

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. Н.Г. Чернышевского
Геологический факультет
НИИГеологии СГУ
Биологический факультет
Географический факультет
КОМИТЕТ ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ БИОСФЕРЫ

Избранные труды
Всероссийской научной конференции
посвященной 70-летию выхода в свет “Биосферы”
В.И. Вернадского

Декабрь 1996 года, Саратов



Издательство Государственного учебно-научного центра
"Колледж"
1999

П 78 Проблемы изучения биосферы. Избранные труды Всероссийской научной конференции. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999. 207 с.: ил.

ISBN 5-900641-73-2

Сборник содержит статьи, написанные участниками Всероссийской конференции "Проблемы изучения биосферы", посвященной 70-летию выхода в свет "Биосферы" В.И. Вернадского (Саратов, 3-4 декабря 1996 г.). Материалы посвящены проблемам эволюции системы "геосфера - биосфера - ноосфера", биосферы в целом и отдельных биот, значению биосферных процессов для геосферы и ноосферы, специфике и методике освещения учения о биосфере в средней и высшей школе и другим вопросам, связанным с вопросами взаимодействия общества и природы.

Для геологов, биологов, географов и всех интересующихся связанными с биосферой проблемами.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Чл.-корр. РАН Г.И. Худяков (председатель), канд. геол.-мин. наук А.В. Иванов (заместитель председателя), канд. геол.-мин. наук В.Н. Зайонц, док. геол.-мин. наук Ю.П. Конценебин, канд. геол.-мин. наук В.Н. Еремин.

*Авторы благодарят за помощь в издании книги
Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов г. Саратова*

Работа издана в авторской редакции

ISBN 5-900641-73-2

© Изд-во
ГосУНЦ "Колледж",
1999

СОДЕРЖАНИЕ

I. ПРОБЛЕМЫ ФОРМИРОВАНИЯ БИО-, ЛИТОСФЕР, СРЕДЫ ОБИТАНИЯ, ЕЕ ЭВОЛЮЦИЯ И НООСФЕРИЗАЦИЯ

Предисловие (Г.И. Худяков)	5
Г.И. ХУДЯКОВ Геосфера - биосфера - ноосфера: проблемы эволюции и синергетики	7
В.И. БГАТОВ Идеи В.И. Вернадского и проблемы экологической геологии	12
В.И. НИКОЛЬСКИЙ Взгляды В.И. Вернадского на генезис серы и сероводорода в биосфере	21
И.С. БАРСКОВ, Ж.П. КУПЕР, Я. ДОФЕН, А. ДЕНИ, П. ГОТРЕ, С.И. КИЯШКО, М. МАССОЛ, В.Г. ШЛЫКОВ Из биосферы в литосферу. Некоторые закономерности диагенетического перераспределения элементов в биогенных карбонатах	27
В.Ф. ЛЕВЧЕНКО Возникновение и использование "ценной" информации в процессе эволюции	39
В.Н. ШИМАНСКИЙ "Биосфера" В.И. Вернадского и ее место среди геосфер Земли	46
О.Г. ТОКАРСКИЙ Космизм, био-геосферные процессы и экологические прогнозы	48
Э.А. МОЛОСТОВСКИЙ Биологическая эволюция и инверсия магнитного поля Земли ..	50
К.А. МАВРИН Микроорганизмы и образование горючих ископаемых в литосфере	57

II. ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ И СТРУКТУРЫ ОТДЕЛЬНЫХ БИОТ И ИХ ЭЛЕМЕНТОВ

Е.М. ПЕРВУШОВ, А.В. ИВАНОВ, Е.В. ПОПОВ Этапы формирования средне- и позднемеловой биоты юго-востока Среднерусской провинции	59
Т.Ф. БУКИНА, З.А. ЯНОЧКИНА, Е.Ф. АХЛЕСТИНА Кокколитофориды, как один из существенных элементов биосферы позднего фанерозоя	63
А.В. ИВАНОВ Основные особенности развития меловых пикнодонтных устриц	78
Е.М. ПЕРВУШОВ, В.Г. ОЧЕВ, А.В. ИВАНОВ, Б.Т. ЯНИН Палеоэколого-биостратиграфическая характеристика туронского фосфоритового горизонта в районе г. Жирновска (Волгоградская область)	82
А.В. ИВАНОВ Морфологические изменения в развитии сеноманских окситомовых двусторчатых моллюсков	104
М.С. АРХАНГЕЛЬСКИЙ Об экологии морских рептилий и их месте в мезозойских экосистемах	108
В.М. ПОДОБИНА Закономерности изменения признаков и эволюция агглютинирующих фораминифер - гаплофрагмидей	115
А.А. ХРОМОВ Предварительные данные исследования четвертичной фауны крупных млекопитающих Поволжья	120
М.Г. МИНИХ, А.В. МИНИХ Анализ мирового распространения триасовых рыб и возможность корреляции разнофациальных осадочных толщ триаса Европейской России по ихтиофауне	125
В.Б. СЕЛЬЦЕР, А.В. ИВАНОВ К эволюции среднеюрской морской биоты Нижнего Поволжья	137
И.С. РЕМПЕН Применение идей хаоса в биологических системах. Динамические болезни	141
Г.В. ШЛЯХТИН, Е.В. ЗАВЬЯЛОВ Взаимодействие токсических веществ на природные зооценозы	144

III. ГЕОЭКОСФЕРА И ЕЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА БИОСФЕРНЫЕ ПРОЦЕССЫ

Н.Я. ЖИДОВИНОВ, Е.Ф. АХЛЕСТИНА Ландшафты и климаты кайнозоя юго-востока Европейской части России, как основные элементы биосферы	148
--	-----

Ichikawa K. Zur taxonomie und Phylogenie der triadischen Pteriidae (Lamellibranch) // *Palaeontographica*, Bd. 3, Abt. A, 1958. P. 131-212.

Ivanov A.V. Presenting stratigraphic division details for the Upper Cretaceous deposits from the Volga Region according to the results of Marinaculate studies // *Annual Assembly IGCP 362, Maastricht*, 1995. P. 47.

ОБ ЭКОЛОГИИ МОРСКИХ РЕПТИЛИЙ И ИХ МЕСТЕ В МЕЗОЗОЙСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

М.С. Архангельский

Саратовский государственный университет

Широкий выход рептилий в морские бассейны - характерная черта мезозоя. Мы остановимся здесь на плезиозаврах (триас - мел), ихтиозаврах (триас - начало позднего мела) и, появившихся в позднем мелу, мозазаврах, особенно широко входивших в экосистемы мезозойских морей. Без учета роли этих групп невозможен целостный экосистемный анализ.

Из трех типов связей между компонентами экосистемы (вещественных, энергетических и информационных) при палеоэкосистемном анализе доступными в настоящее время оказываются далеко не все. 1. Наиболее реальны реконструкции трофической структуры сообществ, открывающие путь для суждения о вещественно-энергетических взаимосвязях в рамках классических представлений о трофических уровнях. 2. Выявление совокупностей отдельных групп организмов, связанных общностью местообитания, обычно успешно реализуется по отношению к бентосу путем биофациального анализа. Но это возможно и для обитателей пелагиали, также нередко связанных с определенными глубинами и пространственными зонами морей.

Для ископаемых групп позвоночных решение первой из упомянутых реальных задач основывается на функциональном анализе целостной системы с ее озублением, а так же исследовании нередко сохраняющегося в ископаемом состоянии содержимого желудка. Весьма ограничена здесь роль изучения содержимого копролитов, ибо их систематическая идентификация представляет слишком большие трудности. Подойти к решению второй из упомянутых задач возможно путем изучения общей адаптации животных и особенностей их локомоции.

Известные ориентиры для функционального истолкования различных типов зубов морских рептилий может дать сравнение с современными хищными морскими млекопитающими. Такой анализ был проведен J. Massare (1987). Автор отмечает, что среди современных зубастых китов могут быть выделены три группы по форме зубов, связанной со специализацией к определенной добыче и способам овладения ею: 1 - речные дельфины, типичные рыбояды (тонкие шилообразные зубы для прокалывания); 2 - кашалоты, поедающие головоногих и не крупную рыбу (тупые зубы для схватывания); 3 - касатки, питающиеся крупными морскими позвоночными (острые мощные зубы для разрывания). Наконец, четвертую группу составляют моржи, дробящие раковины моллюсков и панцири беспозвоночных тупыми сильными зубами.

В рамки этих функциональных особенностей в целом укладываются выделенные упомянутым автором более многочисленные типы строения коронок зубов морских мезозойских рептилий: 1 - очень длинные, тонкие коронки с острой вершиной, иногда немного сжаты, образуя кили; 2 - прямые простые коронки с острой, но слабо закругленной вершиной, бороздчатые, округлые в поперечном сечении; 3 - гладкие, тонкие, латерально сжатые конусы с двумя ориентированными параллельно длине челюсти киями, формирующими режущие края; 4 - коронки изогнутые, с хорошо выраженными гребнями, достаточно острой верхушкой и округлые в поперечном сечении; 5 - очень большие слегка загнутые коронки, с гребнями, образующими режущие края, с острой вершиной (хотя и не совсем выглядящей таковой), в поперечном сечении субтреугольные и субокруглые; 6 - слегка сжатые, мощные, бороздчатые или гладкие коронки с двумя острыми киями, образующими режущие края, нередко пальчатые и ориентированные параллельно длине челюсти, коронки прямые или загнутые назад и лингвально (или лишь назад); 7 (у ихтиозавров), 8 (у крокодилов) - прямые мощные коронки с тупой вершиной ниже которой располагается бороздчатая поверхность, округлые в поперечном сечении; 9 - очень тупые, луковичеобразные или желудкоподобные коронки.

На нижеследующей таблице, почерпнутой нами из J. Massare, но более детализированной, указаны таксоны, для представителей которых характерны перечисленные выше типы зубов, наличие данных о содержимом их желудка и основанная на этих фактах функциональная интерпретация:

Типы зубов	Таксоны	Содержимое желудка	Функции
1.	Большинство плезиозавроидов, крупные длиннорылые ихтиозавры	—	прокалывание мягкой добычи
2.	Некрупные (до 3 м) ихтиозавры	—	прокалывание более мягкой добычи
3.	Метриоринхиды, некрупные телеозавры, тонкозубые мозазавры (<i>Ectenosaurus</i>)	—	прокалывание более твердой добычи
4.	Ранние плезиозавроиды, некоторые меловые плезиозавроиды и плиозавроиды	мелкая рыба, аммониты, белемниты, кости птеродактиля	общая (прокалывание и разрывание добычи)
5.	Гигантские средне- и верхнеюрские плиозавроиды	крючки головоногих	разрывание зачастую крупной добычи
6.	Крупные ихтиозавры, мозазавры	ихтиозавр, мозазавр, птицы, лучеперые рыбы, акулы, у более мелких - черепахи, рыбы, белемниты	разрывание зачастую крупной добычи
7.	Менее крупные ихтиозавры	крючки головоногих, мелкая рыба	схватывание и разгрызание достаточно твердой добычи (рыб с остеодермами и тонкораковинных головоногих)
8.	Некоторые телеозавры и метриоринхиды	—	схватывание (разгрызание)
9.	Мозазавры-глобидентины	—	схватывание и дробление раковин и панцирей беспозвоночных

Эти материалы могут послужить основой для реконструкции трофических связей морских рептилий в мезозойских экосистемах, а, будучи дополнены данными об особенностях локомоции и общей адаптации, в какой-то мере и для более детальных выводов.

История морских мезозойских рептилий известна нам очень неравномерно. Наименее полно - для средней юры. Наиболее полные по сохранности остатки происходят преимущественно из нижней юры и верхнего мела. После исследований В.М. Ефимова и наших, удалось существенно пополнить сведения о фауне морских рептилий конца поздней юры (волжского века) Поволжья. Мы попытались на основе вышеприведенных литературных и некоторых дополнительных данных реконструировать наиболее обобщенные модели, показывающие место этих групп позвоночных в раннеюрских и позднемеловых морских экосистемах, и приводим ниже их краткие характеристики. Эти модели послужили нам основой для анализа вероятных особенностей экосистем конца юры и позднего мела в Поволжье.

Можно видеть, что почти все мезозойские морские рептилии, судя по их морфологическим особенностям, представляли собой гетеротрофов-органотрофов высоких уровней. На модели для верхней юры (рис.1) сплошными стрелками указаны трофические связи, достоверно доказанные находками пищевых остатков в области желудка. Связи, предполагаемые на основании строения зубов, показаны пунктирными стрелками.

Основная масса лейасовых морских рептилий относилась к ихтиозаврам и плезиозаврам. Среди ихтиозавров (биофагов-зоофагов) наиболее низкий трофический уровень занимали, видимо, небольшие, до 3,5 м ящеры, подобные *Stenopterygius*, обладавшие зубами (тип 2), способными прокалывать достаточно мягкую добычу. Они могли питаться небольшими рыбами и головоногими. Сходный трофический уровень занимали, вероятно, и небольшие (1,5 м и более) плезиозавроиды, как *Plesiosaurus* с функционально сходными зубами (тип 1).

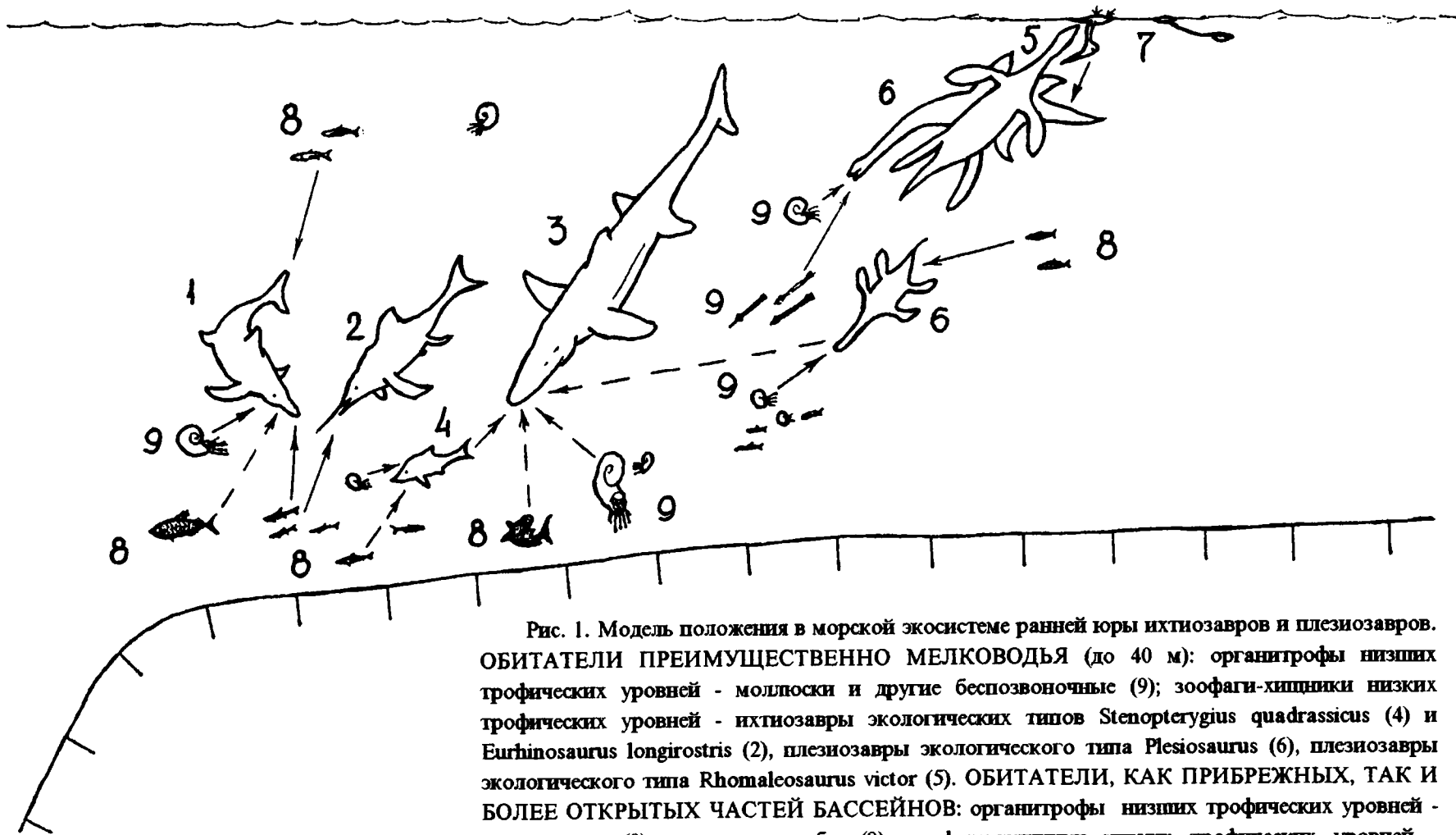


Рис. 1. Модель положения в морской экосистеме ранней юры ихтиозавров и плезиозавров. ОБИТАТЕЛИ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО МЕЛКОВОДЬЯ (до 40 м): органитрофы низших трофических уровней - моллюски и другие беспозвоночные (9); зоофаги-хищники низких трофических уровней - ихтиозавры экологических типов *Stenopterygius quadrassicus* (4) и *Eurhinosaurus longirostris* (2), плезиозавры экологического типа *Plesiosaurus* (6), плезиозавры экологического типа *Rhomaleosaurus victor* (5). ОБИТАТЕЛИ, КАК ПРИБРЕЖНЫХ, ТАК И БОЛЕЕ ОТКРЫТЫХ ЧАСТЕЙ БАССЕЙНОВ: органитрофы низших трофических уровней - головоногие (9), костистые рыбы (8); зоофаги-хищники низких трофических уровней - ихтиозавры экологического типа *Ichthyosaurus communis* (1); зоофаги-хищники высших трофических уровней - ихтиозавры экологического типа *Leptopterygius acutirostris* (3).

Другие ихтиозавры, как длиннорылый *Eurhinosaurus longirostris* и ему подобные, а также большинство сходных размеров (до 6 м) плезиозавроидов, обладали зубами (тип 1), способными прокалывать мягкую добычу. Они могли, как и стеноптеригиус, питаться не слишком крупными рыбами и головоногими и могут быть сравнены с современными дельфинами. Некоторые другие ранние плезиозавры, как *Rhomaleosaurus victor*, имели зубы более общифункционального типа (4-го) - для прокалывания и разрывания добычи. Это подтверждается тем, что в области их желудков, помимо остатков мелких костистых рыб, аммонитов и белемнитов, указывающих на трофические связи, как у только что перечисленных выше членов раннеюрских морских рептильных сообществ, были встречены кости птеродактиля. Таким образом, трофические связи этих плезиозавров оказываются шире. Однако, речь здесь скорее может идти не о способности к охоте на летающих ящеров, а о питании плавающей на поверхности воды падалью. Плезиозавроидам (сапробиофагам-зоонекрофагам) с их длинной, относительно подвижной шеей, было проще реализовать подобные источники питания, чем ихтиозаврам. Здесь, таким образом, осуществлялась связь с наземными экосистемами.

Другие не очень крупные ихтиозавры, не превышавшие 5-6 м, очевидно, так же питались лишь рыбами и беспозвоночными. Среди них также толсторотый *Ichthyosaurus communis* с зубами 7-го типа, приспособленными для схватывания и умерщвления, мог питаться различного размера рыбами (включая защищенных остеодермами) и тонкораквинными головоногими. Крючки последних и остатки мелких рыб были найдены в области желудка в скелете представителей этого вида.

Небольшие ихтиозавры, подобные *Stenopterygius*, и, видимо, аналогичных размеров плезиозавры могли служить пищей более крупным хищникам, как достигавший 11 м длины толсторотый ихтиозавр *Leptopterygius acutirostris* с зубами (тип 6), приспособленными к разрыванию крупной добычи. Такие гиганты, помимо мелких рептилий, остатки которых (ихтиозавра) найдены в области их желудка, могли питаться гигантскими рыбами и крупными головоногими.

Все эти морские рептилии, видимо, не были слишком сильными пловцами. Наиболее совершенными в этом отношении являлись ихтиозавры, сходные по форме тела с современными дельфинами и ставридовыми рыбами, к которым относятся самые быстроплавающие формы, например, достигающие трехметровых размеров тунцы (*Thunnus thynnus*) ('тунцевидный' тип локомоции по Кэрроллу, 1992-93). Однако, и они судя по реконструкции их локомоции, предложенной Ю. Райсом (Riess, 1986), лишь некоторые ихтиозавры типа *Leptopterygius* пользовались, как средством перемещения, хвостом, однако, передвигались медленно и были способны лишь к внезапному ускорению. При других менее эффективных типах локомоции, как "неоцератодовый" (у *Eurhinosaurus*) и типа "Inia" - примитивного амазонского дельфина, главным средством передвижения являлись передние конечности, а хвост, как локомотор, использовался лишь в случаях быстрого плавания и маневрирования (Taylor, 1987; Wade, 1990). Очевидно, последнее было главным способом охоты за добычей. Представители типа "Inia" (*Ichthyosaurus*, *Stenopterygius*) характеризовались значительными вариациями в особенностях локомоции и могли плавать быстрее, чем те, кому был свойственен "неоцератодовый" тип. В соответствии со скоростью плавания различных представителей ихтиозавров, различалась и доступная для них добыча среди рыб и головоногих, что определяло детальные различия в трофических связях. В отношении способов опознания соседей, можно упомянуть интересную гипотезу М. Уэйд (Wade, 1984). По ее мнению, ихтиозавры, как и современные дельфины, возможно, обладали органами эхолокации, для вмещения которых могли служить депрессии на носовых и лобных костях.

Плезиозавроиды, видимо, были более медленными пловцами. Последние исследования заставили опровергнуть модель их передвижения по типу "подводного полета". Значительные размеры и передне-задняя протяженность поясов конечностей могли способствовать мощным гребкам вперед и назад по типу локомоции калифорнийского морского льва из упастых тюленей (Кэрролл, 1992-93). Возможно, что плезиозавроиды, в основном, обитали у водной поверхности, на мелководье, как полагал еще Н.Н. Боголюбов (1911). Их длинная, относительно гибкая шея (благодаря платицеальности позвонков) позволяла этим животным без значительных перемещений достигать добычу на доступном расстоянии и собирать ее с поверхности воды - скорее всего падаль, как уже упоминалось выше. Связь через плезиозавроидов морских экосистем с континентальными могла не ограничиваться подобным способом питания этих ящеров. Возможно, что они в отличие от ихтиозавров, рождавших детенышей в воде, откладывали яйца на суше, подобно морским черепахам (Кэрролл, 1992-93), где эти яйца могли поедаться уже наземными животными.

Как известно, в природе реально существуют не трофические цепи, а трофическая сеть. После смерти крупные хищники сами становились пищей для различных падальщиков (зоонекрофагов), которые при их жизни могли занимать низкие, в сравнении с ними, трофические уровни. Интересные палеонтологические свидетельства таких отношений приведены К.И. Журавлевым (Журавлев, 1943). При препарировке скелета плиозавра *Pliosaurus irgisensis* из средневожского

подъяруса Савельевского сланцевого рудника, им были обнаружены в области поясов конечностей в большом количестве панцири раков *Glyphea* и раковины остракод *Cypridina*, видимо, питавшихся разлагающимися тканями животного. По мнению К.И. Журавлева, остракоды облепили труп, когда тот еще плавал на поверхности воды, а затем его тяжестью были вдавлены в илистое дно и погибли.

Из-за пока малых данных о позднемюрских и раннемеловых сообществах морских рептилий, в частности в Поволжье, мы обратились сразу к рассмотрению позднемеловых фаун. В начале позднего мела в еще близком к юрским сеноманском сообществе в Поволжье, как и во всем мире, преобладали ихтиозавры, плезиозавроиды и плиозавроиды. Здесь молодые особи эласмозавриды, обладавшие зубами для прокалывания (тип 1), видимо, принадлежали среди рептилий к наиболее низкому трофическому уровню. Широко распространенные в сеноманском веке последние ихтиозавры - платитигеригиусы (длиной 4-6 м), обладавшие зубами типа 7, приспособленными для схватывания и разгрызания, достаточно твердой добычи (более крупные тонкораковинные головоногие и рыбы, в том числе и защищенные остеодермами), сменили более ранних ундорозавриды. Сходный уровень занимали, судя по всему, и крупные эласмозавриды (4-ый тип зубов). Некоторые из плиозавроидов-поликотилид так же имели зубы общefункционального назначения (тип 4). Зоофагами-хищниками наиболее высоких трофических уровней были крупные поликотилиды, которые являлись обладателями зубов для разрывания порой крупной добычи (тип 5).

В позднемеловых морских экосистемах (рис. 2), судя по известным в мире находкам, после исчезновения в конце сеномана ихтиозавров появились крупные морские ящеры семейства *Mosasauroidea* (биофаги-зоофаги), родственные современным варанам. Их основными соседями по-прежнему были плезиозавры. Очевидно, наибольшей плотностью населения отличалось сообщество на мелководье в области глубин до 40 м.

Наиболее низкий трофический уровень занимали узкоспециализированные мозазавры *Globidentinae*, представленные известным по фрагментам родом *Globidens*. Они имели шарообразные коронки зубов, приспособленные для раздавливания раковин моллюсков или панцирей других беспозвоночных (тип 9, схватывание-дробление). Той же пищей могли питаться и некоторые рыбы и, обычно, всеядные черепахи (биофаги-зоофитофаги).

Следующий трофический уровень занимали некрупные и средних размеров мозазавры (длиной около 5 м): *Mosasauroidea* (как *Clidastes*) и *Plioplatecarpinae* (как *Plioplatecarpus*). Они обладали зубами для разрывания добычи (тип 6) и, судя по содержимому желудка, питались мелкими головоногими, рыбой и черепахами.

Еще более высокий трофический уровень занимали гигантские мозазавры: *Tylosaurinae* (как достигавший десятиметровой длины *Tylosaurus proriger*) и некоторые *Mosasauroidea* (как семнадцатиметровый *Mosaurus hoffmanni*). Они обладали мощными кинжаловидными зубами (но также 6-го типа), способными разрывать зачастую очень крупную добычу. Судя по содержимому желудков, они питались лучеперыми рыбами, акулами, своими более мелкими сородичами (Massare, 1987). О подавлении ими достаточно крупной добычи свидетельствуют нередко наблюдаемые следы переломов челюстей (Lingham-Soliar, 1995). Эти ящеры, обитавшие в основном близ водной поверхности, хотя некоторые из них были способны достаточно глубоко нырять (*Tylosaurus*) (Martin, Rothschild, 1989), очевидно, собирали и плававшую падаль, в частности, из представителей наземных экосистем (т.е. могли быть и сапробиофагами-зоонекрофагами). Об этом свидетельствует находка среди остатков пищи упомянутого *Tylosaurus proriger* птицы (Bjork, 1981).

Связь с наземными экосистемами могла осуществляться здесь и путем откладки яиц на суше, как это предполагалось и для плезиозавров (Кэрролл, 1992-93). Упомянутый автор считает также, что большая часть этих животных в воде использовала "угревидный" способ плавания и не была способна к более совершенной "тунцевидной" локомоции, характерной для продвинутых ихтиозавров (Кэрролл, 1992-93). Однако, результаты проведенных в последнее время исследований показали, что некоторые некрупные формы, как *Plioplatecarpus marshi*, освоили "подводный полет" по типу пингвинов и морских черепах, способных передвигаться со скоростью более двух десятков километров в час (Lingham-Soliar, 1992). Эти различия в скорости передвижения, естественно, влияли на конкретные возможные пищевые связи.

Соседями гигантских мозазавров в мелководье были крупные плезиозавроиды сем. *Elasmosauridae*, представители которых достигали длины 14-16 м. Они занимали в экосистемах то же место, что и их более ранние сородичи. Содержимое их желудков указывает на те же трофические связи.

В более удаленных от прибрежного мелководья областях морских бассейнов, очевидно, преобладали представители другой группы плезиозавров - короткошеие с крупной головой плиозавроиды, появившиеся в средней юре и являвшиеся, судя по размерам и пропорциональному соотношению длины передних и задних конечностей, более сильными пловцами. Они обладали зубами



Рис. 2. Модель положения в морской экосистеме позднего мела плезиозавров и мозазавров. Организотрофы низших трофических уровней - моллюски (8), костистые рыбы (9); зоофаги-хищники низких трофических уровней - мозазавры экологического типа *Globidens fraasi* (1), черепахи (зоофитофаги) (11), плезиозавры экологического типа *Elasmosaurus platyrus* (5), акулы (10); зоофаги-хищники средних трофических уровней - мозазавры экологического типа *Plioplatecarpus marshi* (2), мозазавры экологического типа *Platecarpus tympanicus* (4), плезиозавры экологического типа *Ttinacromerum bentonianum* (7), плезиозавры экологического типа *Polycotylus latipinnus* (6), акулы (10); зоофаги-хищники и сапробиофаги-зоонекрофаги высших трофических уровней - мозазавры экологического типа *Tylosaurus proriger* (3); представители наземных экосистем, входящих в трофические связи - трупы птерозавров, птиц (12, 13).

общезонального типа (4-го), способными к прокалыванию и разрыванию иногда крупной добычи. В области их желудков чаще всего находят остатки мелких рыб и крючки головоногих моллюсков. Не исключено, что они питались и падалью, плававшей на поверхности моря, т.е. также могли быть сапробиофагами-зоонекрофагами (Massare, 1987). Некоторые из плезиозавроидов освоили в пределах областей своего обитания относительно значительные глубины. Так полагают, что тринакромерины (*Trinacromerum bentonianum*) с заостренной длинной передней частью черепа, сравнительно мелкозубые, были приспособлены к нырянию на большие глубины, где охотились за крупными головоногими, подобно современным кашалотам. Кроме них, в эту зону проникали и некоторые мозазавры, как, например, также рассматриваемый, как ныряльщик, *Platesaurus*, у которых отмечены палеопатологические изменения костной ткани - некрозы, а также свидетельства нападения на них акул (Martin, Rotschild, 1989).

Сообщества с участием мозазавров появляются в Поволжье с кампанского века. Сведения о них, к сожалению, остаются крайне бедными. Из двух достоверно установленных родов мозазавров - *Prognathodon* (животные длиной до 6 м) и *Mosasaurus* (длиной свыше 10 м), представители первого занимали средние трофические уровни, представители второго - высшие, хотя и те и другие обладали зубами для разрывания (6-го типа). Остатки других групп рептилий определяемы в основном лишь до семейства. Это эласмозавриды и полхотилиды. Аналоги установленных в Поволжье экологических типов позднемеловых морских рептилий, показанных на обобщенной модели (рис. 2), залиты на ней черным цветом.

Таким образом, при сравнении ледяных экосистем с позднемеловыми становится очевидно, что трофические уровни, занятые в раннеюрское время плезиозавроидами, ихтиозавринами и некрупными стеноптеригидами, в конце позднего мела были замещены черепахами, мозазаврами-глобидентидами и эласмозавридами. Средние трофические уровни в позднем мелу занимали некрупные мозазавры и плезиозавроиды. Гигантские лептоптеригоусы, занимавшие в раннеюрских морских экосистемах наиболее высокий трофический уровень, сменились мозазаврами сходных размеров.

Предложенные выше общие реконструкции для ранней юры и позднего мела иллюстрированы наиболее хорошо известными представителями экологических типов, составлявших рассмотренные сообщества. От этих обобщенных моделей мы попытались перейти к изучению конкретных сообществ в морских бассейнах Поволжья. Продолжение подобного анализа по мере наращивания фактического материала должно позволить в дальнейшем полнее изучить эти палеоэкосистемы.

Для более глубокого понимания взаимоотношений различных групп в палеоэкосистемах и процессов эволюции последних важны попытки детального сравнительного анализа динамики таксономического разнообразия этих групп. В подобный анализ с морскими рептилиями интересно ввести данные по хрящевым рыбам, по которым накоплены большие материалы и которые прямо или косвенно были взаимосвязаны с упомянутыми группами рептилий экологически. Здесь так же важен и сравнительный анализ детальных данных по экологии различных членов сообществ. В частности, интересно, что обычно принимаемое положение о замещении с позднего мела (на рубеже сеномана-турона) мозазаврами освободившейся экологической ниши ихтиозавров, наталкивается на противоречие. Оно заключается в том, что поздние ихтиозавры, будучи более совершенными пловцами, освоили более открытые части морских бассейнов, чем обитавшие преимущественно на мелководье мозазавры. Скорее, исчезновение ихтиозавров могло сопровождаться биологическим прогрессом плезиозавроидов и продвинутых акул-галеоморф, что требует специального анализа.

ЛИТЕРАТУРА

Архангельский М.С. О новом роде ихтиозавров из нижневолжского подъяруса Саратовского Заволжья // Палеонтол. журн., 1997, № 1, с. 87-91.

Боголюбов Н.Н. Об остатках двух пресмыкающихся (*Cryptoclidus simbirskensis* n. sp. и *Ichthyosaurus steleodon* n. sp.), найденных проф. А.П. Павловым на Волге в Симбирских мезозойских отложениях // Ежегодн. по геол. и минерал. России, 1909, т.2, с.42-50.

Боголюбов Н.Н. Из истории плезиозавров в России // Учен. Зап. Моск. ун-та. Отд. ест.-историч., 1911, вып. 31.

Ефимов В.М. Морские рептилии в мезозойских отложениях Ульяновской области // Краевед. зап. Ульян. краевед. муз., 1987, вып. 7, с. 60-66.

Ефимов В.М. О первой находке ихтиозавра *Ophthalmosaurus* в кимериджских отложениях СССР // Палеонтол. журн., 1991, №3, с.112-114.

Ефимов В.М. К вопросу о тафономии морских рептилий Ульяновского Поволжья // Матер. по мет. тафономич. исслед.: научн. семинар. Саратов, 1992, с. 62-66.

- Журавлев К.И. Находки остатков верхнеюрских рептилий в Савельевском сланцевом руднике // Изв. АН СССР, сер. биол., 1943, №5, с.293-306.
- Кэрролл Р.Л. Палеонтология и эволюция позвоночных // М.: Мир, 1992-93, т. 1-3.
- Новожилов Н.И. Два новых плиозавра из нижневолжского яруса Поволжья // Докл. АН СССР, 1948, т.60, с.115-118.
- Очев В.Г. Новый плезиозавр из верхнего мела Пензенской области // Палеонтол. журн., 1976, №2, с.135-138.
- Очев В.Г., Ефимов В.М. Новый род ихтиозавров из Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн., 1985, №4, с.76-80.
- Яковлев Н.Н. Остатки мозазавров из верхнемеловых отложений юга России // Изв. Геол. ком-та, 1901, т.20, с.507-518.
- Bjork P.R. Food habits of mosasaurs from Pierre Shale of South Dakota // G.S.A. Abstr. with Progr., 13, p. 91. Rocky Mountain Section, Rapid City, S.D. 1981.
- Kiprianoff W. Studien uber die fossilen Reptilien Russlands // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, 1881, 7, t.28, p.1-103.
- Lingham-Soliar T. A new mode of locomotion in mosasaurs: subaqueous flying in *Plioplatecarpus marshi* // J. Vertebr. Paleontol., 1992, 12(4), p. 405-421.
- Lingham-Soliar T. Anatomy and functional morphology of the largest marine reptile known, *Mosasaurus hoffmanni*, from the Upper Cretaceous, Upper Maastrichtian of the Netherlands // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B., 1995, 347, № 1320, p. 155-180.
- Martin L.D., Rotschild B.M. Paleopathology and diving mosasaurs // Amer. Sci., 1989, 77, № 6, p. 460-467.
- Massare J.A. Tooth morphology and prey preference of mesozoic marine reptiles // J. Vertebr. Paleontol., 1987, 7, № 2, p. 121-137.
- Riess J. Fostbewegungsweise, Schwimmphysiologie und Phylogenie der Ichthyosaurier // Palaeontogr., 1986, A192, № 4-6, p. 93-155.
- Romer A.S. An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming // Contr. Geol., 1968, 7, № 1, p.27-41.
- Taylor M.A. A reinterpretation of ichthyosaur swimming and buoyancy // Paleontology, 1987, 30(3), p. 531-535.
- Storrs G.W., Arkhangelsky M.S., Efimov V.M. Marine reptiles of Russia and the former Soviet Union // In "The Age of Dinosaurs of Russia and Mongolia", Cambridge University Press, in press.
- Wade M. *Platypterygius australis*, an Australian Cretaceous ichthyosaur // Lethaia, 1984, 17, № 2, p. 99-113.
- Wade M. A review of the Australian Cretaceous longipinnate ichthyosaur *Platypterygius* // Mem. Queensland Mus., 1990, 28(1), p. 115-137.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИЗНАКОВ И ЭВОЛЮЦИЯ АГГЛЮТИНИРУЮЩИХ ФОРАМИНИФЕР - ГАПЛОФРАГМИИДЕЙ

В.М. Подобина

Томский государственный университет

Позднемеловые комплексы фораминифер Западной Сибири и в некоторой мере других регионов Арктической палеобиогеографической области (Канада, Северная Аляска) представлены агглютинированными кварцево-кремнистыми формами, среди которых большое значение приобрели представители отряда *Ammodiscida*, в частности, широко ранее известного надсемейства *Litoliodea*. Анализ химического состава строения стенки литуолид, а также другие морфологические особенности дали возможность автору выделить из этой группы фораминифер надсемейство *Haplrophragmiidae*. (Подобина, 1978).

Все гаплофрагмииды представляют хорошо выделяемую, резко обособленную в филогенетическом развитии группу фораминифер. Несомненно их происхождение от аммодисцид, так как имеются роды, например *Trochamminoides*, являющиеся близкими по строению раковин к роду *Ammodiscus*, однако в отличие от последнего имеющие септацию.

Следует отметить, что объем данного надсемейства не является окончательно установленным. Отдельные его подразделения на уровне семейств и подсемейств будут пополняться или за-