

ВОПРОСЫ НОМЕНКЛАТУРЫ

УДК 568.15:[551.762.3+551.763]

ПРОБЛЕМА НАИМЕНОВАНИЙ СЕМЕЙСТВ ПОЗДНЕЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ ИХТИОЗАВРОВ

© 2022 г. Н. Г. Зверьков^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bГеологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: zverkovnik@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2021 г.

После доработки 26.01.2021 г.

Принята к публикации 26.01.2021 г.

Приводятся ревизованные характеристики семейств Ophthalmosauridae Baur, 1887 и Platypterygiidae Bardet, 1995. Эти семейства объединяются в группу Ophthalmosauria Motani, 1999. Названия Undorosauridae Efimov, 1999 и Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson, 2021 являются младшими синонимами Platypterygiidae Bardet, 1995. Для клад Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae и Platypterygiidae приводятся филогенетические определения в соответствии с кодексом филогенетической номенклатуры.

Ключевые слова: ихтиозавры, филогенетическая номенклатура, Brachypterygiidae, Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae, Platypterygiidae, Undorosauridae

DOI: 10.31857/S0031031X22040146

До недавнего времени все известные таксоны средне- позднеюрских и меловых ихтиозавров, за исключением единственной реликтовой формы *Malawania anachronus* из готерива–баррема Ирака (Fischer et al., 2013), было принято относить к семейству Ophthalmosauridae. Новое исследование Д. Кортес с соавт. (Cortes et al., 2021) ставит под сомнение такую концепцию: эти авторы выделили новое семейство Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson, 2021 в составе группы без ранга Ophthalmosauria Motani, 1999, а часть таксонов, ранее считавшихся офтальмосавриями (*Nannopterygius saveljeviensis*, *Athabascasaurus bitumineus* и *Thalassodraco etchesi*), исключили из состава данной группы по результатам своего филогенетического анализа. Эти предложения частично нарушают правила и рекомендации МКЗН (International ..., 1999), что привело к необходимости написания данного комментария.

Большинством современных исследователей семейство Ophthalmosauridae Baur, 1887 понимается как: “последний общий предок *Brachypterygius extremus* и *Ophthalmosaurus icenicus* и все его потомки” (Motani, 1999, с. 484, перевод автора; McGowan, Motani, 2003; Ji et al., 2016). Это определение было впервые предложено Р. Мотани для клады, названной им Ophthalmosauria,

которую он посчитал соответствующей семейству Ophthalmosauridae (Motani, 1999). Однако в некоторых работах последних лет был поднят вопрос о справедливости такого соотношения (Zverkov, Efimov, 2019; Cortes et al., 2021), ведь оригинальный диагноз семейства Ophthalmosauridae по Г. Бауру: “лучевая, локтевая и третья кость сочленяются с плечевой костью, зубы рудиментарные или отсутствуют” (Baur, 1887a, с. 20, перевод автора), как и понимаемый Бауrom и многими другими исследователями прошлого века объем семейства (Baur, 1887a, b; Andrews, 1910; Williston, 1925; Appleby, 1956), хорошо характеризует только одну из клад в составе группы Ophthalmosauria, которую В. Фишер с соавт. (Fischer et al., 2012) и некоторые другие исследователи рассматривают в качестве подсемейства Ophthalmosaurinae. В связи с этим в работе Н.Г. Зверькова и В.М. Ефимова (Zverkov, Efimov, 2019) было высказано предложение вернуться к изначальному пониманию семейства Ophthalmosauridae и считать его тождественным группе Ophthalmosaurinae *sensu* Fischer et al., 2012. При этом группу, которую обычно принято рассматривать в качестве семейства Ophthalmosauridae, было предложено рассматривать в качестве более высокоранговой группы — клады Oph-

thalmosauria Motani, 1999, сохранив ее изначальное филогенетическое определение (Zverkov, Efimov, 2019). Это мнение было поддержано в работе Кортес с соавт. (Cortes et al., 2021), однако для остальных таксонов в составе группы Ophthalmosauria они предложили новое семейство — Brachypterygiidae (рис. 1, б).

Вторая группа, входящая в состав Ophthalmosauria наряду с Ophthalmosauridae, ранее рассматривалась Фишером с соавт. (Fischer et al., 2012) как подсемейство “Platypterygiinae Arkhangelsky, 2001”. Однако М.С. Архангельский впервые использовал название Platypterygiinae в 1999 г. (Архангельский, 1999) и изначально рассматривал это подсемейство в составе семейства Undorosauridae. Работа Архангельского, которую обычно цитируют как первоисточник данного названия (Архангельский, 2001), в действительности включает в себя лишь одну фразу по поводу этой группы — “... в противоположность поздним меловым представителям подсемейства Platypterygiinae Bardet (nom. transl. Arkhangelsky, nov. ex Platypterygiidae Bardet, 1995)” — и примечание к ней: “Ранее нами (Архангельский, 1999) было ошибочно указано Platypterygiinae Arkhangelsky”. В своих дальнейших работах Архангельский указывал семейство Platypterygiidae Bardet, 1995 (Архангельский, 2008; Архангельский и др., 2008), а также отмечал, что это семейство имеет приоритет над Undorosauridae Efimov, 1999 (Архангельский, 2008). При этом, по мнению Архангельского (2008), в составе семейства Platypterygiidae возможно выделить подсемейства Platypterygiinae и Undorosaurinae.

Н. Бардэ предложила семейство Platypterygiidae [sic], дав ему краткое определение и указав состав: “Grendelius et Nannopterygius du Kimmeridgien 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, с. 205, перевод автора). Бардэ не дала однозначного указания на новизну семейства, по всей видимости из-за того, что название “Platypterygiidae” использовалось еще в работах Д. Расселла (Russell, 1975). Тем не менее, этот таксономический акт удовлетворяет требованиям МКЗН (International ..., 1999) к работам, опубликованным до 1999 г. (МКЗН, ст. 11 и 13). В свою очередь, в 1999 г. Ефимов, выделив род Undorosaurus и отметив,

что, по-видимому, от него происходит меловой род Platypterygius, при этом выделил семейство Undorosauridae Efimov, 1999, которое в современном филогенетическом контексте должно считаться младшим синонимом Platypterygiidae (рис. 1, а). Кортес с соавт. (Cortes et al., 2021) предлагают для клады аналогичного состава и объема семейство Brachypterygiidae, при этом опубликованные ранее названия семейств в их работе не упоминаются и не обсуждаются. Такое решение, вне всякого сомнения, противоречит МКЗН, и семейство Brachypterygiidae, так же как и Undorosauridae, следует считать младшим синонимом Platypterygiidae.

В качестве обоснования своего таксономического решения по выделению нового семейства Кортес с соавт. указывают, что статус рода Platypterygius находится под вопросом в связи с тем, что голотип и единственный известный экземпляр типового вида данного рода (*P. platydactylus* Broili, 1907) был утрачен в ходе II мировой войны и недоступен для повторного изучения (Cortes et al., 2021). Однако *P. platydactylus* был достаточно тщательно описан и изображен Ф. Бройли (Broili, 1907), чтобы обеспечить его пригодность, валидность и возможность сопоставления с другими таксонами, в связи с чем его утрата не является основанием для того, чтобы считать данный таксон *nomen dubium*. Проблемой в данной ситуации является лишь то, что Фишером с соавт. при филогенетических определениях был использован другой вид — *Platypterygius hercynicus*, голотип которого доступен для изучения (Kolb, Sander, 2009; Fischer et al., 2012). По мнению автора настоящей работы, сама по себе утрата голотипа *P. platydactylus* не является причиной для избегания вида и, тем более, рода *Platypterygius*. В случае, если в типовых местности и горизонте будет обнаружен новый экземпляр, соответствующий описанию *P. platydactylus* Broili, 1907, его можно будет рекомендовать в качестве неотипа согласно ст. 75.3.4. МКЗН (International ..., 1999). Рекомендация Кортес с соавт. по исключению родового названия *Platypterygius* из любых филогенетических определений нерациональна, поскольку в рамках кодекса филогенетической номенклатуры (ICPN; de Queiroz, Cantino, 2020) при филогенетических определениях используются таксоны видового ранга или ниже (ICPN, ст. 9 и 11), а названия родов, используемые в комбинации с ними, “интерпретируются не как название рода, а просто как название таксона, включающего в себя этот вид” (ICPN, ст. 21.2), и никоим образом не влияют на стабильность определений.

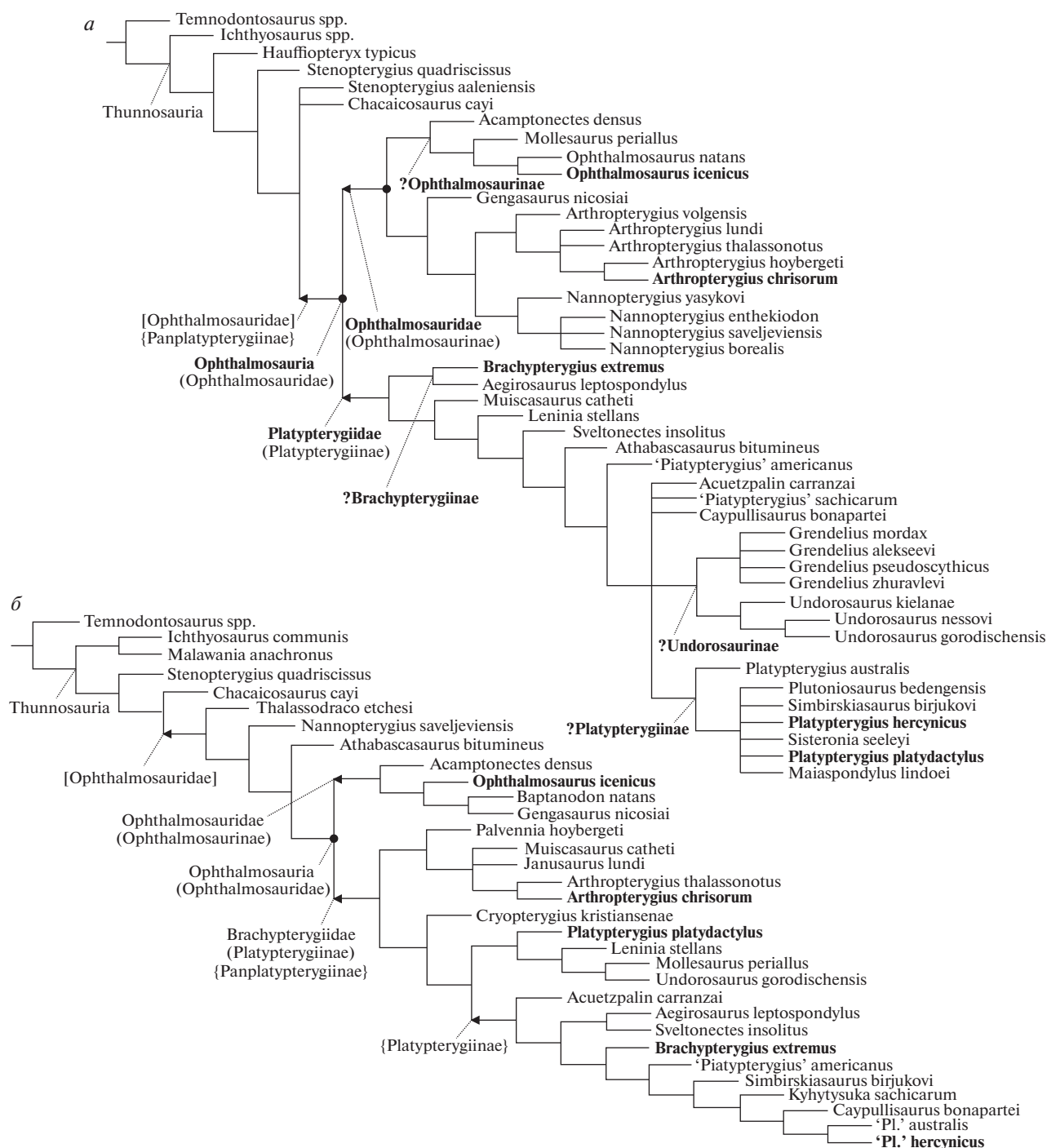


Рис. 1. Филогенетические связи юрских и меловых ихтиозавров согласно результатам кладистических анализов Zverkov, Jacobs, 2021 (a) и Cortes et al., 2021 (б). Без скобок — названия клад как в соответствующих публикациях, в круглых скобках — наиболее распространенные названия клад (Fischer et al., 2012), в квадратных скобках — по (Moon, 2019); в фигурных — по (Fernández et al., 2021).

Ниже приводятся ревизованные диагнозы для группы Ophthalmosauria и входящих в ее состав семейств, а также их филогенетические определения.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С REPTILIA LAURENTI, 1768

Н А Д О Т Р Я Д ICHTHYOPTERYGIA
OWEN, 1860

О Т Р Я Д ICHTHYOSAURIA
DE BLAINVILLE, 1835

Н А Д С Е М Е Й С Т В О ICHTHYOSAUROIDEA
FITZINGER, 1826

(группа без ранга) Ophthalmosauria Motani, 1999

СЕМЕЙСТВО ORPHALMOSAURIDAE BAUR, 1887

Baptanodontidae: Marsh, 1880, с. 491; Baur, 1887b, с. 840.

Ophthalmosauridae: Baur, 1887a, с. 20; Andrews, 1910, с. 2; Williston, 1925, с. 258; Appleby, 1956, с. 444; Cortes et al., 2021, с. 990.

Ancanamuninae: Rusconi, 1942, с. 1.

Ophthalmosaurinae: Fischer et al., 2012, с. 20.

Типовой род — Ophthalmosaurus Seeley, 1874.

Д и а г н о з (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 Nannopterygius borealis; задний край лучевой кости не окостеневший у всех представителей семейства Platypterygiidae).

Синапоморфии группы по результатам филогенетического анализа (Zverkov, Jacobs, 2021): выраженный пластинчатый латеральный выступ носовой кости над наружной ноздрей (признак 15: состояние 1; здесь и далее нумерация признаков и состояний по: Zverkov, Jacobs, 2021); 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 Nannopterygius enthekiodon); вогнутый и окостеневший задний край локтевой кости (116 : 1) (инверсия у Arthropterygius spp. и Nannopterygius borealis).

С о с т а в. Семь — восемь (?) родов: Ophthalmosaurus Seeley, 1874, Nannopterygius von Huene, 1922, Mollesaurus Fernández, 1999, Arthropterygius Maxwell, 2010, Acamptoneustes Fischer et al., 2012; Gengasaurus Paparella et al., 2017; Catutosaurus Fernández et al., 2021; возможно, Muiscasaurus Maxwell et al., 2016 (по: Páramo-Fonseca et al., 2021).

З а м е ч а н и я. Ввиду общепризнанной в конце XX—начале XXI вв. синонимии родов Ophthalmosaurus и Baptanodon Мотани (Motani, 1999) и М. Майш с А. Матцке (Maisch, Matzke, 2000) использовали семейство Ophthalmosauridae Baur, 1887, несмотря на приоритет Baptanodontidae 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.).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний отдел юрской системы — нижний отдел меловой системы; байосский — аптский (?альбский) ярус; повсеместно.

СЕМЕЙСТВО PLATYPTERYGIIDAE BARDET, 1995

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

Platypterygiidae: Архангельский, 2008, с. 249.

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

Platypterygiinae: Fischer et al., 2012, с. 20.

Brachypterygiidae: Cortes et al., 2021, с. 991.

Типовой род — Platypterygius von Huene, 1922.

Д и а г н о з. 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 (Zverkov, Jacobs, 2021), 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).

С о с т а в. 17 родов: Brachypterygius von Huene, 1922, Platypterygius von Huene, 1922 (s. l.), Grendelius McGowan, 1976, Simbirskiasaurus Otschev et Efimov, 1985, Plutoniosaurus Efimov, 1997, Caypullisaurus Fernández, 1997; Pervushovisaurus Arkhangel'sky, 1999; Undorosaurus Efimov, 1999; Aegiro-

saurus Bardet et Fernández, 2000; Maiaspondylus Maxwell et Caldwell, 2006; ?Athabascasaurus Druckemiller et Maxwell, 2010; Sveltonectes Fischer et al., 2011; ?Leninia Fischer et al., 2014a; Sisteronia Fischer et al., 2014b; Acuetzpalin Barrientos-Lara et Alvarado-Ortega, 2020; Parrasaurus Barrientos-Lara et Alvarado-Ortega, 2021; Kyhytysuka Cortes, Maxwell et Larsson, 2021.

Замечания. Таксоны группы семейства Undorosauridae Efimov, 1999 и Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson, 2021 остаются пригодными для групп в составе семейства Platypterygiidae, если таковые будут выявлены. Например, для подсемейств Undorosaurinae [как уже было предложено Архангельским (2008)] и Brachypterygiinae (либо для триб Undorosaurini и Brachypterygiini), соответственно, включающих в себя таксоны более родственные Undorosaurus gorodischensis (либо Brachypterygius extremus, для Brachypterygiinae/Brachypterygiini), чем Platypterygius platydactylus (рис. 1, а).

Распространение. Верхний отдел юрской системы — верхний отдел меловой системы; кимериджский—сеноманский ярусы повсеместно.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Входящая в широкое употребление в настоящее время практика использования филогенетической номенклатуры требует приведения филогенетических определений для таксонов группы семейства, принимаемых выше в рамках линнеевской номенклатуры. В соответствии с положениями ICPN (ICPN, ст. 7.1, 7.2; de Queiroz, Cantino, 2020) все ныне существующие названия клад ихтиозавров не являются установленными (“пригодными” в терминологии МКЗН). По ICPN запись о кладе должна включать в себя ряд рубрик (название клад, регистрационный номер в базе RegNum, филогенетическое определение, референсная филогения, состав, синонимика и комментарии/замечания), которые приводятся здесь отдельно ниже. Символы при сокращенных филогенетических определениях используются, согласно рекомендациям из замечаний 9.4.1 и 11.12.1 ICPN (de Queiroz, Cantino, 2020).

Ophthalmosauria Motani, 1999 (конвертированное название клад)

Регистрационный номер в RegNum: 795

Филогенетическое определение (по: Motani, 1999). Наименьшая клад, включающая в себя *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 и *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904). Сокращенное определение: min ∇ (*Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 & *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904)).

Референсная филогения. Рисунок 23А в: Zverkov, Jacobs, 2021. Дополнительно: Moon, 2019, рис. 4; Campos et al., 2021, рис. 7; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021, рис. 8.

Диагноз (по: Motani, 1999). 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 (Zverkov, Jacobs, 2021) группу характеризуют следующие синапоморфии: выраженный нисходящий ноздревый 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); редукция переднего кольшквидного 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. Клады *Ophthalmosauridae* Baur, 1887 и *Platypterygiidae* Bardet, 1995.

Филогенетические синонимы. *Ophthalmosauridae sensu* Maisch et Matzke, 2000; McGowan et Motani, 2003; Fischer et al., 2012; Moon, 2019; ?*Panplatypterygiinae* Fernández et al., 2021.

Замечания. Группа *Ophthalmosauria* была предложена Мотани (Motani, 1999) как клад, которая должна соответствовать семейству *Ophthalmosauridae*. В качестве семейства *Ophthalmosauridae* группу данного объема стали рассматривать, начиная с работ Майша и Матцке (Maisch, Matzke, 2000, с. 98, 100). Эту точку зрения своего рода “узаконили” К. Макгоуэн и Р. Мотани в своей монографии по ихтиозаврам, ставшей руководством для большинства исследователей группы (McGowan, Motani, 2003). Однако понимание объема семейства *Ophthalmosauridae* в ранних ра-

ботах (Baur, 1887a; Andrews, 1910; Williston, 1925; 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.

Немного другой вариант определения семейства *Ophthalmosauridae* (*sensu lato*, *Ophthalmosauria* в контексте данной работы) был предложен Фишером с соавт.: “последний общий предок *Arthropterygius chrisorum* и *Ophthalmosaurus icenicus* плюс все его потомки” (Fischer et al., 2011, с. 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 “офтальмосауридам” и, таким образом, не учитывался в предыдущем варианте филогенетического определения группы. В контексте данной работы (рис. 1, *a*) это филогенетическое определение соответствует семейству *Ophthalmosauridae sensu stricto*. Последний вариант определения для рассматриваемой группы был предложен Б. Муном: “все таксоны более близкие к *Ophthalmosaurus icenicus* и *Platypterygius hercynicus*, чем к *Stenopterygius aalenensis* и *Chacaicosaurus cayi*” (Moon, 2019, с. 149; перевод автора). Это определение имеет значение в свете результатов некоторых филогенетических анализов (Fischer et al., 2016, рис. 1a; Zverkov, Efimov, 2019, рис. 18; Cortes et al., 2021, рис. 8A; Fernández et al., 2021, рис. 6A), по которым некоторые таксоны офтальмосаврий попадают за пределы крупных клад как более базальные формы и в связи с этим исключаются некоторыми авторами из состава группы при ее определении по минимальной кладе (Cortes et al., 2021). Клада *Panplatypterygiinae* Fernández et al., 2021 по своему филогенетическому определению “включающая всех офтальмосаврид более родственных *Arthropterygius chrisorum* и *Platypterygius hercynicus*, чем *Ophthalmosaurus icenicus*”, также, вероятней всего, соответствует группе *Ophthalmosauria*, поскольку согласно результатам филогенетических анализов автора настоящей работы (Zverkov, Grigoriev, 2020; Zverkov, Jacobs, 2021), не существует ни одного таксона офтальмосаврий за пределами группы, включающей в себя последнего общего предка *Arthropterygius chrisorum* и *Platypterygius hercynicus* и всех его потомков, а *Ophthalmosaurus icenicus* тоже находится внутри этой группы (рис. 1, *a*). Также стоит отметить, что приставка “Pan-” использованная М. Фернандес с соавт. (Fernández et al., 2021) в на-

звании новой клады, рекомендована к использованию в названиях только тотальных групп (ICPN, ст. 10.3–10.7), т.е. групп, обязательно включающих в себя кроновые (ныне живущие) таксоны (ICPN, ст. 10.4). В связи с этим выделение в составе ихтиозавров клады, содержащей в своем названии данную приставку, следует считать неудачным решением.

Ophthalmosauridae Baur, 1887 (конвертированное название клады)

Регистрационный номер в RegNum: 796

Филогенетическое определение (по: Fischer et al., 2012). Наибольшая клада, содержащая *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874, но не *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946. Определение максимальной клады; по ветви. Сокращенное определение: $\max \nabla$ (*Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 ~ *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946).

Референсная филогения. Рисунок 23A в: Zverkov, Jacobs, 2021. Дополнительно: Fischer et al., 2016, рис. 1a; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021, рис. 8.

Состав. См. аналогичную рубрику в характеристике одноименного семейства выше.

Синонимы. *Ophthalmosaurinae* Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Krüger, Fritz, Pardo Pérez, Tainsh et Appleby, 2012.

Комментарии. Приведенные в данной работе диагноз и филогенетическое определение Фишер с соавт. изначально давали для подсемейства *Ophthalmosaurinae* (Fischer et al., 2012). Несмотря на то, что для клады данного объема в большинстве работ последних лет используется именно название “*Ophthalmosaurinae*”, в данной работе предпочтение отдано названию “*Ophthalmosauridae*” для дальнейшего соответствия пониманию группы в рамках как традиционной, так и филогенетической номенклатуры. Филогенетическое определение Фишера и др. для *Ophthalmosauridae*: “последний общий предок *Arthropterygius chrisorum* и *Ophthalmosaurus icenicus* плюс все его потомки” (Fischer et al., 2011, с. 1020) также хорошо согласуется с пониманием объема семейства (рис. 1, *a*) и может использоваться в качестве альтернативного, если не приоритетного, как первое опубликованное. Филогенетические определения Кортес с соавт. для *Ophthalmosauridae* “все таксоны, более родственные *Ophthalmosaurus icenicus*, чем *Brachypterygius extremus*” (Cortes et al., 2021, с. 990) можно рассматривать как альтернативное, но приоритет имеют определения, сформулированные Фишером и др. (Fischer et al., 2011, 2012).

Platypterygiidae Bardet, 1995 (конвертированное название клады)

Регистрационный номер в RegNum: 797

Филогенетическое определение (по: Fischer et al., 2012). Наибольшая клада, содержащая *Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946, но не *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874. Определение максимальной клады; по ветви. Сокращенное определение: $\max \nabla$ (*Platypterygius hercynicus* Kuhn, 1946 ~ *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874).

Референсная филогения. Рисунок 23A в: Zverkov, Jacobs, 2021. Дополнительно: Fischer et al., 2016, рис. 1a; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021, рис. 8.

Состав. См. аналогичную рубрику в характеристике одноименного семейства выше.

Синонимы. *Platypterygiinae* Fischer et al., 2012. Данное название используется для клады рассматриваемого объема в большинстве работ по офтальмосавриям, опубликованных в период с 2012 по 2021 гг. *Brachypterygiidae* Cortes, Maxwell et Larson, 2021 также является синонимом рассматриваемой группы.

Комментарии. Приведенные в данной работе диагноз и филогенетическое определение Фишер с соавт. изначально давали для подсемейства *Platypterygiinae* (Fischer et al., 2012), поэтому кладу с аналогичным составом (или близким к нему) в большинстве работ последних лет называют “*Platypterygiinae*” (Fischer et al., 2016; Jacobs, Martill, 2020; Campos et al., 2021; Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, 2021; Fernández et al., 2021). В данной работе отдается предпочтение названию “*Platypterygiidae*” для соответствия пониманию группы в рамках как традиционной, так и филогенетической номенклатуры. Филогенетические определения Кортес с соавт. для *Brachypterygiidae* “все таксоны, более родственные *Brachypterygius extremus*, чем *Ophthalmosaurus icenicus*” (Cortes et al., 2021, с. 991) и Фернандес с соавт. “все офтальмосавриды, более родственные *Sveltonectes insolitus* и *Platypterygius hercynicus*, чем *Arthropterygius chrisorum*, либо *Undorosaurus gorodischensis*” (Fernández et al., 2021, с. 10) являются альтернативными и не приоритетными. Определение Фернандес с соавт. (Fernández et al., 2021) не применимо в рамках филогении Н.Г. Зверькова и М. Джейкобс (Zverkov, Jacobs, 2021; рис. 1, a). Стоит также отметить, что для обеспечения стабильности номенклатуры следовало бы изменить филогенетические определения Фишера и др. (Fischer et al., 2012), используя вместо *P. hercynicus* типовой вид рода *Platypterygius* — *P. platydactylus*, однако автор настоящей работы воздерживается от этого шага.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архангельский М.С. Об эволюции скелета передних лап икhtiозавров и филогении группы // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Нов. сер. Саратов, 1999. Вып. 2. С. 20–37.
- Архангельский М.С. О новом представителе икhtiозавров рода *Otschevia* из волжского яруса Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 2001. № 6. С. 66–71.
- 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.
- Архангельский М.С., Аверьянов А.О., Первушов Е.М. и др. Об остатках икhtiозавра из мела Воронежской области // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 65–69.
- Ефимов В.М. Новый род икhtiозавров из нижнего мела Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 1997. № 4. С. 77–82.
- Очев В.Г., Ефимов В.М. Новый род икhtiозавров из Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 76–80.
- Andrews C.W. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part 1. L.: Brit. Museum (Natur. Hist.), 1910. 205 p.
- Appleby R.M. The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus* // Proc. Zool. Soc. London. 1956. V. 126. P. 403–447.
- Bardet N. Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque // Palaeovertebrata. 1995. V. 24. P. 177–283.
- Bardet N., Fernández M. A new ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria // J. Paleontol. 2000. V. 74. P. 503–511.
- Barrientos-Lara J.I., Alvarado-Ortega J. A new *Ophthalmosauridae* (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico // J. South Amer. Earth Sci. 2020. V. 98: 102456.
- Barrientos-Lara J.I., Alvarado-Ortega J. A new Tithonian ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico // Alcheringa. 2021. V. 45. Iss. 2. P. 203–216.
- Baur G. Über den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia // Jb. und Mitt. Oberrhein. geol. Ver. 1887a. Bd 20. S. 17–20.
- Baur G. On the morphology and origin of the Ichthyopterygia // Amer. Naturalist. 1887b. V. 21. P. 837–840.
- Broili F. Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide // Palaeontogr. 1907. Bd 54. S. 139–152.
- Campos L., Fernández M.S., Herrera Y., Garrido A. Morphological disparity in the evolution of the ophthalmosaurid forefin: new clues from the Upper Jurassic of Argentina // Papers in Palaeontol. 2021. V. 7. P. 1995–2020.
- Cortés D., Maxwell E.E., Larsson H.C.E. Re-appearance of hypercarnivore ichthyosaurs in the Cretaceous with differentiated dentition: revision of ‘*Platypterygius*’ sachicarum (Reptilia: Ichthyosauria, Ophthalmosauridae) from Colombia // J. Syst. Palaeontol. 2021. V. 19. № 14. P. 969–1002.

- de Queiroz K., Cantino P.D. International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode). Boca Raton: CRC Press, 2020.
- Druckenmiller P.S., Maxwell E.E. A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada // *Can. J. Earth Sci.* 2010. V. 47. P. 1037–1053.
- Fernández M.S. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, Northwestern Patagonia, Argentina // *J. Paleontol.* 1997. V. 71. № 3. P. 479–484.
- Fernández M.S. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina // *J. Paleontol.* 1999. V. 73. № 4. P. 677–681.
- Fernández M.S., Campos L., Maxwell E.E., Garrido A.C. *Catutosaurus gasparinae*, gen. et sp. nov. (Ichthyosauria, Thunnosauria) of the Upper Jurassic of Patagonia and the evolution of the ophthalmosaurids // *J. Vertebr. Paleontol.* 2021. V. 41. № 1.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1922427>
- Fischer V., Appleby R.M., Naish D. et al. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs // *Biol. Letters.* 2013. V. 98. № 4. P. 20130021.
- Fischer V., Arkhangelsky M.S., Uspensky G.N. et al. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae // *Geol. Mag.* 2014a. V. 151. № 1. P. 60–70.
- Fischer V., Bardet N., Benson R.B.J. et al. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility // *Nature Commun.* 2016. V. 7. P. 10825.
- Fischer V., Bardet N., Guiomar M., Godefroit P. High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction // *PLoS ONE.* 2014b. V. 9. № 1. e84709.
- Fischer V., Maisch M.W., Naish D. et al. New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary // *PLoS ONE.* 2012. V. 7. № 1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029234>
- Fischer V., Masure E., Arkhangelsky M.S., Godefroit P. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. № 5. P. 1010–1025.
- Huene F. von. Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1922. 114 s.
- International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. L.: Intern. Trust for Zool. Nomenclature, 1999.
- Jacobs M.L., Martill D.M. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic (Early Tithonian) Kimmeridge Clay of Dorset, UK, with implications for Late Jurassic ichthyosaur diversity // *PLoS ONE.* 2020. V. 15. № 12. P. e0241700.
- Ji C., Jiang D.-Y., Motani R. et al. Phylogeny of the Ichthyopterygia incorporating recent discoveries from South China // *J. Vertebr. Paleontol.* 2016. V. 36. P. e1025956.
- Kirton A.M. A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. PhD thesis. Univ. of Newcastle-upon-Tyne, 1983. 239 p.
- Kolb C., Sander P.M. Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany) // *Palaeontogr. Abt. A.* 2009. V. 288. № 4–6. P. 151–192.
- Maisch M.W., Matzke A.T. The Ichthyosauria // *Stuttgarter Beitr. zur Naturkunde. Ser. B.* 2000. V. 298. 159 p.
- Marsh O.C. Note on *Sauranodon* // *Amer. J. Sci.* 1880b. V. 19. P. 491.
- Maxwell E.E. Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 2. № 30. P. 403–415.
- Maxwell E., Caldwell M.W. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada // *Palaeontology.* 2006. V. 49. P. 1043–1052.
- Maxwell E.E., Dick D., Padilla S., Parra M.L. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia // *Papers in Palaeontol.* 2016. V. 2. P. 59–70.
- McGowan C. The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England // *Can. J. Earth Sci.* 1976. V. 13. P. 668–683.
- McGowan C., Motani R. *Handbook of Paleoherpptology* / Ed. H.-D. Sues. München: Verl. Dr. F. Pfeil, 2003. 178 p.
- Moon B.C. A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida) // *J. Syst. Palaeontol.* 2019. V. 17. № 2. P. 129–155.
- Motani R. Phylogeny of the Ichthyopterygia // *J. Vertebr. Paleontol.* 1999a. V. 19. P. 473–496.
- Paparella I., Maxwell E.E., Cipriani A. et al. The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian-Marchean Apennines (Marche, Central Italy) // *Geol. Mag.* 2017. V. 154. № 4. P. 837–858.
- Páramo-Fonseca M.E., García-Guerrero J., Benavides-Cabra C.D. et al. A benchmark specimen of *Muiscaosaurus catheti* from the Upper Aptian of Villa de Leiva, Colombia: New anatomical features and phylogenetic implications // *Cret. Res.* 2021. V. 119. 104685.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104685>
- Rusconi C. Nuevo género de ictiosaurio argentino // *Bol. Paleontol. Buenos Aires.* 1942. V. 13. P. 1–2.
- Russell D.A. Reptilian diversity and the Cretaceous-Tertiary transition in North America // *Geol. Assoc. Canada Spec. Pap.* 1975. № 13. P. 119–136.
- Seeley H.G. On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay // *Quart. J. Geol. Soc.* 1874. V. 30. P. 696–707.
- Williston S.W. *The Osteology of the Reptiles.* Cambridge: Harvard Univ. Press, 1925. 300 p.
- Zverkov N.G., Efimov V.M. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm // *J. Syst. Palaeontol.* 2019. V. 17. № 14. P. 1183–1213.
- 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) // *Cret. Res.* 2020. V. 115. 104550.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104550>
- 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 // *Zool. J. Linn. Soc.* 2021. V. 191. № 1. P. 228–275.

A Problem of Naming of the Families of Late Jurassic and Cretaceous Ichthyosaurs

N. G. Zverkov^{1, 2}

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

Revised definitions of the families Ophthalmosauridae Baur, 1887 and Platypterygiidae Bardet, 1995 are provided. These families are combined into a group Ophthalmosauria Motani, 1999. The families Undorosauridae Efimov, 1999 and Brachypterygiidae Cortes, Maxwell et Larsson 2021 are junior synonyms of Platypterygiidae Bardet, 1995. Phylogenetic entries for the clades Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae and Platypterygiidae are provided in accordance with the International Code of Phylogenetic Nomenclature.

Keywords: Brachypterygiidae, Ichthyosauria, Ophthalmosauria, Ophthalmosauridae, Phylogenetic nomenclature, Platypterygiidae, Undorosauridae