



конф. по стратиграфии мезозоя и палеогена Н. Поволжья и смежных областей. Саратов, 1958. С. 135–141.

21. Хабарова Т.Н. Фораминиферы юрских отложений Саратовской области / Тр. ВНИГРИ. 1959. Вып. 137. С. 461–519.

22. Салтыков В.Ф., Старцева Г.Н., Троицкая Е.А. К проблеме биостратиграфической характеристики байос-батской границы в Нижнем Поволжье // ДАН. 2005. Т. 401, № 3. С. 366–369.

23. Сарычева А.И. Новые данные по стратиграфии юрских отложений Волгоградской области / Тр. Волгогр. НИИНГ. 1964. Вып. 3. С. 48–58.

24. Пименов М.В., Ямпольская О.Б. Сводный магнито-стратиграфический разрез средней–верхней юры Русской плиты // Очерки по региональной геологии / под ред. В.Н. Старовойта. Саратов: Изд. центр «Наука», 2008. С. 68–81.

25. Пименов М.В., Гужиков А.Ю., Сельцер В.Б., Иванов А.В. Палеомагнитная характеристика нижнебатских отложений разреза «Сокурский тракт» (Саратов) // Недра Поволжья и Прикаспия. Вып. 47. 2006. С. 46–55.

26. Молоствовский Э.А. Новые данные по магнито-стратиграфии байос-батских отложений Нижнего Поволжья // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: материалы Первого Всерос. совещания. М.: ГИН РАН, 2005. С. 161–163.

27. Besse J., Courtillot V. Apparent and true polar wander and the geometry of the geomagnetic field over the last 200 Myr // J. Geophys. Res. 2002. Vol. 107, № 11. P. 1–31.

28. Ogg J., Ogg G. Late Jurassic (139–169 Ma time-slice). 2008. URL: http://www.nhm.uio.no/norges/timescale/5_Jur-Cret_Sept08.pdf (дата обращения: 13.09.2010).

29. Steiner M.B., Ogg I.G., Sandoval I. Jurassic magnetostratigraphy, Bathonian-Bajocian of Carcabucy, Sierra Hara and Campillo de Arenas (Subbetic Cordillera, Southern Spain) // Earth Planet. Sci. Lett. 1987. Vol. 82. P. 357–372.

30. Опорный разрез байос-батских отложений в Малом Каменном овраге (север Доно-Медведицких дислокаций) / Е.В. Первушов, В.Ф. Салтыков, Е.А. Троицкая и др. // Фанерозой Волго-Уральской, Прикаспийской и Северо-Кавказской нефтегазоносных провинций: стратиграфия, литология, палеонтология: материалы Второй регион. науч.-практ. стратиграф. конф. Саратов: Научная книга, 2004. С. 82–83.

НОВООБРАЗОВАНИЯ В СТРОЕНИИ СКЕЛЕТА ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК, СПОСОБСТВОВАВШИЕ ФОРМИРОВАНИЮ ПОЛИОСКУЛЮМНЫХ ФОРМ

Е.М. Первушов

Саратовский государственный университет,
кафедра исторической геологии и палеонтологии
E-mail: pervushovem@mail.ru

Магистральные направления в формировании модульной организации скелетных гексактинеллид обусловлены формами вегетативного размножения. Предполагается, что некоторые тенденции выделения простейших модульных форм могут быть прослежены в морфогенезе отдельных представителей поздне-меловых губок. Понятие «полиоскулюмные» губки рассматривается в очень широком контексте, в частности применительно к скелетам с несколькими оскулюмами, возникшими в результате частичной регенерации организма.

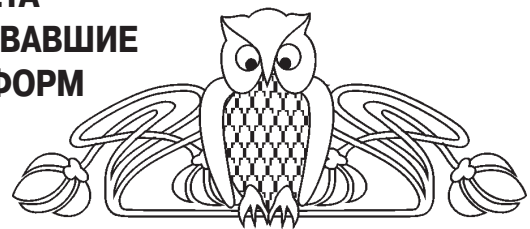
Ключевые слова: губки, гексактинеллиды, модульные формы, поздний мел.

Neogenesis in Structure of Skeletons of Late Cretaceous Sponges Contributed to the Formation of Polyosculumic Forms

Е.М. Pervushov

Arterial directions in formation of module organization of skeleton hexactinellids are caused by vegetative forms of reproduction. It is supposed that some tendency of selection of protozoa module forms can be traced in morphogenesis of separate generic types of late Cretaceous sponges. The concept "polyosculumic", sponges is considered in vast context personally in reference to skeletons with some osculumics formed in the result of partial regeneration of organism.

© Первушов Е.М., 2011



Key words: Sponges, Hexactinellida, modular forms, Upper Cretaceous.

При изучении морфологии скелетных форм губок термину «полиоскулюмные» в разные моменты времени придавалось несколько отличное содержание. Неоднозначные представления по иерархии уровней организации губок способствовали использованию этого понятия в качестве синонима более распространенного словосочетания «колонияльные губки». В этом случае в качестве «колонияльных» губок рассматривались все формы с двумя и более оскулюмами в строении скелета, вне зависимости от причин проявления «второго» и последующих оскулюмов и их функционального предназначения.

При описании скелетов губок использование термина «полиоскулюмные» объясняется наличием форм, в строении которых явно выделяется несколько оскулюмов, не взаимосвязанных единой парагастральной полостью, что обусловлено прижизненными искажениями тела. Иными словами, формирование новых оскулюмов объясняется не проявлениями тенденций в морфогенезе модульных форм, полимеризацией морфотипа



исходной особи, а повторным образованием парагастральной полости (оскулюма) в строении скелета одной и той же особи, пережившей те или иные повреждения.

Безусловно, это унитарные губки по уровню организации, поскольку никаких проявлений модальности здесь нет. Но особенности строения скелета подобных губок выясняются не сразу, учитывая искажения и повреждения габитуса, степень сохранности и заполнение полостей вмещающей породой и т.д. Именно при визуальном установлении нескольких оскулюмов в структуре скелета и при неоднозначном представлении о его строении, уровне модульной организации вполне допустимо использование термина «полиоскулюмные» губки.

В формировании полиоскулюмных форм, изначально не рассматриваемых в качестве модульных, выделено два основных направления. Первое обусловлено способностью организма к восстановлению скелета, что рассматривается как индивидуальная особенность и не является наследуемым признаком. Изолированные парагастральные полости с обособленными оскулюмами составляют скелет губки при частичном или полном восстановлении габитуса особи в случаях изменения положения организма на поверхности субстрата, при смещениях и пережимах, частичной фрагментации скелета.

Второе направление в появлении полиоскулюмных форм обусловлено проявлением в морфогенезе губок тенденций к формированию дополнительных оскулюмов за счет замыкания стенки и обособления маргинальных участков парагастральной полости, обособления отдельных элементов ирригационной системы и субоскулюмов. Подобные изменения строения скелета проявлялись в онтогенезе представителей ряда групп губок и среди некоторых закрепились в филогенезе, положив начало простейшим модульным формам.

1. Искажения скелета: смещения и пережимы стенки

Явление регенерации подтверждает высокие регенерационные способности представителей низших многоклеточных, обусловленные низким уровнем дифференциации скелетных и иных клеток и их способностью к изменению своей функциональной специализации в структуре организма губки. При этом потенциальные предпосылки к выживанию особи при существенном изменении параметров водной среды (динамики и температуры, а также сопряженных составляющих – характера субстрата и наличия питательной взвеси) могли способствовать и функциональным новообразованиям в скелете губки. Часто отмечаемые нарушения строения скелета (пережимы, смещения) рассматриваются как характерные чер-

ты [1, 2] отдельных видов (*Soresirpum tubiforme*, кампан) и даже родов (*Sporadoscinia*, ранний сантон). «Обычные» для этих губок деформации свидетельствуют о реакции организма на кратковременные, порой неоднократные, изменения динамики водной среды.

Подобные новообразования в скелете обусловлены и постепенным приспособлением гексактинеллид к меняющимся условиям среды на протяжении сантона – маастрихта, и проявлением некоторых тенденций в морфогенезе представителей группы, в частности, определяемых как реотропизм [1]. Выжившие в условиях изменяющейся на протяжении жизни одного поколения среды, губки внешне существенно видоизменялись и сейчас представляют пример «полиоскулюмных» форм.

Смещение скелета – распространенное явление среди гексактинеллид (*Napaeana*, *Lepidospongia*, *Soresirpum*, *Ventriculites*, *Plocoscyphia*, *Eurete*, *Guettardiscyphia*). Оно выражается в повторном формировании элементов скелета или всего скелета после отрыва губки от субстрата и кратковременного прекращения ее роста, от тылового, по отношению к направлению течения, сегмента стенки, находившегося в апикальном, наиболее приподнятом над субстратом положении при падении или смещении скелета. У париформных губок образование нового скелета особи происходило лишь с одной стороны оскулюма первичного скелета. В скелете частично возрожденной особи формировались новая парагастральная полость и оскулюм. Вновь растущая особь сохраняла вертикальную ориентацию оси скелета, а первичная часть скелета при этом обычно располагалась субгоризонтально. Парагастральные полости единого скелета между собой не сообщаются. Поскольку процессы, приводившие к отрыву губок от субстрата, переворачиванию их скелета и даже фрагментации, происходили на разных стадиях онтогенеза, то морфологическая выраженность подобных искажений была различна.

Единичны примеры неоднократных прижизненных искажений морфологии скелета одной особи. Двукратные смещения по отношению к первоначальному нормальному положению скелета известны среди представителей раннесантонских *Soresirpum* (см. приложение, фототабл. 1). В строении скелета этих губок установлено три оскулюма, практически полностью очерченных верхним краем стенки. Второй и третий сегменты губки формировались в вертикальном положении от тылового участка верхнего края предыдущего скелета, расположенного субгоризонтально. Парагастральные полости между собой не сообщаются. Поздние, по стадиям формирования, сегменты скелета отличаются большими значениями диаметра бокала и оскулюма. Строение и без того необычных губок иногда осложнялось смещением вновь образовавшихся сегментов скелета в разных плоскостях.



Смещение секторов стенки или отдельных элементов скелета – явление достаточно распространенное среди сантонских и кампанских париформных губок. Обычно подобные искажения не приводят к существенным изменениям облика организма и проявляются лишь в отклонениях ориентации оси скелета, в изменении очертаний и размеров оскулюма. В редких случаях резкое изменение динамики придонных течений приводило к резкому изменению направления роста сектора стенки, которая почти полностью перекрывала оскулюм (*Napaeana*).

Явления пережима стенки также распространены среди позднемеловых гексактинеллид (*Ventriculitidae: Ventriculites, Sporadoscinea, Sorestirpum; Craticulariidae; Guettardiscyphia*) и демоспонгий. В некоторых случаях множественные линии пережимов, проявляющиеся в строении скелета особи, рассматриваются как характерный признак некоторых форм (сантонские *Sporadoscinea*, некоторые кампанские *Ortodiscus* и др.). С уровнями пережимов обычно связывается развитие выростов, выполнявших функции дополнительных опорных элементов, чаще в виде бугров, оснований пучков ризоидных спикул (*Ortodiscus poculum* (Zittel), *Guettardiscyphia*). Выросты приурочены и к участкам смещения стенки париформных губок, при любых значительных искажениях габитуса скелета, обычно они небольшие по размеру и приурочены к искаженной, фронтальной части скелета.

Примеры искажения габитуса скелета более сложно устроенных губок редки. Это определяется малочисленностью подобных форм полной сохранности и неоднозначностью представлений о морфологии и уровне организации этих губок. Среди тонкостенных первичных (*Guettardiscyphia*) и вторичных геммиформных губок (*Plocoscyphia, Eurete*) установлены проявления неоднократного смещения скелета [1]. В отличие от париформных губок искажение скелета геммиформного строения практически не приводило к появлению новых обособленных оскулюмов. В строении геммиформных губок, испытавших неоднократное искажение, выделяются сегменты скелета, ориентация и значение параметров которых существенно отличаются от таковых предшествующего сегмента.

Скелеты губок, несущие следы искажений и смещений, даже при хорошей степени сохранности вызывают трудности при идентификации их таксономической принадлежности. При однозначном установлении происхождения нескольких оскулюмов в строении унитарного организма эти формы интересны при палеоэкологических реконструкциях эпибентосных поселений.

2. Замыкание (смыкание) стенки париформных губок

В сантонское – кампанское время в морфогенезе представителей париформных губок, от-

личавшихся тонкой или средней по толщине стенкой, проявилось замыкание апикальных участков противоположных секторов стенки. При этом в значительной степени перекрывалась центральная часть оскулюма, а с обеих сторон уже трубчовидного скелета, по периферии полузамкнутой стенки, в той или иной степени прослеживаются остаточные области оскулюма, определяемые как «вторичные оскулюмы». Это представители лихнисцин – *Ventriculitidae: Ventriculites, Lepidospongia, Lepidospongia (Flexurispongia)*, а среди гексактинин – *Zittelispongia* и *Craticulariidae*.

Почти синхронно происходило активное формообразование среди ряда филогенетических ветвей (*Lepidospongia, Napaeana, Zittelispongiidae*) – представителей типично тонкостенных губок, обычно с очень плотным расположением элементов скульптуры (прозопор) и с очень «подвижным», меняющимся положением стенки. Изменение морфологии париформных скелетов прослеживается в увеличении длины (высоты) отдельных секторов стенки, появлении продольных (желобов и складок) и поперечных (отворотов) ее изгибов, в формировании резко асимметричных форм. Отвороты стенки обычно направлены от оскулюма во внешнюю среду, образуя таким образом симметричные и асимметричные воронко- или грибовидные скелеты. Иногда, после отворота, стенка была направлена вниз, образуя дополнительные волнообразные изгибы, и порой длина ее опущенной части превышала высоту бокаловидной части скелета.

Интересны скелеты губок, в строении которых изгибы апикальных участков стенки направлены вовнутрь парагастральной полости, частично или полностью перекрывая оскулюм. Явление, когда в строении скелета губки один или два противоположных сегмента стенки в значительной степени перекрывали оскулюм, определяется как замыкание стенок. Выделено две основные формы перекрытия оскулюма – продольное смыкание и поперечное замыкание.

Продольное смыкание стенок бокала рассматривается как частное продолжение тенденции продольного сжатия бокаловидного скелета, с формированием плоскосжатых, плицирующих и лопастных форм (*Napaeana, Leptophragma*). В строении этих губок, в центральной части латусных, широких, стенок выделяется продольный желоб различной степени протяженности. Иногда формируется несколько желобов по одной поверхности, чаще по одному желобу с противоположных широких сторон стенки. На некоторых участках противоположные желоба соприкасаются, что обуславливало продольное разделение парагастральной полости на отдельные участки. Продольное смыкание противоположных участков стенки отчетливо выражено в верхних участках скелета, что связано с увеличением параметров изгиба апикальных участков стенки и глубины сопряженных желобов. Локальные



субгоризонтальные изгибы стенки проявлялись и в этих случаях, но лишь в апикальных, относительно коротких, участках стенки.

Чаще продольное смыкание стенок прослеживается со средней части противоположных широких стенок, что способствовало формированию относительно равнозначных, симметрично расположенных участков единой парагастральной полости с двумя оскулюмами. Морфологическое выражение этого явления напоминает вариант процесса деления губок. В строении губок *Napaeana* прослеживается несколько желобов, продольно разделяющих конический скелет и парагастральную полость на неравномерные участки. В этом случае оскулюмы разделенных участков полости значительно отличаются значениями диаметра и очертаниями.

В строении скелетов, в том числе и фрагментов апикальных участков ветвистых колоний (*Zittelispongia*, *Craticulariidae*), прослеживается равномерное смыкание участков стенки с образованием трех и четырех ответвлений парагастральной полости. Скелет дефинитивных колониальных и транзитных организмов образован за счет неоднократной дихотомии (три- и «квадротомии» и т.д.) основных ветвей. В структуре скелета участки разветвления трудно проследить из-за его объемности, соотношения длины и ориентации ветвей и т.п. Но на апикальных участках ветвей, на поверхности расположения активных точек роста организма, закладываются морфологические элементы, продолжающие дальнейшее построение скелета. Представляется, что строение фрагментов именно этих участков скелета отражает общие тенденции морфогенеза в развитии некоторых колониальных губок.

В качестве частного, сопряженного проявления продольного смыкания секторов стенки среди форм с продольными складками и желобами рассматривается образование в строении скелета первичных зияний. Зияние – пространство внешней среды в архитектонике губок, во внутренней их части, образующееся между многократно соединяющимися элементами скелета с парагастральной полостью (междоузлиями). Зияния и междоузлия [3] – характерные элементы колониальных и сложно построенных губок (*Etheridgea*, *Tremabolites*, *Plocoscyphia*, *Eurete*).

Определение «поперечное замыкание» обусловлено поперечным по отношению к нормальному положению вертикальной оси скелета субгоризонтальным положением линии замыкания (шва) стенок бокала. Поперечное замыкание формируется при перекрытии оскулюма париформных губок апикальными участками противоположных латусных секторов стенки или только одним сектором стенки. В результате смыкания стенок образуется почти трубообразный скелет, субгоризонтально ориентированный и с двумя вторичными оскулюмами по периферии. Нижняя, исходная конусовидная часть скелета может

быть едва выражена, в виде ризоидного выроста. Очертания вторичных оскулюмов отчетливые и округлые. Иногда очертания вторичных оскулюмов определяются не явно, из-за волнистого положения апикальных участков стенки разной длины. В строении этих скелетов выделяется шов – зона (линия) соприкосновения верхнего края противоположных секторов стенки, которая устанавливается по соотношению ориентации элементов скульптуры и обычно по утолщению стенки. В ряде случаев шов перекрыт гребнем – апикальным участком стенки, воздымающимся над перекрываемым сектором стенки.

Шов расположен симметрично, в срединной части трубообразного скелета, или асимметрично. В последнем случае оскулюм может быть перекрыт одним сектором стенки, оскулюмы морфологически почти не выражены и сохраняются конический габитус скелета. Шов прослеживается непрерывно по всей длине стенки, за исключением двух периферийных оскулюмов, или проявляется спорадически на центральных или на периферийных участках скелета. Отмечается и диагональное по отношению в вертикальной оси исходной части скелета расположение шва и связанного с ним гребня. Такое положение шва определяется как габитусом первичного скелета, так и смещениями в строении губки при изменении условий ее обитания.

Поперечное смыкание стенок распространено в строении гексактинеллид (*Lepidospongia*, *Napaeana*, *Craticulariidae*, *Leptophragmidae*). Но при смыкании не происходит слияния стенок, образования единой спиккулярной решетки на участках их столкновения. В этих случаях отчетливо прослеживаются линия соприкосновения верхних краев противоположных сегментов стенки и пространство между ними.

Большое значение при диагностике и описании рассматриваемых скелетов имеет не только их морфологическое своеобразие, за счет разных вариантов замыкания стенки и соотношений составляющих элементов, но и главным образом степень первичной и рецентной сохранности форм. Часто после гибели организмов их скелеты пребывали в подвижной придонной среде, при этом выступающие участки стенки (шов, гребень, апикальные участки верхнего края, основание и т.п.) разрушались. В итоге существенно изменялся облик скелета, что прослеживается на примере *Lepidospongia* (*Flexurispongia*) (см. приложение, фототабл. II): в строении фоссилии теряется возможность проследить смыкание стенок (шов или гребень), элементы скульптуры и основание скелета. Переотложенные остатки скелетов с замыканием стенки становятся похожи на фрагменты трубообразных губок (*Sestrocladia*) или крупных колоний (*Zittelispongia*, *Paracricularia*). Обычно скелеты с замыканием стенки разрушаются по периферии, на участках вторичных оскулюмов,



а при их полном разрушении сохраняются лишь отдельные участки сочленения стенок (швов).

Анализ серий продольных и поперечных аншлифов (см. приложение, фототабл. II) подтверждает естественное и полное сращивание, смыкание или перекрытие участков стенки, даже при внешне слабом морфологическом проявлении сочленения. Рассмотрение некоторых аншлифов позволяет предположить, что в почти замкнутом пространстве парагастральной полости сохранилась спиккулярная паренхимальная решетка.

Известны скелеты губок, в строении которых оскулюм полностью или частично перекрыт одним сектором стенки, вследствие продолжавшегося ее формирования после резкого одностороннего смещения (*Leptophragmidae*, *Napaeana*). Одностороннее смещение стенки и одновременное перекрытие оскулюма с обособлением вторичных оскулюмов и без их формирования известно на примере простейших автономий (*Craticulariidae*, *Lepidospongia*, *Napaeana*).

Замыкание (смыкание) стенок как проявление гетерохронного параллелизма выразилось в морфогенезе ряда филогенетических ветвей гексактинеллид на протяжении сантонского – кампанского времени. В некоторых направлениях (группы родов *Lepidospongia* и *Craticularia*) явление замыкания получило развитие в морфогенезе губок на уровне подрода (*Lepidospongia* (*Flexurispongia*)). Предполагаем, что направление в морфогенезе губок, обусловленное замыканием стенок, способствовало выделению первичных (простейших) колониальных форм. В строении первичных колоний нет зияний и междоузлий, оскулюмы расположены на одном уровне, и их количество обычно изменяется от двух до шести.

Достоверных данных о формировании настоящих колониальных форм, сложных ветвистых очертаний исключительно за счет замыкания нет. Но наблюдения по морфологии ископаемых губок и современных древесных растений показывают, что частая встречаемость смыкания элементов скелета может свидетельствовать о приспособленности представителей низших многоклеточных к формированию сложных каркасных элементов за счет сращивания сегментов тела.

3. Обособление маргинальных участков парагастральной полости

В морфогенезе плициформных губок, скелет которых образован протяженными лопастями, прослежено обособление удаленных от центра парагастральной полости участков оскулюма. Обусловлено это явление зарастанием центральных участков оскулюма, с оскулярной мембраной, интерканаларной и дермальной спиккулярными решетками, составляющими стенку скелета. На участке закрытого оскулюма формируется седловина – участок дермальной поверхности,

расположенный ниже продолжавших формироваться и потому более возвышенных выростов с вторичными оскулюмами. В строении губки с одной парагастральной полостью на месте одного оскулюма образовывалось два, обычно меньших по размерам и более изометричных по очертаниям оскулюма.

Это явление было отмечено при анализе таксономического состава представителей рода *Guettardiscyphia* [4]. При изучении ряда форм, иногда рассматриваемых в качестве представителей разных видов, были установлены необычные тенденции в онтогенезе вида *Guettardiscyphia bisalata* (Schram.). Основным, морфологически выраженным проявлением данных тенденций являлось выделение на основе единого почти крестообразного оскулюма двух изолированных серповидных оскулюмов. Впоследствии центральные участки и этих оскулюмов также зарастали спиккулярной решеткой, которая формировала уже вторичные седловины, а на маргинальных участках вторичных оскулюмов попарно образовывались «третичные» оскулюмы. В итоге в строении дефинитивного организма на месте одного оскулюма формировалось четыре оскулюма, разделенных первичной и вторичными седловинами. Сохранялись тенденции к заметному уменьшению диаметра последующих оскулюмов и приобретению ими все более изометричных очертаний. Попарное обособление вторичных и последующих оскулюмов морфологически выражено как равнокачественное.

Попарное формирование оскулюмов отмечено и среди представителей *Craticulariidae* и *Zittelispongia*. Но в этих случаях достоверно выражены лишь начальные и конечные стадии морфогенеза.

На примере вида *Guettardiscyphia alata* (Pomel) установлено, что число вторичных оскулюмов соотносится с количеством исходных лопастей в строении скелета. При закрытии центра оскулюма здесь формировалась первичная центральная седловина, а по маргинальным участкам пяти лопастей развивались в разной степени обособленные вторичные оскулюмы, которые отличались от исходного пятилопастного оскулюма меньшими размерами и овальными очертаниями.

Вероятно, обособление маргинальных участков парагастра составляет особое направление в формировании простейших колониальных губок, которое прослеживается в составе филогенетических ветвей подотряда *Hexactinina* (*Leptophragmidae*, *Craticulariidae*, *Zittelispongia*). Скелеты простейших колоний характеризуются единой парагастральной полостью и несколькими попарно или линейно расположенными оскулюмами. Оскулюмы одного диаметра, всегда меньшего по значению, чем максимальный диаметр парагастральной полости, расположены на ступенчатых или равной высоты выростах. В строении скелета отсутствуют зияния и меж-



доузлия, что определяет небольшие параметры и ограниченное морфологическое разнообразие этих губок.

Формирование вторичных и последующих оскулюмов прослежено на примере транзиторных (первичных плициформных) губок с центральным оскулюмом и многочисленными субоскулюмами (*Leptophragmidae*, *Guettardiscyphia*). В филогенезе представителей губок – транзиторий выделение обособленных, в виде выростов – ветвей разной протяженности участков парагастральной полости (оскулюма) способствовало развитию колоний. Вероятно, при линейном, лопастном, строении скелета (*Pleurostoma*) происходило последовательное и ступенчатое морфологическое обособление участков парагастра (оскулюма).

Известен пример формирования нескольких лопастевидных выростов с субовальными оскулюмами при одностороннем смещении апикальных участков париформного или плициформного скелета (*Craticularia*).

4. Формирование «ложных» оскулюмов

Среди париформных и плициформных губок, представителей подотряда *Lychniscina* (*Napaeana*, *Sestrocladia*) и подотряда *Hexactinina* (*Guettardiscyphia*, *Leptophragma*), установлены немногочисленные скелеты весьма необычных очертаний. Свообразие этих форм обусловлено развитием на одном из участков скелета выроста с оскулюмом, дополнительным по отношению к единственному в строении губки оскулюму. Дополнительный оскулюм сопряжен с парагастральной полостью и морфологически никак не связан с основным оскулюмом. Подобные дополнительные оскулюмы определены как «ложные» (псевдооскулюмы). Они обычно меньше по размеру, чем истинный оскулюм, разнообразны по очертаниям и выделяются приуроченностью к неким так или иначе обособленным элементам скелета. В единичных случаях размеры и очертания «ложного» оскулюма сопоставимы с таковыми истинного оскулюма (см. приложение, фототабл. III).

«Ложные» оскулюмы как таковые определены в строении скелета только при полной его сохранности. По скелетам или по фрагментам с оскулюмами (субоскулюмами), что довольно распространено, определить истинность или ложность оскулюма трудно.

Здесь рассматриваются выросты в строении скелета, различного диаметра, длины и ориентации по отношению к несущему скелету, с однозначно установленными оскулюмами (субоскулюмами) в их апикальной части. Это принципиальное замечание, поскольку различного вида выросты, новообразования, формируются при искажении положения и габитуса скелета. Чаще всего подобные выросты функционально обусловлены дополнительными опорными функ-

циями организма или выполняли роль ризоидов, основания ризоидных пучков.

Определены следующие закономерности в приуроченности образования «ложных» оскулюмов в строении скелета гексактинеллид.

1. В большинстве случаев образование ложных оскулюмов приурочено к латусной, очень узкой поверхности лопастевидных конических губок (*Lepidospongia*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Leptophragma*). В данном случае «ложные» оскулюмы формировались за счет превращения поперечного канала, апо- или прозохеты, в мелкую сквозную полость. Главным фактором формирования ложных оскулюмов являлась приуроченность подобных каналов именно к латусным участкам скелета. Выросты с «ложными» оскулюмами существенно изменяли облик скелета: они часто расположены горизонтально, перпендикулярно оси скелета, достигая значительных размеров (см. приложение, фототабл. III). Относительно высоты скелета выросты чаще расположены в средней его части. В месте развития выроста диаметр несущего скелета увеличивается, по сравнению с ниже и выше расположенными участками.

При рассмотрении некоторых скелетов можно предположить (см. приложение, фототабл. III), что ложные оскулюмы формировались на латусной поверхности, обращенной к направлению течения. Этот вывод основывается на результатах анализа очертаний истинного оскулюма, положения и высоты латусных поверхностей скелета. В частности, латусная стенка, обращенная к течению, обычно высокая, вертикальная или крутая выпуклая, в отличие от противоположной, а каплевидный оскулюм вытянут остроугольным окончанием по направлению течения.

Скелет раннесантонского представителя *Sestrocladia* (см. приложение, табл. III) интересен тем, что в его строении вырост с ложным оскулюмом отличается значительными параметрами, сопоставимыми по размерам с истинным оскулюмом. Между истинным и ложным оскулюмами явно выделяется седловина. Гипотетически можно предположить, что при дальнейшем формировании организма оскулюмы могли иметь равнозначное функциональное предназначение и морфологическое выражение.

2. Среди губок с плотным расположением элементов дермальной скульптуры (*Cosciponora*, *Napaeana*, *Leptophragmidae*, *Pleurostoma*, (?) *Hexactinaria*), с очень небольшим диаметром каналов и остий формирование «ложных» оскулюмов связывается с обособлением и увеличением параметров отдельных каналов, что проявлялось на любых, в том числе и широких (ангустатных), участках стенки. Скелеты с такими обособленными выростами немногочисленны, единичны в составе таксономических групп в ранге рода и даже семейства, но благодаря необычному облику эти губки выделяются среди родственных форм.



Скелеты с единичными выростами отмечаются чаще, чем формы с системным расположением многочисленных выростов. Выросты развиты в средней и верхней частях скелета, в разной степени морфологически выражены. Иногда это скорее не выросты, а почти кратер на возвышенности, с явным оскулюмом и бортами. Среди *Leptophragmidae* образование обособленных выростов наиболее распространено и отличается разнообразием морфологических проявлений. Иногда протяженные выросты одновременно формировались по субоскулюмам и каналам, в виде обособленных субвертикальных ветвей, в апикальной части этих выростов прослеживаются округлые оскулюмы (субоскулюмы).

Скелеты изначально париформных губок с многочисленными иррегулярно расположенными выростами с субоскулюмами единичны. Эти губки рассматриваются в составе известных таксономических групп в качестве новых родов, подродов и видов [4–6]. В этих случаях выросты обычно короткие и поперечные, диаметр субоскулюмов в два–три раза больше диаметра прозопор и значительно меньше диаметра оскулюма.

Образование выростов с субоскулюмами в строении многих париформных губок рассматривается как частное проявление магистральной тенденции в морфогенезе скелетных гексактинеллид [4], с которой связывается формирование морфотипов спонгий. В их строении значительное место занимают субоскулюмы (геммиформные, плициформные и т.д.: *Coeloptychiidae*, *Guettardiscyphia*, *Tremabolites*).

Выделение в строении исходно париформных скелетов выростов с субоскулюмами (оскулюмами) способствовало появлению губок со специфическим уровнем организации – транзиторных форм, в строении которых помимо основного оскулюма регулярно распространены многочисленные субоскулюмы [4], сопряженные с единой парагастральной полостью. Среди транзиторных губок известны условно «унитарные» формы, автономии, первичные и настоящие колонии.

3. Способность губки к новообразованиям на участках тела (спикульного скелета), расположенных близ оскулюма или субоскулюма, проявляется в формировании здесь почек, бугров прикрепления пучков ризоидных спикул и обособленных выростов. Эти новообразования, обусловленные разным функциональным предназначением, отличаются морфологически, в том числе наличием явных субоскулюмов (оскулюмов). Достоверно выросты по субоскулюмам прослеживаются в строении скелетов представителей семейства *Leptophragmidae*.

Бугры как основания пучков ризоидных спикул в строении плициформных *Guettardiscyphia* известны по работам палеонтологов XIX века [7, с. 358, рис. O]. Среди поволжских поздне меловых форм *Guettardiscyphia* аналогичные выросты установлены по фрагментам

лопастей взрослых форм, на апикальных участках. Короткие шиповидные выросты, к которым, вероятно, и крепились ризоидные спикулы, расположены над субоскулюмами и несколько перекрывают последние.

В строении мелких фрагментов лопастей *Guettardiscyphia* прослеживаются удлиненные шиповидные выросты, функциональное предназначение которых не определено. Эти выросты явным образом не приурочены к субоскулюмам и, возможно, также выполняли функции дополнительных опорных элементов. Много примеров формирования в строении скелетов *Guettardiscyphia* на основе субоскулюмов небольших трубкообразных выростов с субоскулюмами. Вероятно, образование данных выростов происходило на поздних стадиях онтогенеза и проявлены они лишь на апикальных участках лопасти (см. приложение, фототабл. IV, фиг. 2).

Среди *Guettardiscyphia* известно преобразование субоскулюмов в оскулюмы. По фрагментам лопастей прослеживается увеличение размеров и изменение очертаний субоскулюмов: от субовальных, диаметром 2–3 мм, до щелевидных и серповидных размером до 3–4, 10–30 мм, что сопоставимо с размерами оскулюма (см. приложение, фототабл. IV, фиг. 1). Обособление субоскулюмов в виде невысоких и протяженных выростов, изменение их очертаний существенно искажали габитус лопастей и очертания губки. Выделение субоскулюмов при изменении их очертаний и увеличении диаметра известно среди представителей *Pleurostoma* и *Ramosiscyphia*, отличающихся субветвистыми очертаниями скелета. На примере этих форм прослеживается выделение новых ветвей в строении скелета по субоскулюмам [4], с формированием сложно построенных колоний. Вероятно, обособление лопастевидных выростов с субоскулюмами способствовало образованию скелета с иррегулярным расположением его элементов (*Balantionella*, кампан) [8].

В морфогенезе скелетных гексактинеллид тенденции к выделению субоскулюмов, формированию на их основе выростов – обособленных элементов скелета и парагастральной полости – способствовали появлению сложно построенных модульных форм – транзиторных и колониальных.

4. В строении скелетов некоторых париформных губок в основании конической (бокаловидной) части скелета прослеживается небольшое округлое отверстие, значительно меньшее по диаметру, чем оскулюм. У форм полной или почти полной сохранности спутать оскулюм и нижнее отверстие невозможно. Это определяется и месторасположением рассматриваемых элементов в строении скелета, и отсутствием поверхности верхнего края, специфической спикульной решетки, вокруг нижнего (апертурного) отверстия. Образование апертурного отверстия в строении именно париформных губок оказалось достаточно распространенным явлением, хотя в составе групп



на уровне рода и вида это единичные экземпляры. Наиболее часто нижнее отверстие проявляется у губок, в основании скелета которых в той или иной степени проявлен стержень или ложный стержень (*Schizorabdus*, *Sorestirpum*, *Sporadoscinia*). В данном случае от нижнего отверстия по стержню прослеживается небольшой пологий желоб, как некое продолжение парагастральной полости. У ряда форм (*Hexactinaria* sp.), в строении которых стержень неизвестен, нижнее отверстие продолжается в виде щели.

При изучении морфологии разнообразных скелетных форм гексактинеллид внимание на нижнее отверстие и его функциональное назначение не обращалось. Это объясняется как многочисленностью экземпляров с апертурным отверстием в составе конкретных групп губок, таксонов или морфотипов, так и отсутствием очевидной морфологической и функциональной значимости этого элемента для определения таксономического положения рассматриваемой формы. Изучение аспектов морфологии полиоскулумных губок обусловило необходимость определения функционального предназначения апертурного отверстия.

Формирование апертурного отверстия рассматривается как частное проявление реотропизма: уменьшение толщины стенок бокала и их замыкание с образованием полуразвернутых и листообразных губок. Развитие апертурного отверстия может свидетельствовать о приспособленности некоторых губок к обитанию в условиях активной, приливной – отливной, придонной гидродинамики. В этом случае нижнее отверстие выполняло функцию сброса биогенного и терригенного материала тонкой размерности, попавшего в парагастральную полость.

Выводы

Искажение строения скелетных унитарных форм вследствие смещений или пережимов, приводящее к появлению нескольких оскулумов в строении единого организма, не приводит к изменению уровня организации унитарных форм.

Тенденции в онтогенезе губок, обусловившие появление полиоскулумных форм, получили развитие в формообразовании на уровне подрода и

рода. Замыкание стенки, обособление вторичных оскулумов, маргинальных участков скелета и формирование выростов по остиям и субоскулумам составляют содержание морфогенеза скелетных гексактинеллид в направлении образования модульных форм разного уровня: первичных колоний, транзиторий и колониальных транзиторий и, возможно, настоящих колоний.

Понятие «полиоскулумные» губки используется в широком смысле для форм, в строении которых установлено несколько явных оскулумов, но не определено их морфофункциональное взаиморасположение. Термин употребим в отношении скелетных форм, для которых трудно установить принадлежность к конкретному уровню модульной организации.

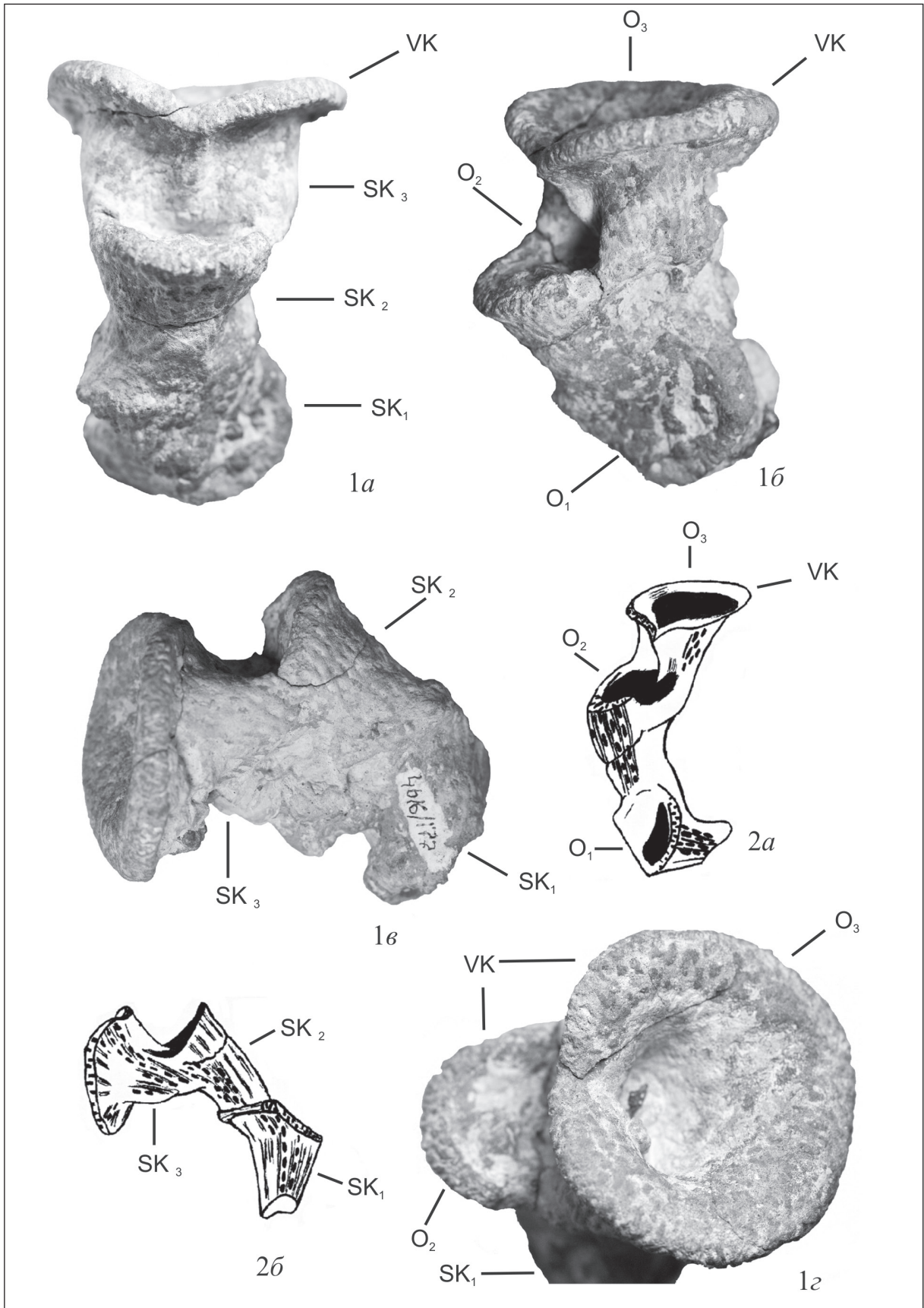
Библиграфический список

1. Первушов Е.М. Позднемеловые венстрикулитидные губки Поволжья / Тр. НИИ геологии Саратов. гос. ун-та. 1998. Т. 2. 168 с.
2. Первушов Е.М. Прижизненные изменения морфологии скелетных форм позднемеловых гексактинеллид (Porifera) // Результаты общегеологических и палеонтолого-стратиграфических исследований НИИ геологии и геологического факультета СГУ / Тр. НИИ геологии Саратов. гос. ун-та. 2000. Новая серия. Т. VI. С. 45–54.
3. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М., 1993. 239 с.
4. Первушов Е.М. Позднемеловые скелетные гексактинеллиды России. Ч. II. Морфология и уровни организации. Семейство *Ventriculitidae* (Phillips, 1875), partim; семейство *Coeloptychiidae* Goldfuss, 1833 – (*Lychniscosa*); семейство *Leptophragmidae* (Goldfuss, 1833) – (*Hexactinosa*) / отв. ред. В.Г. Очев. Саратов, 2002. 274 с. (Тр. НИИ геологии Саратов. гос. ун-та. Новая серия. Т. XII).
5. Malecki J. Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // Roczn. Pol. tow. geol. 1980. № 3–4. P. 409–430.
6. Moret L. Contribution a l'etude des Spongiaires siliceux du Cretace superieur francais // Mem. Soc. Geol. France, N. Ser. Paris, 1926. Т. 3. F. 1. P. 1–247.
7. Smith T. On the *Ventriculitidae* of the Chalk their classification // Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 2. London, 1848. Vol. 1. P. 352–372.
8. Schrammen A. Neue Hexactinelliden aus der oberen Kreide // Mitt. Roemer-Muss., Hindelsheim. 1902. № 15. 26 s.



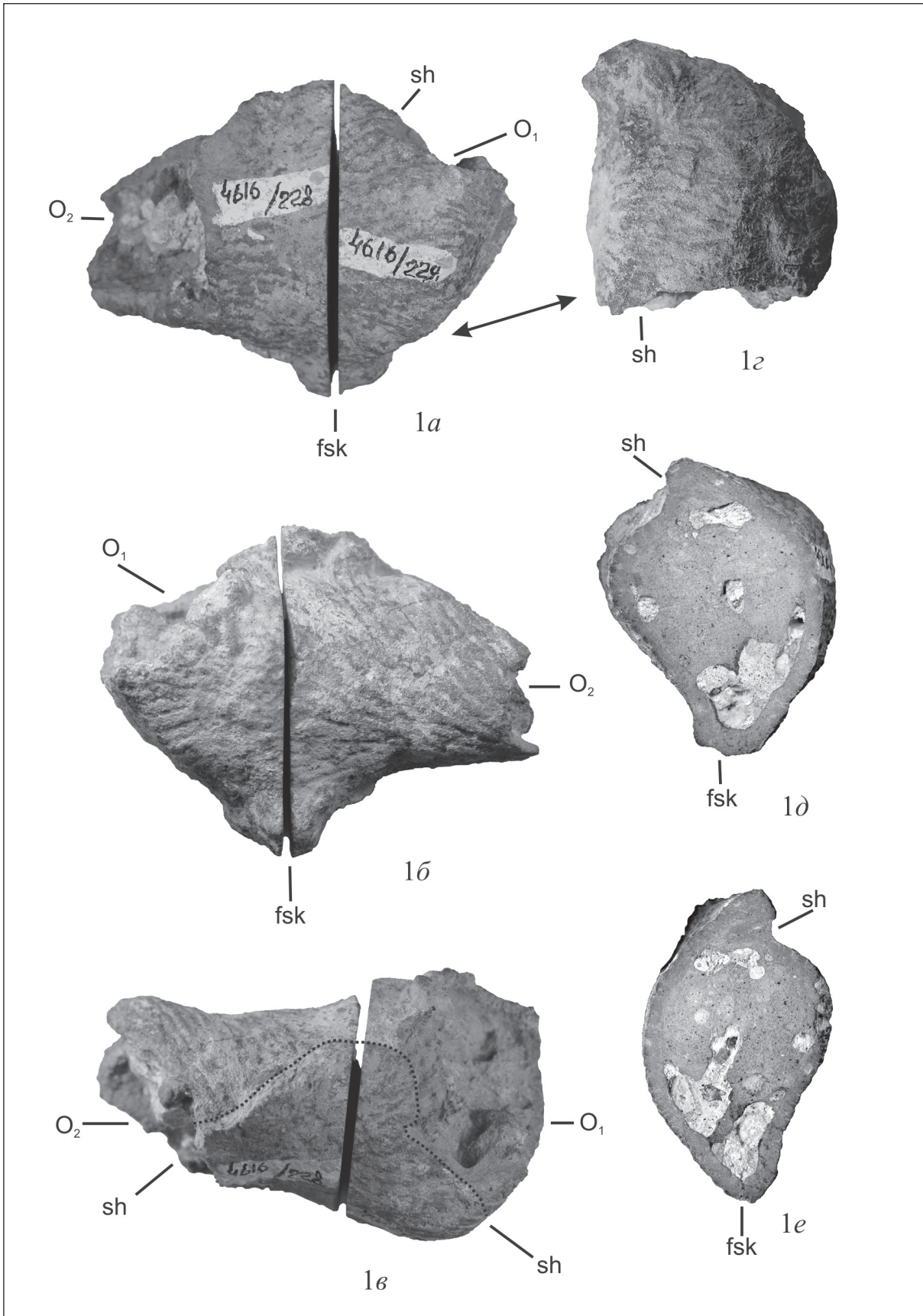
Приложение

Фототаблица I



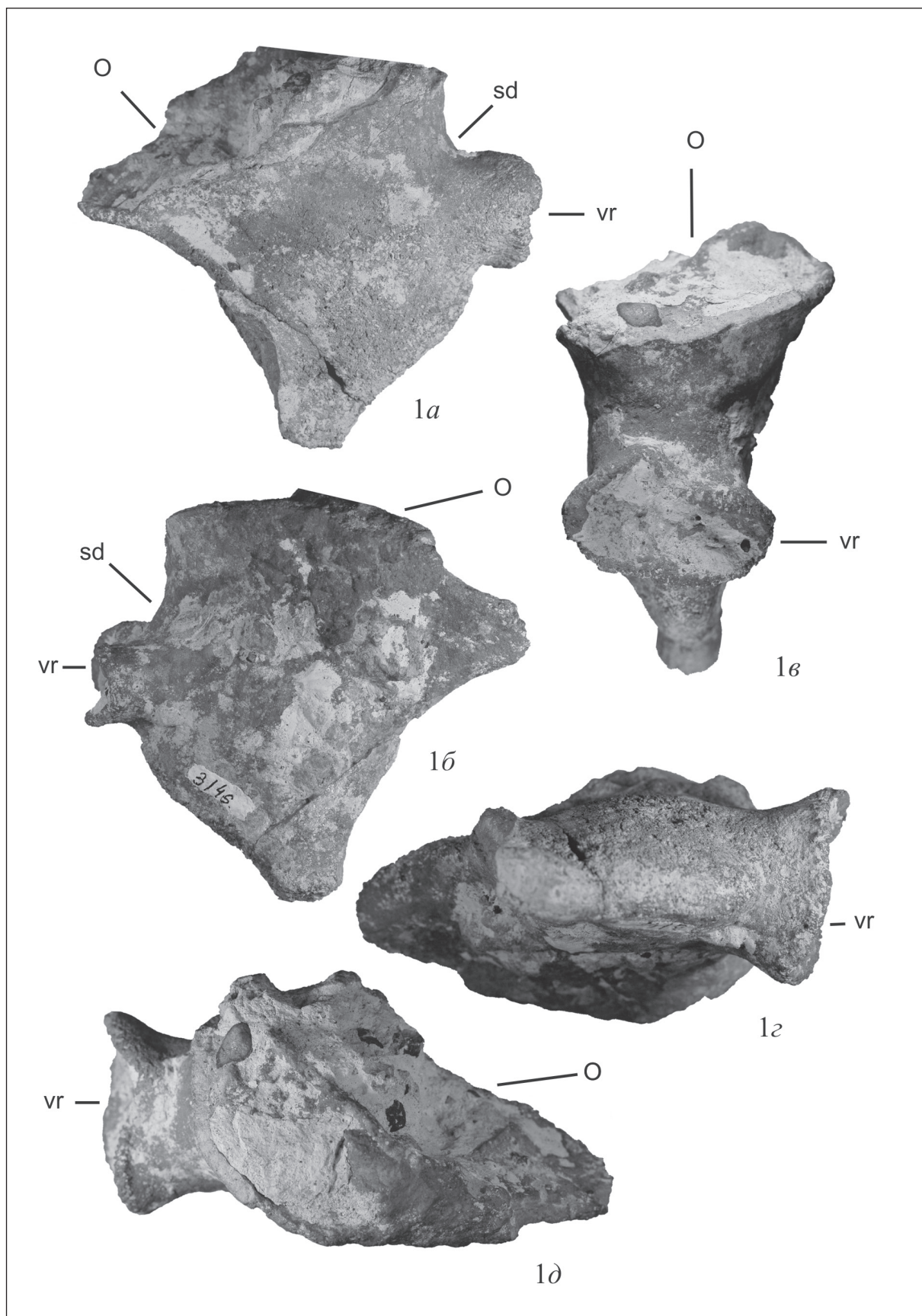


Фототаблица II



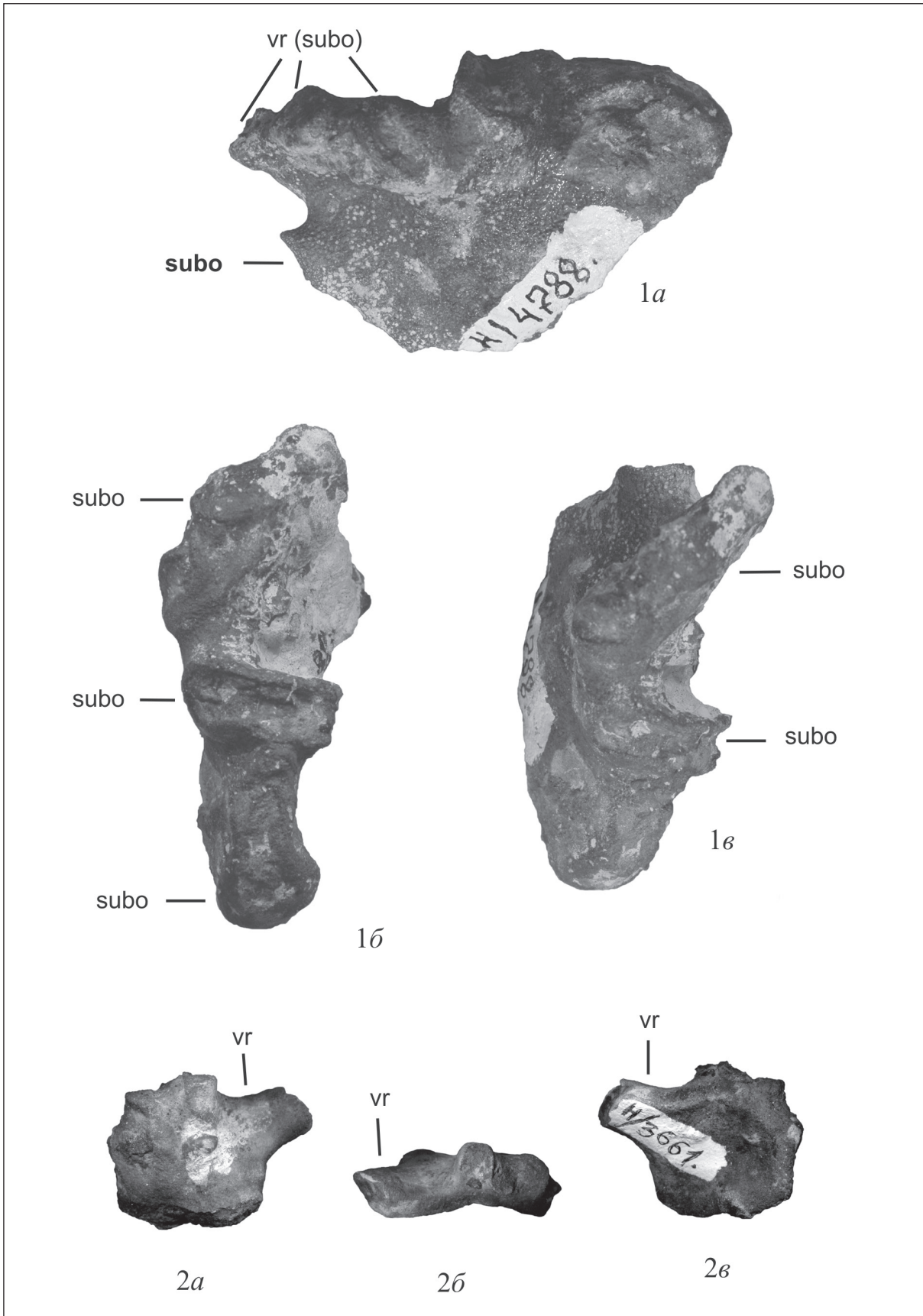


Фототаблица III





Фототаблица IV





Фототаблица I

Фиг. 1. *Sorestirpum radiatus* (Mantell, 1822); экз. СГУ № 121/2628 (x 0,8): 1a – вид на фронтальную поверхность; 1б, 1в – с противоположных фланговых поверхностей; 1б – первичный сегмент в смещенном положении, 1в – реконструкция вертикального положения первичного сегмента; 1г – сверху; с. Багаевка, нижний сантон;

Фиг. 2. *Sorestirpum radiatus* (Mantell, 1822); экз. СГУ № 121/2628: прорисовка скелета: 2a – первичный сегмент расположен субгоризонтально; 2б – реконструкция вертикального положения первичного сегмента; с. Багаевка, нижний сантон; условные обозначения: SK₁, SK₂, SK₃ – первичный и последующие сегменты скелета; O₁, O₂, O₃ – оскулюмы; VK – верхний край

Фототаблица II

Фиг. 1. *Lepidospongia (Flexurispongia) involuta* Perv., 1998; экз. СГУ № 121/2253 (x 0,9): 1a, 1б – сбоку, с противоположных латусных поверхностей скелета; 1в – сверху, на участок перекрытия стенок; 1г – на ангулатную поверхность, участок шва; 1д, 1е – противоположные поверхности аншлифа; г. Татищево, нижний сантон;

УДК [550.846.2 : 551.510.42](470.40)

ЭКОЛОГО-ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЧВ И ОЦЕНКА ЗАПЫЛЁННОСТИ НА ТЕРРИТОРИИ Г. ВОЛЬСКА (в зоне влияния ОАО «Вольскцемент»)

М.В. Решетников, Д.Ф. Гейджер¹, В.Ф. Лазарева¹, А.С. Шешнёв

Саратовский государственный университет,
лаборатория геоэкологии геологического факультета

¹ ОАО «Вольскцемент»

E-mail: sheshnev@inbox.ru

Рассматриваются результаты эколого-геохимического опробования почв и проводится оценка запыленности в зоне влияния цементного производства ОАО «Вольскцемент» (г. Вольск, Саратовская область), которое является градообразующим предприятием и основным источником воздействия на окружающую среду.

Ключевые слова: запыленность, экологическое состояние почв, Вольск, цементный завод.

Ecological and Geochemical Research on Soil and Estimate of Dusting in the City of Volsk (the JSC «Volskcement» Affection Zone)

M.V. Reshetnikov, D.F. Geiger, V.F. Lazareva, A.S. Sheshnev

Considered the results of ecological and geochemical soil sampling and made the estimate of dusting in the «Volskcement» cement producing plant affection zone (the city of Volsk, Saratov region), which is the city-forming company and also the main source of environmental impact

условные обозначения: O₁, O₂ – оскулюм; fsk – основание скелета; sh – шов

Фототаблица III

Фиг. 1. *Sestrocladia sp.*; экз. СГУ № 121/3146 (x 0,8): 1a, 1б – сбоку, на широкую поверхность; 1в – сбоку, на узкую поверхность, на вырост; 1г – снизу, 1д – сверху, на оскулюм; с. Багаевка, нижний сантон;

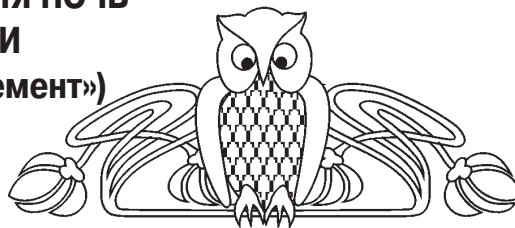
условные обозначения: O – оскулюм; sd – седловина; vt – вырост с оскулюмом

Фототаблица IV

Фиг. 1. *Guettardiscyphia sp.*; экз. СГУ № 122/4788 (x 0,8): фрагмент лопасти; 1a – на широкую сторону; 1б, 1в – с противоположных узких сторон, на видоизмененные субоскулюмы; с. Александровка – 03, нижний сантон;

Фиг. 2. *Guettardiscyphia sp.*; экз. СГУ № 122/3661 (x 1): фрагмент лопасти; 2a, 2в – с противоположных широких сторон; 2б – на узкую поверхность, на вырост; г. Саратов, «Заплатиновка», нижний сантон;

условные обозначения: subo – субоскулюмы, видоизмененные; vt – выросты



Key words: dusting, ecological state of soil, the city of Volsk, cements plant.

Введение. Город Вольск является одним из промышленных центров Поволжья. Основой социально-экономического развития города более 100 лет является цементная промышленность. В настоящее время крупнейшее предприятие Вольска – ОАО «Вольскцемент» – является основным источником отрицательного воздействия на окружающую среду. Цементное производство влияет на литосферу (изъятие вещества, изменение рельефа) и атмосферу (пылевые выбросы). В рамках настоящего исследования рассматриваются проблемы запыленности в северной части Вольска в результате выпадения тонких частиц на поверхность в течение летнего периода 2010 года.

Многолетний климатический режим в районе Вольска характеризуется преобладанием ветров западного направления, которые гонят пылевые