

## ИСКОПАЕМЫЕ СЛЕДЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕПТИЛИЙ

Ископаемые следы древних животных делятся на две основные группы – собственно следы, оставленные механическим путем – конечностями или телом животного (*Vivichnia*), и следы – признаки или остатки жизненных функций (*Vivisignia*), куда относятся следы рождения и размножения (фоссильные яйца или скорлупа яиц), следы питания (копролиты, погадки, погрызы, поеди и проч.), признаки болезней или прижизненных повреждений тела и т.д.

Для обозначения собственно следов принята паратаксономическая классификация с бинарной номенклатурой. Собственно следы рептилий объединены под названием *Reptilipedia Vialov*. Среди них выделяются *Theromorphipedia*, *Lepidosauripedia*, *Cotilosauripedia*, *Chelonomorphipedia*, а затем и соответствующие более мелкие подразделения. Предложенная классификация следов позвоночных животных – *Vertebraticchnia* [6, 7, 8, 10, 12, 54] получила поддержку со стороны палеоихнологов [48, 51].

В литературе имеются описания очень большого количества следов. По ним выделены весьма многочисленные ихнороды и ихновиды. Описано около 340 родов для тетрапод, из которых, однако, только около 200 признано валидными [40]. Много сведений о следах рептилий приведено Лессертиссером [44]. Чрезвычайно интересна посвященная следам позвоночных новейшая работа Серджента [48]. Сводку по следам рептилий, приведя перечень (с синонимикой) всех их родовых и видовых названий, дал Кун [43]. Более новой является сводка Хаубольда [40].

По следам могут быть произведены стратификация отложений, определение их возраста, корреляция слоев даже разных континентов, выделение опорных горизонтов. Иногда только следы дают возможность судить о былых зооценозах позвоночных; делались попытки использовать следы для палеоэкологических реконструкций и подсчета биомассы животных.

Наиболее древние следы тетрапод были обнаружены в отложениях карбона, но принадлежность их амфибиям или рептилиям в большинстве случаев установить трудно. Первые найденные следы собственно пресмыкающихся широко известны под названием *Chirotherium Kaup, 1835 (Pseudosuchipedoidei)*.

В связи с рассмотрением вопросов палеоихнологии применительно к рептилиям следует особо остановиться, в частности, на от-

крытом в 1878 г. одним из самых богатых в мире местонахождений динозавров (главным образом, игуаноносов). Оно находится в Бельгии, на северной окраине каменноугольного бассейна Гэно, близ селения Берниссар. Любопытны условия залегания там костей. Они находятся в серых вельдских глинах, которые выполняют естественный колодец, т.е. вероятно широкую древнюю трещину или расщелину в каменноугольных отложениях. Следы были вскрыты угольной шахтой на глубине от 322 до 356 м. Изложение сведений, касающихся берниссарской динозавровой фауны, здесь и в других местах статьи дается по прекрасной книге Л.К. Габуния [15], посвященной Л. Долло, блестящему исследователю этой фауны.

Раскопки в Берниссаре производились на протяжении более чем трех лет. В результате было извлечено шестьсот огромных блоков с ископаемыми остатками древних позвоночных, которые были доставлены в Брюссельский Музей естественной истории. В блоках оказались 29 почти полных скелетов игуаноносов, остатки 5 крокодилов, 5 черепов, 1 саламандры, 2000 рыб, а также многочисленные растительные остатки, главным образом папоротникообразных.

Наибольший интерес представили в названных сборах остатки игуаноносов, специально изученные Л. Долло. Здесь были обнаружены два вида – менее крупного *Iguanodon mantelli Meyer* (вида, уже известного из раннего мела Англии) и *Iguanodon bernissartensis Boulanger* (новый вид, до 10 м длиной). Уже в 1883 г. был смонтирован первый скелет берниссарского игуанонона, а затем еще 9 их экземпляров.

Часть скелетов игуаноносов, менее полных, была найдена в причудливых позах – со скрюченными шеями, вытянутыми конечностями. Такое их положение свидетельствует, по мнению Л. Долло, о „предсмертных конвульсиях“ животных, утопавших в паводковых водах (о причинах их гибели см. ниже).

В 1880-х годах, когда Л. Долло начал свои исследования, вообще очень мало было известно об образе жизни динозавров и, в частности, о способе их передвижения. В свое время уже высказывались предположения о том, что те птицеподобные динозавры, к числу которых относятся игуаноносы, передвигались на задних ногах, подобно бегающим птицам, но обстоятельное обоснование такой точки зрения впервые привел именно Л. Долло. Его аргументация была основана прежде всего на сравнительном изучении и признаках сходства тазового пояса и других частей скелета игуаноносов и бегающих (или бескилевых) птиц. Кроме того он прибег к анализу следов игуаноносов, описанных из вельдских отложений Хэстингса в Англии и окрестностей Ганновера [32, 49, 52].

Палеоэкологический анализ серии следов игуанононов на большой плите из вельды Англии [32] привел Л. Долло к следующим выводам. Игуанононы – это двуногие животные. Все отпечатки их следов трехпалые и передвигались они на задних ногах, не опираясь на хвост. Почва, по которой они ходили в данном месте, была мягкой. Следы, оставленные индивидами различной величины на неболь-

шом пространстве, показывают, что игуанодоны жили, вероятно, группами [35].

Получив от Штрукмана отпечатки ноги динозавра из вельда Ганновера, Л. Долло показал, что стопа берниссарского игуанодона идеально укладывается в отпечаток этой ноги. Вместе с тем все следы ног данного типа принадлежат другим динозаврам, о чем можно судить по расположению их на поверхности пласта.

Интересная, хотя и вызвавшая возражения статья Л. Долло [36] свидетельствует также о том, какие еще палеоэкологические выводы могут быть сделаны по наблюдениям над следами. По отпечаткам, изображенным в разных источниках, он выделил три типа следов, обозначенных им по фамилиям авторов источников. Л. Долло пришел к выводу, что эти типы отпечатков соответствуют трем различным аллюрам животного:

1) тип Биклса - полный отпечаток ноги - как фалангового отдела, так и „зафаланговой подушки“. Соответствует умеренному аллюру, спокойной ходьбе, когда животное опиралось на всю стопу, а его хвост слегка волочился по земле, не оставляя сколько-нибудь заметного следа;

2) тип Тейлора - отпечаток только фалангового отдела. Соответствует быстрому аллюру - бегу, когда центр тяжести тела животного настолько перемещался вперед, что хвост совершенно не касался земли;

3) тип Даусона - отпечаток проксимальной части фалангового отдела и „зафаланговой подушки“. Соответствует отдыху, тяжесть тела перемещалась назад и животное опиралось на проксимальную часть фалангового отдела и на зафаланговую подушку ноги, а также на хвост, оставлявший отчетливый след.

Через некоторое время по поводу этих аллюров была напечатана критическая статья Баллерштедта [31]. Он согласился с тем, что отпечатки второго типа (типа Тейлора) могут соответствовать быстрому бегу. Однако он поставил под сомнение реальность выделения следов „ходьбы“ и „сидения“. Баллерштедт приводит случай, когда отпечатки стопы одного индивида - на всем протяжении сохранившегося „хода“ - пройденного им пути были представлены следами „сидения“. Он полагает, что на песчаном грунте следы „ходьбы“ должны превращаться в следы „сидения“ из-за неизбежного быстрого стирания отпечатков кончиков пальцев.

Только если „следы ходьбы“ оставлены на глинистом грунте, они могут сохраниться и действительно соответствовать такому аллюру.

По мнению Л.К. Габуния [15], следы „ходьбы“ и „сидения“ игуанодонов в отдельных случаях трудно различимы. Все же, если учитывать субстрат, на котором они запечатлены, и характер их распределения, можно, как он считает, с уверенностью найти все три типа следов, выделенные Долло. Интересно, что сравнительно недавно некоторые исследователи использовали следы динозавров для определения скорости их передвижения. Она оказалась у этих,

преимущественно крупнотелых, грузных животных невелика (от 3 до 12 километров в час).

В отмеченных выше работах Л. Долло по следам особенно важна методологическая сторона данных исследований, впервые, как пишет Л.К. Габуния, показавших возможность этологического подхода к изучению ископаемых следов. Заметим еще попутно, что следы именно игуанодонов получили уже в одном из исследований последнего времени родовое название - *Iguanodonichnus* [34].

Обратимся теперь к рассмотрению отпечатков ног рептилий, известных на территории СССР [7]. Из карбона Джезказганского рудника (Казахстан) кратко описаны следы лап и следы волочения хвоста, но систематическая принадлежность их неясна.

В нижней пачке келематинской свиты (верхняя пермь) в долине р. Каинды в Северной Фергане Т.А. Сикстель нашла отпечатки следа позвоночного, по мнению Л.П. Татаринова, принадлежавшего ящерицеобразному пресмыкающемуся лацертоидного типа [3]. Из юрских угленосных отложений в кишлаке Рават (Зеравшанский хребет) еще Г.Д. Романовский [22] описал несколько следов динозавров под названием *Brontozoum tianshanicum* Rom.; здесь же Е.А. Кочнев обнаружил в 1959 г. большое количество (целые цепочки) разного типа следов. Дополнительные сведения о них привел А.К. Рождественский [21], установивший наличие здесь следов как четвероногих, так и более редких двуногих динозавров (растительоядных и хищных). В нижнемеловых слоях горы Сатаплия в Западной Грузии оказалось очень много следов как мелких динозавров (отнесенных к новому роду и виду *Sathapliasaurus tschabukianii* Gab.), так и крупных двуногих динозавров, изученных Л.К. Габуния [13, 14]. В сеномане, на южном склоне Гиссарского хребта (Таджикистан), С.А. Захаров [16] нашел и описал крупные следы стопоходящих динозавров и выделил оставивших их животных (не следы) в новый род и вид *Macropodosaurus gravis* Zakh.

К числу *Vivisignia* относятся следы (свидетельства) рождения - *Natisignia*, прежде всего остатки яиц (*Veterovata*), обозначенные для рептилий *Reptiliovina* [9]. Существует особый раздел науки, называемой оологией. Изучение ископаемых яиц может быть обозначено как палеоология. В более общем объеме выделяется особый раздел палеоихнологии, посвященный изучению всех вообще палеонтологических свидетельств размножения и развития живых существ. Раздел этот Л.И. Хозацкий с соавторами [28] рассматривают как отдельную отрасль науки о древних организмах - палеозмбриологию.

В этот класс ископаемых яиц пресмыкающихся - *Reptiliovina* входят отряды, в частности, *Testudiniovina* (яйца черепах), *Dinosauriovina* (яйца динозавров). При недостаточной изученности ископаемой скорлупы яиц и тех признаков, по которым могут устанавливаться формальные роды („ovigenus“), при необходимости все же можно различать формы хотя бы с видовыми отличиями. При этом можно употреблять в качестве формального родового названия - *Dinosauriovum* [9]. Оно требуется как некоторая

временная „родовая“ основа для сопутствующих видовых обозначений. В дальнейшем этот „род“ в очень широком понимании, безусловно, разделится на ряд самостоятельных „родов“.

Наиболее древнее известное ископаемое яйцо четвероногих было найдено в пермо-карбоне Техаса. Предполагается, что оно могло принадлежать пеликозавру [47].

Больше всего остатков яиц динозавров известно из верхнемеловых отложений. Они найдены в Северной Америке [28], во Франции, где скорлупа яиц обнаруживается иногда в виде массовых скоплений [46, 37, 38], в провинции Шань-дун в Китае [55, 56].

В СССР скорлупа динозавров обнаружена в двух пунктах в Южной части Зайсанской котловины, в красных глинах северозайсанской свиты. Кроме того, указывается находка нескольких обломков в красноцветной, также верхнемеловой толще в 20 км от г. Чимкента [1, 2].

Чрезвычайно интересные и особенно многочисленные остатки яиц рептилий были найдены в верхнемеловых отложениях Монголии [17]. Помимо множества фрагментов скорлупы, здесь имеется и много целых яиц разной величины и формы – круглых, продолговатых, и с разной микроструктурой. Исключительный интерес представила находка в Монголии остатков эмбриона динозавра, обнаруженного внутри яйца [26].

В меловых отложениях Монголии обнаружены даже целые кладки яиц динозавров, часть которых (состоящих из продолговатых яиц) американскими исследователями была отнесена к рогатым динозаврам (род *Protoceratops*). Однако Л.И. Хозацкий с соавторами [28] полагают, что яйца такого типа принадлежали скорее утконосым динозаврам – гадрозаврам.

В СССР давно уже проводится изучение строения скорлупы ископаемых яиц рептилий [23]. Большое значение, в частности, имеют исследования А.В. Сочавы [24, 25]. Изучение микроструктуры монгольских динозавровых яиц позволило ему выделить две основные разновидности скорлупы: двуслойную – с внутренним сосочковым и наружным губчатым слоями (с разделением на ангустоканальный и протоканальный типы – по характеру аэрационных каналов) и однослойную (мультиканальный тип). Обе эти формы скорлупы принадлежат к общему орнитоидному типу, сходному с типом строения скорлупы птиц. А.В. Сочава допускает, что яйца с орнитоидной скорлупой откладывались птицетазовыми динозаврами (*Ornithischia*). Скорлупа яиц динозавров из Южной Франции имеет другой тип строения – тестуоидный, сходный с типом, характерным для черепах. Такие яйца могли быть свойственны ящеротазовым динозаврам (*Saurischia*).

В последнее время стали развиваться электронномикроскопические исследования ультраструктуры скорлупы [18, 39, 45].

По мнению Г. Межевской, в Монголии, судя по исследованиям фрагментов скорлупы, имеются яйца не только динозавров, но и черепах, ящериц, а также птиц [18]. Недавно Л.И. Хозацкий, Б. Месарош и Б. Виг [28] изучили несколько образцов скорлупы

динозавровых яиц из Казахстана (Зайсанская котловина, р. Тайжузген) и из Монголии (Южная Гоби, Баян-Дзак) с применением сканирующего электронного микроскопа. В этой очень интересной работе дается также краткий обзор всех находок яиц динозавров и производившихся соответствующих микроструктурных исследований. В отношении изученных образцов авторы считают, что все они, имея орнитоидное строение, принадлежат гадрозаврам (*Hadrosauridae*), но зайсанские и монгольские яйца относятся, скорее всего, к двум разным родам динозавров этого семейства.

В настоящее время накопилось уже много ископаемых остатков яиц рептилий, особенно фрагментов скорлупы. Они подвергались различным исследованиям, описаны характерные для них особенности строения наружной поверхности, выявлены разные типы их микроструктуры. Однако все эти остатки не систематизированы, классификация ископаемых яиц еще не разработана и, по-видимому, еще не было попыток ее разработки. Вместе с тем, конечно, уже ощущается необходимость в создании определенной системы и номенклатуры. Как и для других следов жизни, это должна быть формальная, паратаксономическая классификация, с выделением форм-родов и форм-видов („ovigenus“, „ovispecies“). Ее нужно начинать именно на родовом и видовом уровнях внутри тех крупных подразделений, которые уже имеются [9]. Здесь прежде всего возникает принципиальный вопрос о соподчинении признаков – какие из них должны считаться наиболее важными, а какие подчиненными. Подход может быть разным, – с одной стороны, с точки зрения биологической важности признаков, но с другой – с позиций более простого построения всей системы, более легкого практически установления признаков для первоначального распределения, размещения по группам, без привлечения специальных исследований, т.е., одним словом, с позиций практического применения классификации. Мы знаем для данного случая три категории (группы) признаков – форма яиц, характер наружной поверхности и микроструктура скорлупы. Легче всего, конечно, классифицировать по наружным признакам, не подвергая объекты микроскопическому исследованию. Однако о форме можно говорить в основном имея целые яйца или достаточно значительные (крупные) их части. Приходится выбирать между характером наружной поверхности и микроструктурой. Конечно, когда перед нами целая серия остатков – скопление различных фрагментов, мы прежде всего рассортируем их по внешним признакам, по особенностям внешней поверхности скорлупы – гладкой или шероховатой, скульптурированной (с бугорками или с гребнями) и т.д.

Можно наметить разные группы признаков и определенную их соподчиненность, необходимую для классификации. Например, основные признаки: однородная (лишенная скульптуры) или скульптурированная поверхность скорлупы. В первом случае выделяется гладкая и шероховатая поверхность. Во втором по характеру скульптуры – бугорчатая, гребнистая и др. В группе форм с бугорчатой скульптурой скорлупы следует различать варианты – с бугорками округлыми

и овальными, крупными или мелкими, сближенными или редко представленными и т.д.

Все же представляется, что несмотря на практическое удобство и легкость использования для классификации отмеченных здесь наружных признаков строения скорлупы яиц, важнее те особенности, которые имеют общее биологическое значение. Как мы видели, по характеру микроструктуры скорлупы может быть произведено деление яиц динозавров на орнитоидный и тестудоидный типы – т.е. на яйца птицетазовых и ящеротазовых динозавров. Вероятно, это – главные черты микроструктуры, и нужно положить именно их в основу классификации. Однако это только главные черты, а не детали. Общие микроструктурные признаки могут служить для выделения основных крупных единиц. Детальными же микроструктуры вряд ли следует пользоваться для более дробных подразделений. Здесь на первый план, как нам кажется, выступают наружные признаки. В первую очередь приходится принимать во внимание различимые даже на фрагментах особенности наружной поверхности (а иногда, может быть, и внутренней). Что важнее с точки зрения практической паратаксономической классификации – скульптура скорлупы или общая форма яйца – сейчас сказать трудно – для этого нужно иметь большой материал. Собрать его в одних руках не так легко, а опубликованных данных с изображениями очень мало. Вероятно, круглые яйца могут быть и гладкими, и скульптурированными. В таком случае форма является более общим признаком, а скульптура скорлупы (или ее отсутствие) подчиненным. Но можно допустить, что гладкие яйца имеются и круглые, и продолговатые, а скульптурированные тоже – и круглые, и продолговатые. Тогда нужно считать более общим признаком скульптуру, а форму яйца подчиненным. Так или иначе, но форма яйца вместе с его размерами – признак по крайней мере родового ранга. Но то же можно сказать и о наличии или отсутствии скульптуры (даже скорее это надродовой признак), и о крупных чертах характера скульптуры (гребневидная, бугорчатая).

Думаю, что разработку систематики нужно начинать с видовых категорий. Дальнейшее при накоплении материала покажет, каким образом те или иные виды можно будет объединить в родовые и более высокие категории паратаксономической классификации. Сейчас надо выделить формы – виды, но также и роды, пока, может быть, в широком понимании, так сказать временные, поскольку видовое название без родового существовать не может.

Несколько слов следует сказать о номенклатуре. Сейчас слишком опасно применять родовые названия, в которые входило бы биологическое название животного – предполагаемого создателя. Здесь связь может быть только предполагаемая.

Названия (как родовые, так и видовые) следует давать нейтральные, по географическим признакам и по внешним особенностям яиц (по форме, скульптуре и т.д.).

Таким образом, общая схема классификации яиц динозавров могла бы выглядеть так:

Veterovata  
(ископаемые яйца)  
Reptiliova  
(яйца рептилий)  
Dinosauriovida  
(яйца динозавров)

порядок	Ornithischiovidea (яйца орнитоидного типа, принадлежащие птицетазовым динозаврам, скорлупа двуслойная)	Saurischiovidea (яйца тестудоидного типа, принадлежащие ящеротазовым динозаврам, скорлупа однослойная мультиканального типа)
подпорядок	„А” (ангустока- нальный тип скорлупы)	„В” (протока- нальный тип скорлупы)

Для видового разделения следует составить конкретный перечень упоминаемых в литературе элементов скульптуры, их типов и сочетаний, закономерностей распределения на поверхности, а затем выделить более или менее заметные и постоянные, а далее – и наиболее заметные. После этого следует попытаться по таким признакам разделить все известные в настоящее время (в коллекциях и описанные в литературе) формы динозавровых яиц.

В состав свидетельств рождения *Vivisignia* входят также ископаемые зародыши (*Vetembrionae*). Мы уже упоминали о находке в Монголии яйца с остатками еще не вылупившегося зародыша динозавра [18, 26]. Сведения о находке зародышей динозавров приводились и американскими палеонтологами, но они подвергались некоторым сомнениям.

Чаще и издавна встречаются упоминания о находках зародышей ихтиозавров, обнаруженных в утробе матери. Изображение плит с подобного рода скелетами ихтиозавров имеются в ряде опубликованных изданий.

Во время недавней поездки в ФРГ я побывал в очень интересном частном палеонтологическом музее Хауффа в Хольцмадене (Вюртемберг) – специальном здании с богатейшей коллекцией ископаемых, главным образом лейаса, собиравшихся в соседней каменноломне многие годы. Здесь имеется немало каменных плит с тщательно отпрепарированными скелетами морских позвоночных животных. На одной плите можно видеть полный скелет самки ихтиозавра с несколькими зародышами – один уже вышел из материнской утробы, но тут же погиб, и его скелетик находится на плите рядом, остальные пять так и не родились и погибли вместе с матерью [42].

Особую группу составляют следы питания (*Cibisignia*). Они могут быть определены по остаткам, найденным в желудке. Так, у многих морских рептилий в желудке – вернее внутри скелета там, где при жизни помещался желудок, были обнаружены ростры белемнитов.

Точно так же о пище рептилий можно судить по содержанию тех или иных непереваренных остатков в копролитах. Однако само определение принадлежности копролитов тому или иному животному в большинстве случаев бывает затруднительным.

Отметим особо следы укусов – нападений, очевидно, с целью питания. На раковинах мезозойских брахиопод, например, в ряде случаев обнаруживаются следы укусов, однако заживленных. Обычно бывает трудно установить, кто были те хищники, которые наносили такие укусы, – рыбы или рептилии. Сами по себе укусы и следы зубов бывают разного типа: тупые, округлые (повреждения раздавливания), или острые, конические [50]. Приводится очень интересный случай повреждения верхнемелового аммонита *Placenticerus* [50].

Ископаемые следы пищеварения (*Digestisignia*) – копролиты рептилий (*Reptilicoprida*) не раз описывались в литературе. Их общая классификация дана нами в специальной статье [11]. По содержащимся в копролитах обломкам мелких косточек или остаткам растений устанавливается принадлежность их хищным или травоядным животным. На территории СССР в триасовых отложениях побережья оз. Индер известны крупные копролиты, которые, по В.Г. Очеву [19], могут быть приписаны рептилиям (возможно, дицинодонтам) или стегоцефалам.

В нижнемеловых отложениях Монголии – на юго-востоке котловины Больших озер были найдены копролиты позвоночных животных (крокодилов или хампсозаврид).

Обратимся к несколько более детальному изложению сведений о следах болезней и повреждений (*Corruptisignia*). Изучение всех патологических явлений выделяется в особую отрасль науки – палеопатологию, входящую в состав палеоихнологии. В этом плане заслуживает внимания специальная сводка по палеопатологии, составленная Ташнади-Кубачкой [50].

На скелете диплодока, слепок которого хранится в Палеонтологическом институте АН СССР, некоторые хвостовые позвонки оказываются сросшимися, что может быть следствием травматического спондилеза. Срашение позвонков, вызванное, очевидно, травматическим остеоартритом, наблюдалось у 6 диплодоков в ряду 10 исследованных [33]. У меловых динозавров указывались признаки оссифицирующего периостита.

Интересен, в частности, скелет одной из наиболее древних змей (нижний мел Югославии) с сильно утолщенными ребрами в результате пахиостоза.

Иногда при переломах, вследствие инфекции возникал периостит или остеомиелит, и кость превращалась в деформированную массу. Приводятся случаи распространения инфекции на другие части тела (в дальнейшем сепсис приводил к гибели животного). Нередко наблюдаются повреждения костной ткани, например роострума, у триасовых фитозавров и деформации его вследствие воспаления надкостницы и образования каллуса.

Экзостозы на костях рыла ученый Ф. Нопча, в частности, рассматривал даже как наследственные, возникшие в результате частых повреждений, что, конечно, не может быть принято. Считается, что подобные изменения являются последствием периостита и остеомиелита. Повреждения же возникают во время боев за самку или за добычу.

К числу признаков повреждений (*Corruptisignia*) относятся и следы переломов (*Fractisignii*). Зажившие переломы костей конечностей и остистых отростков установлены у пермских пеликозавров. Л. Долло [15] описывал наряду с другими прижизненными повреждениями конечностей игуаноносов перелом впоследствии заново сросшихся костей предплечья у одной особи. Переломы конечностей и ребер у динозавров могли происходить в результате боев за самку. Приводится также случай переломов ребер у динозавра паразауролафа, залеченных с образованием каллуса. Переломы ребер описываются и у морских рептилий (мозазавров, телеозавров, плезиозавров). В качестве причины таких переломов предполагается не только борьба самцов, но и „игра“ с самкой при спаривании, сопровождаемая ударами хвостом или головой. Однако допускаются и различные травмы другого рода, – например, удары о подводную скалу при быстром повороте.

Переломанные и анкилотизированные позвонки у крупных динозавров не являются редкостью. Травма у них могла возникать также от ударов хвостом во время боя, от случайных ударов во время игр еще молодых особей.

Отметим ряд приводимых в литературе случаев поломки зубов рептилий. Обломанные зубы крокодилов, терзавших трупы динозавров, были найдены в получившем широкую известность местонахождении в Семиграде верхнемеловых скелетов динозавров и фрагментов обгрызанных костей разных рептилий.

Интересен случай находки при препарировании скелета диплодока застрявшего между его двумя позвонками обломанного зуба (длиной до 10 см) хищного динозавра.

Свидетельства или следы гибели животных обозначаются как *Mortisignia*. По существу каждый ископаемый остаток является свидетельством гибели. Здесь же, однако, имеется в виду не естественная смерть, а случаи, вызванные какими-либо особыми причинами. Смерть от заболеваний или повреждений, нередко наблюдаемых на скелетных остатках, на ископаемом материале установить очень трудно. Переломы конечностей могут приводить к гибели вследствие ослабленной подвижности, что затрудняло добывание пищи и уменьшало способность защиты от хищников (активной защиты или спасения бегством).

Одна из причин гибели – попадание в естественные ловушки – провалы в почве, нефтяные озера, топи и др. В отношении древних рептилий конкретных указаний такого рода немного. Известны, однако, случаи массовой гибели этих животных.

По условиям захоронения обнаруженных более 20 экземпляров игуаноносов отмечавшегося выше берниссарского местонахождения

предполагается, что стадо этих крупных вельдских динозавров провалилось в трещину, рассекавшую каменноугольные породы, там погибло и было засыпано осадками. Подчеркивается, что там находились только старые особи. Быть может, здесь их настигло наводнение и они погибли. Л.К. Габуния [15] полагает, что стадо могло быть захвачено потоком воды во время половодья. Отсутствие же скелетов молодых особей объясняется тем, что им было легче, чем старым, бороться с водной стихией и спастись бегством. Заметим, впрочем, что если половодье было столь сильным, что привело к гибели целого стада динозавров, то потоки воды должны были бы и разнести трупы на какие-то расстояния в разные стороны и они не могли бы образовывать такое скопление.

В.Г. Очев [20] упоминает в одной из своих работ о погребении динозавров в положении прижизненной ориентации их тел в условиях вязкого побережья. Рассматривая различные тафономические условия, он выделил особый тип захоронения крупных скоплений целых скелетов черепах на месте массовой гибели в спокойных водоемах. Такие скопления наблюдались, например, в верхнемеловых отложениях Монголии. Очевидно, это представляет собой иммиграцию – погребение заживо [5]. В этих условиях возникла литомиграция, как и в случаях, например, замурования змей в травертине [4, 53] или в толще известняка [29].

#### Л и т е р а т у р а

1. Бажанов В.С. Первое нахождение скорлупы яиц динозавров в СССР. – Труды Инст. зоологии АН Каз. ССР, 1961, т. 15, с. 177–181.
2. Бажанов В.С., Кожамкулова Б.С. Новые палеозоологические обоснования палеогеографии и стратиграфии для Казахстана. – Вестн. АН Каз. ССР, 1960, № 8, с. 87–88.
3. Бенш Ф.Р., Савицкая Л.И., Сикстель Т.А., Станкевич Ю.В. О верхней перми в Северной Фергане. – Узб. геолог. журн., 1972, № 1, с. 49–52.
4. Вялов О.С. Заживо погребенные змеи. – Природа, 1961, № 11, с. 116–117.
5. Вялов О.С. Явления прижизненного замурования (иммиграции) в природе. – Тр. VII сессии ВПО. Л., 1964, с. 193–194.
6. Вялов О.С. Стратиграфия неогеновых моласс Предкарпатского прогиба. Киев, 1965. 192 с.
7. Вялов О.С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, 1966. 164 с.
8. Вялов О.С. Материалы к классификации ископаемых следов и следов жизнедеятельности организмов. – Палеонт. сборник (г. Львов), 1968, № 5, вып. 1, с. 125–129.
9. Вялов О.С. Ископаемые остатки свидетельств размножения и рождения. – Палеонт. сборник (г. Львов), 1971, № 8, вып. 2, с. 42–52.

10. Вялов О.С. Классификация ископаемых следов жизни. – Международный геологич. конгресс, XXIV сессия. Докл. советских геологов. Проблема 7. Палеонтология. М., 1972, с. 20–30.
11. Вялов О.С. О копролитах. – Палеонт. сборник (г. Львов), 1974, № 10, вып. 2, с. 88–100.
12. Вялов О.С. Следы жизнедеятельности организмов и их классификация. – Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. – Тр. XIII и XIV сессий ВПО. Л., 1976, с. 18–25.
13. Габуния Л.К. О следах динозавров нижнемеловых отложений Западной Грузии. – Докл. АН СССР, 1951, т. 81, № 5, с. 917–919.
14. Габуния Л.К. Следы динозавров. М., 1958. 72 с.
15. Габуния Л.К. Луи Долло (1857–1931). М., 1974. 264 с.
16. Захаров С.А. О сеноманском динозавре, следы которого обнаружены в долине р. Ширкент. – Палеонтология Таджикистана, вып. I. Душанбе, 1964.
17. Мартинсон Г.Г., Сочава А.В., Колесников Ч.М. Ископаемые яйца динозавров из пустыни Гоби. – Вестн. АН СССР, 1971, № 7, с. 95–98.
18. Межеевская Г. Ультраструктура скорлупы яиц некоторых меловых рептилий и птиц. – Двусторонний советско-польский симпозиум „Электронно-микроскопические методы в палеонтологии“. Москва, 16–18 ноября 1976 г. Тезисы докладов. М., 1976, с. 18.
19. Очев В.Г. Некоторые замечания о копролитах триасовых позвоночных. – Палеонт. журн., 1974, № 2, с. 146–148.
20. Очев В.Г. Тафономические типы местонахождений мезозойских тетрапод как показатели палеоландшафтов. – Бюлл. МОИП, 1976, № 4, с. 139–145.
21. Рождественский А.К. Новые данные о местонахождениях динозавров на территории Казахстана и Средней Азии. – Научн. труды Ташкентск. ун-та, геол. науки, 1964, № 234, кн. 20, Ташкент, 1964, с. 227–241.
22. Романовский Г.Д. Материалы для геологии Туркестанского края, вып. II. СПб, 1884, 159 с.
23. Садов И.А. О строении скорлупы яиц ископаемых рептилий и птиц. – Палеонт. журн., 1970, № 4, с. 88–91.
24. Сочава А.В. Яйца динозавров из верхнего мела Гоби. – Палеонт. журн., 1969, № 4, с. 76–88.
25. Сочава А.В. Два типа скорлупы яиц сеноманских динозавров. – Палеонт. журн., 1971, № 3, с. 80–88.
26. Сочава А.В. Скелет эмбриона в яйце динозавра. – Палеонт. журн., 1972, № 4, с. 88–92.
28. Хозацкий Л.И., Месарош Б., Виг Б. Ультраструктура скорлупы яиц некоторых динозавров по данным сканирующе-электронной машины микроскопии. – Acta Biologica Debrecina, 1977, t. 14, p. 123–135.

29. Хозацкий Л.И., Эглон Я.М. Об одном из путей захоронения и фоссилизации остатков позвоночных. - Природа, 1947, № 1, с. 72-73.
30. Яцко И.Я. Следы заболевания на ископаемых скелетах плиоценовых верблюдов из карстовых пещер в окрестностях г. Одессы. - Тр. Одесского ун-та, т. 152, геолого-географ. науки, 1962, вып. 8, с. 34-45.
31. Ballerstedt M. Bemerkungen zu den alteren Berichten über Saurierfährten im Wealdensandstein und Behandlung neuer aus 5 Fussabdrücken bestehender Spur. - Centralb. Mineral. und Geol., 1914, Bd. 2, S. 48-64.
32. Beckles S.H. On the Ornithoidichnites of the Wealden. - Quart. Journ., 1854, vol. X, p. 456-464.
33. Blumberg B.S., Sokoloff L. Coalescence of caudal vertebral on the giant dinosaur Diplodocus. - Arthritis and Rheumat, 1961, vol. 4, N 6, p. 592-601.
34. Casamiquela. Sobre de dinosaurias del Cretaceo inferior de Colchagua, Chile. - Publ. Univer. Chile Fac. Cienc., Geol., 1968, vol. 30, 24 p.
35. Casier E. Les Iguanodons de Bernissart. Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Bruxelles, 1960. 134 p.
36. Dollo L. Les allures des Iguanodons d'après les empreintes des pieds et de la queue. - Bull. Sci. France et Belgique, 1906, t. 40, 5 sér., vol. IX, p. 1-12.
37. Dughi R., Sirugue F. Les oeufs de Dinosauriens du Bassin d'Aixen-Provence. - Compt. rendus seances Acad. Sci., 1957, N 245, p. 707-710.
38. Dughi R., Sirugue F. Observations sur les oeufs de Dinosaures du bassin d'Aix-en-Provence; les oeufs à coquilles bistratifiées. - Compt. rendus séances Acad. Sci. 1958, N 246, p. 2271-2274.
39. Erben N.K. Ultrastrukturen und Mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien. - Biomineralisation Forschungsberichte, 1970, Bd. I, S. 1-66.
40. Haubold H. Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. - Handb. der Paläoherpetologie, 1971, Teil 18, 124 S.
41. Häntzschel W., Farouk - El - Baz, Amstutz G.C. Coprolites. An Annotated Bibliography. - Geolog. Soc. of America, 1968, Mem. 108, 132 p.
42. Hauff B. Museum Hauff in Holzmaden Teck. Württemberg, 1971. 27 S.
43. Kuhn O. Ichnia tetrapodorum. Fossilium Catalogus, I. Animalia. Pars 101. Gravenage, 1963. 176 p.
44. Lessertisseur J. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. - Mém. Soc. Géol. de France, 1955, N 74. 150 p.
45. Müller A.H. Über Dinosaurier-Eier aus der Oberkreide (Dan) Frankreichs, unter besonderer Berücksichtigung der elektronenmikroskopischen Strukturen. - Monatsber. Deusch Akad. Wiss., 1963, N 5/2, S. 75-87.
46. Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. III. Vertebraten. Teil 2. Reptilien und Vögel. Jena, 1968. 657 S.
47. Romer A.S., Price L.I. The oldest vertebrate egg. - Amer. Journ. Sci., 1939, N 237, p. 826-829.
48. Sarjeant W.A.S. Fossil tracks and impressions of Vertebrates. In R.W. Frey (edit.). The study of trace fossils. Springer-Verlag. Berlin - Heidelberg - New York, 1975, p. 283-324.
49. Struckmann C. Über grosse vogelartige Fährten im Hastingssandstein von Bad Rehbürg bei Hannover. - Neues Jahrb. Mineral., 1880, Bd. 1, S. 125-128.
50. Tasnády - Kubacska A. Paläopathologie. Pathologie der vorzeitlichen Tiere. Fischer Verlag. Jena, 1962, 269 S.
51. Thenius E. Säugetierfährten aus den Rohrbacher Konglomerat (Pliozän) von Niederösterreich. Kühn-Festschrift. Österreichische Paleontol. Gesellschaft. Wien, 1967, S. 363-379.
52. Tylor A. On the footprint of an Iguanodon, lately found Hastings. - Quart. Journ., 1862, vol. 18, p. 247-253.
53. Vyalov O.S. Serpents enterrés vifs. - Revue Geol. et Geogr., 1961, t. V, N 2, 1961, p. 157-159.
54. Vyalov O.S. The classification of the fossil Traces of life. - Proceed. of Section 7 (Paleontology) of the 24-th Internat. Geol. Congress, Canada, 1972. Montreal, 1972, p. 639-644.
55. Young Chung Chien. Fossil reptilian eggs from Laiyand, Shantung, China. - Scientia sinica, 1954, vol. 3, N 4, p. 505-522.
56. Young Chung Chien. On a new fossil egg from Laiyang, Shantung. Verterbrata Palasiatica, 1959, vol. 3, N 1, p. 34-35.