верхней части свиты хикклс-коув (Hiccles Cove Formation), представленной песчаниками вернего бата – келловея (Poulton, 1994). Выше залегают черносланцевые свиты (формации) рингнес и дир-бей (Ringnes Formation и Deer Bay Formation), которые на некоторых островах Канадского арктического архипелага разделены и частично фациально замещаются песчаниками свиты эйвингэк (Awingak Formation) (Poulton, 1994), однако в разрезе мыса Грасси свита эйвингэк отсутствует (Embry, 1994; Poulton, 1994). Свита рингнес датируется оксфордом – ранним кимериджем, ее мощность в разрезе мыса Грасси достигает до 20 м, в других разрезах ее мощность не превышает 30 м (Poulton, 1994). Свита дир-бей охватывает верхи кимериджского яруса, волжский ярус, а также низы меловой системы (берриасский и частично валанжинский

ярусы) (Poulton, 1994). Скелет ихтиозавра был найден 51 м выше основания свиты рингнес (Russell, 1994); сопутствующая фауна не была указана, но было отмечено, что находка относится к свите рингнес (Russell, 1994). Это привело к тому, что последующие авторы посчитали возраст ихтиозавра оксфордско-кимериджским (Maxwell, 2010). Учитывая согласное залегание и схожую литологию свит рингнес и дир-бей в данном разрезе, а также то, что мощность свиты рингнес для данного разреза указывается как 20 м, кажется весьма вероятным, что скелет ихтиозавра относится к свите дир-бей, причем уровень его залегания на 31 м выше основания этой свиты. Таким образом, типовой экземпляр *Arthropterygius chrisorum* по-видимому имеет волжский возраст.

Англия, графство Дорсет, остров Портленд (Isle of Portland)

На о. Портленд кимериджские глины обнажаются в нижней части разреза на западном побережье. Они довольно плохо обнажены, в основном представлены в оползнях и покрыты осыпью, однако, судя по фауне здесь присутствуют зоны интервала *Virgatosphinctes* spp. – *P. pallasioides* (Arkell, 1933). Верхняя часть разреза сформирована свитами портландского песка и камня. В данной работе с о. Портланд описан единственный экземпляр – плечевая кость *Ophthalmosaurus* cf. *icenicus* (NHMUK 42283) происходящая из кимериджских глин, однако в связи с тем, что кимериджские глины представлены в оползневых телах и в целом плохо обнажены – более точный возраст находки, чем верхние кимериджские глины, установить затруднительно. Об определенных до рода и вида находках ихтиозавров из вышележащих отложений о. Портленд автору данной работы неизвестно, поэтому характеристика портландской части разреза здесь не приводится.

Англия, графство Дорсет, город Уэймут (Weymouth)

К северу от о. Портленд, при переезде через мост, на южной оконечности Уайк Реджиса присутствуют небольшие выходы нижней части кимериджских глин, залегающие на слоях серии кораллиан. Эти выходы простираются к северу до замка Сендсфут. Самые стратиграфически высокие слои, обнажающиеся ближе к о. Портленд, представлены здесь зоной *Aulacostephanus mutabilis*, в то время как хорошую обнаженность имеют только более низкие зоны *Rasenia cymodoce* и *Pictonia baylei* (Arkell, 1933). В данном местонахождении обнажается песчаный слой, получивший название пески Смолл Маус (Small Mouth Sands). По записям в каталоге NHMUK, из этого слоя происходит голотип *Brachypterygius extremus* (NHMUK PV R 3177). Из обнажений кимериджских глин на западном берегу Уайк Реджиса (Fleet Backwater), происходит ласт *Arthropterygius* sp. (MJML K 282).

Англия, графство Дорсет, Киммериджская бухта

Под названием «Kimmeridge Bay» в литературе, особенно XIX в., понимают серию местонахождений, расположенных вдоль берега в окрестностях д. Киммеридж. Здесь в береговых обрывах почти непрерывно обнажаются верхи нижних киммериджских глин (зоны *Aulacostephanus* spp., на западе) и полная последовательность верхних киммериджских глин (к востоку). Общая мощность киммериджских глин в этом районе достигает почти полукилометра. Район интенсивно изучается; основная характеристика обнажений приведена в сводке Аркелла (Arkell, 1933). Наиболее актуальные данные о строении киммериджских отложений района могут быть найдены в работах Р. Галуа (Cox, Gallois, 1981; Gallois, 2000, 2011, 2017; Gallois, Etches, 2001). Повторение здесь этих данных автору кажется излишним, тем более что, в связи с хорошей обнаженностью и изученностью разрезов, большинство находок из окрестностей Киммериджа привязаны с точностью до аммонитовых зон, либо детальнее. Находки происходят из четырех последовательно расположенных «местонахождений», границы между которыми не всегда очевидны, с запада на восток это: бухта Киммеридж (Kimmeridge Bay), Клэвеллс Хард (Clavells Hard), Роп Лейк Хед (Rope Lake Head) и Фрешвотер Степс (Freshwater Steps). Из бухты Киммеридж происходит голотип и дополнительные экземпляры *Nannopterygius enthekiodon* (NHMUK PV 46497 голотип, NHMUK PV 46497a; NHMUK б/н). Их точное стратиграфическое положение не было зафиксировано, однако они, очевидно, происходят из верхней части нижних киммериджских глин – одной из зон *Aulacostephanus* spp. (Arkell., 1933). Из местонахождения Клэвеллс Хард также происходят находки *Nannopterygius enthekiodon* (экз. MJML K 2010 из зоны *V. scitulus* и экз. MJML K 1776 из зоны *Pectinatites* (*Arkellites*) *hudlestoni*). Из местонахождения Роп Лейк Хед происходят *Nannopterygius* sp. (экз. SOTUG 15181, 15198, 15348, 16566 и 16663, зона *P. hudlestoni*) и голотип *Nannopterygius etchesi* (экз. MJML K1885 и K1896, зона *Pectinatites pectinatus*, слой «белого камня» K46 по Галуа). Из местонахождения Фрешвотер Степс, с его восточной окраины, происходит экземпляр *Grendelius mordax* (BRSMG Ce 16696) из зоны *P. hudlestoni*.

Англия, графство Дорсет, город Гиллингем (Gillingham)

В. Д. Аркелл (Arkell, 1933) отмечает, что единственное обнажение в окрестностях Гиллингема представляет собой большой глиняный карьер около железнодорожной станции, в котором обнажаются 25 футов (7,65 м) глин «полностью относящихся к аммонитовым зонам рода *Rasenia*». Отсюда указаны *Rasenia* cf. *stephanoides* (Oppel), *R.* cf. *trimerus* (Oppel) и многочисленные *Pararasenia desmonota* (Oppel) (что говорит о принадлежности вскрытого стратиграфического интервала к зонам *Rasenia cymodoce* –

Aulacostephanus mutabilis), также Аркелл отмечает, что отсюда происходят кости «*Ophthalmosaurus pleydelli* Lyd.» (голотип ?*Undorosaurus pleydelli*, экз. DORCM G.82).

Англия, графство Уилтшир, город Суиндон (Swindon)

Суиндон расположен на синклинальном трого, в котором залегают кимериджские глины, а также портландские и пурбекские отложения, формирующие верхнюю часть холма, на котором построена старая часть города, тогда как на крутых склонах этого холма располагались многочисленные глиняные карьеры по добыче глин на кирпичи (Arkell, 1933). В этих карьерах вскрывалась вся последовательность кимериджских глин, в которых часто находили остатки морских рептилий. Большинство находок позвоночных согласно Аркеллу происходит из нижних пачек, особенно из зон *Rasenia cymodoce*–*Aulacostephanus* spp. (Arkell, 1933). Общая мощность кимериджских глин в Суиндоне составляет порядка 90 м (300 футов). Общая характеристика разреза приведена Аркеллом и Копом и др. (Arkell, 1933; Cope et al., 1980) и здесь ее повторение кажется излишним. Кратко строение разреза в данном регионе можно изложить следующим образом.

Зоны *Pictonia baylei*–*Aulacostephanus* spp. были хорошо вскрыты в карьере Тёрнера (Turner's/Bazzard's lower pit), их нижняя часть представлена глинами, а верхняя (зоны *Aulacostephanus* spp.) – битуминозными сланцами. Выше залегают глины зон *Virgatosphinctoides* spp., на которых с перерывом залегают грубозернистые пески Шотовера (Shotover grit sands) мощностью до 14 м (35-45 футов), содержащие крупные стяжения песчаников (doggers), а в верхней части, фауну беспозвоночных зоны *P. pectinatus*. Выше залегают голубые глины Суиндона (Swindon Clay) мощностью до 6 м (15-20 футов), которые относят к зоне *Pavlovia palassioides* (Cope et al., 1980). В их основании прослеживается горизонт кремневых галек (Lower Lydite Bed). Выше залегают глауконитовые пески (Glaucconitic Beds) мощностью около 1 м, в основании с горизонтом мелких кремневых галек (Upper Lydite Bed). Эти пески соответствуют верхней части свиты портландского песка Дорсета (зона *Glaucolithites glaucolithus*). На песках залегают известняки кремового цвета с обильной фауной аммонитов (Cockly Bed) мощностью 1,5 м, относящиеся к зоне *Galbanites okusensis*. На известняках залегают желтовато-бежевые и белые пески с линзами известковистого песчаника (Swindon Sand and Stone) мощностью до 8 м, (зона *Kerberites kerberus*) и бледные кремовые мергелистые известняки (Creamy Limestone = Town Gardens Member) мощностью 2 м (зона *K. kerberus*). Разрез венчают известняки пурбекской серии мощностью около 10 м (Arkell, 1933; Cope et al., 1980).

Из Суиндона в данной работе рассматривается несколько экземпляров. Плечевая кость *Arthropterygius* sp. indet. (OUMNH J 1587) происходит из кимериджских глин (по всей

вероятности, из нижних кимериджских глин). Неполный скелет *Grendelius* cf. *mordax* (NHMUK45984-7), происходит либо из нижних кимериджских глин, либо из зон *Virgatosphinctoides* spp. верхних кимериджских глин. Основная затылочная кость и базисфеноид *Grendelius mordax* (OUMNH J 1626-7), судя по их сохранности и остаткам вмещающей породы, могут происходить из песков зоны *P. pectinatus*. Из португальского камня происходят плечевые кости *Platypterygiidae* indet. (экз. OUMNH J1585 и J1586). На них, и в их этикетках присутствует надпись «Portland Rock». Судя по мергелитстому налету, они могут происходить из слоя «Creamy Limestone» и таким образом относиться к зоне *K. kerberus*.

Англия, графство Оксфордшир, город Абингдон (Abingdon)

В процессе подготовки данной работы удалось найти довольно мало данных о строении кимериджских глин около Абингдона. Аркелл (Arkell, 1933) пишет со ссылкой на Вудварда (Woodward, 1895), что в данной местности на кимериджских глинах с размывом залегают пески среднего альба (Gault). Самая верхняя песчанистая часть кимериджских глин, вероятно, относится к зоне *P. pectinatus*, или более древним отложениям (Arkell, 1933). Карьеры около Абингдона продолжали разрабатывать даже в конце XX в., и, судя по космоснимкам, небольшие карьеры функционируют по сей день.

Из карьеров около Абингдона в данной работе рассматриваются два экземпляра: неполный скелет *Nannopterygius etchesi* MJML K 1174 (карьер «Oday Common»), происходящий по мнению автора находки С. Этчеса из зоны *Virgatosphinctoides elegans* и плечевая кость и позвонок OUMNH J 68534, 35 («St. Helens», из гравия, возможно, из зоны *P. pectinatus*).

Англия, графство Оксфордшир, деревня Камнор (Cumnor)

Аркелл указывает (Arkell, 1933), что в карьерах по добыче кирпичных глин рядом с Камнором на сильно размывтой поверхности кимериджских глин залегают меловые отложения серии нижний гринсенд (Lower Greensand). Самые верхние слои кимериджских глин здесь принадлежат к зонам *Virgatosphinctoides* spp. общей мощностью около 6 м (20 футов), однако в коллекциях OUMNH имеются также находки фауны зоны *P. pectinatus*, которая, по-видимому, также обнажалась в карьерах в какой-то момент их разработки (Arkell, 1933). В нижней части карьера выходят темные сланцеватые глины зон *Aulacostephanus* spp. с *A. eudoxus*, *Exogyra virgule* и многочисленными костями рептилий, включая ихтиозавров. Эти отложения были вскрыты только в северной части карьера, тогда как в его большей части к югу они залегают глубже, из-за наличия разрывного нарушения, и не обнажены (Woodward, 1895; Arkell, 1933). Из данного местонахождения происходит

плечевая кость *Nannopterygius cf. enthekiodon* (экз. OUMNH J 12031), вероятно, из зоны *A. eudoxus*, однако нельзя полностью исключать возможность происхождения экземпляра из других зон, обнажающихся в Камноре.

Англия, графство Оксфордшир, деревня Буллингдон (Bullington/Bullington).

Из данного местонахождения в изученном материале есть лишь один экземпляр – плечевая кость ювенильного *Arthropterygius* sp. (экз. OUMNH J 12047). Несмотря на то, что в обновленной этикетке к экземпляру указано, что находка происходит из кимериджских глин, ее окатанность и красноватый цвет едва ли говорят в пользу такой стратиграфической привязки. Исходя из опубликованной литературы, в окрестностях Буллингдона кимериджские отложения размыты и на поверхность выходят нижележащие оолитовые известняки серии кораллиан, формирующие характерное плато (Phillips, 1871; Arkell, 1933). По этим известнякам в данной местности разрабатывались карьеры, разрез одного из которых описан Г. Вудвардом (Woodward, 1895). Вестьма вероятно, что экз. OUMNH J 12047 происходит именно из известняков серии кораллиан и имеет оксфордский возраст.

Англия, графство Оксфордшир, холм Шотовер (Shotover).

В окрестностях Оксфорда наиболее известное и типичное обнажение кимериджских глин и вышележащих позднеюрских отложений было вскрыто в карьерах на холме Шотовер (Shotover Hill). Общая мощность кимериджских глин в данном районе оценивается в 46 м (150 футов), они залегают с размывом на неровной поверхности известняков серии кораллиан и перекрываются портландским песком (Woodward, 1895; Arkell, 1933). Нижний контакт кимериджских глин и известняков кораллиан можно было наблюдать в начале XIX в. в большом карьере в основании холма Шотовер, ниже карьеров по добыче кирпичных глин, но к началу XX в. этот разрез был уже полностью задернован (Arkell, 1933). Схема отложений, слагающих холм Шотовер может быть найдена в сводке Копа и др. (Cope et al. 1980). Эти авторы указывают на присутствие в нижней части холма большинства зон нижних кимериджских глин, вплоть до слоев с *A. eudoxus*, *Exogyra virgule* (как и в Камноре). На них с размывом залегают довольно маломощные (не более 4-5 м) глины с конкрециями, принадлежащие к зоне *Virgatosphinctoides wheatleyensis* (Cope et al. 1980). Именно эти синесерые глины, по данным Аркелла добывались в кирпичном карьере, где было вскрыто около 3 м (10 футов) их мощности в нижней части карьера (Arkell, 1933). Выше глин залегают характерный слой светло-желтых грубозернистых песков с крупными стяжениями песчаников (Shotover grit sands) мощностью около 5 м (16 футов). Эти пески полностью принадлежат зоне *P. pectinatus* (Arkell, 1933). Выше залегают пачка серо-зеленых алевритистых глин (Hartwell clay/Swindon clay) с горизонтом кремневых галек (Lower

Lydite Bed) в основании (Arkell, 1933). Их общая мощность составляет порядка 3–6 м. Эти отложения относятся к зоне *Pavlovia palassioides* (Cope et al. 1980). Вышележащие отложения портладского песка и камня были вскрыты карьером над карьером кирпичного завода в 1930–31 гг. (Arkell, 1933). Их общая характеристика приведена в работах Аркелла и Копа и др. (Arkell, 1933; Cope et al. 1980).

В карьерах Шотовера в XIX в. было найдено большое количество остатков морских рептилий (Phillips, 1871), однако ни для одной из находок не указано точное стратиграфическое положение. Из данного местонахождения происходят экземпляры: *Nannopterygius enthekiodon* (OUMNH J 10574/1-19; OUMNH J 10346; OUMNH J 10360/a,b), *Nannopterygius* sp. indet. (OUMNH J 50333; OUMNH J 48756; OUMNH J 48757), *Arthropterygius* 'forma anglica' (OUMNH J 10354-6), *Arthropterygius* sp. indet. (OUMNH J 12452, OUMNH J 68542), *Ophthalmosaurus icenicus* (NHMUK PV OR 47885). По особенностям сохранности все эти находки происходят из глинистых отложений. Вероятно, многие из них происходят из глин зоны *Virgatosphinctoides wheatleyensis*, которые разрабатывались как основное сырье в кирпичном карьере, однако нельзя полностью исключать, что часть находок может быть из нижележащих отложений нижних кимериджских глин, которые также вскрывались в карьерах холма Шотовер в начале XIX в.

Англия, графство Кембриджшир, город Или (Ely).

В карьере Рослин/Розуэлл (Roslyn/Roswell Pits) на восточной окраине г. Или в XIX в. велась добыча глин, которые использовали для укрепления берегов реки Уз и ее притоков (Roberts, 1892). Разрез кимериджских глин, лучше всего обнажавшихся в северной части карьера описан Т. Робертсом (Roberts, 1892). В более поздних работах отмечается, что вскрываемый в данном карьере стратиграфический интервал охватывает все зоны *Aulacostephanus* spp., но не более (Arkell, 1933; Birkelund et al., 1983). Ввиду того, что данной карьер в настоящее время затоплен, а стратиграфическое положение находок морских рептилий не фиксировалось, все находки из данного местонахождения рассматриваются, как происходящие из интервала зон *Aulacostephanus* spp. Наиболее значимые находки ихтиозавров из данного местонахождения: неполная передняя конечность *Brachypterygius* sp. (CAMSM J 29864), плечевые кости cf. *Brachypterygius* (CAMSM J 67556 и CAMSM J 29803), неполная передняя конечность *Arthropterygius* sp. (CAMSM J 29856-9), правая и левая лопатки *Nannopterygius enthekiodon* (CAMSM J 29421 и J29422)

Англия, графство Кембриджшир. Четтишем (Chettisham).

К северу от Или, рядом с ж/д станцией Четтишем располагался небольшой карьер в котором вскрывалась верхняя часть разреза аналогичная таковой в карьере Рослин/Розуэлл (Roberts, 1892). Т. Биркелунд с соавторами отмечают, что макроконхи аммонитов из данного карьера, хранящиеся в CAMSM, указывают на зону *A. edoxus* (Birkelund et al., 1983). Из данного местонахождения происходит экз. CAMSM J29797 – левая плечевая кость ?*Undorosaurus pleydelli*.

Англия, графство Норфолк, деревня Стоубридж. Канал «Great Ouse Flood Relief Channel».

Во время строительства канала «Great Ouse Relief Channel» в окрестностях деревни Стубридж был обнаружен неполный скелет ихтиозавра (экз. CAMSM J 68516, голотип *Grendelius mordax*). В оригинальном описании К. Макгоуэном указано, что остатки ихтиозавра были найдены 1 м ниже кровли кимериджских глин в слоях с аммонитами *Subplanites* (McGowan, 1976). Позднее А. Киртон указала, что данная находка происходит из аммонитовой зоны *V. wheatleyensis* верхних кимериджских глин (Kirton, 1983), что принимается и в данной работе, хотя источник этих данных не совсем понятен. В своей диссертации Р. Галуа предположил, что данный экземпляр происходит из слоя 44 (Gallois, 1983, p. 146), который в его классификации относится к зоне *P. hudlestoni*. Так или иначе, в данном районе (территория, прилегающая к заливу Уош) верхняя часть кимериджских глин размывта, и наиболее молодые отложения датируются низами зоны *P. pectinatus* (Cope et al. 1980).

Англия, графство Линкольншир, город Маркет-Рейзен (Market Rasen).

В окрестностях Маркет-Рейзена в конце XIX века располагались небольшие карьеры по добыче глин (Blake, 1875; Arkell, 1933). Эти карьеры преимущественно вскрывали низы нижних кимериджских глин, в особенности зону *Rasenia cymodoce* (Arkell, 1933). Находки остатков морских рептилий, включая ихтиозавров, из окрестностей Маркет-Рейзена отмечает Блейк (Blake, 1875). Из данного местонахождения происходит найденная в 1873 г. и описанная в даноой работе плечевая кость ?*Undorosaurus pleydelli* CAMSM J29860.

Дополнительный список литературы к Приложению 1

1. *Барабошкин Е.Ю., Благовещенский И.В.* Опорные разрезы верхней юры и нижнего мела района г. Ульяновска. Путеводитель экскурсий Пятого Всероссийского совещания «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии» (27 и 28 августа 2010 г., г. Ульяновск). Ульяновск: УлГУ, 2010. 38 с.
2. *Безносков П.А.* Отторженец мезозойских пород на реке Волонге (Северный Тиман) // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. 2013. № 12. С. 24–26.

3. *Киселев Д.Н., Рогов М.А.* Инфразональная стратиграфия и аммониты пограничных средне-верхневолжских отложений Европейской России // Захаров В.А., Рогов М.А., Дзюба О.С. (ред.) Материалы первого Всероссийского совещания «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии». М.: ГИН РАН. 2005. С.135–139.
4. *Коссовой Л. С.* Объяснительная записка к листу Q-38-XII Тиманской серии Геологической карты СССР масштаба 1:200 000. М., 1969. 76 с.
5. *Крымгольц Г.Я.* (ред.) *Стратиграфия СССР. Юрская система.* М.: Недра. 1972. 528 с.
6. *Лепехин И.И.* Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, 1768 и 1769 году. СПб: Имп. Акад. Наук. 1771. 537 с.
7. *Месежников М. С.* Кимериджский и волжский ярусы севера СССР. Л.: Недра, 1984. 224 с.
8. *Митта В.В.* Аммониты и зональная стратиграфия средневолжских отложений центральной России. Киев: Геопрогноз. 1993. 132 с.
9. *Никитин С.Н.* Общая геологическая карта России. Лист 57. Москва // Тр. Геол. ком. 1890. Т. V. №1. 302 с.
10. *Пирожников Л.П.* Морской нижний волжский ярус о. Бергхауз (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Доклады АН СССР. 1961. Т.140. № 4. С. 912–915.
11. *Рогов М.А., Стародубцева И.А.* Разрез Хорошево (Москва) - «Палеонтологический Клондайк» XIX века и его значение для изучения стратиграфии и аммонитов волжского яруса // Бюллетень МОИП, отд. геол. 2014. Т. 89. Вып.5. С. 16–33.
12. *Сакс В.С.* (ред.) *Стратиграфия юрской системы севера СССР.* М.: Наука. 1976. 436 с.
13. *Blake J. F.* On the Kimmeridge Clay of England // Quarterly Journal of the Geological Society. 1875. Vol. 31. P 196–233.
14. *Birkelund T., Callomon J.H., Clausen C.K., Nøhr Hansen H., Salinas I.* The Lower Kimmeridge Clay at Westbury, Wiltshire, England // Proceedings of the Geologists' Association. 1983. Vol. 94. Issue 4. P. 289–309.
15. *Cope J.C.W., Duff K.L., Parsons C.F., Torrens H.S., Wimbledon W.A., Wright J.K.* A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two: Middle and Upper Jurassic // Geol. Soc. London. Spec. Rep. 1980. № 15. 109 p.
16. *Cox B.M., Gallois R.W.* The stratigraphy of the Kimmeridge Clay of the Dorset type area and its correlation with some other Kimmeridgian sequences. Report of the Institute of Geological Sciences. 1981; 80: 1–44.
17. *Gallois R.W.* The stratigraphy and sedimentology of the Upper Jurassic and Lower Cretaceous rocks of Norfolk. Institute of Geological Sciences Exhibition Road London SW7 Geology Department Royal School of Mines Imperial College London SW7 1983. 519 p.
18. *Gallois R.W.* The stratigraphy of the Kimmeridge Clay Formation (Upper Jurassic) in the RGGE Project boreholes at Swanworth Quarry and Metherhills, south Dorset // Proceedings of the Geologists' Association. 2000. Vol. 111. P. 265–280.
19. *Gallois R.W.* A revised description of the lithostratigraphy of the Kimmeridgian-Tithonian and Kimmeridgian-Volgian boundary beds at Kimmeridge, Dorset, UK // Geoscience in South-West England. 2011. Vol. 12. P. 288–294.
20. *Gallois R.W.* A revised description and field guide for the Kimmeridge Clay Formation at Kimmeridge, Dorset, UK: Eudoxus and Autissiodorensis zones // Geoscience in South-West England. 2017. Vol. 14. P. 107–120.

21. *Gallois R.W., Etches S.* The stratigraphy of the youngest part of the Kimmeridge Clay Formation (Upper Jurassic) of the Dorset type area // *Proceedings of the Geologists' Association.* 2001. Vol. 112. P. 169–182.
22. *Pallas P.S.* Reise durch verschiedene Provinzen des rußischen Reichs. Theil 1. St.Petersburg. 1771. 565 s.
23. *Price G.D., Rogov M.A.* An isotopic appraisal of the Late Jurassic greenhouse phase in the Russian Platform // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 2009. V.273. P.41–49.
24. *Roberts T.* The Jurassic rocks of the neighbourhood of Cambridge. Cambridge: Cambridge University Press, 1892. vii + 96 P.
25. *Phillips J.* Geology of Oxford and the valley of the Thames. Oxford: Clarendon Press, 1871. xxiv+523 p.
26. *Woodward H. B.* The Jurassic rocks of Britain: Vol. V. The Middle and Upper Oolitic Rocks of England (Yorkshire excepted). London: Eyre and Spottiswoode. 1895. xiv+499 p.

**ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Каталог изученных экземпляров ихтиозавров
поздней юры – начала мела Панбореальной надобласти**

Номер экземпляра и определение по литературе [определение, принятое в данной работе, в т.ч. при расхождении лит. данных]	Материал	Местонахождение и исторический контекст	Стратиграфические сведения
СКМ ОФ 242/1-19; <i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (Архангельский и др., 2018)	неполный скелет крупного ихтиозавра: основная затылочная кость, левое стремечко, левая квадратная кость, сочленовная кость, значительная часть угловой кости левой ветви нижней челюсти; слитые атлант и аксис, три тела переднеуловищных позвонков; многочисленные обломки ребер, правый кораконд, две неполные лопатки, правая плечевая кость, левая и правая локтевые кости, элементы мезоподия и автоподия и ряд неопределимых костных фрагментов	Самарская область, городской округ Сызрань, Заводское обнажение; сборы школьников под руководством А.В. Евграфова (СКМ), 2007 г.	оксфордский–кимериджский ярусы
OUMNH J48754 <i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (Moon, Kirton, 2016)	Левая плечевая кость	Окрестности Оксфорда, Англия	верхняя юра, свита кимериджских глин
OUMNH J48755 <i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (Moon, Kirton, 2016)	Левая плечевая кость	Окрестности Оксфорда, Англия	верхняя юра, свита кимериджских глин
NHMUK 47885 <i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (Moon, Kirton, 2016)	Правая плечевая кость	Окрестности Оксфорда, Штовер. Англия. дар Hon. Robert Marsham, февр. 1877	Нижние кимериджские глины, либо зона зона V. <i>wheatleyensis</i>
NHMUK 42283 <i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (Moon, Kirton, 2016)	Правая плечевая кость	Остров Портленд, Дорсет, Англия; приобр. от У.Смита дек. 1869 г.	Свита кимериджских глин
СОИКМ вр. 0328.1.08 [<i>Ophthalmosaurus icenicus</i>]	Левая плечевая кость	Самарская область, городской округ Сызрань, Заводское обнажение; сборы И.В.Съедугина 2017г.	оксфордский–?кимериджский ярусы

<p>КНЦ 415/38 <i>Ophthalmosaurus</i> sp. (Zverkov et al., 2015a).</p>	<p>Неполная передняя конечность: дистальная часть плечевой кости в сочленении с элементами эпиподия и мезоподия</p>	<p>Ненецкий Автономный округ, Заполярный район, р. Волонга, 7 км выше устья в «волонгском отторженце». Сборы П.А. Безносова, 2013 г.</p>	<p>верхневолжский подъярус – берриас, по результатам СПА матрикса (Zverkov et al., 2015a)</p>
<p>ЦНИГР 3-16/13328 <i>Arthropterygius chrisorum</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>неполный скелет молодой особи мелких размеров: фрагмент базисфеноида, фрагменты правой и левой надвисочных костей; левая квадратная кость; левая сочленовная кость и нек. др. неопределимые фрагменты костей черепа; неполная правая передняя конечность; левая лопатка; коракоиды; позвоночный столб (69 позвонков туловищного и хвостового отделов);</p>	<p>архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; Сборы Н.Г. Зверькова, 2015 г.</p>	<p>хёферовская свита, берриасский ярус.</p>
<p>ЦНИГР 17-44/13328 <i>Arthropterygius chrisorum</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>части скелета молодой особи средних размеров: базисфеноид, левая квадратная кость, фрагменты правой заднелобной, левой и правой предлобных костей, правой носовой кости и некоторых других хуже определенных покровных костей черепа; левая скуловая кость; неполная левая ветвь нижней челюсти (надугловая, угловая, пластинчатая, предсочленовная кости); фрагменты позвонков (31) из передней и задней части туловища и хвоста; многочисленные фрагменты ребер; фрагменты костей плечевого пояса (части коракоидов, лопаток, межключицы) включая ключицу; правая передняя конечность, проксимальная часть левой плечевой кости; левая лучевая кость; фрагменты ишиопубиса и подвздошной кости; левая бедренная кость</p>	<p>Архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; сборы Н.Г. Зверькова, 2015 г.</p>	<p>хёферовская свита, низы берриасского яруса.</p>
<p>ГГМ 1573 cf. <i>Ophthalmosaurus thyreospondylus</i> (Боголюбов, 1910); <i>Arthropterygius chrisorum</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>десять позвонков включая комплекс атланта-аксиса, межключица, фрагмент дистальной части лопатки, левая плечевая кость.</p>	<p>Ульяновская обл., берег Волги «между Симбирском и Городищем» сборы А.П. Павлова до 1910 г.</p>	<p>средневолжский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i></p>

<p>ГГМ 1731-01–15 <i>Arthropterygius lundi</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>серия из 10 переднегуловищных позвонков с сочлененными невральными дугами и фрагментами ребер, левый коракоид, левая лопатка, неполная левая передняя конечность.</p>	<p>Самарская область, городской округ Сызрань, Кашпир; сборы неизв. автора, 1937 г.</p>	<p>верхняя юра, волжский ярус ветлянский горизонт зона <i>Dorsoplanites panderi</i></p>
<p>ГГМ 1502 <i>Arthropterygius</i> sp. (Zverkov et al., 2015); <i>Arthropterygius lundi</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>базисфеноид, передняя часть ростра с зубами, фрагмент правой ветви нижней челюсти, позвонки туловищного и хвостового отделов, медиальная часть правой лопатки, дистальная часть правой плечевой кости</p>	<p>респ. Коми, Сосногорский район, берег р. Ижма у д. Порожск; Сборы В.В Меннера предп. 1943-44 гг.</p>	<p>средневожский подъярус, паромесская свита; зона <i>Dorsoplanites panderi</i></p>
<p>КФУ 982/P-213 голотип <i>Ichthyosaurus volgensis</i> Kasansky, 1903. <i>Arthropterygius volgensis</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>кости черепа, включая базисфеноид, заднеушные кости, квадратные кости, теменные кости, неполную правую надвисочную кость, сочленовную кость, а также многочисленные фрагменты других костей, три позвонка из задней части хвоста (большая часть позвоночного столба, описанная Казанским (1903), в настоящее время утрачена); фрагменты невральных дуг и ребер, коракоиды, фрагменты лопатки и ключиц, неполная межключица, дистальная часть бедренной кости</p>	<p>Самарская обл., Сызранский район, устье оврага Березовый Дол рядом с д. Новая Рачейка;</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i>. Сборы К.С. Фролова начала 19 в;</p>
<p>УКМ 63548 <i>Arthropterygius</i> cf. <i>hoybergeti</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>Часть позвоночного столба с ребрами, дистальный фрагмент ключицы, правая плечевая кость и слепок левой плечевой кости в сочленении с элементами эпиподия и промежуточной костью</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, Городищи</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i>.</p>
<p>УПМ 2442 <i>Arthropterygius</i> cf. <i>hoybergeti</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>левая плечевая кость</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, Городищи</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i>.</p>
<p>УПМ 6/н [<i>Arthropterygius</i> cf. <i>lundi</i>]</p>	<p>правая плечевая кость</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, Городищи</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i>.</p>
<p>РМО (SVB) 1451 Голотип <i>Palvennia hoybergeti</i> Druckenmiller et al., 2012; <i>A. hoybergeti</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>неполный скелет ихтиозавра средних размеров, включающий полный череп, атлант-аксис и несколько переднегуловищных позвонков, фрагменты ребер, фрагменты лопаток, ключиц, фрагменты плечевой кости и элементы конечности.</p>	<p>Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites ilovaiskyi</i>.</p>

<p>PMO 222.654; Голотип <i>Janusaurus lundi</i> Roberts et al., 2014; <i>A. lundi</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>неполный скелет ихтиозавра средних размеров, включающий большую часть черепа, позвонки из разных отделов, практически полный пояс передних конечностей и левую переднюю конечность, правую плечевую кость, кости тазового пояса и бедренные кости</p>	<p>Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites ilovaiskyi</i>.</p>
<p>PMO 222.655; Голотип <i>Keilhauia nui</i> Delsett et al., 2017; <i>Arthropterygius</i> cf. <i>chrisorum</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>части скелета мелкого молодого ихтиозавра, включающие переднюю часть ростра, большую часть позвоночного столба, полуразрушенные паравые лопатку кораконд и ключицу, а также правую переднюю конечность, кости тазового пояса и бедренные кости.</p>	<p>Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет</p>	<p>верхневожский подъярус.</p>
<p>PMO 224.250 Ophthalmosauridae indet. (Delsett et al., 2018); <i>Arthropterygius</i> cf. <i>chrisorum</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>Пояс передних конечностей и конечности крупного ихтиозавра</p>	<p>Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет</p>	<p>средневожский подъярус.</p>
<p>PMO 222.667 <i>Keilhauia</i> sp. (Delsett et al., 2019); [<i>Arthropterygius</i> cf. <i>chrisorum</i>]</p>	<p>части скелета мелкого молодого ихтиозавра, включающие переднюю часть ростра, кости затылочной части черепа, переднюю часть позвоночного столба с ребрами, пояс передних конечностей, правую переднюю конечность.</p>	<p>Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет</p>	<p>нижневожский подъярус.</p>
<p>PMO 222.669 Дополнительный экземпляр <i>Palvennia hoybergeti</i> (Delsett et al., 2018); <i>A. chrisorum</i> (Zverkov, Prilepskaya, 2019)</p>	<p>Частично сочлененная передняя часть скелета, включая почти полный череп, позвоночный столб с ребрами, пояс передних конечностей и конечности.</p>	<p>Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет</p>	<p>средневожский подъярус</p>
<p>OUMNH J 10354-10356 [предлагаемый голотип <i>Arthropterygius</i> sp. nov. forma anglica]</p>	<p>кости затылочной части и основания черепа: квадратные кости, основная затылочная кость, базисфеноид, оба стремечка, фрагмент верхней затылочной кости, фрагменты задних ветвей крыловидных костей</p>	<p>Англия, графство Оксфордшир, Шотовер</p>	<p>Нижние кимериджские глины, либо зона зона V. <i>wheatleyensis</i> верхних кимериджских глин</p>

OUMNH J 12452 [<i>Arthropterygius</i> sp. indet.]	Основная затылочная кость	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер	свита кимериджских глин
OUMNH J 68542 [<i>Arthropterygius</i> sp. indet.]	Левая плечевая кость	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер	свита кимериджских глин
OUMNH J 1587 [<i>Arthropterygius</i> sp. indet.]	Левая плечевая кость	Англия, графство Уилтшир, Суиндон	свита кимериджских глин
OUMNH J 12047 [<i>Arthropterygius</i> sp. indet.]	Левая плечевая кость ювенильной особи	Англия, графство Оксфордшир, Буллингдон	?свита кимериджских глин (возможно, слои кораллиан)
CAMSM J 29856-9 [<i>Arthropterygius</i> sp. indet.]	Неполная правая передняя конечность	Англия, графство Кембриджшир, Или	Верхняя часть нижних кимериджских глин, зоны <i>Aulacostephanus</i> spp.
MJML K 292 [<i>Arthropterygius</i> sp. indet.]	Правая передняя конечность	Англия, графство Дорсет, Уэймут, Флит Бэкуотер	нижние кимериджские глины (кимериджский ярус)
NHMUK PV 46497 голотип <i>Nannopterygius</i> <i>enthekiodon</i> (Hulke, 1871)	Почти полный, но плохо сохранившийся скелет в матриксе	Англия, графство Дорсет, бухта Киммеридж	одна из зон <i>Aulacostephanus</i> spp. нижних кимериджских глин (Arkell, 1933, p. 451)
NHMUK PV 46497a <i>Ichthyosaurus</i> <i>enthekiodon</i> в (Lydekker, 1889) <i>?Nannopterygius</i> <i>enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Правая задняя конечность	То же что и для NHMUK PV 46497. Дар Mansel Pleydell апрель 1875	То же что и для NHMUK PV 46497
NHMUK (без номера) (возможно, этот экз. был описан как ' <i>Enthekiodon</i> ' Халком (Hulke, 1870) <i>Nannopterygius</i> sp. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Фрагменты челюстей с зубами	Англия, графство Дорсет, бухта Киммеридж (по этикетке - колл. Халка апрель 1895 г.)	Свита кимериджских глин
CAMSM J 29421 и J 29422 <i>Dakosaurus</i> (Seeley, 1869, p. 93) <i>Nannopterygius</i> <i>enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Лопатки правая (J 29421) и левая (J 29422)	Англия, графство Кембриджшир, окрестности Или	Верхняя часть нижних кимериджских глин, зоны <i>Aulacostephanus</i> spp.
OUMNH J 10346 <i>Nannopterygius</i> <i>enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Неполные правая и левая конечности	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер	Свита кимериджских глин

OUMNH J 50333 <i>Nannopterygius</i> sp. indet. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Основная затылочная кость	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер, карьер Петерса	Свита кимериджских глин
OUMNH J 48756 <i>Nannopterygius</i> sp. indet. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Основная затылочная кость	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер (колл. 1843, W. Buckland)	Свита кимериджских глин
OUMNH (без номера) <i>Nannopterygius</i> sp. indet. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Проксимальная часть левой лопатки	Нет сведений (колл. J. Parker)	Нет сведений
OUMNH J 10360/a,b <i>Nannopterygius</i> <i>enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Правая лопатка	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер (колл. С.Н. Croddard)	Свита кимериджских глин
OUMNH J 48757 <i>Nannopterygius</i> sp. indet. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Основная затылочная кость	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер	Свита кимериджских глин
OUMNH J 10574/1-19 <i>Nannopterygius</i> <i>enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Основная затылочная (по 19), теменные (по 16), носовые (левая по 17, правая по 13), квадратная (по 14), сочленовная (по 15) и надугловая (по 12) кости; позвонки (по 1-11)	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер	Свита кимериджских глин, нижний кимеридж.
OUMNH J 12031 <i>Nannopterygius</i> cf. <i>enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Левая плечевая кость	Англия, графство Оксфордшир, д. Камнор	Свита кимериджских глин
OUMNH J 68534, 35 <i>Nannopterygius</i> sp. indet. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Правая плечевая кость и переднотуловищный позвонок	Англия, графство Оксфордшир, Абингдон, St. Helens, (передан. H.G. Longford)	? свита кимериджских глин (сборы из гравия)
OUMNH J 54546 <i>Nannopterygius</i> sp. indet. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Неполный левый коракоид	Англия, графство Оксфордшир, Garsington	свита кимериджских глин
SOTUG 15181, 15198, 15348, 16566 и 16663 (Delair 1986) экземпляр не изучался в данной работе, нынешнее место хранения неизвестно. <i>Nannopterygius</i> sp. indet. (Zverkov, Jacobs, 2021)	Части расчлененного скелета, включая позвонки, ребра, межключицу, лопатку, оба коракоида, плечевую кость, фаланги, зубы.	Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж Rope Lake Head (колл. 1955, J. Symes, I. West)	Верхние кимериджские глины, зона <i>Pectinatites</i> <i>hudlestoni</i> .
MJML K1885 и K1896 , голотип	сочлененная передняя часть скелета, включая почти полный череп, пояс передних конечностей,	Англия, графство Дорсет, окрестности д.	Верхние кимериджские глины, зона

<i>Thalassodraco etchesi</i> Jacobs et Martill, 2020 [<i>Nannopterygius etchesi</i>]	переднюю конечность, позвонки и ребра, и разрозненные кости задней части скелета (MJML K1896), включающие ишиопубис и разрозненные позвонки и ребра	Киммеридж, бухта Rope Lake (колл. S. Etches, 2009)	<i>Pectinatites pectinatus</i> ; свита киммериджских глин, слой «белого камня» K46
MJML K 1174 , паратип <i>Thalassodraco etchesi</i> Jacobs et Martill, 2020 [<i>Nannopterygius etchesi</i>]	передняя часть скелета, включая почти полный череп, пояс передних конечностей, передние конечности, несколько позвонков и ребер	Англия, графство Оксфордшир, Абингдон, Oday Common (колл. S. Etches 22.11.1992)	Верхние киммериджские глины.
MJML K 1776 <i>Nannopterygius enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Несколько блоков с костями черепа, позвонками и ребрами, костями пояса передних конечностей и передней конечностью	Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж, Clavells Hard, (колл. S. Etches 17.06.2007)	Верхние киммериджские глины, зона <i>Pectinatites hudlestoni</i> .
MJML K 2010 <i>Nannopterygius enthekiodon</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Передние конечности, лопатки и ключицы	Англия, графство Дорсет, окрестности д. Киммеридж Clavells Hard, (coll. S. Etches 09.06.2012)	Верхние киммериджские глины, зона <i>V. scitulus</i>
СОИКМ вр.0330.1.08 [<i>Nannopterygius enthekiodon</i>]	Левая плечевая кость	Самарская область, городской округ Сызрань, Заводское обнажение; сборы И.В.Съедугина 2017г.	Верхний киммеридж, зона <i>A. autissiodorensis</i> по сопутствующей фауне амонитов
СГУ 104а-23 голотип <i>Paraophthalmosaurus saveljeviensis</i> Arkhangelsky, 1997; <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Передняя часть скелета в породе (неполный череп, кости пояса передних конечностей и передние конечности, передняя часть позвоночного столба с ребрами)	Саратовская область, Краснопартизанский р-н, кирпичный карьер около пос. Горный	средневожский подъярус, зона <i>Virgatites virgatus</i> .
ПКМ 2836 голотип <i>Paraophthalmosaurus saratoviensis</i> Arkhangelsky, 1998; <i>Nannopterygius</i> cf. <i>saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Неполный позвоночный столб (58 позвонков); фрагменты ребер; неполная левая передняя конечность, левая бедренная кость	Саратовская область, кирпичный карьер около пос. Горный (колл. К.И. Журавлев, 1933)	средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i>
ПИН 426/55-59 (часть ПКМ 2836) <i>Nannopterygius</i> cf. <i>saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Проксимальная часть правой лопатки, фрагменты коракоидов, правые плечевая и бедренная кости	То же, что и для ПКМ 2836	То же, что и для ПКМ 2836

<p>УПМ ЕП-II-7 (1235) голотип <i>Yasykovia yasykovi</i> Efimov, 1999; <i>Nannopterygius yasykovi</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Передняя часть скелета в породе (неполный череп, кости пояса передних конечностей и передние конечности, несколько позвонков и ребер)</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у «Детского санатория»</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Epivirgatites nikitini</i></p>
<p>УПМ ЕП-II-9(1000) один из паратипов <i>Y. yasykovi</i> Efimov, 1999; <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Неполный скелет, включая большую часть костей черепа, часть позвоночного столба (55 тел позвонков), неполные передние конечности, кости пояса передних конечностей и ишиопубис</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Virgatites virgatus</i></p>
<p>УПМ ЕП-II-10(1160) один из паратипов <i>Y. yasykovi</i> Efimov, 1999; <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Позвонки, неполный пояс передних конечностей и передние конечности</p>	<p>Самарская область, Сызранский район, берег р. Волга около п. Кашпир</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Epivirgatites nikitini</i></p>
<p>УПМ ЕП-II-13(1151) один из паратипов <i>Y. yasykovi</i> Efimov, 1999; [<i>Nannopterygius cf. saveljeviensis</i>] (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Передняя часть позвоночного столба и фрагменты ребер, лопатка, коракоид, ключица, плечевая кость и фаланги</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i></p>
<p>УПМ ЕП-II-12(4-М) голотип <i>Yasykovia mittai</i> Efimov, 1999; <i>Nannopterygius</i> sp. (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Неплные левый и правый коракоиды, правая лопатка</p>	<p>Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово (колл. В.В, Митта)</p>	<p>верхневожский подъярус, зона <i>Kachpurites fulgens</i></p>
<p>УПМ ЕП-II-11(3-М) голотип <i>Yasykovia sumini</i> Efimov, 1999; <i>Nannopterygius yasykovi</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Кости черепа и нижней челюсти (включая теменные, основную затылочную, базисфеноид, заднеушную, квадратную, часть крыловидной, надугловую и сочленовные кости) комплекс атланта-аксиса и два позвонка, неполные коракоиды, лопатка, часть межключицы, ключицы, плечевая кость</p>	<p>Московская область, Воскресенский район, карьер по добыче фосфорита у д. Хорлово (колл. Д.Л. Сумин)</p>	<p>верхневожский подъярус, зона <i>Kachpurites fulgens</i></p>
<p>УПМ ЕП-II-8(1076) голотип <i>Yasykovia kabanovi</i> Efimov, 1999 <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Несколько костей черепа, включая квадратную и скуловую кости; четыре позвонка, коракоиды и левая лопатка, плечевые кости и фаланги</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Epivirgatites nikitini</i></p>
<p>УПМ ЕП-II-17(864) один из паратипов <i>Y. kabanovi</i> Efimov, 1999 <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)</p>	<p>Квадратная и сочленовная кости, позвонки, правый коракоид, лопатки, неполные передние конечности, фрагмент ишиопубиса, проксимальные части бедренных костей.</p>	<p>Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи</p>	<p>средневожский подъярус, зона <i>Epivirgatites nikitini</i></p>

УПМ ЕП-II-16(1202) один из паратипов <i>Y. kabanovi</i> Efimov, 1999 <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	15 позвонков, левый коракоид и правая лопатка, правая плечевая кость, фаланги, фаланги	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи	средневожский подъярус, зона <i>Epivirgatites nikitini</i>
УПМ ЕП-II-15(153) один из паратипов <i>Y. kabanovi</i> Efimov, 1999 <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Правый и левый коракоиды	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Сланцевый рудник	верхневожский подъярус, зона <i>Kachpurites fulgens</i>
УПМ ЕП-II-14(881) один из паратипов <i>Y. kabanovi</i> Efimov, 1999 <i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Фрагменты костей черепа (носовые кости и элементы затылочной части), зубы, позвонки, правый коракоид, лопатки, плечевые кости, локтевая и лучевая кости, фаланги	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у «Детского санатория»	верхневожский подъярус, зона <i>Garniericeras catenulatum</i> (<i>Craspedites subdites</i>)
ГГМ 0846-03 <i>Paraophthalmosaurus</i> sp. (Зверьков и др., 2017) <i>Nannopterygius</i> cf. <i>yasykovi</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Плечевая кость в сочленении с лучевой и локтевой костями, позвонок	Московская область, Воскресенский р-н, Лопатинский рудник.	средневожский подъярус, зона <i>Virgatites virgatus</i>
ГГМ 1674-02 <i>Paraophthalmosaurus</i> sp. (Зверьков и др., 2017) <i>Nannopterygius</i> cf. <i>yasykovi</i> (Zverkov, Jacobs, 2021)	Плечевая кость	Московская область, Раменский р-н, карьер Раменского ГОК около д. Еганово.	средневожский подъярус, зоны <i>Virgatites virgatus</i> – <i>Epivirgatites nikitini</i>
ГГМ tem-111 [<i>Nannopterygius</i> cf. <i>saveljeviensis</i>] (Zverkov, Jacobs, 2021)	Проксимальный фрагмент лопатки, позвонок и бедренная кость	Саратовская обл., хут. Куцеба; сборы М.А. Рогова, 2019 г.	средневожский подъярус, зона <i>Dorsoplanites panderi</i>
ЦНИГР 45-46/13328 (паратип) <i>Nannopterygius borealis</i> Zverkov et Jacobs, 2021	Плечевая кость и хвостовой позвонок	архипелаг Земля Франца-Иосифа, о. Бергхауз; сборы Н.Г. Зверькова, 2015 г.	берриасский ярус, зона <i>Heteroceras kochi</i> , верхняя часть хёферовской свиты
РМО 222.658 <i>Ophthalmosauridae</i> indet. (Delsett et al., 2018); Голотип <i>Nannopterygius borealis</i> Zverkov et Jacobs, 2021	фрагмент правой носовой кости и другие неопределимые фрагменты черепных костей, дистальный конец лопатки, коракоиды, неполная левая передняя конечность и фрагмент правой плечевой кости	архипелаг Шпицберген, г. Янусфеллет	верхняя юра – низы мела, средневожский подъярус, свита агардфеллет, верхняя часть пачки слотсмоя

NHMUK PV R3177 <i>Brachypterygius extremus</i> (Boulenger, 1904)	Правая передняя конечность в матриксе	Англия, графство Дорсет, окрестности Уэймута	кимериджский ярус, нижние кимериджские глины
WESTM 1978.219 <i>B. extremus</i> (Delair, 1986)	Левая передняя конечность в матриксе	Англия, графство Дорсет, окрестности Уэймута	кимериджский ярус, нижние кимериджские глины
CAMSM J 29864 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [<i>Brachypterygius</i> cf. <i>extremus</i>]	Правая передняя конечность	Англия, графство Кембриджшир, окрестности Или	Верхняя часть нижних кимериджских глин, зоны <i>Aulacostephanus</i> spp.
CAMSM J 67556 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [cf. <i>Brachypterygius</i>]	Плечевая кость	Англия, графство Кембриджшир, окрестности Или	Верхняя часть нижних кимериджских глин, зоны <i>Aulacostephanus</i> spp.
CAMSM J 29803 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [cf. <i>Brachypterygius</i>]	Плечевая кость	Англия, графство Кембриджшир, окрестности Или	Верхняя часть нижних кимериджских глин, зоны <i>Aulacostephanus</i> spp.
CAMSM J 68516 голотип <i>Grendelius mordax</i> McGowan, 1976	Неполный скелет: череп, включая элементы затылка и основания, позвонки из разных отделов, коракоиды.	Англия, графство Норфолк, канал Грейт Уз около д. Стоубридж.	верхние кимериджские глины; нижневолжский подъярус, зоны <i>V. wheatleyensis</i> - <i>P. hudlestoni</i>
CAMSM J 29798-9 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [<i>Grendelius mordax</i>]	Основная затылочная кость и базисфеноид	Англия, графство Кембриджшир, окрестности д. Четтишем.	свита кимериджских глин
OUMNH J 1626-7 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [<i>Grendelius mordax</i>]	Основная затылочная кость и базисфеноид	Англия, графство Уилтшир, Суиндон	свита кимериджских глин
NHMUK PV R45905-6 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [<i>Grendelius mordax</i>]	Основная затылочная кость и базисфеноид	Англия, Дорсет, Уэймут. приобр. от У.Смита, июль 1874	свита кимериджских глин
BRSMG Ce 16696 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [<i>Grendelius mordax</i> (Zverkov et al., 2015b)]	Практически полный, но лишь частично отпрепарированный скелет молодой особи.	Англия, графство Дорсет, восточный край Kimmeridge Ledges при низкой воде	верхние кимериджские глины, верх. часть зоны <i>Pectinatites hudlestoni</i>
NHMUK45984-7 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [<i>Grendelius</i> cf. <i>mordax</i>]	Части скелета, включая фрагменты ростра с зубами, кости базикrania и затылочной области, позвонки, кости пояса передних конечностей	Англия, графство Уилтшир, Суиндон. Сент 1874	свита кимериджских глин

ОУМNH J1585 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [Platypterygiidae indet.]	Левая плечевая кость	Англия, графство Уилтшир, Суиндон	?свита портландского камня
ОУМNH J1586 <i>B. extremus</i> (Moon, Kirton, 2018); [Platypterygiidae indet.]	Правая плечевая кость	Англия, графство Уилтшир, Суиндон	?свита портландского камня
УПМ 3/100 Голотип <i>Otschevia pseudoscythica</i> Efimov, 1998; <i>Grendelius pseudoscythicus</i> (Zverkov et al., 2015b)	Неполный скелет, фрагменты черепа (затылочная часть, теменные, носовые, челюстные кости, зубы), позвоночный столб (60 позвонков); плечевой пояс, передние конечности	Ульяновская область, Ульяновский район; «Детский санаторий»	?нижневолжский подъярус, ?зона <i>Ilowaiskya pseudoscythica</i> . (более вероятно, нижняя часть зоны <i>Dorsoplanites panderi</i>)
ПИН 426/60-76 Голотип <i>Brachypterygius zhuravlevi</i> Arkhangelsky, 1998; <i>Grendelius zhuravlevi</i> (Zverkov et al., 2015b)	Неполный скелет, элементы черепа (квадратные, заднеушные кости, стремечко, фрагмент лобной части черепа, кости челюстей, зубы), позвонки из различных отделов, плечевая и лучевая кости, другие элементы автоподия, проксимальная часть бедренной кости	Саратовская область, Савельевский сланцевый рудник, шахта № 1.	средневолжский подъярус, третий рабочий горизонт, значительная часть которого относится к аммонитовой зоне <i>Dorsoplanites panderi</i>
СОМК НЬ 30192 <i>Otschevia zhuravlevi</i> (Архангельский, 2000); <i>Grendelius zhuravlevi</i> (Zverkov et al., 2015b)	Монтированный на стенд неполный скелет: фрагменты носовой и надугловой костей, неполный позвоночный столб, фрагменты ребер, плечевые кости, элементы эпи- и автоподия, правая бедренная кость.	Самарская область, Сызранский район, Кашпирское месторождение горючих сланцев, Шахта № 3	средневолжский подъярус, нижняя часть аммонитовой зоны <i>Dorsoplanites panderi</i> .
УКМ 56702 Голотип <i>Otschevia alekseevi</i> Arkhangelsky, 2001; <i>Grendelius alekseevi</i> (Zverkov et al., 2015b)	неполный скелет фрагменты предчелюстной, челюстной, носовой, слезной, скуловой костей и нижней челюсти; полный плечевой пояс и передние конечности, позвоночный столб (без заднехвостового и плавникового отделов) невральные дуги и ребра	Ульяновская область, Ульяновский район, «Детский санаторий».	средневолжский подъярус, нижняя часть аммонитовой зоны <i>Dorsoplanites panderi</i> .
УПМ ЕП-II-20(572) голотип <i>Undorosaurus gorodischensis</i> Efimov, 1999	относительно полный скелет крупного ихтиозавра, включающий большинство костей черепа (в том числе базисфеноид, эродированную основную затылочную кость; левое и правое стремечко, квадратную кость;	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи	средневолжский подъярус, зона <i>Epivirgatites nikitini</i> . Сборы В.М. Ефимова 1980-е

	скуловые кости, носовые кости, верхнечелюстные кости и кости нижней челюсти), 27 позвонков из разных отделов, ребра, кости пояса передних конечностей и неполные передние конечности; правый ишиопубис и неполные левая и правая задние конечности		
УПМ ЕП -II-23(744); <i>Undorosaurus gorodischensis</i> (Zverkov, Efimov, 2019)	фрагменты скелета крупной особи: неполная левая ветвь нижней челюсти, стремечко, несколько зубов; 36 тел позвонков, включая комплекс атланта-аксиса, фрагменты ребер, неполные левый коракоид и лопатка, левая передняя конечность.	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи	верхневолжский подъярус, зона <i>Garniericeras catenulatum</i> . Сборы В.М. Ефимова 1980-е.
УПМ ЕП -II-21(1075) <i>Undorosaurus cf. gorodischensis</i> (Zverkov, Efimov, 2019)	фрагменты скелета крупной особи: фрагменты предчелюстной и носовой костей, основная затылочная кость, фрагменты костей нижней челюсти, комплекса атланта-аксиса и 17 туловищных позвонков, фрагменты коракоидов и лопаток; неполная левая передняя конечность и фрагменты правой	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи	средневолжский подъярус, зона <i>Epirvirgatites nikitini</i> . Сборы В.М. Ефимова 1980-е.
УПМ ЕП-II-22(1073) <i>Undorosaurus gorodischensis</i> (Zverkov, Efimov, 2019)	фрагменты скелета крупной особи: фрагмент левой носовой кости, левая предлобная кость, основная затылочная кость, заднеушная кость, стремечко, левая и неполная правая квадратные кости, фрагменты костей нижней челюсти, гиоид, комплекс атланта-аксиса и 17 переднегуловищных позвонков; фрагменты ребер, правый коракоид и фрагменты лопатки, фрагменты плечевой кости, лучевая и локтевая кости, а также несколько элементов автоподия	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Городищи	средневолжский подъярус, зона <i>Epirvirgatites nikitini</i> . Сборы В.М. Ефимова 1980-е.
УПМ ЕП-II-24(785) голотип <i>Undorosaurus nessovi</i> Efimov, 1999	фрагменты скелета крупного ихтиозавра: передняя часть предчелюстной кости, базисфеноид, сильно выветрелая основная затылочная кость; правое стремечко, квадратные кости, сочленовная и надугловая кости, гиоид, комплекс атланта-аксиса и 15 позвонков, фрагменты ребер, коракоид, лопатки, практически полная правая конечность и фрагменты левой	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у д. Сланцевый Рудник;	средневолжский подъярус, зона <i>Virgatites virgatus</i> Сборы В.М. Ефимова 1980-е;
УПМ ЕП-II-27(870) голотип <i>Undorosaurus khorlovensis</i> Efimov,	фрагменты скелета крупного ихтиозавра: плохоопределимые фрагменты костей черепа, 3 позвонка, дистальные части	Московская область, Воскресенский район,	средневолжский подъярус, зона <i>Virgatites virgatus</i> . Сборы

1999; <i>Undorosaurus gorodischensis</i> (Zverkov, Efimov, 2019)	лопаток, плечевые кости, проксимальная часть бедренной кости	Лопатинские фосфоритные рудники (разрез ныне недоступен)	В.В. Митта 1980-е
УКМ 44028-7 <i>Undorosaurus gorodischensis</i> (Zverkov, Efimov, 2019)	левая передняя конечность в матриксе	Ульяновская область, Ульяновский район, берег р. Волги у «Детского санатория»	средневожский подъярус, зона <i>Epirigatites nikitini</i> .
PMO 214.578 Голотип <i>Crypterygius kristiansenae</i> Druckenmiller et al., 2012; <i>Undorosaurus gorodischensis</i> (Zverkov, Efimov, 2019)	практически полный скелет крупного ихтиозавра.	Норвегия, Шпицберген, г. Янусфьеллет	средневожский подъярус, зона <i>Crendonites anguinus</i> .
ГГМ 1503 Голотип <i>Undorosaurus trautscholdi</i> (Arkhangelsky, Zverkov, 2014)	Неполная левая передняя конечность	Москва, Мнёвники, берег р. Москва, сборы Г.А. Траутшольда, 1878 (разрез ныне недоступен)	Средне-верхневожский подъярус, глауконитовые пески зон <i>E.nikitini</i> – <i>K.fulgens</i>
DORCM G.82 (изучен слепок NHMUK PV R1712) голотип <i>O. pleydelli</i> Lydekker, 1890 [<i>?U. pleydelli</i>]	правая плечевая кость	Англия, графство Дорсет, окрестности г. Гиллингем.	Свита кимериджских глин
OUMNH 68538 [<i>?U. pleydelli</i>]	левая плечевая кость	Англия, графство Оксфордшир, Шотовер, карьер Петерса.	Свита кимериджских глин
CAMSM J29860 [<i>?U. pleydelli</i>]	правая плечевая кость	Англия, графство Линкольншир крестности д. Маркет-Рейзен. 1873	Нижние кимериджские глины, ?зона <i>Rasenia cymodoce</i>
CAMSM J29796 [<i>?U. pleydelli</i>]	левая плечевая кость	Англия, графство Кембриджшир, окрестности д. Четтишем.	Свита кимериджских глин

**ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Список сокращений анатомических терминов,
используемых в фототаблицах**

сокращение	расшифровка
2 = mc2	метакарпалии с порядковым номером
aae	преаксиальный дополнительный элемент эпиподия =первый элемент дополнительного преаксиального пальца
acc	первичный (бесклеточный) цемент зуба
acet	вертлужная впадина
acr	акромиальный отросток лопатки
ae	передний край
alv	альвеолярная борозда
am	отпечатки ампул полукружных каналов
amp	антеромедиальный отросток коракоида
ang	угловая кость
ano	передняя вырезка коракоида
ap	передний выступ
ar	передний поперечный гребень межключицы
art	сочленовная кость
art.b	мышцелок для сочленовной кости
art.con	челюстной мышцелок квадратной кости
at-ax	комплекс атланта-аксиса
atb	латеральные ветви межключицы
b=boss	шишковидный(валиковидный) вырост
bocc	основная затылочная кость (базиокципитале)
bpt=bptpr	базиптеригоидный отросток базисфеноида
bs=bsph	основная/клиновидная кость (базисфеноид)
*c	централия
cem	клеточный (вторичный) цемент зуба
ch.t	отверстия для лицевого нерва
cl=clav	ключица
con	затылочный мышцелок
cor	коракоид
den	зубная кость
d2-4	дистальные карпалии с порядковым номером
dia	диапофиз
dp=dpr	дорсальный гребень бедренной кости
dpc	дельтопекторальный гребень
dpf	нисходящий фланг теменной кости
dpl	дорсальная площадка базисфеноида
dsell	спинка турецкого седла
dt2-4	дистальные тарсалии с порядковым номером
eca	замышелковая область базиокципитале
em	область крепления глазного мускула
en	эмаль
ex=exo	<i>exoccipitale</i> , боковая затылочная кость
exc	депрессия между носовыми костями
f	<i>fibula</i> , малая берцовая кость
faae	фасетка для преаксиального дополнительного элемента
fac*	фасетка (слабо выраженная)

facr	фасетка ключицы для акромиального отростка лопатки
fan	фасетка для угловой кости
fbo=fboc=fbocc	фасетки для базиоципитале
fbс	фасетка для базисфеноида
fcl	фасетка для сочленения с ключицей
fcor	фасетка для сочленения с коракоидом
fep	фасетка для верхней крыловидной кости (эпиптеригоида)
fex	фасетки для боковых затылочных костей
ffi	фасетка для малой берцовой кости
ffr	фасетка для лобной кости
fgl	фасетка плечевого сустава
fi	фибуларе
ficl	фасетка для межключицы
f.il	фасетка для подвздошной кости
fim	Фасетка для промежуточной кости
fin	фасетка для интерцентра
fn	фасетка для неоморфного элемента
fna	фасетка невральной дуги
fnas	фасетка для носовой кости
fop	фасетка для заднеушной кости
f.par	фасетка для теменной кости
*fpe	разделение заднего края мышцелка надвое
fpi=fpis	фасетка для гороховидной кости
fpm	фасетка для предчелюстной кости
fpo	фасетка для заглазничной кости
fprof	фасетка для заднелобной кости
fpref	фасетка для предлобной кости
fpt	фасетки для крыловидных костей (птеригоидов)
fq	фасетка для квадратной кости
fqj	фасетка для квадратноскуловой кости
fre	фасетка для радиале
fro	<i>frontale</i> , лобная кость
fr=fR	фасетка для лучевой кости
fsc=fscap	фасетка для лопатки
fso	фасетка для верхней затылочной кости
fsq	фасетка для чешуйчатой кости
fst/stf	фасетка для стремечка
fsut	фасетка для надвисочной кости
fti	фасетка для большой берцовой кости
fu=fU	фасетка для локтевой кости
gl	фасетки плечевого сустава
gr	срединная борозда
H=h=hu	<i>humerus</i> , плечевая кость
hc=hs=hsc	отпечаток горизонтального полукружного канала
hg	канал для (?)языкоглоточного (XII) нерва
hy	гиоид
hp	гиоидный отросток
hsc	отпечаток горизонтального полукружного канала
i=int	промежуточная кость (интермедиум)
i.nar	внутренние ноздри

icf	отверстие для внутренних сонных артерий
ich	депрессии полушарий переднего мозга
icl	межключица
ict	срединный желоб заднего медиального отростка межключицы
il	подвздошная кость
iop	депрессия зрительных бугров среднего мозга
ipc	отпечаток заднего (вертикального) полукружного канала
isch	седалищная кость
j=jug	скуловая кость
k=knob	выступ
lac	слезная кость
lw	латеральный выступ(вырост) носовой кости над наружной ноздрей
Mame=mame	область крепления <i>Musculus adductor mandibulae externus</i> к надугловой кости
Meck	меккелев калал
mf	медиальная фасетка
mc2 = 2	метакарпалии с порядковым номером
mlvr	медиальная пластина вентральной ветви надвисочной кости
mr	гребень для крепления мускулов
msth	медиальное утолщение заднего срединного отростка межключицы
ms	медиальный симфиз
mt1-5	метатарсалии
mx	верхнечелюстная кость
n=*n	неоморфный элемент
na	невральная дуга
nar	наружная ноздря
nas	носовая кость
nc	дно спинномозгового канала
n.for	надноздревое отверстие для нервов и/или кровеносных сосудов
no=notch	вырезка
np	ямка от хорды
obt	запирательное отверстие
occl	затылочная пластина квадратной кости
op	заднеушная кость
p	парапофиз
pal	<i>palatinum</i> , небные кости
par	<i>parietale</i> , теменные кости
pcp	паракороноидный отросток
pe	задний край
pf	теменное (пинеальное) отверстие
pi=pis	<i>pisiforme</i> , гороховидная кость
pno	задняя вырезка
pm=pmx	<i>praemaxilla</i> , предчелюстная кость
pms	задний срединный отросток межключицы
po=porb	<i>postorbitale</i> , заглазничная кость
pos	параокципитальный отросток заднеушной кости
pof	заднелобная кость
pos	опоясывающее окостенение
pr	вырост, отросток
pre	предсочленовная кость

pref	<i>prefrontale</i> , предлобная кость
pro	<i>prooticum</i> , переднеушная кость
proc.nar	ноздревой вырост носовой кости
psph	парасфеноид
pt	<i>ptergoideum</i> , крыловидная кость
pu	лобковая кость
q=Q	<i>quadratum</i> , квадратная кость
qj	<i>quadratojugale</i> , квадратноскуловая кость
q.f = qfor	квадратное отверстие
r=R	<i>radius</i> , лучевая кость
ra=re	радиале
rf	реберная фасетка
rg=ridge	гребень
sac	отпечаток сферического мешочка (<i>sacculus</i>)
sat	передний вырост надвисочной кости
sof	отверстия верхней затылочной кости
scap	<i>scapula</i> , лопатка
soc=socc	<i>supraoccipitale</i> , верхнезатылочная кость
spl	<i>spleniale</i> , пластинчатая кость
sq	<i>squamosum</i> , чешуйчатая кость
st	<i>stapes</i> , стремечко
sut	<i>supratemporale</i> , надвисочная кость
sur	<i>supraangulare</i> , надугловая кость
sur.b	мышцелок для надугловой кости
sym	симфиз
t	<i>tibia</i> , большеберцовая кость
td	дорсальный гребень плечевой кости
ti	тибиале
tub	бугорки для крепления мышц
trab	следы от трабекул
u=U	<i>ulna</i> , локтевая кость
ue	ульнаре
uf=fu	фасетка для локтевой кости
ut	отпечаток эллиптического мешочка (<i>utriculus</i>)
v3-4	позвонки с соотв. номерами
vf	стенка канала блуждающего (X) нерва
VII	канавка лицевого (VII) нерва
vn	вентральная вырезка
vom	сошник
vp=vpr	вентральный гребень бедренной кости
vr	вентральный гребень
XII	отверстия подъязычного нерва
*	ветвления пальцев и дополнительные окостенения автоподия

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Таблицы измерений

Таблица 1. Избранные промеры (мм) для *Ophthalmosaurus icenicus* СМК ОФ 242

Основная затылочная кость	
ширина	90
высота	78
ширина замыщелковой области (exa)	20
Квадратная кость	
медиолатеральная длина сверху	85
медиолатеральная длина снизу (в области мащелка)	100
ширина мышцелка (acond)	60
высота	140
длина в обл. квадратного отверстия	57
Стремечко	
медиолатеральная длина	80
ширина головки	47
высота головки	58
Сочленовная кость	
длина	65
высота	63
Кораконд	
длина	260
ширина	230
длина медиальной фасетки	166
высота медиальной фасетки	84
длина гленоидной фасетки	120
длина фасетки для лопатки	60
Плечевая кость	
длина	200
Ширина проксимального конца	136
Высота (толщина) проксимального конца	90
Ширина дистального конца	140
Высота (толщина) дистального конца	60
Ширина диафиза	86
Комплекс атланта-аксиса	
длина	44
ширина	80
высота	80

Таблица 2. Избранные промеры (мм) для *Arthropterygius chrisorum*

Квадратная кость	ЦНИГР 3-16/13328	ЦНИГР 17-44/13328	РМО 222.669 (L/R)
медиолатеральная длина снизу (в обл. мышцелка)	53,7	64	83/81
ширина мышцелка (acond)	23,5	23(давл)	42.5/44.2
высота	84	102	124/118

длина в обл. квадр. отв.	44		49		60/-	
Базисфеноид	ЦНИГР 3-16/13328		ЦНИГР 17-44/13328		CNM 40608	РМО 222.669
длина	57		64		78	73
ширина	68 (рек)		75(рек)		98	83
высота	32,8		38		~50	?
Лопатка	ЦНИГР 3-16/13328		РМО 222.655		ГМ 1573	РМО 222.669
длина	135,7		123		-	205/190
ширина проксимального	85,7		67		-	141/125
ширина/толщина диафиза	35,5/15,4		36/-		87/40	58/55
Межключица ГМ 1573						
ширина	250					
длина	150					
Корakoид (L/R)	ЦНИГР 3-16/13328					РМО 222.669
длина	141/145					260/265
ширина	130/130					210/215
длина медиальной фасетки	95/94					170
высота медиальной фасетки	34/34					80
длина гленоидной фасетки	64/58					77inc/96
длина фасетки для лопатки	27/20					72/66
Плечевая кость	ЦНИГР 3-16/13328	ЦНИГР 17-44/13328	ГМ 1573	РМО 222.669 (L/R)	РМО 222.655	CNM 40608
длина	99	151	220	160/163	86	220
ширина проксимального конца	73	121	185	124/113.5	49(непол)	172
высота (толщина) проксимального конца	29	60	95	62/63		97
ширина дистального конца (fU/fR/faae)	77(37/36/25)	122(50/45/39)	?(-/68/58)	121(52/49/40)//120(52/51/37)	60(34/30/25)	195(?)

толщина дистального конца (fU/fR/faae)	30(22/30/24)	47(38/45/38)	76(-/76/60)	54(41/54/45) //50(39.3/48.7/37)	30(20/30/25)	(?)
ширина диафиза	60	84	125	77/78	44	130
Бедренная кость	ЦНИГР 17-44/13328				CNM 40608	
длина	112				148	
ширина проксимального конца	51				75	
ширина дистального конца	55				86	
Комплекс атланта-аксиса	ГГМ 1573				CNM 40608	
длина	52				60	
ширина	78				90	
высота	94				110	

Таблица 3. Промеры позвонков (мм) для *Arthropterygius chrisorum* ЦНИГР 3-16/13328.

Полевой №	Прибл № в анат. посл.	Длина (L)	Высота (H)	Ширина (W)	H/L	H/W
x	13	17,00	40	NA	2,35	
x	14	19,00	43	44	2,26	0,98
x	15	20,00	43	-	2,15	-
x	16	18,00	41,4	43,6	2,30	0,95
x	17	19,80	46	46	2,32	1,00
x	18	21,50	NA	47	-	-
x	19	23,60	NA	NA	-	-
x-8	20	24,30	NA	NA	-	-
x-7	21	22,30	NA	48,6	-	-
x-6	22	23,30	49,5	49,3	2,12	1,00
x-5	23	22,30	51	47,3	2,29	1,08
x-4	24	24,00	42	58,5	1,75	0,72
x-3	25	25,40	50	51	1,97	0,98
x-2	26	25,00	51	54	2,04	0,94
x-1	27	25,80	55	50	2,13	1,10
x1	28	24,00	52	47	2,17	1,11
x2	29	24,50	54	50	2,20	1,08

x3	30	24,70	57	56	2,31	1,02
x4	31	25,70	55,9	58,5	2,18	0,96
x5	32	25,00	62,4	60	2,50	1,04
x6	33	24,00	63	64	2,63	0,98
x7	34	24,00	61	64,4	2,54	0,95
x8	35	24,60	56	63	2,28	0,89
x9	36	24,30	56,4	61,3	2,32	0,92
x10	37	24,40	56	61	2,30	0,92
x11	38	24,20	62	60	2,56	1,03
x12	39	23,00	60	58	2,61	1,03
x13	40	22,70	NA	NA	-	-
x14	41	23,10	57,3	67	2,48	0,86
x15	42	23,00	58,8	68,7	2,56	0,86
x16	43	22,00	64,9	61,3	2,95	1,06
x17	44	20,10	60,8	62	3,02	0,98
x18	45	21,00	58,5	63,7	2,79	0,92
x19	46	22,00	61,7	64	2,80	0,96
x20	47	22,20	57,6	61	2,59	0,94
x21	48	22,50	60,7	57	2,70	1,06
x22	49	22,00	57,6	58	2,62	0,99
x23	50	21,40	58,5	59	2,73	0,99
x24	51	20,00	60,5	62,5	3,03	0,97
x25	52	19,90	61,5	61,8	3,09	1,00
x26	53	20,00	61,3	63	3,07	0,97
x27	54	18,40	61,4	62,6	3,34	0,98
x28	55	18,20	61,3	61,5	3,37	1,00
x29	56	19,00	NA	62	-	-
x30	57	18,20	55	64	3,02	0,86
x31	58	18,00	56	62	3,11	0,90
x32	59	18,00	55,6	61,5	3,09	0,90
x33	60	17,90	52	62	2,91	0,84
x34	61	17,00	52,4	61,3	3,08	0,85

x35	62	17,30	NA	59,4	-	-
x36	63	16,60	50	59	3,01	0,85
x37	64	16,00	56	60,3	3,50	0,93
x38	65	16,00	54	59	3,38	0,92
x39	66	17,70	52,4	57,3	2,96	0,91
x40	67	17,00	48,9	55	2,88	0,89
x41	68	15,60	47,3	52,7	3,03	0,90
x42	69	15,00	44,8	51	2,99	0,88
x43	70	14,70	NA	46,9	-	-
x44	71	14,00	39,2	45,7	2,80	0,86
x45	72	12,50	35,6	44,7	2,85	0,80
x46	73	13,10	33,2	38,4	2,53	0,86
x47	74	12,10	29,7	36,1	2,45	0,82
x48	75	10,70	27,9	31,7	2,61	0,88
x49	76	10,20	24,9	27,3	2,44	0,91
x50	77	9,50	22,4	23,2	2,36	0,97
x51	78	8,90	20,4	19,7	2,29	1,04
x52	79	8,97	21,1	17,2	2,35	1,23
x53	80	8,90	16	11,40	1,80	1,40

Таблица 4. Промеры позвонков (мм) для *Arthropterygius chrisorum* ГГМ 1573.

Положение позвонка в столбе	L	H	W	Ширина невр. канала
Атлант-аксис	52	94	78	26
3	32	82	77	NA
Передний предкрестцовый	43	98	105	30
Задний предкрестцовый	46	112	117	28
Задний предкрестцовый	46	112	121	24

Таблица 5. Избранные промеры (мм) для *Arthropterygius lundi*

Лопатка	ГГМ 1731-01-15	ГГМ 1502
ширина проксимального конца	135	сохр134
толщина проксимального конца	43	42
ширина диафиза	62	63

толщина диафиза	21	24	
Коракоид	ГГМ 1731-01-15	РМО 222.654	
длина	235	219	
ширина	190	213	
длина медиальной фасетки	133	156	
высота медиальной фасетки	50	52	
длина гленоидной фасетки	106	80	
длина фасетки для лопатки	47	45	
Плечевая кость	ГГМ вр-1каш	ГГМ 1502	РМО 222.654
длина	160	-	152
ширина проксимального конца	109	-	104
высота (толщина) проксимального конца	57(давл)	-	65
ширина дистального конца (fU/fR/faae)	(?/46/36)	145 (69/58/37)	135(61/49/25)
толщина дистального конца (fU/fR/faae)	45(32/45/34)	52 (41/52/38)	50(40/50/35)
ширина диафиза	85	100	85
Переднегугловищный позвонок	ГГМ вр-1каш	ГГМ 1502	РМО 222.654
длина	32	35	30
ширина	67	73	65
высота	65	80	70

Таблица 6. Избранные промеры (мм) для *Arthropterygius volgensis* КФУ 982/P-213

Основная клиновидная кость (базисфеноид)	
длина	52
ширина	65
высота	27
Квадратная кость	
медиолатеральная длина сверху	40
медиолатеральная длина снизу (в области мащелка)	50
ширина мащелка (acond)	30
высота	74
длина в обл. квадратного отверстия	35

Заднеушная кость	
медиолатеральная длина	40
ширина головки	25
высота медиальной головки	30
Сочленовная кость	
длина	35
высота	30
Коракоид	
длина	130
ширина	115
длина медиальной фасетки	90
высота медиальной фасетки	30
длина гленоидной фасетки	55
длина фасетки для лопатки	20

Таблица 7. Избранные промеры (мм) для коракоидов, лопаток и плечевых костей *Nannopterygius*.

Экз.	L / R	коракоид						лопатка			плечевая кость			
		длина	ширина	длина симфиза	толщина симфиза	фас лопатки	гленоид	длина	Прокс-дист. ш.	Дист ш	длина	Прокс. ш.	Дист. ш.	диафиз
<i>N. enthekiodon</i> NHMUK PV 46497		130	77.8	75	-	40	45	11.5	8.6	-	69		55	?
<i>N. enthekiodon</i> (OUMNH J 10346)	L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	80	64	65	45
	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	80	65	65	45
<i>Nannopterygius</i> sp. (OUMNH J 68534)	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	83	52	55	43
<i>N. enthekiodon</i> (OUMNH J 12031)	L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	83	60	64	45
<i>N. savelfjeviensis</i> (СГУ 104а-23)	L	120	68	-	-	30	45	-	-	-	72	58	55	42
	L	118	66	80	38	30	45	-	-	-	80	61	50	37

<i>N. saveljeviensis</i> (УПМ ЕП 9-1000)	R	118	63	80	38	30	43	103	77	45	79	60	51	37
<i>N. saveljeviensis</i> (УПМ ЕП 8-1076)	L	105 inc	80	92	45	37	50	145	95	58	82	65	56	45
	R	87 inc	80	-	-	38	50	inc	95	-	-	-	-	-
<i>N. saveljeviensis</i> (УПМ ЕП - II-16-1202)	L	146	89	90	-	40	50	-	102	-	-	-	-	-
	R	-	81	-	-	-	-	-	-	-	90	70	60	46
<i>N. 'saratoviensis'</i> (ПИН 426/55-59 & ПКМ 2836)	L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	57	50	45
	R	-	-	-	-	35	50	-	79	-	76	56	52	44
<i>N. yasykovi</i> (УПМ ЕП - II-7-1235)	L	95 inc	80	-	-	30	50	116	94	38	75	54	53	37
	R	118	76	-	-	-	-	116	88	40	78	-	-	-
<i>N. yasykovi</i> (УПМ ЕП - II-11(3-М))	L / R	123	68	95	35	25	35 inc.	90 inc	60 inc.	30 inc	73	56	52	44
<i>N. borealis</i> (РМО 222.658)	L	155	110	118	30	43	47	-	-	-	103	70	62	46
	R	-	110	-	-	45	45	-	-	52	-	72	-	47
<i>N. borealis</i> ЦНИГР 45-46/13328	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	86	47	55	37

Таблица 8. Избранные промеры голотипа (УКМ 56702) *Grendelius alekseevi* (измерения посткраниальных элементов см. Архангельский, 2001).

элемент	измерение	Размер, мм
Основная затылочная кость	Длина	82
	Ширина	97
	Высота	79
	Ширина замыщелковой области	17
	Ширина основания большого затылочного отверстия/спинномозгового канала	12
	Высота фасетки стремечка (fst)	40
	Высота фасетки заднеушно кости (for)	20
	Длина фасеток боковых затылочных костей	35
базисфеноид	Длина	131
	Ширина спереди	89
	Ширина сзади	68
	Высота спереди	67
	Высота сзади	50
	Диаметр отверстия внутренних сонных артерий (icf)	11

	Длина фасетки для стремечка	50
квадратная кость	Медиолатеральная ширина сверху	70
	Медиолатеральная ширина снизу	100
	Ширина мыщелка	67
	Высота	150
	Длина в обл. квадратного отверстия	65
стремечко	Медиолатеральная длина	96
	Ширина медиальной головки	67
	Высота медиальной головки	63

Таблица 9. Избранные промеры (мм) для *Undorosaurus gorodischensis* и *U. nessovi* (голотип УПМ ЕП-П-24(785)).

Квадратная кость	<i>U. gorodischensis</i> голотип ЕП-П-20(572)	<i>U. nessovi</i> голотип	
медиолатеральная длина сверху	55	65	
медиолатеральная длина снизу (в области мыщелка)	120	118	
ширина мыщелка (acond)	55	70	
высота	150	155	
длина в обл. квадр. отв.	60	60	
Основная затылочная кость	<i>U. gorodischensis</i>		
	УПМ ЕП-П-22(1073)	РМО 214.578	
ширина	100	90	
высота	80	70	
длина	90	80	
ширина замыщ. области	30	30	
Базисфеноид	УПМ ЕП-П-20(572)	РМО 214.578	<i>U. nessovi</i> голотип
длина	80	70(реконстр.)	80
ширина	134	130(реконстр.)	138
высота	60	60	50
Стремечко	<i>U. gorodischensis</i>		<i>U. nessovi</i> голотип
	УПМ ЕП-П-20(572)	РМО 214.578	
длина	80	80	80

ширина медиальн. головки	40	36	53		
высота головки	60	62	55		
Сочленовная кость	УПМ ЕП-П-20(572)		<i>U. nessovi</i> ГОЛОТИП		
длина	82		80		
высота	65		65		
Лопатка	УПМ ЕП-П-20(572)	РМО 214.578	<i>U. nessovi</i> ГОЛОТИП		
длина	-	240	225		
ширина проксимального	100	125	115		
ширина/толщина диафиза	50/40	50/35	54/25		
Межключица <i>U. gorodischensis</i> РМО 214.578					
ширина	220				
длина	182				
ширина rms	75				
Корakoид	<i>U. gorodischensis</i>		<i>U. nessovi</i> ГОЛОТИП		
	УПМ ЕП-П-20(572)	РМО 214.578			
длина	200	225	-		
ширина	165	185	190		
длина медиальной фасетки	140	145	-		
высота медиальной фасетки	60	?	-		
длина гленоидной фасетки	90	95	100		
длина фасетки для лопатки	27	40	25		
Плечевая кость	<i>U. gorodischensis</i>				<i>U. nessovi</i>
	УПМ ЕП-П-20(572)	УПМ ЕП-П-23(744)	УПМ ЕП-П-22(1073)	РМО 214.578	
длина	152	173	160	155	183
ширина проксимального конца	100	110	103	115	107

высота (толщина) проксимального конца	65	70	70	70	90
ширина дистального конца (fU/fR/faae)	98(50/55/-)	110(50/57/20)	110(50/60/20)	117(50/47/20)	135(60/65/20)
толщина дистального конца (fU/fR/faae)	-	47(50/56/37)	60(50/60/33)	63(58/63/35)	64(55/64/30)
ширина диафиза	75	80	70	73	77
Бедренная кость <i>U. gorodischensis</i>	УПМ ЕП-П-20(572)			РМО 214.578	
длина	110			112	
ширина проксимального конца	55			58	
ширина дистального конца	75			83	

Таблица 10. Пропорции базисфеноида у офталмозаврий (измерения по фото – обычным шрифтом, прямые измерения – жирным).

Таксон (экземпляр)	Макс. Ширина спереди	Макс. длина	Ширина/длина	Источник
<i>Arthropterygius chrisorum</i> (CMN 40608)	98	78	1.256	Maxwell, 2010; личн. набл. по фото
<i>Arthropterygius</i> cf. <i>A. chrisorum</i> (ГМ 1743-1)	86	73	1.178	личн. набл.
<i>A. chrisorum</i> (ЦНИГР 17-44/13328)	74 [est]	64	1.156	личн. набл.
<i>A. chrisorum</i> (ЦНИГР 3-16/13328)	68 [est]	57	1.192	личн. набл.
<i>A. chrisorum</i> (РМО 222.669)	83	73	1.136	личн. набл.
<i>A. lundi</i> (ГМ 1502)	102	80	1.275	Zverkov <i>et al.</i> , 2015a; личн. набл.
<i>A. volgensis</i> (КФУ 982/P-213)	50	52	0.961	личн. набл.
<i>A. hoybergeti</i> (SVB 1451)	90 [est]	80	1.125	личн. набл.
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (NHMUK R. 2149)	105	72	1.458	Andrews, 1910
<i>O. icenicus</i> (NHMUK R. 2162)	119	75	1.587	
<i>O. icenicus</i> (NHMUK R. 2740)	110	87	1.264	
<i>O. icenicus</i> (NHMUK R. 2161)	92	64	1.438	

<i>O. icenicus</i> (NHMUK R. 2155)	98	76	1.289	
<i>Acamptonectes densus</i> (GLAHM 132588)	est.130	95	1.368	Fischer <i>et al.</i> , 2012
<i>Platypterygius australis</i> (QM F116940)	115	90	1.278	Kear, 2005
<i>in utero P. australis</i> (QM F16812)	39	32	1.219	Kear, Zammit, 2014
<i>P. platydactylus</i> (lost type specimen)	110	85	1.294	Broili, 1907
<i>Sisteronia seeylei</i> (RGHP SI 2)	90	75	1.200	Fischer <i>et al.</i> , 2014b
<i>Sveltonectes insolitus</i> (RBINS R269)	54	45	1.200	Fischer <i>et al.</i> , 2011b; личн. набл.
<i>Plutoniosaurus bedengensis</i> (УПМ 2/740)	104	80	1.300	личн. набл.
<i>U. gorodischensis</i> (УПМ ЕП-II-20(572))	134	80	1.675	Zverkov, Efimov, 2019; личн. набл.
<i>U. nessoivi</i> (УПМ ЕП -II-24(785))	138	80	1.725	Zverkov, Efimov, 2019; личн. набл.
<i>Grendelius mordax</i> (CAMSM J68516)	113	75	1.507	McGowan, 1976; личн. набл.
<i>G. alekseevi</i> (УКМ 56702)	131	89	1.472	Zverkov <i>et al.</i> 2015b; личн. набл.
<i>G. pseudoscythicus</i> (УПМ 3/100)	105	65	1.615	личн. набл.

Таблица 11. Избранные измерения (мм) и пропорции коракоида и плечевой кости к длине челюсти и тела у офтальмосаврий.

таксон/экз.	(1) Длина ниж. челюсти	(2) Длина плечевой кости	(3) П-з длина коракоида	(4) Общая длина известная либо вычеленная (est)	2/1	3/1	2/4	ИСТОЧНИК
<i>Nannopterygius enthekiodon</i> NHMUK PV 46497	Не более 600	69	130	с 3000	0.115	0.216	0.023	Hulke, 19871; Kirton, 1983. личн. набл
<i>Nannopterygius saveljeviensis</i> SSU 104a-23	с 500	72	с 120	NA	0.144	0.24	NA	Архангельский, 1997; личн. набл
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i> NHMUK	1050	162	226	с 4500	0.154	0.215	0.036	Andrews, 1910, 1915; Moon,

PV R 3013 and NHMUK R 2149										Kirton, 2016; личн. набл
<i>Undorosaurus gorodischensis</i> PMO 214.578	1390	155	225	с 5500	0.112	0.162	0.028			Druckenmiller et al., 2012; личн. набл
<i>Grendelius mordax</i> CAMSM J68516	1230	NA	180	NA	NA	0.146	NA			McGowan, 1976; Personal observations
<i>Grendelius ? mordax</i> BRSMG Ce 16696	810	79	NA	NA	0.098	NA	NA			Moon, Kirton, 2018; личн. набл
<i>Caupullisaurus bonapartei</i> MACN-N-32	с 1460	142	190	est 6000	0.097	0.13	0.024			Fernández, 1997
<i>Aegirosaurus leptospondylus</i> SM	565	с 55	NA	1770	0.097	NA	0.03			Bardet, Fernández, 2000
<i>Sveltonectes insolitus</i> RBINS R269	590	90	111	est 3000	0.152	0.188	0.03			Fischer et al., 2011b; личн. набл
<i>Platypterygius australis</i> QM F2453	1430	с 160	NA	est 5600	0.112	NA	0.028			Wade, 1984, 1990
<i>P. platydactylus</i> lost holotype	1170	125	140	est 5000	0.107	0.120	0.025			Broili, 1907
<i>P. hercynicus</i> SMSS 'SGS'	1120	122	180	est 4650	0.109	0.16	0.026			Kuhn, 1946; Kolb, Sander, 2009

Таблица 12. Измерения плечевых костей офталмозаврий (мм). В серых ячейках экземпляры, для которых данные взяты из литературы.

Таксон (экземпляр)	L / R	Проксимодистальная длина	Предзадняя ширина прокс. конца	Толщина прокс. конца	Передзадняя ширина дист. конца	Дорсовентр. Толщина дист. конца	Ширина диафиза	Передзадняя ширина			Дорсовентральная толщина		Угол между fr и fu (°)
								fu	fr	faae	fu	fr	
<i>Arthropterygius chrisorum</i> (CMN 40608)	L	220	172	100	195	с.85	140	70	75	65	с.60	с.85	35
	R	213	171	?	196	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>A. chrisorum</i> (ГТМ 1573)	L	220	185	95	?	80	125	?	68	58	с.51	76	?
<i>A. chrisorum</i> (ЦНИГР 17-44/13328)	R	151	121	60	122	47	84	50	45	39	35	47	32
<i>A. chrisorum</i> (ЦНИГР 3-16/13328)	R	99	73	27	77,3	30	60	37	36	25	22	30	45
<i>A. chrisorum</i> (РМО 222.669)	L	160	124	62	121	54	77	52	49	40	41	54	35
	R	163	113.5	63	120	50	78	52	51	37	39.3	48.7	35

<i>A. cf. chrisorum</i> (PMO 224.250)	L	190	133	87	146	55.5	93	57	56	47	48	55	40
	R	190	139	89.5	154	60	96.6	63	61	50	52	60	40
<i>Arthropterygius hoybergeti</i> (YKM 63548)	L	170	131	80	139	60	100	65	64	24	44	55	45
	R	167	127	85	132	62	90	62	60	24	50	62	38
<i>Arthropterygius hoybergeti</i> (YIIM 2442)	L	163	121	68	110	60	80	55	50	20	47	60	35
<i>Arthropterygius lundii</i> (PMO 222.654)	L	152	110	68	136	50	85	61	48	30	39	50	30
	R	155	105	60	130	50	85	60	50	30	40	50	33
<i>Arthropterygius</i> sp. (CAMSM J29856)	R	225	160	105	200	87	130	100	90	35	65	85	40
<i>Arthropterygius</i> sp. (OUMNH J1587)	L	170	140	68	160	75	100	70	60	42	68	75	45
<i>Arthropterygius</i> sp. (OUMNH J68542)	L	155	133	83	142	75	92	65	50	35	58	75	30
<i>Arthropterygius</i> sp. (OUMNH J12047)	L	107	68	35	85	40	62	40	43	15	27	40	60
<i>Brachypterygius extremus</i> (NHMUK R3177)	R	150	92	NA	108	48	c.60	44	50	NA	38	30	65
<i>B. extremus</i> (WESTM 78/219)	L	147	92	c.40	112	50	c.65	44	51	NA	39	30	60
? <i>B. extremus</i> (CAMSM 29803)	L	120	81	42	80	42	47	35	40	NA	42	42	60
? <i>B. extremus</i> (CAMSM 67556)	L	124	85	49	95	45	54	40	40	NA	45 est.	45	60
<i>Grendelius alekseevi</i> (YKM 56702)	L	154	104	55	106	40	85	40	47	NA	38	38	75
	R	155	106	55	109	40	83	42	44	NA	38	38	65
<i>G. zhuravlevi</i> (COKM Hb 30192)	L	124	98	38	93	50	80	40	37	NA	50	47	60
<i>G. zhuravlevi</i> (PIIH 426/60-76)	L	144	119	46	87	45	70	40	40	NA	45	43	77
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (NHMUK R. 2134)	L	170	130	87	145	55	80	49	63	34	50	55	40
<i>O. icenicus</i> (CAMSM X 50033)	L	122	77	55	113	46	75	46	48	25	42	46	40
<i>O. icenicus</i> (CAMSM X 50329)	L	61	45	26	55	23	35	25	24	12	22	23	45

<i>O. icenicus</i> (CAMSM X 50327)	R	175	110	83	140	60	87	68	60	32	60	58	45
<i>O. icenicus</i> (X 50326)	L	168	110	68	143	54	85	60	68	28	45	54	38
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J67367)	L	155	110	70	130	55	85	50	55	30	45	55	35
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J67368)	R	160	115	70	130	55	85	50	55	30	45	55	35
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J65930)	R	182	120	80	172	62	90	62	80	33	58	62	37
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J66012)	L	170	115	80	167	65	87	60	65	45	53	65	35
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J66013)	R	143	88	50	115	53	73	50	58	30	40	50	45
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J65451)	L	145	113	68	132	55	85	50	60	35	42	55	40
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J65452)	L	155	108	72	140	58	70	49	55	40	48	58	37
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J65713)	R	140	110	75	120	48	64	45	53	30	40	48	40
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J65089)	L	140	88	58	128	50	71	50	60	30	40	50	45
<i>O. icenicus</i> (CAMSM J65196)	R	145	95	72	142	50	82	60	62	32	40	50	40
<i>O. icenicus</i> (SKM OF 242/1-19)	R	200	136	93	140	60	86	50	65	35	60	58	45
<i>Platypterygius americanus</i> (UW 2421)	R	140	95	c.70	107	c.55	70 est.	56	47	NA	?	?	40
	L	135	82est.	?	104	?	66 est.	?	?	NA	?	?	?
<i>Platypterygius americanus</i> (UW 5547)	L	103	NA	NA	68	38	33	36	32	NA	38	36	60
	R	100	62 [?непол.]	35	70	33	47	38	35	NA	33	31	65
<i>P. australis</i> (QM F 2573)	R	170	113	82	143	58	90	65	55	23	58	58	35
<i>P. hercynicus</i> (SMSS "SGS")	R	122	90	47	99	52	60	40	35	0.7	44	52	25
	L	109	100	55	102	49	72	40	37	11	41	49	20
<i>P. platydactylus</i> (Broilli, 1907)	L	125	65	60 ca.	80	43	c.50	40	36	0.5	39	43	40
	L	130	105	62	88	47	55	44	38	10	47	47	30

<i>Plutoniosaurus bedengensis</i> (УИИМ 2/740)	R	125	107	54	90	45	55	43	40	10	45	45	30
<i>Sveltonectes insolitus</i> (RBINS R269)	L	88	78	50	60	35	44	32	33	0	34	35	45
	R	90	72	52	60	34	45	32	30	0	34	34	47
<i>Undorosaurus gorodischensis</i> (УИИМ ЕП-20(572))	L	152	100	65	98	c.55	75	50	55	0.5	?	?	35
<i>U. gorodischensis</i> (УИИМ ЕП-23(744))	R	173	110	70	110	56	80	50	57	20	50	56	45
<i>U. gorodischensis</i> УИИМ ЕП-И-20(1075)	L	160	103	70	110	60	70	50	60	20	52	60	45
<i>U. gorodischensis</i> УИИМ ЕП-И-27(870)	L	160	120	65	110	60	74	50	53	20	51	60	40
	R	160	125	70	110	60	74	50	57	17	56	60	45
<i>U. gorodischensis</i> PMO 214.578	L	155	115	65	111	57	75	57	55	0.5	50	57	35
	R	150	120	67	115	63	73	55	50	20	57	63	40
<i>U. nessovi</i> (УИИМ ЕП-24(785))	R	183	107	90	135	64	77	60	65	20	55	64	40
<i>U. trautscholdi</i> (ГТМ 1503)	L	149	95	75	105	58	61	55	58	22	47	58	50
? <i>U. pleydelli</i> (NHMUK R1712)	R	135	107	45	115	55	70	47	55	32	49	55	40
? <i>U. pleydelli</i> (CAMSM J29796)	L	137	110	52	120	54	84	50	57	35	40	54	40
? <i>U. pleydelli</i> (CAMSM J29860)	R	155	123	73	122	68	80	57	62	25	55	68	45
? <i>U. pleydelli</i> (OUMNH J68538)	L	155	100	55	135	60	67	60	56	30	45	60	50

Список соотношений для Табл. 4.13

- (1) Проксимальное расширение плечевой кости: переднезадняя ширина проксимального конца плечевой кости, деленная на проксимодистальную длину плечевой кости.
- (2) Дистальное расширение плечевой кости: переднезадняя ширина дистального конца плечевой кости, деленная на проксимодистальную длину плечевой кости.
- (3) Крепость/плотность плечевой кости: минимальная переднезадняя ширина плечевой кости в диафизе, деленная на проксимодистальную длину плечевой кости.
- (4) Проксимодистальная пропорциональность/соразмерность плечевой кости: переднезадняя ширина проксимального конца плечевой кости, деленная на переднезаднюю ширину его дистального конца.
- (5) Изометричность проксимального конца плечевой кости (или «вытянутость» проксимального конца плечевой кости): переднезадняя ширина проксимального конца плечевой кости, деленная на его толщину.
- (6) Дистальная сжатость плечевой кости: переднезадняя ширина дистального конца плечевой кости, деленная на его максимальную дорсовентральную толщину.

- (7) Соотношение переднезадней ширины фасетки для преаксиального дополнительного элемента эпиподия и ширины фасетки для лучевой кости.
- (8) Относительная переднезадняя ширина фасеток для локтевой и лучевой костей (ширина fu/ширина fr).
- (9) Относительная дорсовентральная толщина фасеток локтевой и лучевой костей (толщина fu/толщина fr).
- (10) Угол между фасетками лучевой и локтевой костей, выраженный в радианах.

Таблица 13. Соотношения в плечевых костях офталмозаврий.

Таксон (экземпляр)	L/R	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
<i>Arthropterygius chrisorum</i> (CMN 40608)	L	0.782	0.886	0.636	0.882	1.720	2.294	0.867	0.933	0.706	0.611
<i>A. chrisorum</i> (ЦНИГР 17-44/13328)	R	0.801	0.808	0.556	0.992	2.017	2.596	0.867	1.111	0.671	0.559
<i>A. chrisorum</i> (ЦНИГР 3-16/13328)	R	0.737	0.781	0.606	0.944	2.704	2.577	0.694	1.028	0.745	0.785
<i>A. chrisorum</i> (PMO 222.669)	L	0.775	0.756	0.481	1.025	2.000	2.241	0.816	1.061	0.733	0.611
	R	0.696	0.736	0.479	0.946	1.802	2.400	0.725	1.020	0.759	0.611
<i>A. cf. chrisorum</i> (PMO 224.250)	L	0.700	0.768	0.489	0.911	1.529	2.631	0.839	1.018	0.807	0.785
	R	0.732	0.811	0.508	0.903	1.553	2.567	0.820	1.033	0.873	0.785
<i>Arthropterygius hoybergeti</i> (УКМ 63548)	L	0.771	0.818	0.588	0.942	1.638	2.317	0.375	1.016	0.867	0.785
	R	0.760	0.790	0.539	0.962	1.494	2.129	0.400	1.033	0.800	0.663
<i>A. hoybergeti</i> (УИИМ 2442)	L	0.742	0.675	0.491	1.100	1.779	1.833	0.400	1.100	0.806	0.611
<i>Arthropterygius lundii</i> (PMO222.654)	L	0.724	0.895	0.559	0.809	1.618	2.720	0.625	1.271	0.783	0.524
	R	0.677	0.839	0.548	0.808	1.750	2.600	0.600	1.200	0.780	0.576
<i>Brachypterygius extremus</i> (NHMUK R3177)	R	0.613	0.720	0.400	0.852	↓2.300	2.250	0.000	0.880	0.800	1.134
<i>B. extremus</i> (WESTM 78/219)	L	0.626	0.762	0.442	0.821	с.2.300	2.240	0.000	0.863	1.267	1.047
<i>B. extremus</i> (CAMSM 29803)	L	0.675	0.667	0.392	1.013	1.929	1.905	0.000	0.875	1.300	1.047
<i>B. extremus</i> (CAMSM 67556)	L	0.685	0.766	0.435	0.895	1.735	2.111	0.000	1.000	1.000	1.047
<i>Grendelius alekseevi</i> (УКМ 56702)	L	0.634	0.699	0.536	0.907	1.940	2.378	0.000	0.939	0.909	1.400
	R	0.647	0.700	0.553	0.924	1.617	2.386	0.000	0.854	0.860	1.400
<i>G. zhuravlevi</i> (СОКМ Нб 30192)	L	0.790	0.750	0.645	1.054	2.579	1.860	0.000	1.081	1.000	1.047
<i>G. zhuravlevi</i> (ПИИ 426/60-76)	L	0.826	0.604	0.486	1.368	2.587	1.933	0.000	1.000	1.064	1.344
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i> (NHMUK R. 2134)	L	0.765	0.853	0.471	0.897	1.494	2.636	0.540	0.778	1.047	0.698
CAMSM X 50033	L	0.631	0.926	0.615	0.681	1.400	2.457	0.521	0.958	0.909	0.698
CAMSM X 50329	L	0.738	0.902	0.574	0.818	1.731	2.391	0.500	1.042	0.913	0.785
CAMSM X 50327	R	0.629	0.800	0.497	0.786	1.325	2.333	0.533	1.133	0.957	0.785

CAMSM X 50326	L	0.655	0.851	0.506	0.769	1.618	2.648	0.412	0.882	1.034	0.663
CAMSM J67367	L	0.710	0.839	0.548	0.846	1.571	2.364	0.545	0.909	0.833	0.611
CAMSM J67368	R	0.719	0.813	0.531	0.885	1.643	2.364	0.545	0.909	0.818	0.611
CAMSM J65930	R	0.659	0.945	0.495	0.698	1.500	2.774	0.413	0.775	0.818	0.646
CAMSM J66012	L	0.676	0.982	0.512	0.689	1.438	2.569	0.692	0.923	0.935	0.611
CAMSM J66013	R	0.615	0.804	0.510	0.765	1.760	2.170	0.517	0.862	0.815	0.785
CAMSM J65451	L	0.779	0.910	0.586	0.856	1.662	2.400	0.583	0.833	0.800	0.698
CAMSM J65452	L	0.697	0.903	0.452	0.771	1.500	2.414	0.727	0.891	0.764	0.646
CAMSM J65713	R	0.786	0.857	0.457	0.917	1.467	2.500	0.566	0.849	0.828	0.698
CAMSM J65089	L	0.629	0.914	0.507	0.688	1.517	2.560	0.500	0.833	0.833	0.785
CAMSM J65196	R	0.655	0.979	0.566	0.669	1.319	2.840	0.516	0.968	0.800	0.698
<i>O. icenicus</i> (CKM OF 242/1-19)	R	0.680	0.700	0.430	0.971	1.462	2.333	0.538	0.769	0.800	0.785
<i>Platypterygius americanus</i> (UW 2421)	R	0.679	0.764	0.500	0.888	1.357	1.945	0.000	1.191	1.034	0.698
<i>P. americanus</i> (UW 5547)	R	0.620	0.700	0.470	0.886	1.771	2.121	0.000	1.086	1.056	1.047
<i>P. australis</i> (QM F 2573)	R	0.665	0.841	0.529	0.790	1.378	2.466	0.418	1.182	1.056	0.611
<i>P. hercynicus</i> (SMSS "SGS")	R	0.738	0.811	0.492	0.909	1.915	1.904	0.020	1.143	1.000	0.436
	L	0.917	0.936	0.661	0.980	1.818	2.082	0.297	1.081	0.846	0.349
<i>P. platydactylus</i> (Broili 1907)	L	0.520	0.640	0.400	0.813	1.083	1.860	0.014	1.111	0.837	0.698
<i>P. bedengensis</i> (YIIM 2/740)	L	0.808	0.677	0.423	1.193	1.694	1.872	0.263	1.158	0.907	0.524
	R	0.856	0.720	0.440	1.189	1.981	2.000	0.250	1.075	1.000	0.524
<i>Sveltonectes insolitus</i> (RBINS R269)	L	0.886	0.682	0.500	1.300	1.560	1.714	0.000	0.970	1.000	0.785
	R	0.800	0.667	0.500	1.200	1.385	1.765	0.000	1.067	0.971	0.820
<i>U. gorodischensis</i> (YIIM EII-20(572))	L	0.658	0.645	0.493	1.020	1.538	1.782	0.009	0.909	1.000	0.611
<i>U. gorodischensis</i> (YIIM EII-23(744))	R	0.636	0.636	0.462	1.000	1.571	1.964	0.351	0.877	1.000	0.785
<i>U. gorodischensis</i> (YIIM EII-II-20(1075))	L	0.644	0.688	0.438	0.936	1.471	1.833	0.333	0.833	0.893	0.785
<i>U. gorodischensis</i> (YIIM EII-II-27(870))	L	0.750	0.688	0.463	1.091	1.846	1.833	0.377	0.943	0.867	0.698
	R	0.781	0.688	0.463	1.136	1.786	1.833	0.298	0.877	0.850	0.785
<i>U. gorodischensis</i> (PMO 214.578)	L	0.742	0.716	0.484	1.036	1.769	1.947	0.009	1.036	0.933	0.611
	R	0.800	0.767	0.487	1.043	1.791	1.825	0.400	1.100	0.877	0.698
<i>U. nessovi</i> (YIIM EII-II-24(785))	R	0.585	0.738	0.421	0.793	1.189	2.109	0.308	0.923	0.905	0.698
<i>U. trautscholdi</i> (ITM 1503)	L	0.638	0.705	0.409	0.905	1.267	1.810	0.379	0.948	0.859	0.873

ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Данные для филогенетического анализа

Приложение 5.1. Данные по таксонам, включенным в филогенетический анализ

Аутгруппы (6):

1. *Temnodontosaurus* spp.

Стратиграфическое распространение: нижняя юра, геттанг-тоар.

Географическое распространение: Лайм Реджис, Дорсет и Уитби, Йоркшир, Англия; Банц, Бавария и многочисленные местонахождения в Баден-Вюртемберге, Германия; Арлон, Бельгия; Йонна, Мийо и Бельмон, Франция.

Источники: Fraas, 1913; McGowan, 1974, 1979; Godefroit, 1993; Maisch, 2002; Maisch, Matzke, 2000; Maisch, Hungerbühler, 2001; Fischer et al., 2011c; Martin et al., 2012.

Экземпляры, изученные автором: несколько экземпляров в экспозиции NHMUK.

Важные изменения в кодировках: нет.

2. *Ichthyosaurus* spp.

Стратиграфическое распространение: нижняя юра, нижний геттанг-нижний синемюр.

Географическое распространение: Дорсет, Англия; Бельгийская Лотарингия; Португалия; Альберта, Канада.

Источники: de la Beche, Conibeare, 1821; Sollas, 1916; McGowan, 1973; Godefroit, 1996; Motani, 2005; Maisch et al., 2008; Massare, Lomax, 2017.

Экземпляры, изученные автором: многочисленные экземпляры в коллекциях NHMUK, CAMSM, OUMNH и BRSMG.

Важные изменения в кодировках: нет.

3. *Hauffiopteryx typicus* (von Huene, 1931) *sensu* Maisch, 2008

Стратиграфическое распространение: верхний плинсбах–нижний тоар, нижняя юра.

Географическое распространение: Хольцмаден, Баден-Вюртемберг, Германия; Дюделанж, Люксембург; Илминстер, Сомерсет, Англия.

Источники: Godefroit, 1994; Maisch, 2008; Caine, Benton, 2011; Marek et al., 2015; Maxwell, Cortes, 2020.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

4. *Stenopterygius quadriscissus* (Quenstedt, 1856)

Стратиграфическое распространение: тоар, нижняя юра.

Географическое распространение: Хольцмаден, Баден-Вюртемберг, Доббертин, Германия; Дюбеланж, Люксембург.

Источники: Dechaseaux, 1954; Johnson, 1979; Godefroit, 1994; Maisch, 2008; Maxwell, 2012

Экземпляры изученные автором: MB R 4008, MB R 4012, Museum für Naturkunde, Берлин, Германия.

Важные изменения в кодировках: нет.

5. *Stenopterygius/Chacaicosaurus cayi* Fernández, 1994

Стратиграфическое распространение: позона *Emileia giebeli*, зона *E. multiformis* свиты лос-моллес, нижний байос, средняя юра.

Географическое распространение: Chacaico Sur, провинция Неукен, Аргентина.

Источники: Fernández, 1994

Экземпляры, изученные автором: нет. Фотографии MOZ 5803 предоставлены В. Фишером (перс. сообщ. 2015).

Важные изменения в кодировках: нет.

6. *Stenopterygius aaleniensis* Maxwell, Fernández et Schoch, 2012

Стратиграфическое распространение: подзона *Torulorum*, зоны *opalinum* свиты опалинустон, нижний аален, средняя юра.

Географическое распространение: Айхельберг, Баден-Вюртемберг, Германия.

Источники: Maxwell et al., 2012

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

Терминальные таксоны:

7. *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874

Стратиграфическое распространение: оксфордские глины (средний келловей), средняя юра; оксфорд-кимеридж, верхняя юра.

Географическое распространение: Юго-западная Англия; Поволжье, Европейская Россия.

Источники: Seeley, 1874; Andrews, 1907, 1910; Applebey, 1956; Bardet et al., 1997; Maisch, 1997, 1998; Araújo et al., 2008; Moon, Kirton, 2016; Архангельский и др., 2018.

Экземпляры, изученные голотип NHMUK PV R 2133, паратип NHMUK PV R 2134, и многочисленные экземпляры в коллекции NHMUK и CAMSM; СМК ОФ 242/1-19, Сызранский краеведческий музей, Самарская обл., Россия.

Важные изменения в кодировках: нет.

8. *Ophthalmosaurus natans* (Marsh, 1878)

Стратиграфическое распространение: слои '*Sauranodon*', свита санденс, оксфорд, верхняя юра.

Географическое распространение: ряд местонахождений в Вайоминге, США.

Источники: Marsh, 1878; Gilmore, 1905, 1906, 1907; Applebey, 1956; Massare, Young, 2005; Massare et al., 2006; Wahl, 2009.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

9. *Mollesaurus perialis* Fernández, 1999

Стратиграфическое распространение: зона *Emileia giebeli* свиты лос-моллес, нижний байос, средняя юра.

Географическое распространение: Chacaico Sur, провинция Неукен, Аргентина.

Источники: Fernández, 1999; Fernández, Talevi, 2014.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

10. *Acamptonectes densus* Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Krüger, Pardo Pérez, Tainsh & Applebey, 2012

Стратиграфическое распространение: уровни D2D и C7F–C7D спитонских глин, нижний - средний готерив; зона *Simbirskites concinnus/staffi* верхнего готерива, нижний мел.

Географическое распространение: Спитон и Файли, Йоркшир, Англия; Кремлинген, Нижняя Саксония, Германия.

Источники: Fischer et al., 2012

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

11. *Leninia stellans* Fischer, Arkhangelsky, Uspensky, Stenshin & Godefroit, 2014

Стратиграфическое распространение: зона *Deshayesites volgensis*, нижний апт, нижний мел.

Географическое распространение: Криуши, Сенгилеевский район, Ульяновская область, Россия.

Источники: Fischer et al., 2014a

Экземпляры, изученные автором: УКМ 65931, голотип и единственный экземпляр.

Важные изменения в кодировках: На основании личного изучения голотипа (март 2019 г.) автор не нашел прямых доказательств наличия чешуйчатой кости. Кроме того, костная поверхность в области наружной ноздри плохо сохранилась, и в середине элемента, который Fischer et al. (2014a) интерпретировали как слезную кость имеется шов, поэтому вполне вероятно, что этот элемент представляет собой сочлененные слезную и верхнечелюстную кости, а слезная кость не участвует в формировании края наружной ноздри.

12. *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1994)

Стратиграфическое распространение: волжский ярус, верхняя юра.

Географическое распространение: о. Мелвилл, Арктическая Канада; Шпицберген, Норвегия; о. Бергхауз, ЗФИ, Поволжье, Россия.

Источники: Maxwell, 2010; Zverkov, Prilepskaya, 2019.

Экземпляры, изученные автором: См. Приложение 2; фотографии голотипа CMN 40608 предоставлены Э.Максвелл (перс. сообщ. 2015).

Важные изменения в кодировках: передний бугорок базиоципитале (призн. 42) следует кодировать как отсутствующий; структура лапы (призн. 89) ‘широкоплавниковый’ не ‘узкоплавниковый’; дополнительно ряд признаков закодирован на основе новых данных по дополнительным экземплярам.

13. *Arthropterygius lundii* (Roberts et al., 2014)

Стратиграфическое распространение: пачка слотсмая, свиты агардфельлет, нижняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Шпицберген, Норвегия; респ. Коми и Среднее Поволжье, Россия.

Источники: Roberts et al., 2014; Zverkov, Prilepskaya, 2019.

Экземпляры, изученные автором: См. Приложение 2.

Важные изменения в кодировках: ряд признаков черепа включая морфологию орбитальной, затылочной и небной областей черепа (признаки на скуловую кость, базиоципитале, базисфеноид, заднеушную и квадратную кости).

14. *Arthropterygius hoybergeri* (Druckenmiller et al., 2012)

Стратиграфическое распространение: зона *Dorsoplanites ilovaiskyi*, пачка слотсмая, свиты агардфельлет, средняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Янусфельлет, Шпицберген, Норвегия.

Источники: Druckenmiller et al., 2012; Zverkov, Prilepskaya, 2019.

Экземпляры, изученные автором: Голотип SVB 1451

Важные изменения в кодировках: пересмотрен ряд кодировок для признаков черепа (например, наличие чешуйчатой кости и ее форма), морфология зубов; закодированы признаки для базисфеноида, заднеушной и квадратной костей. Для посткрания: морфология лопатки, ключиц, строение конечности и морфология плечевой кости.

15. *Arthropterygius volgensis* (Kasansky, 1903)

Стратиграфическое распространение: зона *Dorsoplanites panderi*, средняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Новая Рачейка Сызранского р-на, Самарской обл., Россия.

Источники: Казанский, 1903; Zverkov, Prilepskaya, 2019.

Экземпляр, изученный автором: КФУ 982/P-213, голотип и единственный известный экземпляр.

16. *Arthropterygius thalassonotus* Campos, Fernández et Herrera, 2020

Стратиграфическое распространение: ?верхний титон свиты вака муэрта, верхняя юра.
 Географическое распространение: район Yesera del Tromen–Pampa Tril, северо-запад провинции Неукен, Аргентина.
 Источники: Campos et al., 2020.
 Экземпляры, изученные автором: нет.

17. *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904)

Стратиграфическое распространение: нижний кимеридж, верхняя юра; слои Smallmouth Sands нижних кимериджских глин.
 Географическое распространение: Англия
 Источники: Boulenger, 1904; Zverkov et al. 2015b; Moon, Kirton, 2018.
 Экземпляр, изученный автором: голотип NHMUK PV R3177.

18. *Grendelius zhuravlevi* (Arkhangelsky, 1998)

Стратиграфическое распространение: зона *Dorsoplanites panderi*, средняя волга, верхняя юра.
 Географическое распространение: Самарская и Саратовская области, Европейская Россия.
 Источники: Архангельский, 1998а, 2000; Zverkov et al., 2015b.
 Экземпляры, изученные автором: голотип ПИН 426/60–76 и экз. СОМК № 30192.
 Замечания: Архангельский (1998а) указал в качестве голотипа только неполную переднюю конечность ПИН 426/60-76, упомянув также что есть и другие элементы, которые могут принадлежать этому экземпляру. Личное изучение материала позволяет говорить, что помимо передней конечности (ПИН 426/60-76), к этому же экземпляру относятся позвонки из разных отделов, кости пояса передних конечностей и фрагменты черепа, что позволяет значительно увеличить процент закодированных признаков.

19. *Grendelius pseudoscythicus* (Efimov, 1998)

Стратиграфическое распространение: ?зона *Ilowaiskia pseudoscythica*, ?нижневолжский подъярус верхней юры (по уточненным данным – низы зоны *D. panderi* средневолжского подъяруса).
 Географическое распространение: 8 км к югу от д. Новая Беденьга, берег р. Волга, Ульяновский район Ульяновской обл., Россия.
 Источники: Ефимов, 1998а; Zverkov et al. 2015b.
 Экземпляры, изученные автором: сохранившиеся фрагменты голотипа УПМ 3/100 и слепки с некоторых его костей.

20. *Grendelius alekseevi* (Arkhangelsky, 2001)

Стратиграфическое распространение: зона *Dorsoplanites panderi*, средняя волга, верхняя юра.
 Географическое распространение: Детский санаторий, Ульяновская область, Россия.
 Источники: Arkhangelsky, 2001; Zverkov et al., 2015b.
 Экземпляры, изученные автором: УКМ 56702 голотип и единственный известный экземпляр.
 Важные изменения в кодировках: нет

21. *Grendelius mordax* McGowan, 1976

Стратиграфическое распространение: зона *Pectinates wheatleyensis* кимериджских глин, нижняя волга, верхняя юра.
 Географическое распространение: Стоубридж (Норфолк) бухта Киммеридж (Дорсет) Англия.
 Источники: McGowan, 1976; McGowan, 1997; Zverkov et al., 2015b
 Экземпляры, изученные автором: см. Приложение 2.

Важные изменения в кодировках: как и в работе Zverkov *et al.* 2015b, *Brachypterygius extremus* и *Grendelius mordax* рассматриваются как отдельные ОТЕ.

22. *Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997

Стратиграфическое распространение: свита вака-муэрта, нижний титон (типвой экз.), титон-берриас, верхняя юра-нижний мел.

Географическое распространение: ряд местонахождений в бассейне Неукен (провинции Неукен и Мендоза), Аргентина.

Источники: Fernández, 1997, 1998, 2001, 2007

Экземпляры, изученные автором: нет. Фотографии MOZ 6139 предоставлены В. Фишером (перс. сообщ. июль 2015); фотографии MLP 83-XI-16-1 предоставлены М. Фернандез (перс. сообщ. 2014).

23. *Aegirosaurus leptospondylus* (Wagner, 1853)

Стратиграфическое распространение: литографские известняки Зольнхофена, уровень Zeta 2b, нижний титон, верхняя юра.

Географическое распространение: Зольнхофен, Айхштетт, Бавария, Германия.

Источники: Wagner, 1852; Meyer von, 1863; Fraas, 1891; Bardet, Fernández, 2000; Scheyer, Moser, 2011

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

24. *Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999

Стратиграфическое распространение: зоны *Virgatites virgatus* - *Craspedites nodiger* Европейской России и *Crendonites anguinus* Арктики, средняя-верхняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Московская и Ульяновская обл., Россия; Шпицберген, Норвегия.

Источники: Ефимов, 1999б; Druckenmiller *et al.*, 2012; Zverkov, Efimov, 2019.

Экземпляры, изученные автором: см. Приложение 2.

Важные изменения в кодировках: для РМО 214.578 пересмотрен ряд контактов костей черепа в области орбиты и наружного носового отверстия, установлено присутствие чешуйчатой кости, пересмотрено строение передней конечности.

25. *Undorosaurus nessovi* Efimov, 1999

Стратиграфическое распространение: зона *Virgatites virgatus*, средняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Ульяновская область, Россия.

Источники: Ефимов, 1999б; Zverkov, Efimov, 2019.

Экземпляры, изученные автором: голотип УПМ ЕП-II-24(785)

Важные изменения в кодировках: нет.

26. *Undorosaurus kielanae* Tyborowski, 2016

Стратиграфическое распространение: зона *Zaraiskites scythicus*, средняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Польша.

Источники: Tyborowski 2016; Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Jacobs, 2021.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в интерпретациях: верхнечелюстная кость принята автором первоописания за фрагмент нижней челюсти.

27. *Nannopterygius enthekiodon* (Hulke, 1871)

Стратиграфическое распространение: зоны *Aulacostephanus* sp., нижние кимериджские глины (Arkell 1933, p. 451), верхний кимеридж, верхняя юра.

Географическое распространение: бухта Киммеридж, Дорсет, Англия.

Источники: Hulke, 1871; Huene, 1922; Arkell, 1933; Kirton, 1983; Zverkov, Jacobs, 2021.
Экземпляры, изученные автором: см. Приложение 2.

28. *Nannoptygius saveljeviensis* (Arkhangelsky, 1997)

Стратиграфическое распространение: зоны *Dorsoplanites panderi* - *Garniericeras catenulatum*, средняя-верхняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Поволжье, Ульяновская и Саратовская области, Россия.

Источники: Архангельский, 1997; Ефимов, 1999а; Zverkov, Jacobs, 2021.

Экземпляры, изученные автором: см. Приложение 2.

29. *Nannoptygius yasykovi* (Efimov, 1999)

Стратиграфическое распространение: зоны *Epivirgatites nikitini* - *Kashpurites fulgens*, средняя-верхняя волга, верхняя юра.

Географическое распространение: Московская и Ульяновская области, Россия.

Источники: Ефимов, 1999а; Zverkov, Jacobs, 2021.

Экземпляры, изученные автором: см. Приложение 2.

30. *Nannoptygius borealis* Zverkov et Jacobs, 2021

Стратиграфическое распространение: верхневолжский подъярус – берриас.

Географическое распространение: Шпицберген и ЗФИ, Арктика.

Источники: Delsett et al., 2018; Zverkov, Jacobs, 2021.

Экземпляры, изученные автором: см. Приложение 2.

31. *Gengasaurus nicosiai* Paparella, Maxwell, Cipriani, Roncasè et Caldwell, 2017

Стратиграфическое распространение: кимеридж-нижний титон; свита *Calcarei ad artici e Saccosota*, верхняя юра.

Географическое распространение: Генга, Анкона, Марке, Италия.

Источник: Paparella et al., 2017

Экземпляры, изученные автором: Нет.

Важные изменения в кодировках: Локтевая кость при первоописании некорректно идентифицирована как локтевая (Paparella et al., 2017: fig. 6D).

32. *Sveltonectes insolitus* Fischer, Masure, Arkhangelsky et Godefroit, 2011

Стратиграфическое распространение: ?баррем, нижний мел. Возможно, верхний готерив.

Географическое распространение: Ульяновская область, Россия.

Источники: Fischer et al., 2011b

Экземпляры, изученные автором: RBINS R269, голотип и единственный известный экземпляр.

Важные изменения в кодировках: нет.

33. *Plutoniosaurus bedengensis* Efimov, 1997

Стратиграфическое распространение: зона *Speetoniceras versicolor*, верхний готерив, нижний мел.

Географическое распространение: Новая Беденьга, Ульяновская область, Россия.

Источники: Ефимов, 1997

Экземпляры, изученные автором: УПМ 2/740, голотип и единственный известный экземпляр.

34. *Maiaspondylus lindoei* Maxwell & Caldwell, 2006

Стратиграфическое распространение: средний альб, нижний мел.

Географическое распространение: Северозападные территории, Канада; ?Англия.

Источники: Maxwell, Caldwell, 2006; Zverkov, Grigoriev, 2020.

Экземпляры, изученные автором: Нет. Фотографии голотипа UALVP 45635 предоставлены Э. Максвелл (личн. сообщ. июль 2016) и Д.В. Григорьевым (личн. сообщ. май, 2019).

Важные изменения в кодировках: строение передней конечности, см. (Zverkov, Grigoriev, 2020).

35. *Platypterygius australis* (McCoy, 1867)

Стратиграфическое распространение: средний-верхний альб, нижний мел.

Географическое распространение: многочисленные местонахождения на западе Австралии, см. (Kear, 2003).

Источники: M'Cooy, 1876; McGowan, 1972b; Wade, 1984, 1990; Kear, 2003; Kear, 2005; Zammit, 2010; Zammit et al., 2010

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

36. *Platypterygius hercynicus* (Kuhn, 1946)

Стратиграфическое распространение: верхний апт; низы подзоны *Callihoplites auritus* (зоны *Mortoniceras inflatum*), верхний альб, нижний мел.

Географическое распространение: Зальциттер, Нижняя Саксония, Германия, Сен-Жуэн-Брюневаль, Франция.

Источники: Kuhn, 1946; Kolb, Sander, 2009; Fischer, 2012.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

37. *Platypterygius americanus* (Nace, 1939)

Стратиграфическое распространение: верхний альб-нижний сеноман, верхи нижнего-низы среднего мела.

Географическое распространение: округ Крук, Вайоминг, США; Южный Саскачеван, Канада.

Источники: Nace, 1939, 1941; Romer, 1968; Maxwell, Kear, 2010.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

38. *Sisteronia seeleyi* Fischer et al., 2014

Стратиграфическое распространение: средний альб-нижний сеноман, верхи нижнего-низы среднего мела.

Географическое распространение: Систерон и Бевонс, Франция; Кембриджшир, Англия.

Источники: Fischer et al., 2014b

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

39. *Platypterygius platydactylus* Broili, 1907

Стратиграфическое распространение: зона *Deshayesites deshayesi*, нижний апт, нижний мел.

Географическое распространение: окрестности Ганновера, Нижняя Саксония, Германия

Источники: Broili, 1907.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: строение передней конечности как у Fischer et al., 2016; присутствует фасетка для преаксиального дополнительного элемента на плечевой кости.

40. *Athabascasaurus bitumineus* Druckenmiller et Maxwell, 2010

Стратиграфическое распространение: пачка Wabiskaw свиты клиарвотер (Clearwater), нижний альб, нижний мел.

Географическое распространение: шахта Syncrude Canada Ltd. Около оз. Милдред, Альберта, Канада.

Источники: Druckenmiller, Maxwell, 2010; Maxwell, Druckenmiller, 2011.

Экземпляры, изученные автором: фотографии голотипа TMP 2000.29.01 предоставлены Д.В. Григорьевым (личн. сообщ. май 2019 г.).

Важные изменения в кодировках: На основе наблюдений по фотографиям высокого разрешения автор не нашел поддержки интерпретации присутствия чешуйчатой кости. Вместо этого в данной работе предлагается интерпретация, что в средней части квадратноскуловых костей присутствуют трещины, отделяя верхние, квадратные в очертаниях сегменты, имеющие разные размер и очертания налевой и правой сторонах черепа – именно их интерпретировали как чешуйчатые кости.

41. *Simbirskiasaurus birjukovi* Ochev et Efimov, 1985

Стратиграфическое распространение: вероятно, зона *Praeoxyteuthis pugio*, нижний баррем, нижний мел.

Географическое распространение: правый берег р. Волга, 25 км к северу от Ульяновска, между Сландевым Рудником и «Детским Санаторием».

Источники: Очев, Ефимов, 1985; Fischer et al., 2014c.

Экземпляр, изученный автором: УКМ 65119, голотип и единственный экземпляр.

42. *Muiscasaurus catheti* Maxwell, Dick, Padilla & Parra, 2016

Стратиграфическое распространение: верхний баррем – нижний апт; пачка пестроцветных аргиллитов (*Arcillolitas abigarradas*) свиты паха.

Географическое распространение: Vereda Llanitos, департамент Бояка, Колумбия.

Источники: Maxwell et al., 2016.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет. Кодировка составлена только по голотипу, описанному Maxwell et al. (2016), данные по дополнительному экземпляру, отнесенному к данному виду Páramo-Fonseca et al. (2021), не учитываются.

43. *Platypterygius sachicarum* Páramo, 1997

Стратиграфическое распространение: верхний баррем – нижний апт. Голотип происходит из пачки пестроцветных аргиллитов (*Arcillolitas abigarradas*) свиты паха.

Географическое распространение: окрестности Вилья-де-Лейва, департамента Бояка, Колумбия.

Источники: Páramo, 1997; Maxwell et al., 2019.

Экземпляры, изученные автором: нет.

Важные изменения в кодировках: нет.

44. *Acuetzpalin carranzai* Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020

Стратиграфическое распространение: кимеридж свиты ла-казита.

Географическое распространение: Куэнкаме, штат Дуранго, Мексика.

Источники: Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2020.

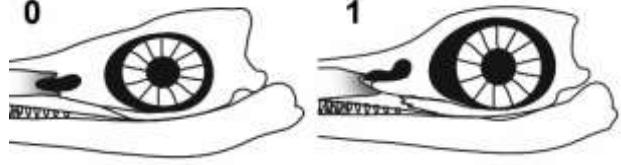
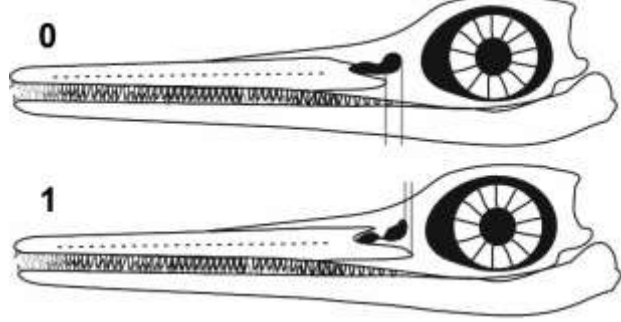
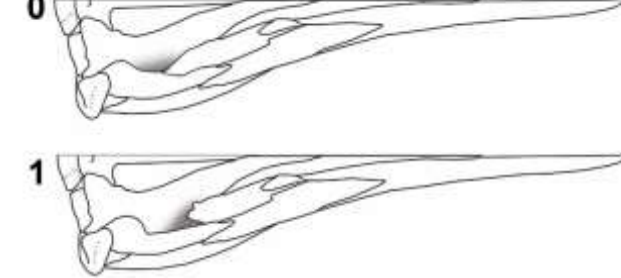
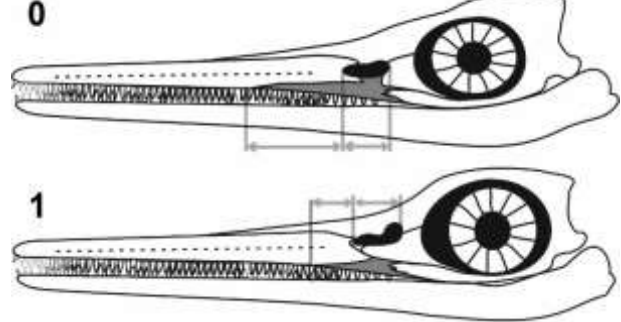
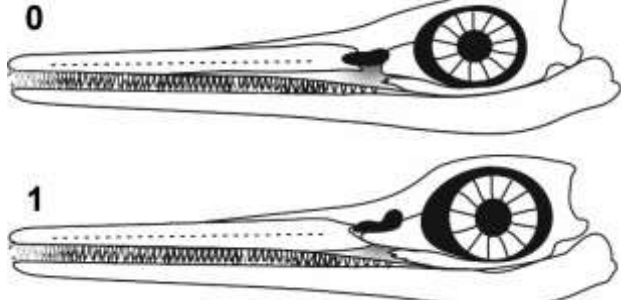
Экземпляры, изученные автором: нет.

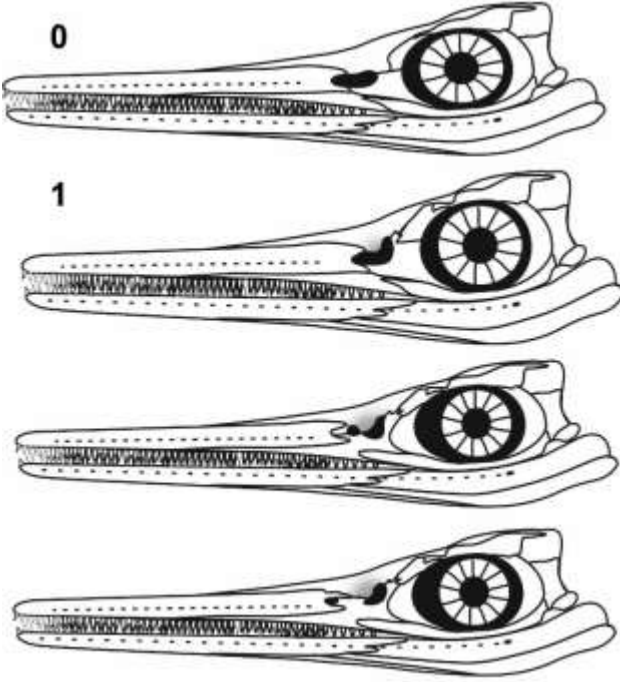
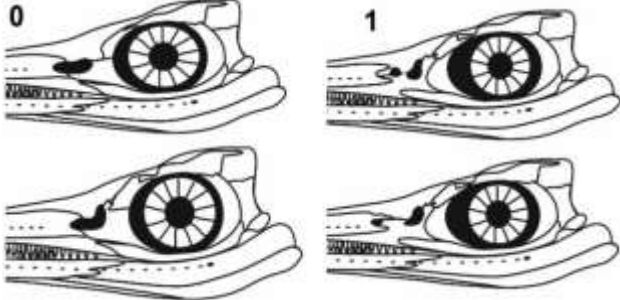
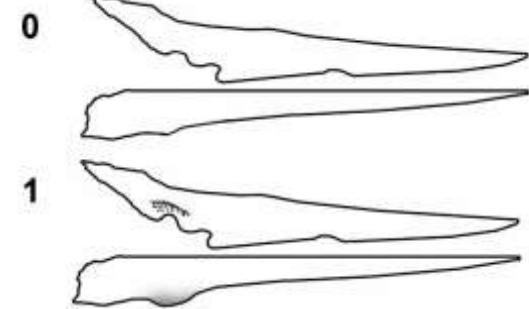
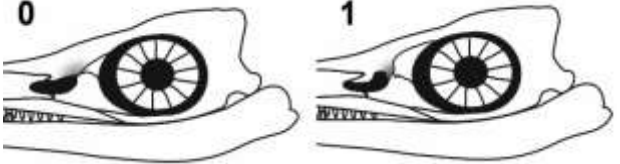

Важные изменения в кодировках: интерпретации контактов наружных покровных элементов черепа, в частности, положения теменного отверстия в первоописании вызывают сомнения. Передняя часть правой плечевой кости ошибочно интерпретирована как задняя часть левой; коракоид слишком фрагментарный для кодировок некоторых признаков. Зубы большие относительно размеров черепа.

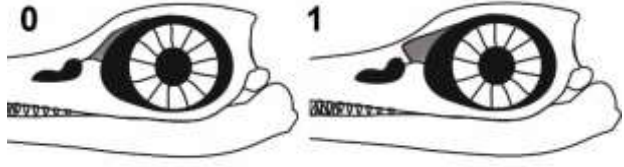
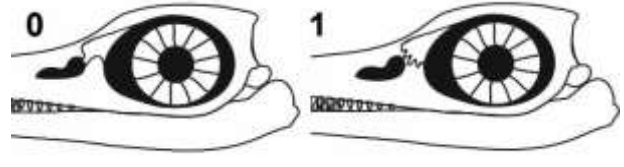
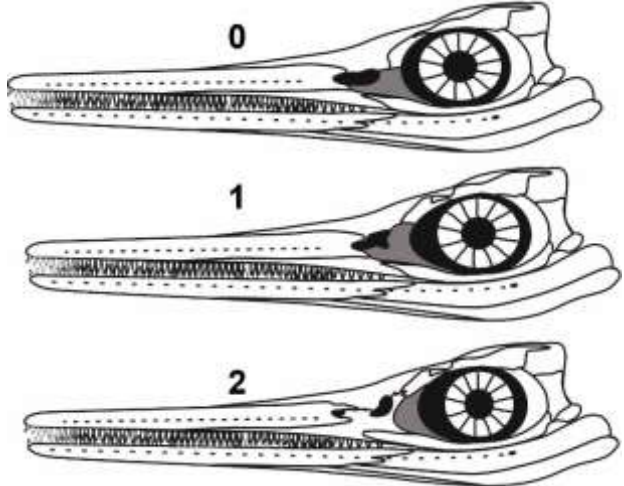
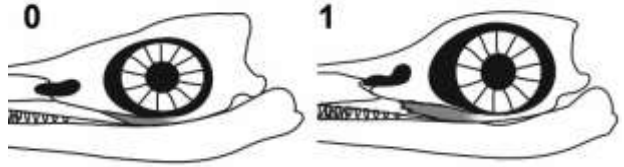

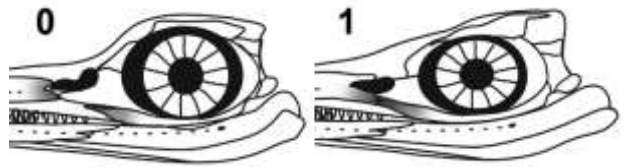

Приложение 5.2. Иллюстрированный список анализируемых признаков

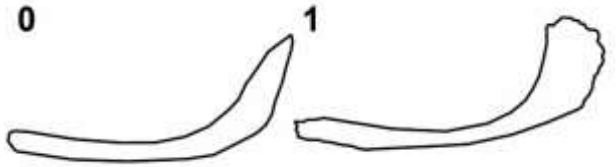
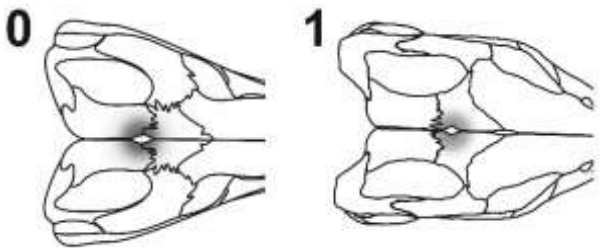
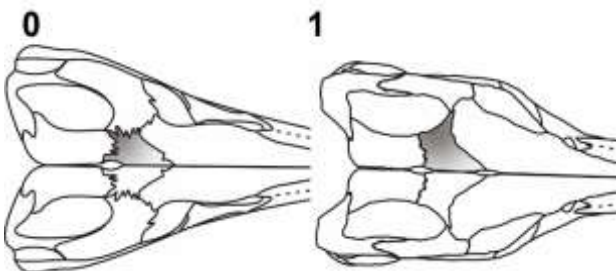
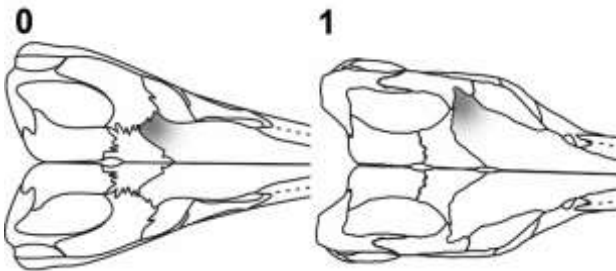
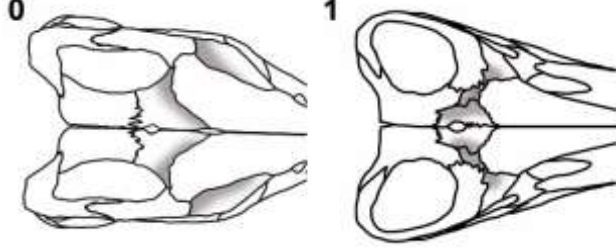
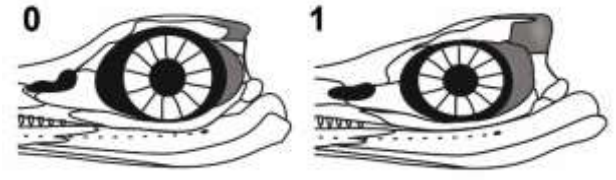
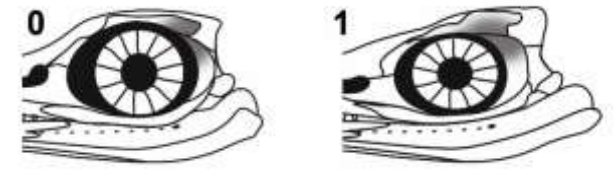
Ярко оранжевым выделены номера признаков, предложенных в работах автора, светло оранжевым – признаков, определения которых были изменены в работах автора.

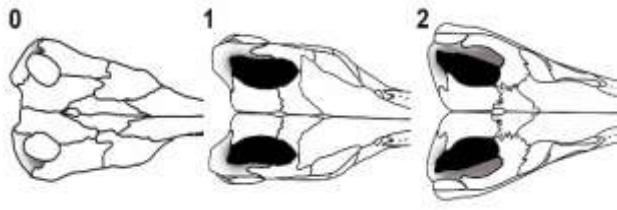
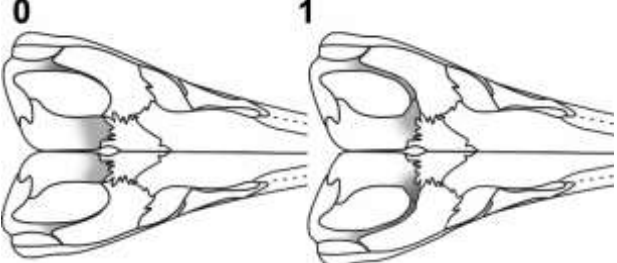
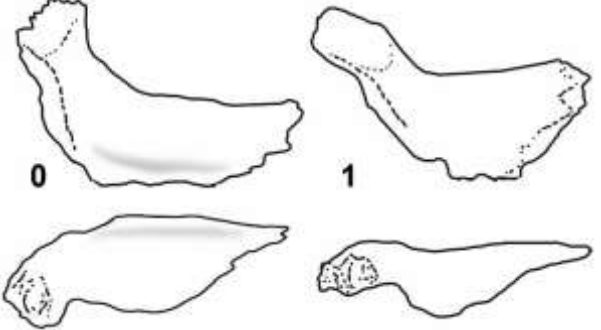
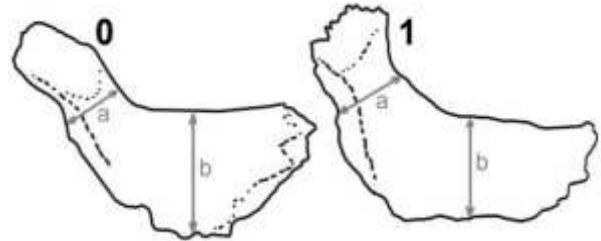
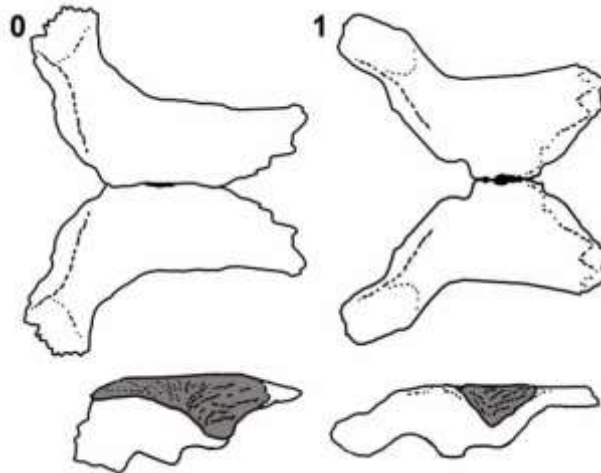
Зубы		
1	Струйчатость коронок: сильно выраженные гребни (0); эмаль практически гладкая или со слабо выраженными редкими струйками (1) [Druckenmiller, Maxwell, 2010, призн. 24]	
2	Основание слоя эмали трудноопределимое (0); четко выраженное (1) [Fischer et al., 2011b, призн. 2]	
3	Форма корня в сечении у взрослых особей: округлая (0); квадратная (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 3]	
4	Сильно расширенные кони: нет (0); да, ширина корня вдвое превышает диаметр основания коронки (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 4]	
5	Складчатый дентин. Вертикальные складки выражены у основания коронки (0); эта часть зуба гладкая (1). [Maxwell et al., 2016, призн. 4]	
6	Складчатый дентин. Глубокие продольные борозды на корне: присутствуют (0), отсутствуют (1). [Fischer et al., 2016, призн. 4]	
7	Высота коронок относительно ширины затылочной части черепа – (0) нормальные либо крупные зубы (соотношение 0.1 и более); (1) маленькие зубы (соотношение меньше 0.05).	

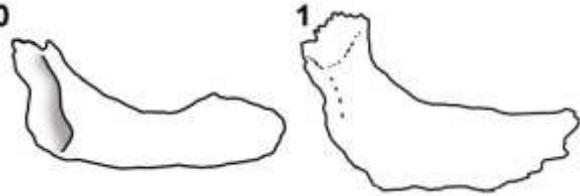
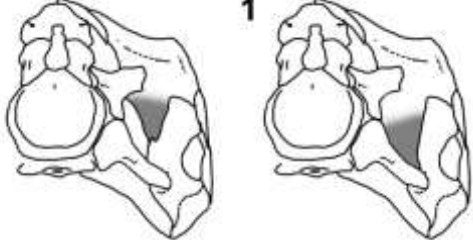
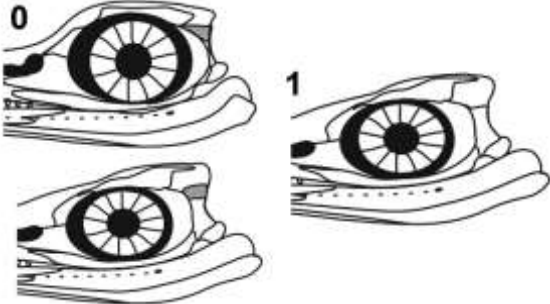

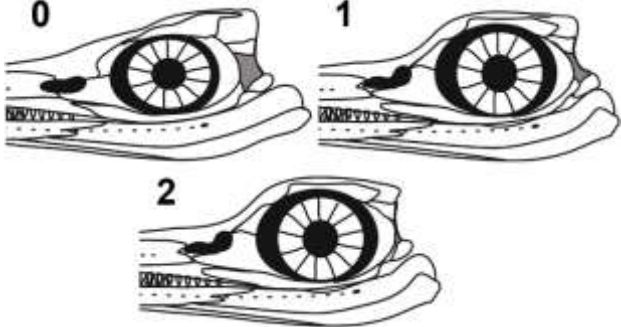
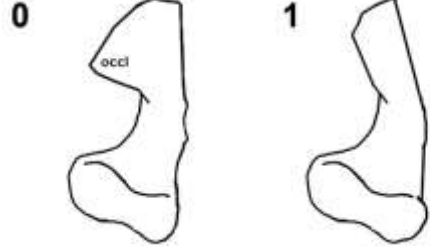
	[Motani, 1999, призн. 39] либо альтернативно: высота коронок относительно ширины затылочного мышцелка: большие (≥ 3) (0); маленькие (≤ 1.5) (1) [Fischer et al., 2011b, призн. 5].	
Череп		
8	Наднздревой отросток предчелюстной кости выражен (0); редуцирован (1). [Maisch, Matzke, 2000, призн. 10]	
9	Поднздревой отросток предчелюстной кости оканчивается до заднего края ноздри (0), достигает заднего края ноздри (1). [Fischer et al. 2016, призн. 7]	
10	Отросток <i>processus postpalatinis</i> крыловидной кости: отсутствует (0); развит (1). [Maisch, Matzke, 2000, призн. 38]	
11	Передний отросток верхнечелюстной кости при виде сбоку: длинный, продолжается вперед более чем на 1,5 длины отверстия наружной ноздри (0); короткий, продолжается не более чем на 1,0 длины наружной ноздри (1) [Maxwell et al., 2012, призн. 2, inverted in Zverkov. Efimov, 2019, призн. 10].	
12	Участие верхнечелюстной кости в формировании края наружной ноздри при виде сбоку: да (0); нет (1). [Fisher et al. 2011b, призн. 9, изменен Fischer et al. 2013]	

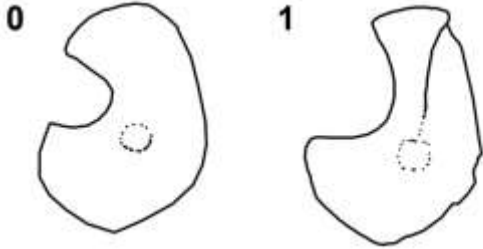
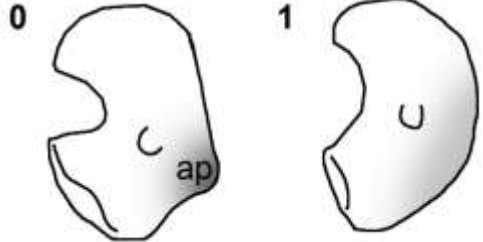
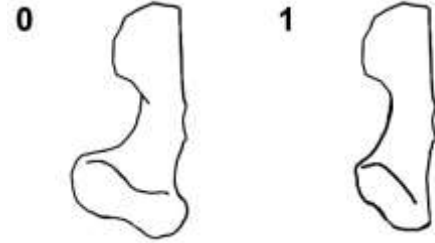
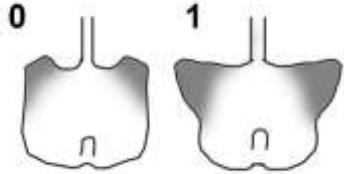
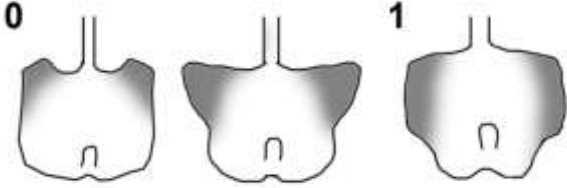
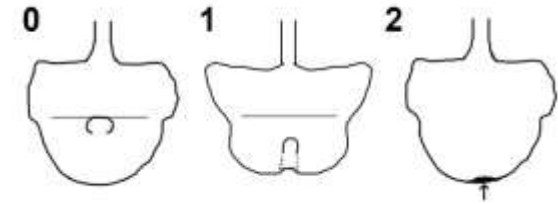
13	<p>Нисходящий ноздревой отросток носовой кости: отсутствует (0); выражен, (1). [Fernández, 2007, призн. 2 = Fischer <i>et al.</i>, 2016, призн. 14]</p>	
14	<p>Ноздревая перегородка, сформированная выростами носовой и верхнечелюстной костей и разделяющая наружную ноздью надвое (независимо от редукции переднего отверстия): отсутствует (0), имеется (1). [Fischer <i>et al.</i>, 2016, призн. 13]</p>	
15	<p>Надноздревой отросток «козырек» носовой кости. Отсутствует либо слабо выражен (0); хорошо развит (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 14]</p>	
16	<p>Заноздревой нисходящий отросток носовой кости отсутствует (0); имеется (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 16]</p>	
17	<p>Участие предлобной кости в формировании края наружной ноздри: нет (0); да (1). [Fisher <i>et al.</i>, 2011b, призн. 11]</p>	

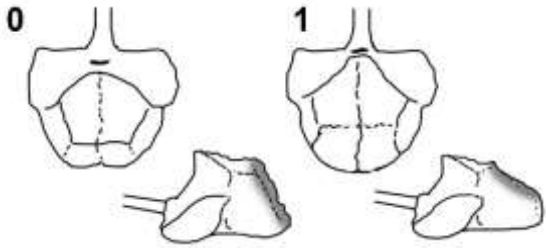
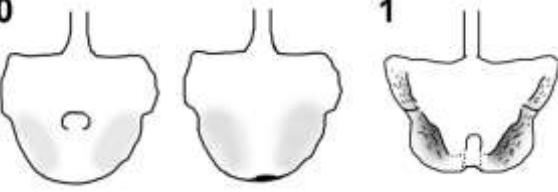
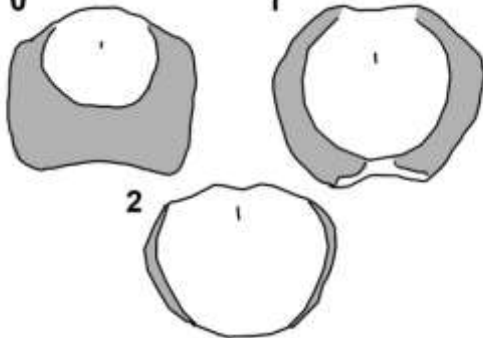
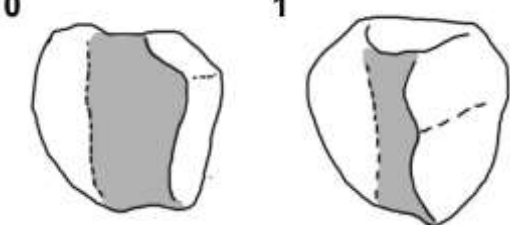
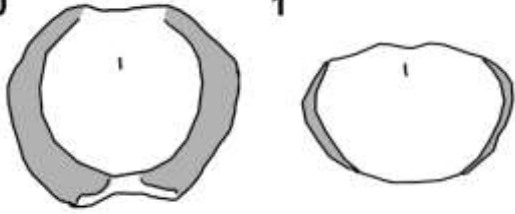
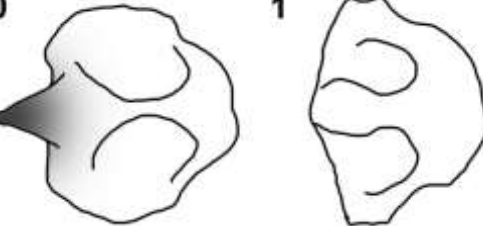
18	Дорсомедиальный фланг предлобной кости, перекрывающий снаружи носовую кость отсутствует (0); развит (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 16]	
19	Контакт слезной и предлобной костей: прямой (0), зубчатый (1) [Fisher et al., 2016, призн. 16]	
20	Участие слезной кости в формировании края наружной ноздри: формирует неглубокую вырезку (0); формирует глубокую вырезку (1); не участвует (2) [Sander, 2000, призн. 10, дополнен Zverkov et al., 2015b, призн. 13 и уточнен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 18]	
21	Передний конец скуловой кости: заостренный и узкий, вклинивается между верхнечелюстной и слезной (0); расширенный, покрывает значительную часть верхнечелюстной кости (1). [Druckemiller, Maxwell, 2010, призн. 6]	
22	Передний конец скуловой кости: завершается до переднего края слезной кости (0), достигает передний край слезной кости или выступает дальше него (1). [Roberts et al., 2014, призн. 11]	
23	Контакт скуловой и верхнечелюстной костей отсутствует (0); присутствует (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 21]	
24	Задний край скуловой кости при виде сбоку контактирует с заглазничной и квадратноскуловой костями (0); только с заглазничной костью (1). [Roberts et al., 2014, призн. 12]	

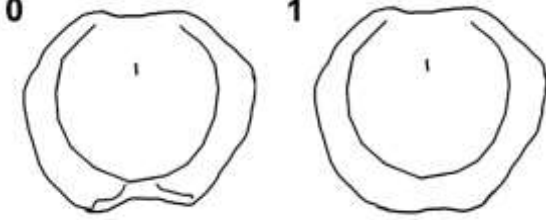
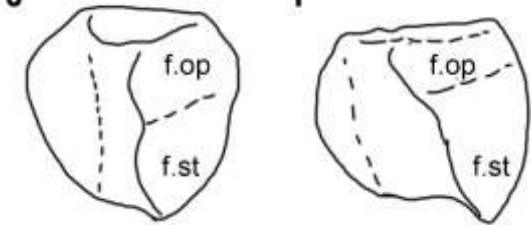
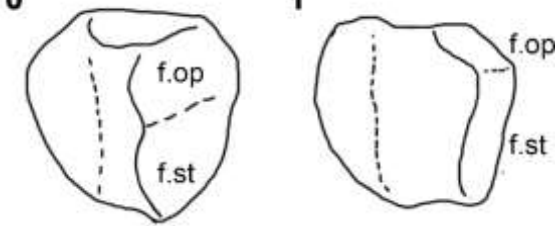

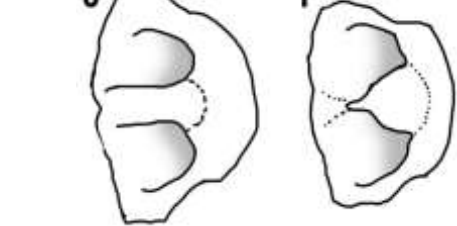
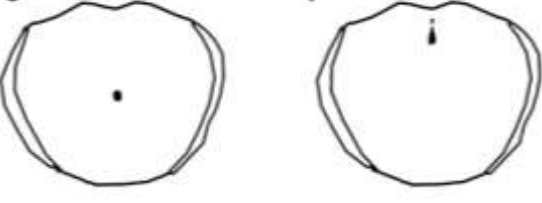
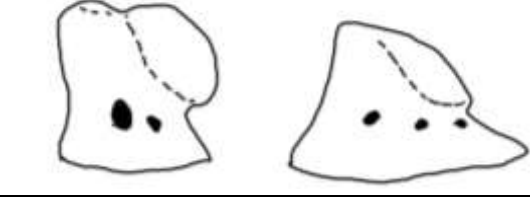
25	Задний фланг скуловой кости: утонченный (0); расширенный (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призна. 23]	
26	Теменное отверстие расположено между теменными и лобными костями (0); исключительно между лобными костями (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призна. 24; похожий на признаки, описывающие более примитивные состояния: Mazin, 1982, призна. 2; Callaway, 1989, призна. 2; Motani, 1999, призна. 19]	
27	Участие лобной кости в формировании края височного окна: нет (0); да (1). [Fisher et al., 2011b, призна. 14]	
28	Задний отросток носовой кости перекрывает предлобную кость дорсально, придавая ее видимой части двулопастную форму: нет (0); да (1) [Fisher et al., 2016, призна. 21; переформулирован в Zverkov, Efimov, 2019, призна. 26]	
29**	Наружный контакт лобной и предлобной костей при виде сверху: отсутствует (0); присутствует (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призна. 29]	
30	Контакт надвисочной и заглазничной костей: нет (0); да (1). [Sander, 2000, призна. 27, инвертирован Fischer et al., 2016, призна. 22]	
31	Контакт заднелобной и заглазничной костей при виде сбоку узкий (0), широкий (1). [Roberts et al., 2014, призна. 16]	

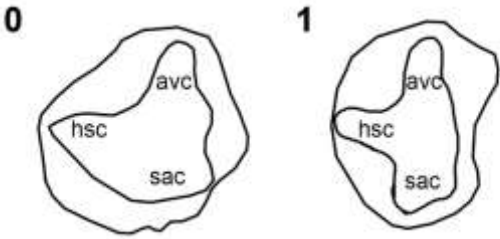
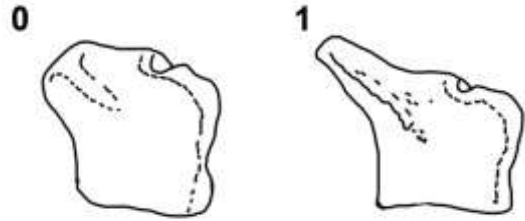
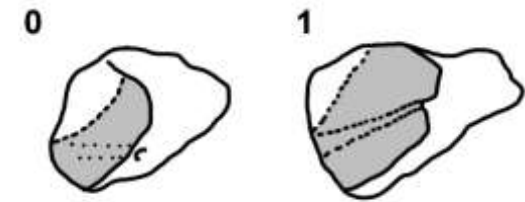
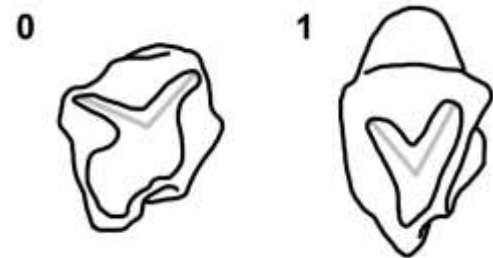
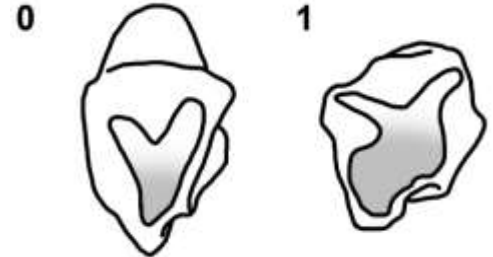
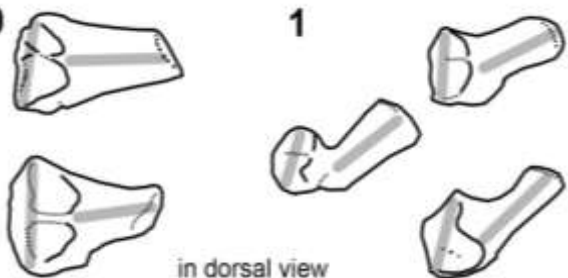
32	<p>Антеромедиальный отросток надвисочной кости, перекрывающий дорсомедиальный край заднелобной кости: отсутствует (0); присутствует и узкий (1); присутствует, длинный и широкий (2). [Zverkov, Prilepskaya, 2019, призн. 107, изменен Zverkov, Jacobs, призн. 32]</p>	
33	<p>Антеролатеральный отросток надвисочной кости контактирующий с теменной костью: не развит (0), развит (1). [Fischer et al., 2016, призн. 24]</p>	
34	<p>Сагиттальное возвышение теменной кости: выражено (0); не развито (1). [Fernández, 2007, призн. 5, инвертирован Fischer et al., 2016, призн. 25]</p>	
35	<p>Отросток теменной кости для надвисочной кости: утонченный¹ (0), широкий и массивный² (1). ¹его ширина (a) при виде сверху составляет менее чем 0,65 медиолатеральной ширины (b) основной части элемента ²отношение (a) к (b) составляет 0,7 и более. [Zverkov, Efimov 2019, призн. 31]</p>	
36	<p>Медиальный симфиз теменных костей протяженный (0); короткий (1). [Zverkov, Prilepskaya, 2019, призн. 108]</p>	

37*	Задний «полкообразный» выступ теменной кости: присутствует (0); редуцирован (1). [Maxwell et al., 2012, призн. 16, изменен Moon, 2019, призн. 47 и Maxwell et al., 2019, призн. 48].	
38	Контакт медиальной ветви надвисочной кости и стремечка: нет (0), да (1) [Fischer et al., 2016, призн. 26].	
39	Чешуйчатая кость присутствует (0), отсутствует (1). [Moon, 2019, призн. 69]	
40	Чешуйчатая кость: треугольная (0); квадратная (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 16, изменен Moon, 2019, призн. 70]	
41	Квадратноскуловая кость, при виде сбоку: широкая (0); узкая, покрыта преимущественно заглазничной и скуловой костями (1); чрезвычайно сужена, почти не просматривается (2) [Maisch, Matzke, 2000, призн. 30; изменен Fischer et al., 2016, призн. 29, и Zverkov, Efimov, 2019, призн. 35]	
42	Затылочная пластина квадратной кости: хорошо развита, нависает над мышелком (0), редуцирована (1). [Fischer et al., 2016, призн. 31]	

43	Гребень на постеромедиальной стороне квадратной кости, ограничивающий фасетку надвисочной кости: не выражен (0); развит (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 37]	
44	Антеромедиальный (угловой) выступ квадратной кости выражен (0); не выражен (1) [Zverkov, Prilepskaya, 2019, призн. 109]	
45	Мыщелок квадратной кости массивный, сильно медиолатерально расширенный (0); слабый, медиолатерально уплощенный* (1). *не превышающий 230% от медиолатеральной толщины квадратной кости на середине ее высоты. [Zverkov, Prilepskaya, 2019, призн. 110]	
46	Базиптеригоидные отростки базисфеноида: короткие дают базисфеноиду квадратные очертания при виде снизу (0); широкие, придающие базисфеноиду трапециевидные либо пентагональные очертания в вентральной проекции (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 18]	
47	Базиптеригоидные отростки базисфеноида: направлены вперед (0); направлены латерально или постеролатерально (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 39]	
48	Положение заднего отверстия для внутренних сонных артерий: в центре вентральной поверхности (0) в задней половине вентральной поверхности (1) на задней стороне базисфеноида, почти не просматривается в вентральной проекции (2). [Maxwell, 2010 призн.10; Maxwell et al., 2016 призн. 22; Moon, 2019, призн. 108; изменен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 40]	

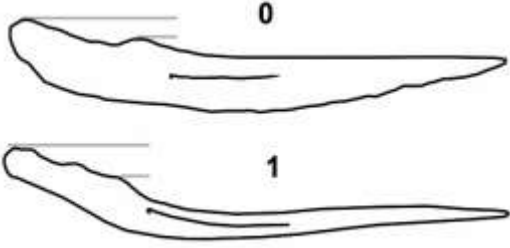
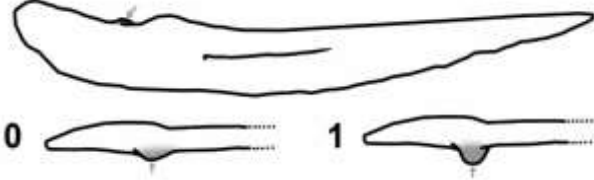

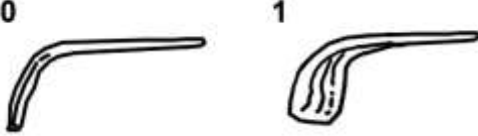
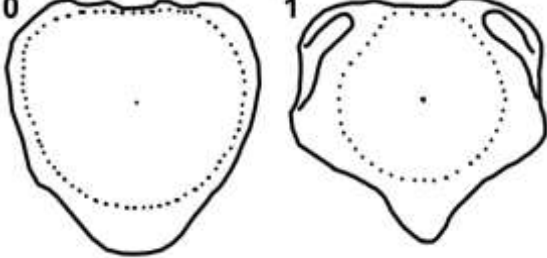
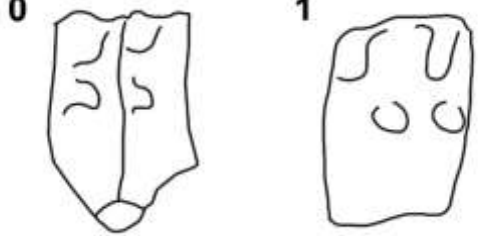
49	Дорсальная площадка базисфеноида в дорсальной проекции занимает площадь больше, чем фасетка для основной затылочной кости, либо сопоставимую, т.е. фасетка для основной затылочной кости ориентирована преимущественно назад (0); постеродорсально (1). [Maxwell et al., 2016, призн. 20]	
50	Фасетки для постеромедиальных ветвей крыловидных костей на базисфеноиде: (0) неглубокие, слабо выраженные; (1) глубокие, четко отграниченные, с неровной поверхностью. [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 50]	
51	Замышелковая область основной затылочной кости: широкая (0); редуцированная, но все еще просматривающаяся в задней проекции (1); чрезвычайно редуцирована, почти не видна в задней проекции (2) [Fernández, 2007, призн. 10, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 19]	
52	Замышелковая область основной затылочной кости при виде сбоку: широкая, более протяженная чем боковая проекция мыщелка (0); очень узкая (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 52]	
53	Пропорции затылочного мыщелка: округлый, ширина и высота равны (0); овальный – ширина превышает высоту (1). [Maxwell et al., 2016, призн. 24]	
54	Передний выступ «колышек» основной затылочной кости: выражен (0); отсутствует (1). [Motani, 1999, призн. 29, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 20]	

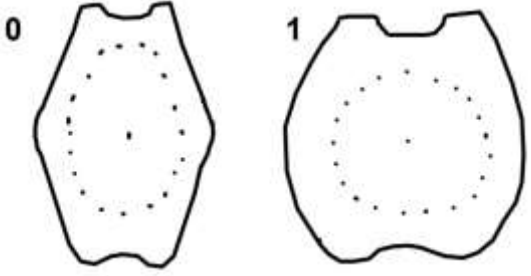
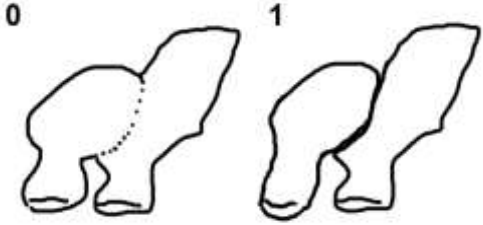
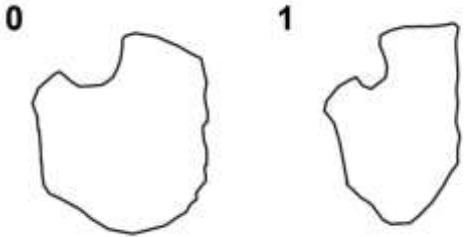
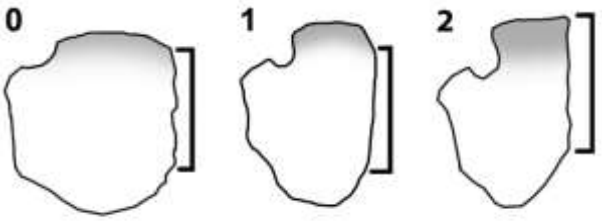
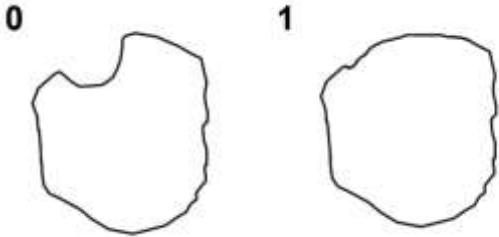
55	Вентральная вырезка либо вентральный гребень основной затылочной кости: есть (0); нет (1). [Fischer et al., 2012, призн. 19]	
56	Фасетка основной затылочной кости для заднеушной кости в латеральной проекции: сопоставима по размерам с фасеткой для стремечка (0), сдвинута дорсально и просматривается хуже фасетки для стремечка (1) [Fischer et al., 2016, призн. 37]	
57	Фасетки основной затылочной кости для заднеушной кости и стремечка в латеральной проекции: хорошо просматриваются (0); сдвинуты к переднему краю и плохо просматриваются (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 47]	
58	Дно спинномозгового канала на основной затылочной кости в передней части: прямое, сохраняющее ширину, как и на всем протяжении (0); расширенное, двулопастное (1); узкое, выклинивающееся (2). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 58]	
59	Дно спинномозгового канала на основной затылочной кости сильно расширено в задней части, так что задние края фасеток для основных затылочных костей заостренные: нет, задние края фасеток округлые (0); да (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 59]	
60	Положение ямки от хорды на затылочном мыщелке: в центре (0) в верхней части (1). [Moon, 2019, призн. 96]	
61	Боковая затылочная кость: столбчатая с узким основанием (0); приземистая, с широким основанием (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 48]	

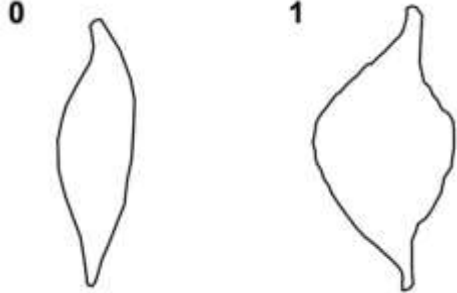
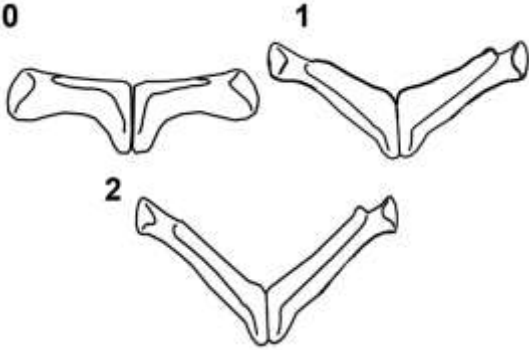
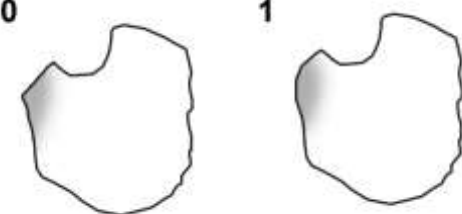
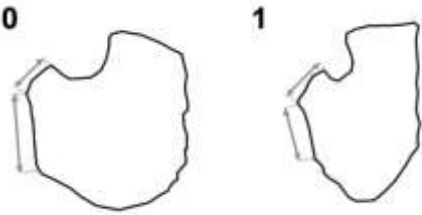
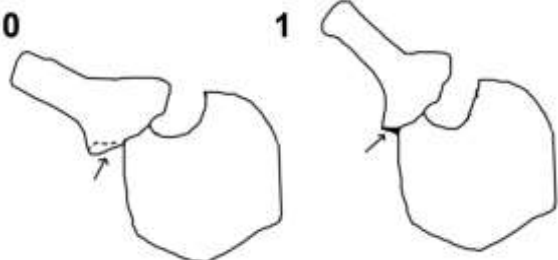
62	<p>Форма отпечатков каналов внутреннего уха на переднеушной кости: “V”-образные (0); “T”-образные (1). [Maxwell <i>et al.</i> 2016, призна. 29]</p>	
63	<p>Форма бокового затылочного отростка заднеушной кости (вид сзади): короткий и широкий (0); длинный и утонченный (1). [Fischer <i>et al.</i>, 2012, призна. 20]</p>	
64	<p>Фасетка для стремечка на заднеушной кости небольшая, медиолатерально узкая (0), обширная (1). Альтернативно этот признак для стремечка: фасетка для заднеушной кости редуцирована (0), обширная (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призна. 64]</p>	
65	<p>Заднеушная кость: ориентировка отпечатков полукружных каналов: угол между ними составляет не менее 90, придавая “T”-образное очертание; менее 90, формируя “V”-образное очертание. [Zverkov, Jacobs, 2021, призна. 65]</p>	
66	<p>Заднеушная кость: вентральная часть отпечатка, вмещавшего заднюю часть ампулы и мешочек не расширена (0); поперечно расширена (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призна. 66]</p>	
67	<p>Изгиб латерального отростка стремечка: не выражен (0); выражен (1) Stapedial curvature*: absent (0); present (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призна. 51; инвертирован Zverkov, Jacobs, 2021, призна. 67]</p>	

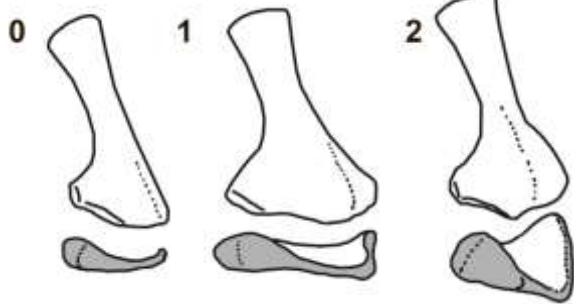
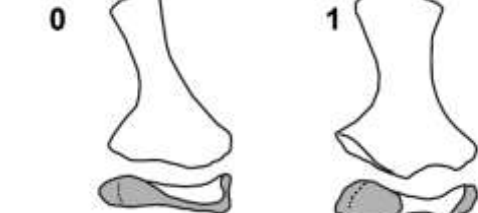
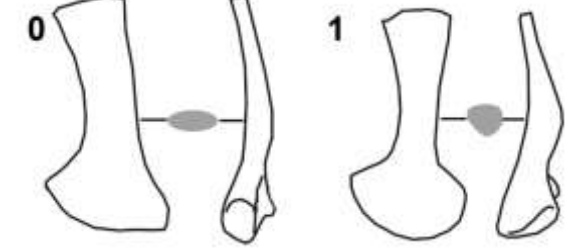
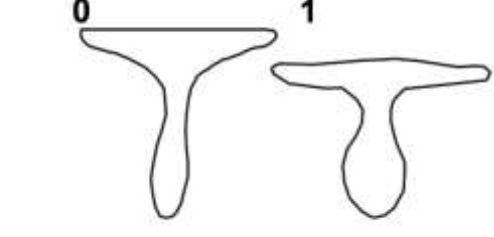
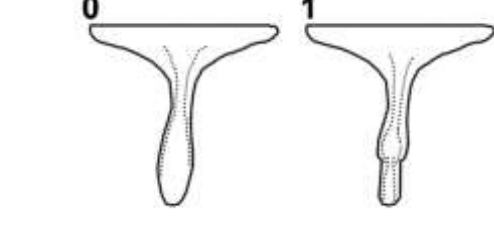

68	<p>Латеральный отросток стремечка при виде сзади: относительно утолщен, нормальный (0), утонченный, минимальная высота при виде сзади составляет 0,3 или менее от головки (1), чрезвычайно массивный и широкий, минимальная высота при виде сзади составляет 0,45 или более от головки (2).</p> <p>[Roberts et al., 2014, призн. 25, изменен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 52]</p>	
69	<p>Пропорции стремечка: медиолатеральная длина к дорсовентральной высоте головки: более чем 1.3 (0), менее чем 1.3 (1).</p> <p>[Zverkov, Efimov, 2019, призн. 53]</p>	
70	<p>Медиальная головка стремечка: небольшая, меньше чем головка у заднеушной кости (0); массивная, такая же по размерам как головка заднеушной кости (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 21]</p>	
71	<p>Верхняя затылочная кость: отростки для боковых затылочных костей расходятся (0); параллельные (1).</p> <p>[Maxwell et al., 2012, призн. 19]</p>	
72	<p>Верхняя затылочная кость, вентральные части при виде снизу: незначительно расширены (0); широкие и массивные (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 56].</p>	
73	<p>Верхняя затылочная кость в дорсальной части высокая (0), низкая (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 73]</p>	
74	<p>Форма отпечатков полукружных каналов на верхней затылочной кости: трехлучевая с лучами (отпечатками каналов) примерно равной длины (0); полулунная (двулучевая) с отпечатками только двух каналов (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 74]</p>	

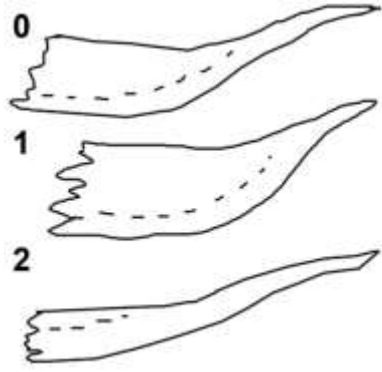
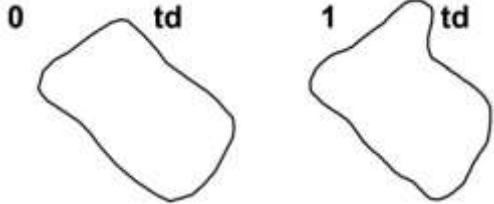
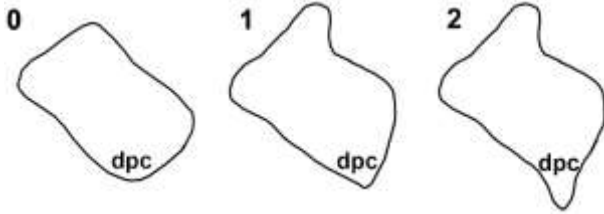
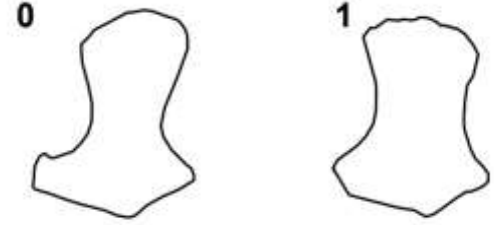
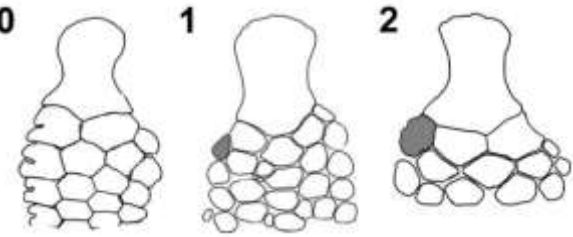
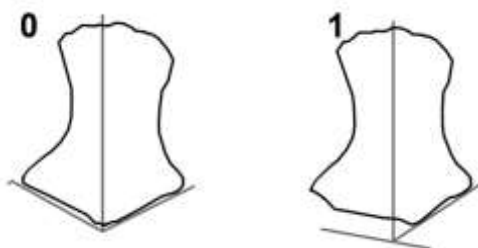
Нижняя челюсть		
75	Форма сочленовной кости при виде сбоку: квадратная или трапецевидная (0), ромбовидная (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 57]	
76	Шишка на медиальной поверхности сочленовной кости: отсутствует (0); присутствует (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 76]	
77	Общие пропорции сочленовной кости: дорсовентрально выше чем длинней в переднезаднем направлении, либо изометричная* (0); заметно длинней чем выше (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 77] *соотношение высоты/длины превышает 0.8	
78	Передний край зубных костей: заостряется (0); гофрированный (1). [Maxwell et al., 2016, призн. 33]	
79	Симфиз нижней челюсти: пластинчатая кость составляет большую часть длины симфиза, чем зубная (0), участие пластинчатой кости в симфизе ограничено его задней половиной (1). [Sander, 2000, призн. 39, изменен Maxwell et al., 2012, призн. 27]	
80	Симфиз нижней челюсти: угловая и пластинчатая кость в равной степени хорошо просматриваются непосредственно после симфиза (0); угловая кость просматривается гораздо хуже, чем пластинчатая (1). [Maxwell et al., 2016, призн. 35]	

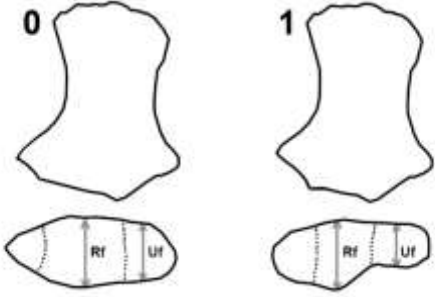
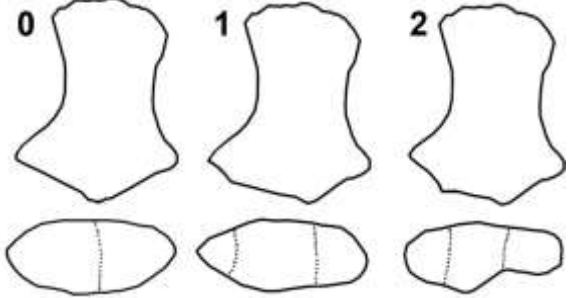
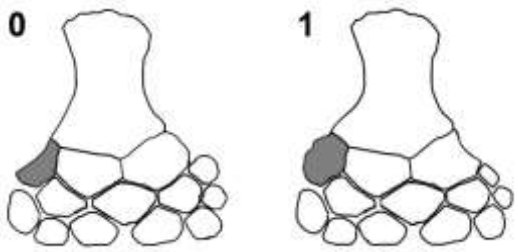
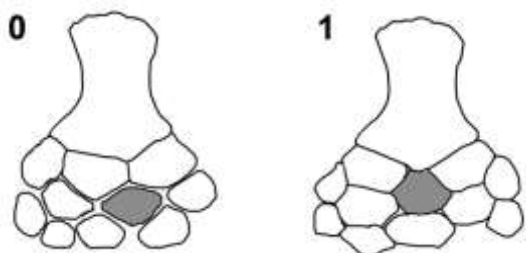
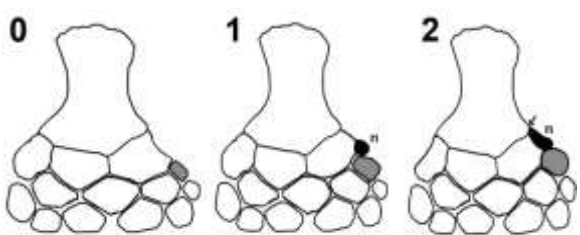
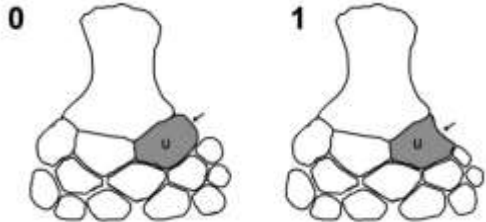
81	Надугловая кость: слабо изогнутая, почти прямая (0); сильно изогнутая (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призна. 81]	
82	Отросток для <i>Musculus adductor mandibulae externus</i> : косо направлен вертикально вверх, слабо выражен при виде сверху (0); почти горизонтальный и хорошо выражен при виде сверху (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призна. 82]	
83	Угловая кость при виде сбоку: видна гораздо хуже, чем надугловая (0); хорошо развита, составляет половину или больше высоты задней части челюсти (1). [Motani 1999, признак 32, инвертирован Fischer et al., 2011b]	
Склеротическое кольцо		
84	Периферические части склеротикальных пластинок столь же утонченные, как и остальная часть пластинки (0); утолщенные (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призна. 62]	
Признаки посткраниального скелета		
85	Атлант-аксис, вентральный киль не выражен (0); выражен (1). [Zverkov et al., 2015b, призна. 27]	
86	Шов между атлантом и аксисом хорошо выражен (0); неразличим (1). [Zverkov & Efimov 2019, character 64]	
87	Заднеуловищные/переднехвостовые позвонки: соотношение высоты к длине 3.5 или менее (0); 4 и более (1). [Maxwell, 2010, призна. 16; инвертирован Fischer et al., 2011b]	

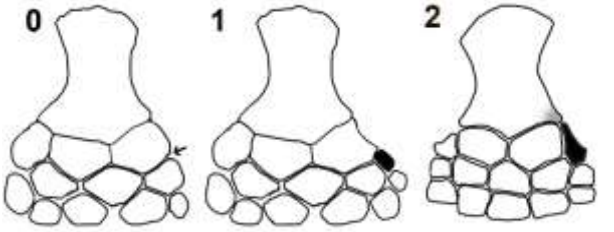
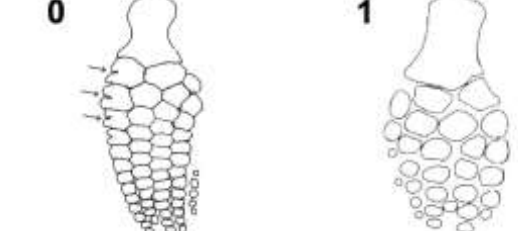



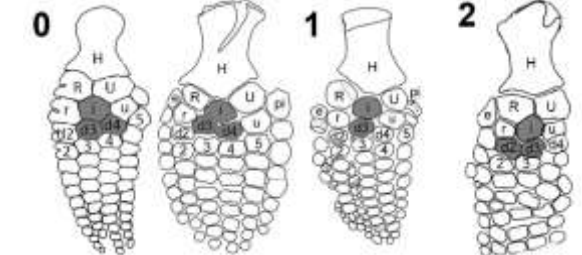
88	Плавниковые хвостовые позвонки: латерально сжатые (0); округлые, ширина=высота (1). [Maxwell, 2010, призн. 16]	
89	Остистые отростки невральных дуг атланта и аксиса: перекрывают друг друга, могут быть слившимися (0); разделены (1). [Druckenmiller, Maxwell, 2010, призн. 26]	
90	Шевроны на апикальном отделе хвоста: присутствуют (0); утрачены (1). [Sander, 2000, призн. 72]	
Пояс передних конечностей		
91	Форма коракоида у взрослых: округлый (соотношение длины к ширине менее 1.3 и близко к 1) (0); удлинненный (соотношение длины к ширине равно 1.5 и более) (1). [Arkhangelsky, Zverkov, 2014, призн. 53, изменен Fischer et al., 2016, призн. 52]	
92	Антеромедиальный отросток коракоида: слабо развит (0); хорошо развит, выступает вперед (1); очень сильно развит, выдается вперед наряду с межкоракоидным суставом (2). [Fischer et al., 2016, призн. 53, изменен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 70 и Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 92]	
93	Передняя вырезка коракоида хорошо выражена (0); сильно редуцирована или вовсе отсутствует (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 31, изменен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 71]	


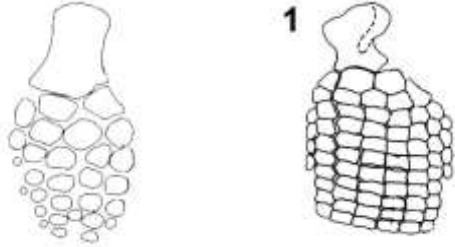
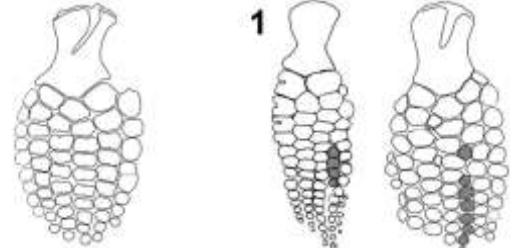
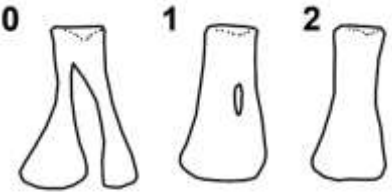
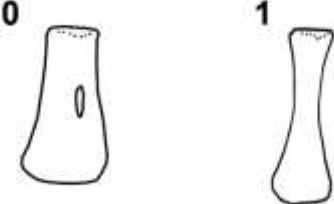
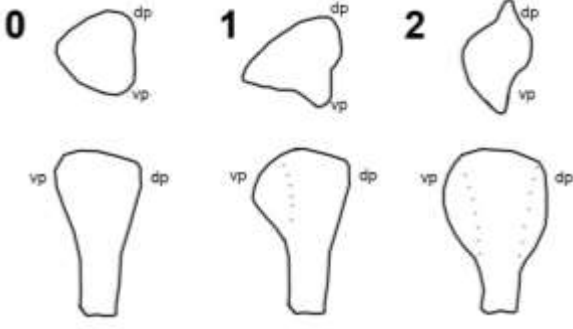
94	<p>Медиальная фасетка коракоида дорсовентрально невысокая (0); очень массивна и расширенная дорсовентрально (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 72]</p>	
95	<p>Угол между сочлененными коракоидами (при виде спереди/сзади): 180-160° (0). 150-130° (1). <130° (2). [Zverkov, Prilepskaya, 2019, призн. 111]</p>	
96	<p>Коракоид (вид сверху/снизу): разделение гленоидной впадины и фасетки для лопатки: четкое (0); слабо выраженное (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 96]</p>	
97	<p>Коракоид (вид сверху/снизу): соотношение гленоидной впадины и фасетки для лопатки. Фасетка для лопатки заметно меньше гленоидной впадины (<50%) (0); сопоставимы в размерах (фасетки для лопатки >70% от гленоидной впадины) (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 97]</p>	
98	<p>Гленоидная фасетка лопатки: хорошо развитая, по размерам не меньше фасетки для коракоида (0); редуцирована, существенно меньше фасетки для коракоида (1). [Fischer et al., 2012, призн. 27]</p>	

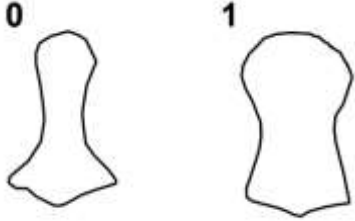
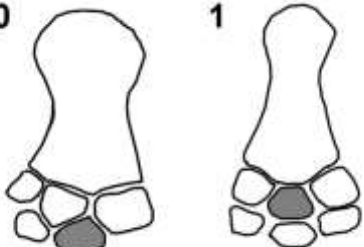
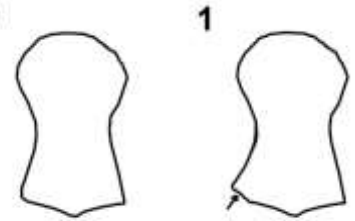
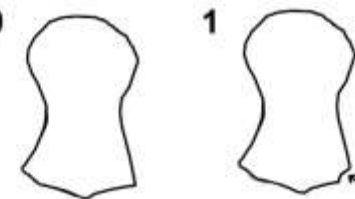
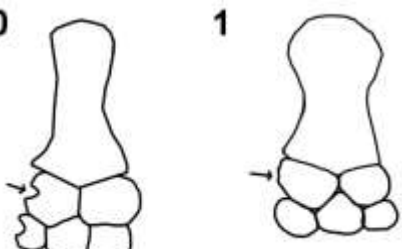
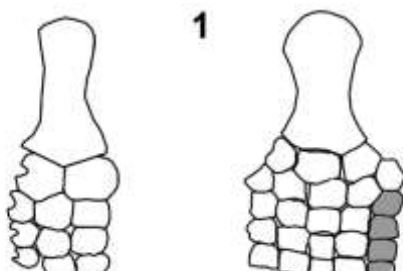
99	<p>Акромиальный отросток лопатки: слабо развит (0); хорошо развит (1), очень сильно развит и глубоко загнут вниз (2) [Fischer et al., 2011b, призн. 31, изменен Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 99]</p>	
100	<p>Кораконидная фасетка лопатки плавно переходит в акромиальный отросток (0); отделена от него вырезкой с завершенным окостенением (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 100]</p>	
101	<p>Диафиз дорсальной ветви лопатки уплощенный (0); расширенный (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 75]</p>	
102	<p>Задний отросток межключицы относительно неширокий (0); заметно расширенный (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 76]</p>	
103	<p>Медиальное утолщение на заднем отростке межключицы отсутствует (0); присутствует (1). [Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 103]</p>	
104	<p>Вентральный выступ межключицы: не выражен (0); развит (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 77]</p>	

105	<p>Ключица пластинчатая и стандартной морфологии (умеренно высокая)¹ (0); очень высокая в медиальной части² (1); стержневидная, невысокая (2). [Maisch, Matzke, 2000, призн. 68, изменен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 78]</p> <p>¹медиальная дорсовентральная высота к медиолатеральной длине = 0,2 или менее</p> <p>²медиальная дорсовентральная высота к медиолатеральной длине превышает 0,2</p>	
Передние конечности		
106	<p>Пластинчатый дорсальный гребень плечевой кости: не развит (0); развит (1). [Motani, 1999, призн. 56]</p>	
107	<p>Дельтопекторальный гребень плечевой кости: не развит (0); развит, слабо выдается вентрально (1); сильно развит, выдается в виде пластины, как и дорсальный гребень, ограничен вогнутыми поверхностями (2). [Fischer et al., 2011b, призн. 31, изменен Fischer et al., 2012].</p>	
108	<p>Проксимальный и дистальный концы плечевой кости при виде сверху: дистальный существенно шире проксимального (0); почти равны (1). [Motani, 1999, призн. 55, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 32]</p>	
109	<p>Преаксиальный дополнительный элемент эпиподия: отсутствует (0), присутствует без контакта с плечевой костью (1); присутствует и контактирует с плечевой костью (2) [Godefroit, 1993, призн. 10, изменен Fischer et al., 2012, 2016 (призн. 60)].</p>	
110	<p>Ориентировка фасеток для лучевой и локтевой костей: фасетка лучевой кости обращена антеродистально, локтевой - постеродистально (0); фасетка лучевой кости обращена дистально, локтевой - постеродистально (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 34, изменен Fischer et al., 2012]</p>	

111	Соотношение высоты фасетки локтевой и лучевой костей: почти равные (0); меньше чем 0.85 (1) [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 84]	
112	Фасетка преаксиального дополнительного элемента на плечевой кости: отсутствует (0); присутствует, но заметно меньше фасетки для лучевой кости (1) присутствует и очень большая, сопоставимая по размерам с фасеткой лучевой кости (2). [Zverkov, Prilepskaya, 2019, призн. 112]	
113	Форма преаксиального дополнительного элемента: полукруглый либо полулунный с завершенным окостенением по переднему краю (0); округлый (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 85]	
114	Контакт плечевой и промежуточной костей: нет (0); есть (1). [Fernández, 2007, призн. 15]	
115	Постаксиальный дополнительный элемент: отсутствует (0), присутствует, но не касается плечевой кости (1); присутствует и контактирует с плечевой костью с образованием фасетки (2) [Fischer et al., 2016, призн. 64]. Важно! Не следует путать с гороховидной костью (показана серым цветом).	
116	Задний край локтевой кости: округлый или прямой с незавершенным перихондральным окостенением (0); вогнутый и заостренный, полностью окостеневший (1). [Fischer et al., 2012, призн. 36]	

117	<p>Гороховидная кость: отсутствует (0); имеется без контакта с плечевой костью (1); имеется, большая и контактирующая с плечевой костью (2). [Motani, 1999, призн. 67, инвертирован Fischer et al., 2011b, призн. 36, дополнен Zverkov, Jacobs, 2021, призн. 117]</p>	
118	<p>Вырезки на элементах, расположенных по переднему краю конечности: развиты (0); отсутствуют (1). [Motani, 1999, призн. 59 и 65, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 37]</p>	
119	<p>Преаксиальные дополнительные пальцы передней конечности: отсутствуют (0), один (1); два и более (2) [Maisch, Matzke, 2000, призн. 91, изменен Fischer et al., 2016, призн. 69]</p>	
120	<p>Постаксиальные дополнительные пальцы передней конечности: нет (0); один (1), два и более (2). [Maisch, Matzke, 2000, призн. 89, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 38]</p>	
121	<p>Строение передней конечности (широкоплавниковая/узкоплавниковая); контакт ульнаре и пятой метакарпалии: постеродистальный (0); дистальный (1). (Обсуждение в [Fischer et al., 2011b, призн. 40, изменен Zverkov et al., 2015b, призн. 49].</p>	
122	<p>Контакт интермедиума и дистальных карпалей, 3,4 – (0); 3 – (1); 3,2 – (2). [Sander 2000, character 93, изменен Zverkov et al., 2015b, призн. 50].</p>	

123	Элементы при переходе от эпиподия к автоподию уплощаются(0); остаются утолщенными (1). [Maisch, Matzke, 2000, призн. 94]	
124	Элементы в средней <i>части</i> конечности: расположены свободно, округлые (0); плотно прилегают друг к другу, полигональные (1). [Maisch & Matzke 2000, призн. 102, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 42]	
125	Ветвление пальцев: нет (0); встречается, обычно на 4 пальце (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 43]	
Пояс задних конечностей		
126	Связь лобковой и седалищной костей: нет, либо только проксимальными концами, обе кости при этом хорошо развиты (0); кости слились, но сохранилось запирающее отверстие (1); кости слились полностью (2). [Mazin, 1982, призн. 13, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 44]	
127	Форма ишиопубиса: сильно уплощен медиолатерально при этом расширен в переднезаднем направлении (0); стержневидный (1). [Motani, 1999, призн. 87, изменен Fischer et al., 2011b, призн. 45]	
Задние конечности		
128	Бедренная кость: дорсальный и вентральный гребни: слабо развиты (0); вентральный развит, но дорсальный все еще плохо выражен (1); оба развиты в равной степени хорошо, пластинчатые, четко отделены от проксимальной головки и спускаются до диафиза (2). [Fischer et al., 2011b, призн. 46, и Roberts et al., 2014, призн. 52, изменен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 100]	

129	Расширенный дистальный конец бедренной кости: да (0), нет, дистальный конец уже проксимального (1). [Fischer et al., 2013, призн. 61]	
130	Контакт интермедиума и бедренной кости: нет (0); да (1). [Maxwell, 2010, призн. 33]	
131	Фасетка преаксиального дополнительного элемента на бедренной кости: не выражена (0); присутствует (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 48]	
132	Фасетка постаксиального дополнительного элемента на бедренной кости: не выражена (0); присутствует (1). [Zverkov, Efimov, 2019, призн. 104]	
133	Вырезка на переднем крае большеберцовой кости: есть (0); нет (1). [Motani, 1999, призн. 92, изменен Fischer et al., 2013]	
134	Постаксиальный пятый палец: отсутствует, либо слабо окостеневший (0); хорошо развит (1). [Fischer et al., 2011b, призн. 50, изменен Zverkov, Efimov, 2019, призн. 106]	

Приложение 5.3. Кодировки для анализа

Temnodontosaurus_spp.

000000000001000000000000100?0010001000010100000000001001000?0?000100000000000
1010?0?0000000100000000000?00000000?000000000000000000000

Ichthyosaurus_sp 0000000[0 1]0011000000?0000001001100000000[0
1]111000001000001000000100000110000000000011[0 1]0000000000100001[0
1]00000000110000?000[0 1]10110011000000000

Hauffiopteryx_typicus

1??0??100?100000?000?000000011000000000111?11??1000000??00?0??0??1?01??0??0??
?1000?00??0100?10000000??0?00000?000000000?0000000000

Stenopterygius_quadricissus 1000111001110000000000000000100000000?0111000001000010[0
1]0000[0 1]000??0001000?000011000000111110000[0 1]111000000100000?000100[0 1]000[0
1]1100000000

Chacaicosaurus_cayi

11?????????00?0????????????????????????????????000?000001?00?1?????????????????0??0??
?0?????????????????????01?0??0?000100000100?0???????

Stenopterygius_aaleniensis 1??011110?100000000010010000111001010?01[1
2]1??00?0??0??110000101100000?000?0?000100?001????
???????

Ophthalmosaurus_icensis 0100111101111010[0 1]010100[0 1]0000001101001101[1 2]0000[0
1]000010010000001011110001111000001100100[0 1]101101001[0
1]0010000001112101100111110100101000010

Ophthalmosaurus_natans 10?01111?111101000?01000000000110?001101[1
2]0??0??0?100?00??0??1??0001111?000?100?10010?0?010010111000000?1121011001?11?10?00
?????????

Mollesaurus_periallus 110011??00?1??000101?000?0??????????0[0
1]1??0?100?010010100011?0?100001??000??0??0000????????????????????????????????
???????

Acamptonectes_densus

1??0111?????1010????????????????????1??????1000101001001100111101101010100111??100
0?1?1100?101001100100????1[1 2]12101?0011?[1 2]????0???????????

Leninia_stellans

????????0??0?010102100010000?01110011??01??0?????101?0000?1?????0011?????0??
0?10??

Arthropterygius_chrisorum

01001101?1??1010?000??100000?0201011??200110021020011110000?01??1101111?0010
1?001001[0 1]1?101002[0 1]101000101111211210[0 1]0111?1010?2011000??

Arthropterygius_lundi

1100111??01?010?00010110??00?02010110??2??100210200111100??01010101??00101
10010010??010021101000101111211110[0 1]0111?1010?2011000??

Arthropterygius_hoybergeti

010011010111?010?000???10000000201011?0120001002102001111000010101110111100010
11001001?????????????1?0???1111211110[0 1]0111?1010???????????

Arthropterygius_volgensis

????????????????????????????????????01011?????100100210?????????????0111?????????001?????
????01?0100210?1000?01????????????????????????????????11000??

Arthropterygius_thalassonotus

???????1?0011????????????????????????????0011002102001111001?01??????1111?????????
?0????????????????????????11121011000?11?1010?????????????

Brachypterygius_extremus

??
????????????????????????1110001100111110110?????????????

Grendelius_zhuravlevi

0110110??0????????????????00????????????00????????????????00?02011110000?????
1??0????1011100111?0??1111000?10011[1 2]?0111??[1 2]1000??

Grendelius_pseudoscythicus

0110110????????????????????????0111?????0010100????????????????0201111?000?????
??010????101110011101?11110001100111001101???????????

Grendelius_alekseevi

011011000?01?00?00111?????0????????????10001010021011000011?????0201?????01??
??11010??01011100101101011110001120112001001???????????

Grendelius_mordax 011011000?01[0

1]00000111110111001110?????0?0001010121011000011?0?100201????0001010111?0???010??10
????????11110001100111001110???????????

Caypullisaurus_bonapartei ??????0?01100101111[0

1]?01?1001?0????000??1??0?1??10???0101?10110?000?1111
000111011[1 2]10111021110??11

Aegirosaurus_leptospondylus 000011010?11100??0?0100000100[0

1]010?001??11??0?0?10????????????????0?00001?1100011001
11110?1021?100?11

Undorosaurus_gorodischensis 011011011?001000000211101??0001?00101?0111100101001001[0

1]002110?0000000110??00001100100101??010011000001012111210100?01110021[0 1]000100[0
1]011

Undorosaurus_nessovi

0110?10????????????????????????????????110011100?0????????????0001????1111??00
1?0?01??010??100000????11121010010111002110???????????

Undorosaurus_kielanae

011011011?00?0?????1?1????????????????????00????????????????????????????????????
?01??????0???0000????11110000?0111?021[0 1]???11000??

Nannopterygius_enthekiodon 1111111??0??1010???01??10?0??0???1001?01???010????1011[0

1]00101????????????00101?111??0???12000011110????11111100[0 1]001111?0210???110101?

Muiscaurus_catheti

1?101?110?10110?????1?0000???1??010?1?1?1????????????0????????????????????????????1??
1??

Platypterygius_sachicarum

0110?10?0?001?0???1?11001?11011100101?1?0?????????2?0????????????????????????????1010
?11?????0?1???1101???01?110?0?0?011[1 2]?01110??????????

Acuetzpalin_carranzai

0010110??????0??????????1?????01101???????0102012101110001?????0011????????????
???010???01?10?????10?1211?10???0?0?????1???????????