

Ichikawa K. Zur taxonomie und Phylogenic 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 челюстной 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 рыбады (тонкие шилообразные зубы для прокалывания); 2 - кашалоты, поедающие головоногих и некрупную 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 рамках 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 пильчатые 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, луковичкообразные или желудекоподобные 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 разрывание 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 поздне меловых 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-органитрофов 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).

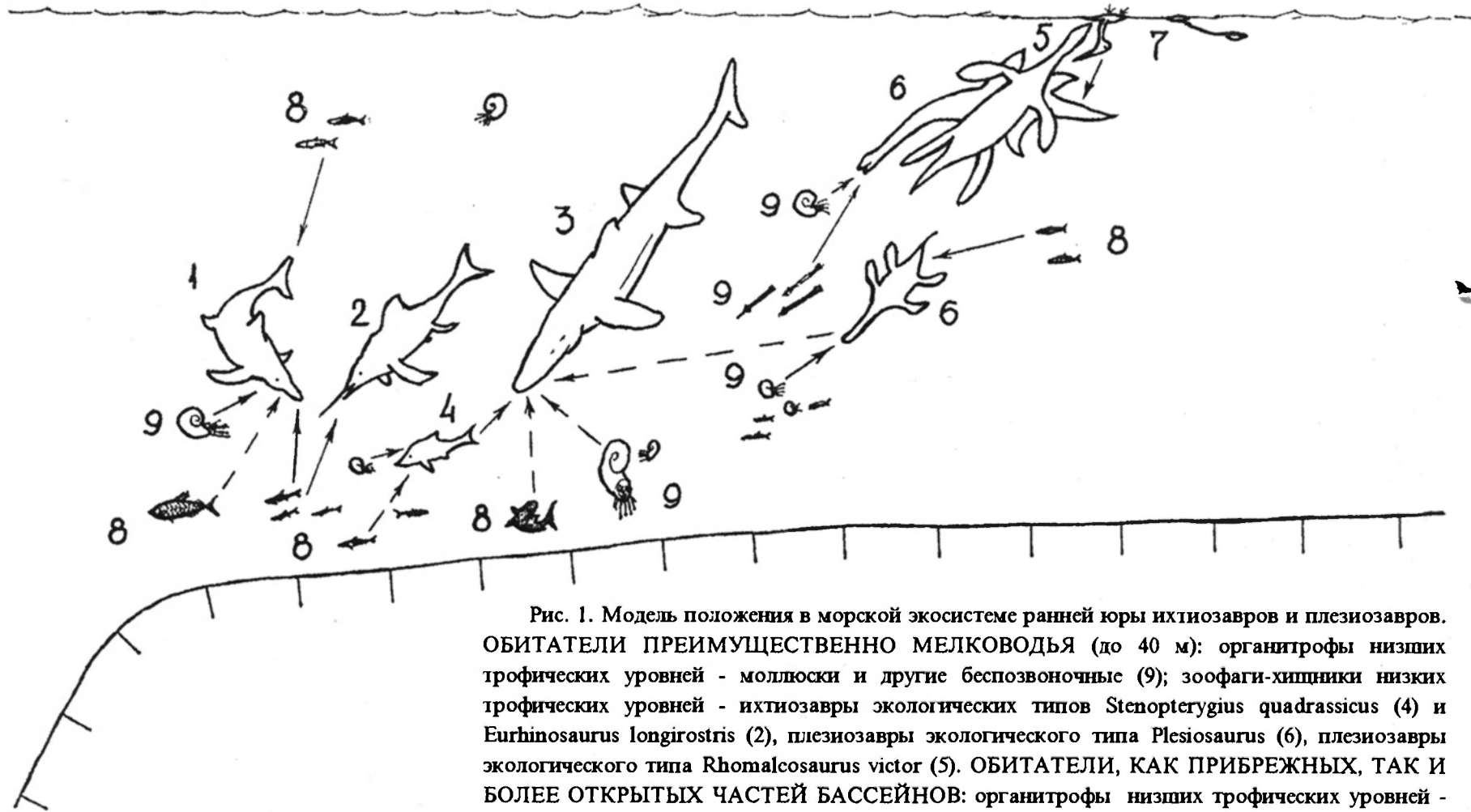


Рис. 1. Модель положения в морской экосистеме ранней юры ихтиозавров и плезиозавров. ОБИТАТЕЛИ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО МЕЛКОВОДЬЯ (до 40 м): органофаги низших трофических уровней - моллюски и другие беспозвоночные (9); зоофаги-хищники низких трофических уровней - ихтиозавры экологических типов *Stenopterygius 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: органофаги 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 общезначимого 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 толсторылый *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 толсторылый 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 ушастых 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 пластичности 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 плезиозавра *Pliosaurus irgisensis* из средневожского

подъяруса Савельевского сланцевого рудника, им были обнаружены в области поясов конечностей в большом количестве панцири раков *Glyphea* и раковины остракод *Surgidina*, 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 позднемеловых 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 эласмозаврид, обладавшие зубами для прокалывания (тип 1), видимо, принадлежали среди рептилий к наиболее низкому трофическому уровню. Широко распространенные в сеноманском веке последние ихтиозавры - платиптериисусы (длиной 4-6 м), обладавшие зубами типа 7, приспособленными для схватывания и разрывания, достаточно твердой добычи (более крупные тонкораквинные головоногие и рыбы, в том числе и защищенные остеодермами), сменили более ранних ундорозаврид. Сходный уровень занимали, судя по всему, и крупные эласмозавриды (4-ый тип зубов). Некоторые из плиозавроидов-поликотилид так же имели зубы общепрофессионального 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 ящерицы 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 и-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, Rotschild, 1989), очевидно, собирали и плававшую пададь, 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 "угрвидный" 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 пинвинов 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. *Elastosauroidae*, представители которых достигали длины 14-16 м. Они занимали в экосистемах то же место, что и их более рашие 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 - короткошее 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 *Tripascomerum 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, птлиц (12, 13).

общефункционального 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 плиозавроидов освоили в пределах областей своего обитания относительно значительные глубины. Так полагают, что тринакромерииды (*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, *Platescarpus*, у которых отмечены паллопатологические 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 - *Pegonathodon* (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 определимы в основном лишь до семейства. Это эласмозавриды и поликотилиды. Аналоги установленных в Поволжье экологических типов поздне меловых морских рептилий, показанных на обобщенной модели (рис. 2), залиты на ней черным цветом.

Таким образом, при сравнении лейкасовых экосистем с поздне меловыми становится очевидно, что трофические уровни, занятые в раннеюрское время плезиозавроидами, ихтиозавринами и некрупными стеноптеригидами, в конце позднего мела были замещены черепаками, мозазаврами-глобидентинами и эласмозавридами. Средние трофические уровни в позднем мелу занимали некрупные мозазавры и плиозавроиды. Гигантские лептоптеригиды, 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 плиозавроидов 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 мезозойных 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 плезиозавра 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. Fortbewegungsweise, Schwimmphysiologie und Phylogenie der Ichthyosaurier // Palaeontogr., 1986, A192, № 4-6, p. 93-155.
- Romer A.S. An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming // Contribs Geol., 1968, 7, № 1, p.27-41
- Taylor M.A. A reinterpretation of ichthyosaur swimming and bouyancy // 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 *Litiolidea*. Анализ химического состава строения стенки литиолид, а также другие морфологические особенности дали возможность автору выделить из этой группы фораминифер надсемейство *Harporhagmiidea*. (Подобина, 1978).

Все гаплофрагмиидеи 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-