



Библиографический список

1. Соколов Б. А., Гусева А. Н. О возможной быстрой современной генерации нефти и газа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. геолог. 1993. № 3. С. 39–46.
2. Хаин В. Е., Соколов Б. А. Рифтогенез и нефтегазонасность : основные проблемы // Рифтогенез и нефтегазонасность. М., 1993. С. 5–16.
3. Липатова В. В., Казаков А. М. Проект стратиграфической схемы триасовых отложений Западно-Сибирской плиты (по решениям Межведомственного рабочего совещания в г. Ярославль, 2000 г.) // Триас Западной Сибири (материалы к стратиграфическому совещанию по мезазою Западно-Сибирской плиты). Новосибирск, 2001. С. 215–220.
4. Наконкин Н. И. Вторичные кварциты СССР и связанные с ними месторождения полезных ископаемых. М., 1968. 335 с.
5. Сиротенко Л. В., Горбачёв В. И. Факторы развития коллекторов в нижней части разреза Тюменской сверхглубокой скважины // Геология и геофизика. 2000. Т. 41, № 4. С. 491–502.
6. Карасева Т. В., Горбачева В. И., Келлер М. Б., Пономарева В. А. Основные научные результаты исследо-

- вания Тюменской сверхглубокой скважины // Тюменская сверхглубокая скважина (интервал 0–7502 м). Результаты бурения и исследования : сб. докл. Пермь, 1996. Вып. 4. С. 49–62.
7. Карасева Т. В. (Белоконь), Ехлаков Ю. А., Горбачев В. И. и др. Эффективность глубокого и сверхглубокого параметрического бурения для оценки ресурсов углеводородов ниже освоенных глубин // Приоритетные направления поисков крупных и уникальных месторождений нефти и газа. М., 2004. С. 164–169.
8. Сиротенко Л. В., Горбачёв В. И. Коллекторский потенциал и трещиноватость вулканогенно-осадочных образований на глубинах до 8250 метров в Ен-Яхинской сверхглубокой параметрической скважине СГ–7 // Типы седиментогенеза и литогенеза и их эволюция в истории Земли : материалы 5-го Всерос. литологич. совещ. : в 2 т. Екатеринбург, 2008. Т. 2. С. 268–270.
9. Кравченко К. Н., Иванова О. В., Бурлин Ю. К., Соколов Б. А. Нафтидное районирование арктических акваторий России и Аляски в связи с размещением и поиском уникальных месторождений нефти и газа // Геология, геофизика и разработка нефтяных месторождений. 2000. № 11. С. 2–10.

УДК 563.45 (116.3)

ПЕРИФРОНТАЛЬНЫЕ ФОРМЫ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ МОДУЛЬНЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (PORIFERA)

Е. М. Первушов

Саратовский государственный университет
E-mail: pervushovem@mail.ru

В морфогенезе позднемиловых скелетных губок – гексактинеллид предполагается проявление тенденций, способствовавших выделению среди унитарных представителей группы форм модульной организации разного уровня. Формирование простейших «модульных» форм, определяемых как перифронтальные, связывается с незавершенным почкованием и обособлением единичных поперечных каналов, апо- или прозохет.

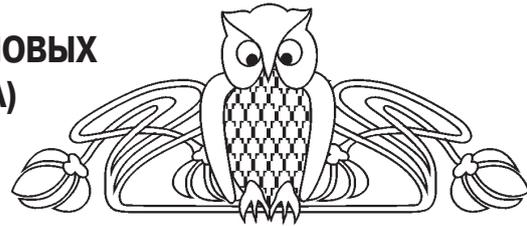
Ключевые слова: губки, гексактинеллиды, модульная организация, перифронтальные формы, почкование.

Perifrontal Forms of the Late Cretaceous Modular Hexactinellids (Porifera)

Е. М. Pervushov

Certain tendencies are supposed to show up in morphogenesis of the Late Cretaceous skeletal sponges, hexactinellids; those tendencies make it possible to distinguish some forms of diverse-level modular organization among the unitary representatives of the group. Generation of primitive «modular» forms, defined as the perifrontal ones, is associated with incomplete gemmation and isolation of solitary cross canals, apo- or prosocbetes.

Key words: sponges, hexactinellids, modular organization, perifrontal forms, gemmation.



При изучении относительно просто устроенных позднемиловых губок – гексактинеллид, представителей семейства *Ventriculitidae* [1, 2], установлены формы, в строении скелета которых выделены обособленные элементы, неизвестные среди вентрикулитид. Большинство представителей этого семейства париформного строения – очертания парагастральной полости – прямо соотносятся с коническим, цилиндрическим или тарелковидным в целом строением скелета [2]. Существенное морфологическое разнообразие париформных губок обусловлено сочетанием наличия (отсутствия) и степени выраженности в строении скелета системы ризоид, стержня и отворота, изгиба стенки (рисунок, фиг. А, Г). Скелетные новообразования у этих губок с учетом первичной и рецентной сохранности достоверно определяются, чего нельзя сказать об их функциональном предназначении.

Привлекшие внимание выросты морфологически описываются как широкие и невысокие конусовидные выросты с округлыми отверстиями на вершине. Выросты располагаются на парага-



стральной или на дермальной поверхности, а их количество варьирует от одного – двух до двадцати – тридцати. Необходимость в понимании происхождения и функционального предназначения этих выростов нарастала с увеличением количества фоссилий, в строении которых подобные новообразования были установлены.

Своеобразие морфологии скелета, обусловленное наличием и расположением оригинальных элементов (выростов, в дальнейшем – субмодулей), позволило обособить рассматриваемые формы от унитарных губок в качестве «домодульных» организмов, которым дано определение перифронтальные, от словосочетания *peri* (греч.) – вокруг, возле и *frons/frontis* (лат.) – лоб; передняя, лицевая сторона.

Происхождение перифронтальных форм.

Выделение из состава унитарных губок несколько иначе устроенных перифронтальных форм могло быть обусловлено проявлением двух тенденций морфогенеза скелетных гексактинеллид.

Одно из направлений определяется особенностями вегетативного размножения позднемеловых гексактинеллид. При проявлении незавершенного почкования среди исходно унитарных губок в последующем происходит фиксация морфологического обособления почкообразных выростов на теле особи. В структуре скелета (тела) меловых гексактинеллид [3] почкообразование было приурочено к верхнему краю, где сопрягается парагастральная и дермальная поверхности скелетообразующей стенки, к апикальным или маргинальным, так или иначе обособленным участкам дефинитивного организма (см. рисунок, фиг. А). Массовое формирование почек приурочено и к участкам оскулярной мембраны (*Guettardiscyphia*).

Парагастральная поверхность и прилежащие участки верхнего края были наиболее приспособлены к почкообразованию, нежели участки дермальной поверхности, на которой формирование достоверных почек устанавливается редко. Последнее обусловлено тем, что дермальная поверхность закрыта кортексом, а иногда и мембраной плотно расположенных спикул. Парагастральная поверхность сложена более крупными спикулами и часто сопряжена с пористой паренхимальной спикульной решеткой и обычно изолирована от воздействия внешней среды.

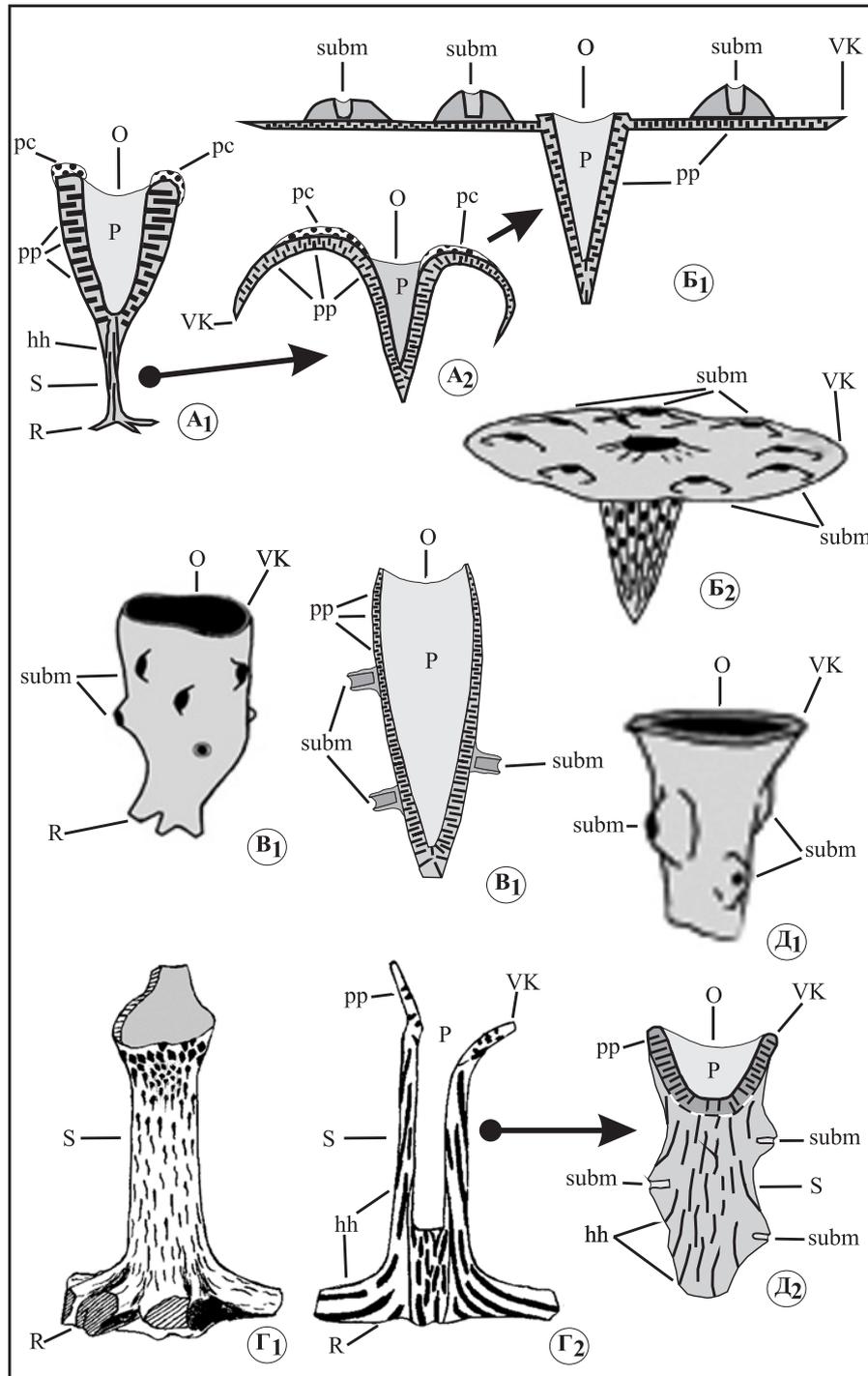
У некоторых вентрикулитид, отличавшихся относительно небольшими величинами толщины стенки, что обусловило подвижное положение последней и формирование широкого отворота, парагастральная поверхность оказывалась в наиболее высоком положении, открытом прямому воздействию водной среды (см. рисунок, фиг. А). В этом случае у форм с доминирующим размножением почкование существенно возрастала площадь тела, приспособленная к выделению почек. На примере вентрикулитид (см. рисунок, фиг. А, Б) можно представить соотношение площади парагастральной поверхности губок с отворотом

стенки (*Contubernium*, диаметром до 60 – 80 мм) с площадью верхнего края губок без отворота (*Ventriculites*, толщина стенки 8 – 10 мм). При этом выделение почек у париформных губок конических очертаний и без отворота стенки (*Sporadoscinea*, *Ventriculites*, *Guettardiscyphia*) происходило на локальных, наиболее приподнятых и ориентированных по направлению придонного течения участках верхнего края (см. рисунок, фиг. А₁).

Формирование скелетов с широким симметричным отворотом стенки предопределило возможность преимущественного почкообразования именно на раскрытой поверхности парагастра. Предполагается, что в последующем в силу ряда причин (удельный вес отделяющихся клеток, изменение динамики и направления течения и т. д.) часть из многочисленных почек приживались на парагастральной поверхности, чему могла способствовать однородность структуры спикульной решетки. В дальнейшем проявлялось закономерное расположение уже многочисленных почек – выростов на парагастральной поверхности. Выросты, став неотъемлемой частью единого скелета, функционально способствовали изменению облика предковых форм. Так, у *Contubernium*, в отличие от *Ventriculites*, отчетливо обособлен оскулом центрального парагастра, отворот стенки широкий ортогональный симметричный и верхний край расположен в горизонтальной плоскости.

Рассматривалось предположение, что столь необычные изменения морфологии скелета обусловлены процессами почкования, массово проявившимися на стадии онтогенеза губки и совпавшими с ее гибелью. Но «гипотезе почкования» противоречат наблюдения по морфологии вентрикулитид и изученных автором гексактинеллид [1, 2]. Во-первых, в структуре скелета с выростами (субмодулями) определены характерные элементы, неизвестные среди вентрикулитид. Это четкий отворот стенки в горизонтальной плоскости, протяженные ряды ризоидных выростов от ее нижней поверхности и четко обособленный оскулом. Во-вторых, имеющийся материал позволяет проследить изменения в морфологии губок с субмодулями, которые интерпретируются как онтогенетические. В-третьих, у описанных почек на стадии отделения от материнской особи не наблюдаются полости и оскулярные отверстия [3]. Результаты изучения проявлений почкования и связанных с этим морфологических изменений в строении гексактинеллид показывают, в частности, что в момент формирования почек слабо искажаются лишь локальные участки тела (скелета) губки, наиболее благоприятные их образованию.

Другое направление в морфогенезе гексактинеллид, с которым связывается возможное формирование перифронтальных форм, – это преобразование единичных поперечных каналов (прозохет, реже апохет) в обособленные полости, расположенные внутри морфологически выраженных выростов (см. рисунок, фиг. В).



Морфология унитарных губок и производных перифронтальных форм:

фиг. А – Строение унитарных париформных губок, предшественников перифронтальных форм: А₁ – *Ventriculites striatus* Smith, 1848; отворот стенки отсутствует; А₂ – *Ventriculites cribrus* (Phillips, 1829); в строении скелета доминирует широкий отворот стенки. Зоны почкообразования приурочены к поверхности верхнего края или апикальным участкам стенки. Верхний мел, Европа;

фиг. Б – *Ventriculites (Contubernium) ochevi* Perv., 1998; производная перифронтальная форма с расположением субмодулей на парагастральной поверхности: Б₁ – вертикальный разрез, Б₂ – общий вид. Сантон, Поволжье;

фиг. В – *Coscinopora (Fericoscinopora) variabilis* (Malecky, 1980); производная перифронтальная форма с расположением субмодулей на дермальной поверхности стенки: В₁ – общий вид; В₂ – вертикальный, продольный разрез, общий вид. Сантон, Польша;



Подобные выросты, достоверно наблюдаемы на дермальной поверхности, свойственны губкам, ирригационная система которых состоит из поперечных каналов небольшого диаметра и для которых характерна большая плотность расположения элементов скульптуры, в том числе апопор и прозопор. Многочисленные примеры выростов, сформированных по поперечным каналам, установлены в структуре скелетов представителей *Leptophragmidae* [4, табл. XXI, фиг. 3, 9], в частности рода *Guettardiscyphia* (*Hexactinina*) [5], а среди лихнисцин подобные же выросты описаны среди *Naræana* [6, с. 417, рис. 5, б].

Единичные морфологически выраженные выросты выделены даже на субплоских участках дермальной поверхности *Leptophragmidae*. Чаще подобные выросты отмечаются на перегибах стенки плициформных (*Leptophragma*, *Guettardiscyphia*) и на узких, килевидных участках стенки париформных (*Naræana*, *Lepidospongia* и *Sestrocladia*) губок.

Морфология и морфотипы перифронтальных форм. Строение перифронтальных форм характеризуется париформным скелетом, по периферии которого прослеживаются невысокие бугорки (субмодули) с отверстиями (субоскулюмами) на вершине. Полости субмодулей непосредственно не сопряжены с центральной парагастральной полостью и оскулюмом. Термин «субоскулюм» широко используется автором при описании транзитных форм (*Coeloptychium*, *Balantionella*, *Guettardiscyphia* и *Tremabolites*) [2, 7], отражая вторичную, дополнительную роль этих мелких по сравнению с оскулюмом отверстий в скелете губки с единой парагастральной полостью. В отношении перифронтальных форм этот термин применяется с целью подчеркнуть вторичность мелких обособленных полостей. Добавление нового термина, например «параоскулюм», увеличит описательный терминологический аппарат при описании губок, что считается нежелательным. Морфологическое разнообразие перифронтальных форм ограничено и определяется их происхождением от париформных губок. Новообразования (модули) расположены на державной или парагастральной поверхности конических и цилиндрических скелетов, принципиально не изменяя габитус исходных парахормных губок.

Парагастральные перифронтальные формы (рисунок фиг. Б; приложение, фототабл. I, II, III фиг. 1). Скелет в виде гриба высотой 30–40 мм и диаметром по верхнему краю 60–70 мм и более. Толщина стенки изменяется от 6–8 мм до 10–11 мм. Нижняя часть скелета – невысокий (19–31 мм) конусообразный бокал с едва выпуклой стенкой, диаметр у отворота 22–30 мм. Выше равномерного ортогонального отворота, на горизонтальном участке парагастральной поверхности расположены слабо выпуклые бугорки с округлыми субоскулюмами (*Contubernium*) [1]. Диаметр дискообразной части скелета в 1,5–2 раза, иногда и более, превышает высоту узкоконического бокала. Центральный парагастральный глубокий и субцилиндрический. Оскулюм овальный (8–10/11–12 мм), острые края окружающей его стенки в виде кратера приподняты над парагастральной поверхностью. Апо- и прозохеты диаметром 1,5–2 мм, порой диагональные в области бокала. На парагастральной поверхности, на горизонтальном участке стенки прослеживаются тонкие стенки каналов (0,5–0,6 мм) и широкие канавки каналов и овально-вытянутых остий (1–1,3 мм). Полости субмодулей мелкие и цилиндрические, диаметр субоскулюмов 3–6/3–6 мм. Количество субмодулей у форм полной сохранности (диаметром 50–60 мм) изменяется от 7 до 12. Субмодули расположены относительно равномерно субконцентрически по всей парагастральной поверхности. Иногда на поверхности субмодулей прослеживаются элементы скульптуры.

В онтогенезе парагастральных перифронтальных форм прослежены следующие тенденции (см. приложение, фототабл. II): 1) увеличение диаметра горизонтального отворота стенки сопровождалось возрастанием количества субмодулей от 15–20 до 50–60; 2) многочисленные субмодули утрачивают отчетливо выраженные конические очертания и на их месте прослеживаются лишь субоскулярные отверстия, которые становятся более крупными, овальными, порой сходными по очертаниям с оскулюмом; 3) при увеличении диаметра дискообразной части скелета, при постоянных значениях толщины стенки, дермальные ребра преобразуются в дополнительные опорные элементы – протяженные и высокие ризоиды. Высота ризоидов соотносится с высотой нижней, конусообразной части скелета; 4) сокращается

фиг. Г – *Rhizopoterion cervicorne* (Goldfuss, 1833); унитарная форма, в строении которой преобладают ризоиды и сопряженный с ними стержень. Она рассматривается в качестве предшественника близкородственных перифронтальных форм (см. фиг. Д). Кампан, Поволжье;

фиг. Д – *Rhizopoterion (Columelloculus) triuterus* Perv., 1998; производная перифронтальная форма с расположением субмодулей на поверхности стержня, в строении которого развиты только продольные каналы: Д₁ – общий вид, Д₂ – вертикальный, продольный разрез. Кампан, Поволжье;

условные обозначения: О – оскулюм; Р – парагастральная полость; Р – ризоиды; S – стержень; VK – верхний край; subm – субмодуль с субоскулюмом; ps – зоны активного почкообразования; ирригационная система: pp – поперечные каналы (апо- и прозохеты) и hh – продольные каналы; стрелками показано направление в морфогенезе, с которым связывается формирование перифронтальных форм



роль в строении скелета ее нижней части, конусовидного бокала.

Дермальные перифронтальные формы (см. рисунок фиг., В, Д; приложение, фототабл. табл. III фиг. 2). Скелет высотой 50 мм имеет вид узкоконического стержня, в строении которого доминируют протяженные тонкие (0,5–0,7 мм) продольные каналы. На различных уровнях дермальной поверхности скелета прослеживаются конусовидные бугорки с отверстием на вершине (*Columelloculus*) [1]. Диаметр стержня 15–30 мм. Парагастр глубокий и узкоконический. Оскулом фасоловидный (5/18 мм). В строении *Rhizopoterionina*, к которым относится *Columelloculus*, преобладают стержень и ризоиды, в которых ирригационная система представлена продольными каналами. Бокал, в строении которого выделяются короткие поперечные каналы, не всегда достоверно прослеживается: толщина стенки 6 мм, диаметр по верхнему краю 18/29 мм. Субмодули, бугорки с субоскулюмами, установлены на поверхности стержня и близ основания бокала, на участках, где поперечные каналы отсутствуют. Высота субмодулей 5–6 мм, диаметр 15–17 мм, полости субмодулей цилиндрические, короткие и диаметром 3–4 мм.

Вероятно, явление незавершенного почкования в большей степени проявлялось среди известковых губок и демоспонгий, что предопределило увеличение их морфологического разнообразия. В строении демоспонгий «субмодульные» выросты также приурочены к апикальным участкам скелета или перегибам боковой поверхности, но их морфологическая обособленность не всегда явно проявлена. Среди меловых известковых губок и демоспонгий модульная организация проявлена иначе, чем у гексактинеллид, и в их составе перифронтальных форм пока неизвестны.

Модульная организация. В разрабатываемой модели модульной организации гексактинеллид [7], в составе которой определены, помимо унитарных губок, уровни автономных (подуровни первичных и вторичных) и колониальных (подуровни параколоний и настоящих колоний), а также надуровень транзиторных (унитарных, автономных и колониальных) форм. Перифронтальные губки не рассматриваются в качестве собственно модульных форм, они формируют отдельную конечную ветвь (подуровень) в морфогенезе унитарных гексактинеллид.

Это обусловлено тем, что в строении перифронтальных губок не прослеживаются результаты циклического морфогенеза, т. е. морфология их скелета не является следствием полимеризации исходного модуля (фрактала, «клона») [8, 9]. Перифронтальные формы образованы при модификации и изменении функций и морфологии лишь отдельных элементов, новообразований в структуре предковых унитарных форм. В этом случае исходный модуль, унитарная губка париформного строения, претерпевает лишь некоторые структурные изме-

нения, но в морфогенезе не происходит удвоения и/или последующей полимеризации исходного модуля (скелета) конических или цилиндрических очертаний. Новообразования в структуре перифронтальных губок определяются как субмодули, что отражает низкий уровень структуры этих элементов по сравнению с модулями.

Ярким примером полимеризации исходного модуля среди гексактинеллид являются автономные формы [7]. Первичные автономии представляют собой итог полимеризации исходных унитарных форм, конических или цилиндрических очертаний, обычно в количестве двух-трех, без образования дополнительных скелетных новообразований (*Microblastium*, *Napaeana*, *Sporadoscinia*, *Sestrocladia*; сантон – кампан). Строение вторичных автономий в результате последующего морфогенеза отличается значительным количеством исходных модулей (до 10–12), отличающихся сходными небольшими размерами, образованными единой стенкой, которая порой формирует протяженный горизонтальный участок отворота (*Communitectum*, *Marinifavosus*; кампан – маастрихт) [2, 7].

Вероятно, перифронтальный уровень организации характерен только для губок, что объясняется необычным соотношением в строении единого скелета основного, центрального парагастра и полостей субмодулей.

Стратиграфическая приуроченность. Парагастральные перифронтальные губки (*Contubernium*) известны из нижнесантонских образований правобережного Поволжья. Скелеты этих губок приурочены к сложно построенным ориктоценозам «губкового» горизонта, формировавшегося в пределах отмелей на протяжении сотен тысяч лет и отличающегося большим количественным представительством и таксономическим разнообразием остатков этих беспозвоночных. Дермальные перифронтальные губки (*Columelloculus*) известны из кампанских образований Поволжья. Остатки этих губок также приурочены к ориктоценозам массовых поселений кремневых губок – «губковым лугам». Возможно, перифронтальные формы с дермальным расположением субмодулей были распространены и в сантоне (*Fericoscinopora*), но для доказательства этого требуется изучение строения парагастральной полости и полостей выростов (модулей) [6].

Аспекты тафономии. На идентификацию и последующее изучение морфологии скелета губок, установление уровня модульной организации существенно сказывается степень первичной и речентной сохранности фоссилий. Условия захоронения большинства сантонских губок в Поволжье отличались более активными гидродинамическими условиями по сравнению с обстановками их обитания. Значительное количество фоссилий из сантонского «губкового» горизонта представлено перетолженными, оббитыми скелетами и фрагментами, окутанными фосфатной массой.



Аспекты соотношения степени сохранности и таксономии скелетных форм губок-гексактинеллид до настоящего времени не рассматривались, что, отчасти, сказывается на достоверности палеонтологических описаний и валидности выделения тех или иных таксонов в ранге вида и рода. Применительно к перифронтальным формам аспекты захоронения и последующих процессов fossilization скелетов обусловлены необходимостью анализа секторов стенки выше ее отворота, которые часто представлены фрагментами.

Фрагментация. Особенностью строения скелета дермальных перифронтальных (*Contubernium*) форм является широкий равномерный горизонтальный отворот стенки, на котором распространены субмодули. После гибели организма скелет неизбежно переворачивался на бок, так как верхняя дискообразная часть скелета тяжелее нижней конусообразной и перевешивала ее. Воздействие придонных течений и волновой динамики воды приводило к волчкообразному вращению скелета. При усилении гидродинамического режима, при перемещении и переотложении скелета происходило раскалывание отворота на отдельные сегменты и отделение нижней конусообразной части. При значительной выборке фоссилий лишь единичные формы небольшого диаметра отличаются почти полной сохранностью (см. приложение, фототабл. I). Селективная сохранность не позволяет описать видовое разнообразие представителей *Contubernium*: из 28 экземпляров фоссилий скелетов полной сохранности всего 0,1%. Почти все достоверно диагностируемые экземпляры *Contubernium* известны по сегментам отворота стенки, несущими характерные субмодули (см. приложение, фототабл. II).

Скелеты *Rhizopoterion* также крайне редко характеризуются полной сохранностью. Название типового вида *R. cervicorne* обозначает характерную особенность строения базальной части скелета-ризодов, внешне напоминающих «колени рожки». Этот элемент скелета, наряду со стержнем, по облику напоминающий кости морских позвоночных, наиболее часто встречается в породах в виде разрозненных остатков. Бокал, венчающий стержень, очень редко встречается в ископаемом состоянии. Скелеты *R. cervicorne* полной сохранности, состоящие из горизонтально расположенных ризоидов, вертикального стержня и тонких стенок бокала, обнаруживаются крайне редко, при общей выборке материала до сотни экземпляров. Связанные с ними происхождением *Columelloculus* характеризуются аналогичными особенностями сохранности – это преимущественно фрагменты стержневой части скелета с продольными каналами. Лишь наличие субмодулей позволяет установить своеобразие рассматриваемых форм среди *Rhizopoterioninae*, но не дает возможности представить их разнообразие.

Фоссилизация. Значительная часть скелетов губок из верхнемеловых отложений Поволжья

происходит из аллохтонных комплексов, в таких случаях они обычно в той или иной степени фосфатизированы. Предполагается, что даже при автохтонном и субавтохтонном захоронении скелеты (тела) губок сорбировали фосфатные соединения из окружающей водной среды, именно эта первичная фосфатизация способствовала порой их идеальной первичной сохранности [3]. При неоднократном вымывании из осадка и переотложении скелеты и их фрагменты постепенно превращались в различной степени окатанные терригенные включения, что показано и на примере верхнегуронских-сантонских губок Польши [10, 11]. Процесс переотложения и фрагментации скелетов сопровождался и неоднократным заполнением парагастральной полости и каналов, перекрытием дермальной скульптуры вмещающими осадками на фосфатном цементе. При этом состав и цвет цемента могут быть полностью аналогичны литологии осадка, выполнявшего скелет губки, и в этом случае отпрепарировать фоссилии от вмещающего фосфатного цемента очень сложно.

При обволакивании скелета фосфатной массой или попадании его в состав агрегата терригенных включений не представляется возможным проследить соотношение апо- и прозопор и возможных выростов, установить достоверность тех или иных выростов, почек. Даже в продольных аншлафах не удается проследить соотношение элементов ирригационной системы и полостей субмодулей. Их соотношение является принципиальным при определении уровня модульной организации губок. Если парагастральная полость является единой, раскрывающейся к оскулюму или нескольким оскулюмам (субоскулюмам), то автор рассматривает губки с подобным строением как колониальные (*Paracraticularia*, *Zittelispongia*) или транзиторные (*Coeloptychium*, *Balantionella*, *Guettardiscyphia*, *Tremabolites*) [7]. В случае, когда субмодули морфологически обособлены и их полости не образуют единую ирригационную систему губки и таким образом выполняют функцию дополнительных «парагастральных» полостей, подобные формы определяются как перифронтальные. Поэтому по приводимым описаниям и изображениям губок в работах предшествующих исследователей [4, 6], в которых обращается внимание на необычные выросты в строении скелета, невозможно установить уровень модульной организации описываемых форм. К тому же вопросы «унитарности» – «колониальности» ископаемых губок в публикациях при описании форм ранее практически не рассматривались.

Аспекты номенклатуры и систематики. Перифронтальные формы рассматриваются в составе рода, на уровне подрода, с представителями которого предполагается их филогенетическая обусловленность. В частности, в составе *Ventriculites* рассматриваются представители перифронтальных *Contubernium*, а в составе *Rhizopoterion* – *Columelloculus*. Ранее автор [1] самонадеянно



описывал эти формы в ранге рода, стремясь выделить столь необычные по морфологии губки в составе семейства (подсемейства) и тем самым подчеркнуть в описании их новизну. При этом не учитывалось значения устойчивости выработанных таксономических критериев и к тому же еще не в полной мере владел представлениями об уровне организации губок.

Важными таксономическими признаками на уровне рода являются характеристика дермальной скульптуры, ее соотношение со скульптурой парагастральной поверхности и морфотип (париформный) скелета. Субмодули с обособленными полостями дополняют и несколько видоизменяют очертания скелета исходных родственных форм, но строение дермальной скульптуры и ирригационной системы остается идентичным.

Известно две группы перифронтальных губок на уровне подрода, которые представлены одним типовым видом (см. рисунок). Столь ограниченный видовой состав объясняется малой выборкой материала (*Columelloculus* – 3 экз., из них 2 фрагмента), который преимущественно представлен фрагментами. Относительно кратко существовавшие монотипные группы представляли конечные, крайне специализированные тренды морфогенеза в ранге трибы (подсемейства) [1, 2]. Эти губки слабо адаптированы к конкурентной среде придонных фильтраторов, что обусловлено ограниченностью модификаций исходной архитектоники (морфотипа) данных скелетных форм.

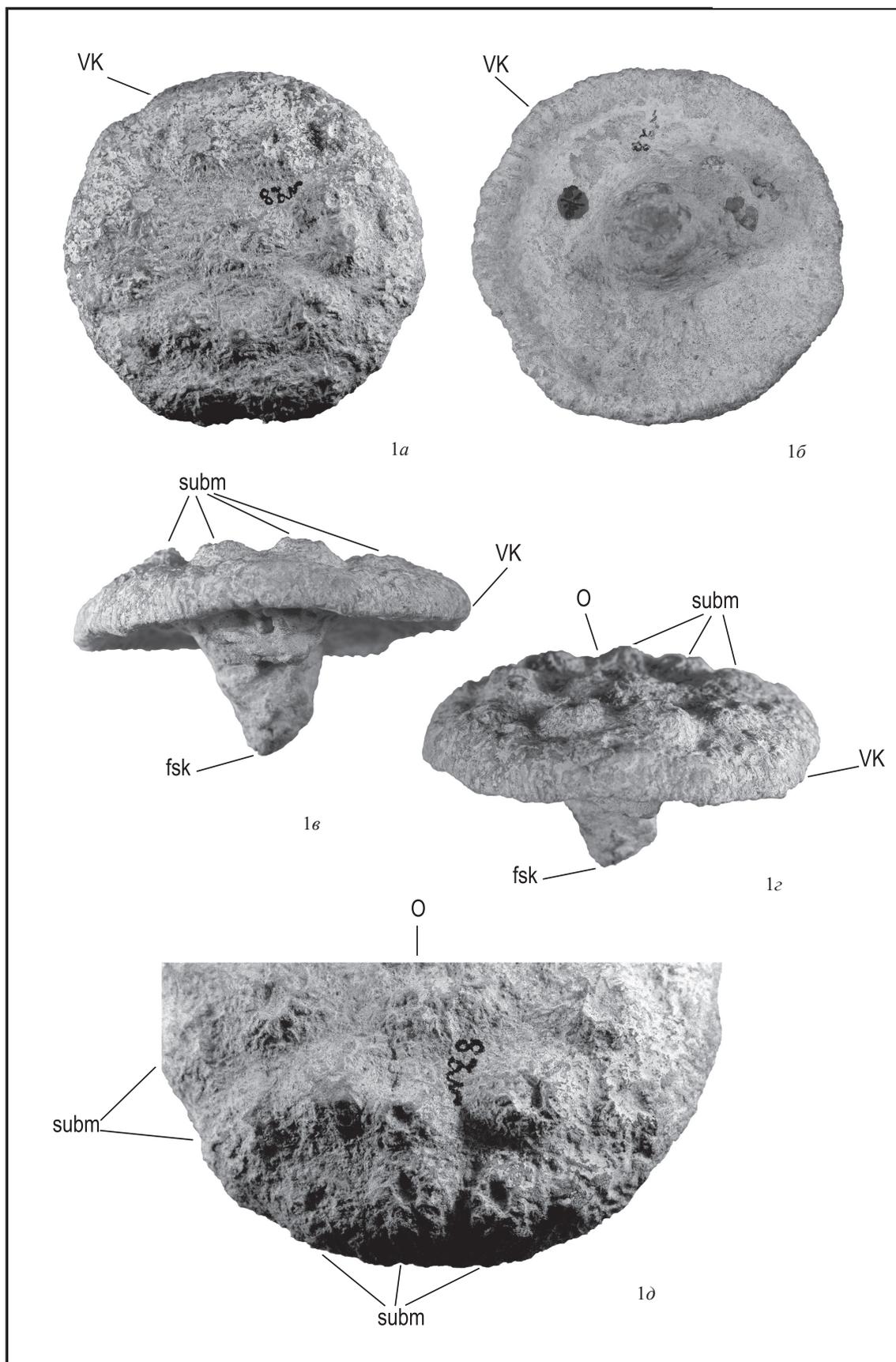
Библиографический список

1. Первушов Е. М. Позднемеловые вентрикулитидные губки Поволжья // Тр. НИИ геологии Сарат. гос. ун-та. 1998. Т. 2. 168 с.
2. Первушов Е. М. Позднемеловые скелетные гексактинеллиды России. Часть II. Морфология и уровни организации. Семейство Ventriculitidae (Phillips, 1875), partim ; семейство Coeloptychiidae Goldfuss, 1833 – (*Lychniscosa*) ; семейство Leptophragmidae (Goldfuss, 1833) – (*Hexactinosa*) // Тр. НИИ геологии Сарат. гос. ун-та. Новая серия. 2002. Т. 12. 274 с.
3. Первушов Е. М. Проявления почкования среди поздне-меловых скелетных губок – гексактинеллид // Изв. Сарат. ун-та. Новая серия. 2010. Т. 10. Сер. Науки о Земле, вып. 1. С. 51–64.
4. Moret L. Contribution a l'etude des Spongiaires siliceux du Cretace superieur francais // Mem. Soc. Geol. France, N. Ser. 1926. Т. 3, f. 1. P. 1–247.
5. Первушов Е. М. Новообразования в строении скелета позднемеловых губок, способствовавшие формированию полиоскулумных форм // Изв. Сарат. ун-та. Новая серия. 2011. Т. 11. Сер. Науки о Земле, вып. 1. С. 39–51.
6. Malecki J. Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // Roczn. Pol. tow. geol. 1980. № 3–4. P. 409–430.
7. Первушов Е. М. О модульной организации губок // 200 лет отечественной палеонтологии : материалы Всерос. совещания (Москва, 20–22 октября 2009 г.) / Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка ; под ред. И. С. Барскова, В. М. Назаровой. М., 2009. С. 99.
8. Марфенин Н. Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 147–161.
9. Хлебнович В. В. Адаптации особи и клона : механизмы и роли в эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122, № 1. С. 16–25.
10. Olszewska-Nejbert D., Swierczewska-Gladysz E. The phosphatized sponges from the Santonian (Upper Cretaceous) of the Wielkanoc Quarry (southern Poland) as a tool in stratigraphical and environmental studies // Acta Geologica Polonica. 2009. Vol. 59, № 4. P. 483–504.
11. Vodrazkaab R., Sklenarc J., Cecha S., Laurind J., Hradecka L. Phosphatic intraclasts in shallow-water hemipelagic strata: a source of palaeoecological, taphonomic and biostratigraphic data (Upper Turonian, Bohemian Cretaceous Basin) // Cretaceous Research. 2009. № 30. P. 204–222.



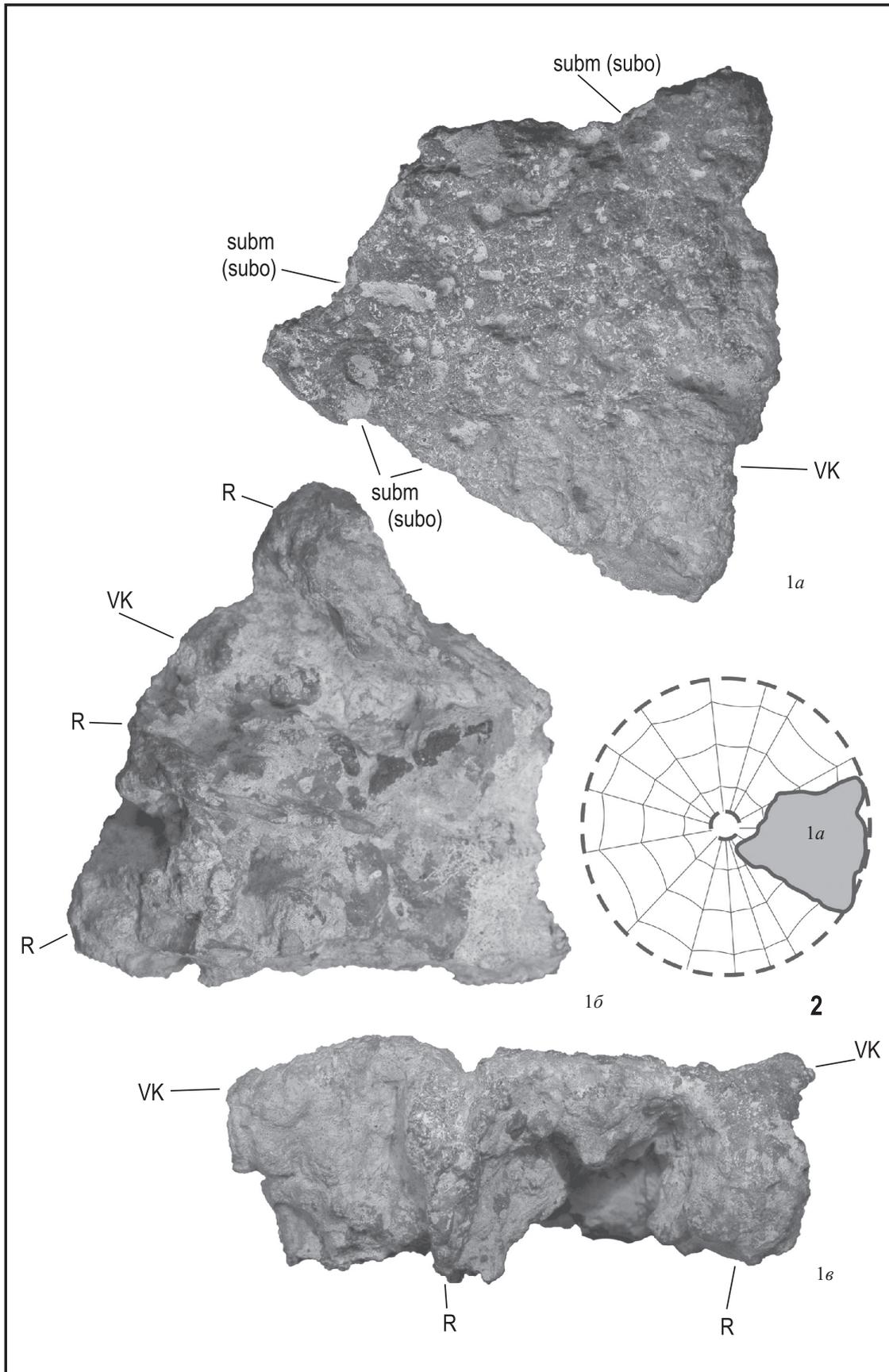
Приложение

Фототаблица I



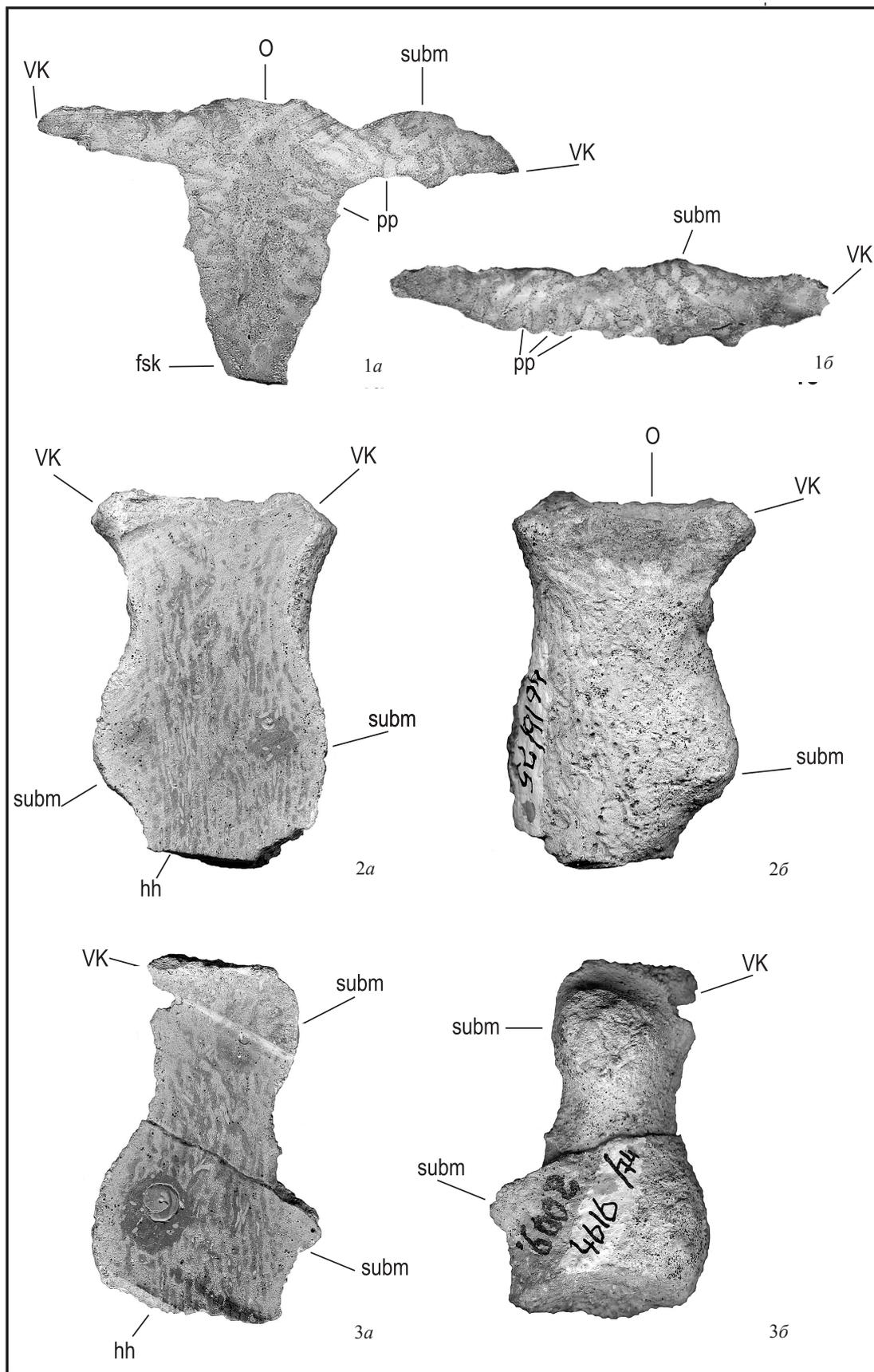


Фототаблица II





Фототаблица III





Фототаблица I

Фиг. 1. *Ventriculites (Contubernium) ochevi* Perv., 1998; Экз. СГУ, № 121/28 (x0,75): скелет полной сохранности: 1а – сверху; 1б – снизу; 1в – сбоку; 1г – вид по диагонали сверху; 1д – половина верхней части скелета с оскулюмом в центре, субмодули в два ряда расположены по периферии (x1,5). г. Саратов, нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм; ВК – верхний край; fsk – основание скелета, subm – субмодуль

Фототаблица II

Фиг. 1. *Ventriculites (Contubernium) sp. ind.*; Экз. СГУ, № 121/2442 (x1): фрагмент верхней части скелета – сектор горизонтального отворота: 1а – сверху, субмодули, в виде оскулярных отверстий, расположены в радиальных рядах; 1б – снизу, прослеживаются радиально расположенные стенообразные ризоидные выросты; 1в – сбоку, на верхний край с ризоидными выростами. г. Саратов, «Заплатиновка»; нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites (Contubernium) sp. ind.*; Экз. СГУ, № 121/2442: реконструкция скелета полной сохранности и положение представленно-

го на фиг. 1 фрагмента (серое) сверху. г. Саратов, «Заплатиновка», нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм; R – ризоидообразный вырост; ВК – верхний край; subm (subo) – субмодуль (субоскулюм).

Таблица III

Фиг. 1. *Ventriculites (Contubernium) ochevi* Perv., 1998; Экз. СГУ, № 122/1278 (x1): вмещающая порода не показана: 1а – продольный аншлиф скелета; 1б – аншлиф горизонтального сектора стенки выше отворота. г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Rhizopoterion (Columelloculus) triuterus* Perv., 1998; Экз. СГУ, № 121/2009-1 (x1,5): 2а – аншлиф; 2б – дермальная поверхность с почкообразным выростом и с субоскулюмом на его вершине. г. Саратов, низы верхнего кампана.

Фиг. 3. *Rhizopoterion (Columelloculus) triuterus* Perv., 1998; Экз. СГУ, № 121/2009-2 (x1,5): 3а – аншлиф; 3б – дермальная поверхность. г. Саратов, низы верхнего кампана.

Условные обозначения. О – оскулюм, ВК – верхний край; fsk – основание скелета; рс – почковидное образование; subm – субмодуль; hh – продольные; pp – поперечные каналы

УДК [567.3:551.762.33/763](470.3/4)

НОВЫЕ НАХОДКИ ХИМЕР РОДА *STOILODON* NESSOV ET AVERIANOV, 1996 (HOLOCEPHALI, CHIMAEROIDEI) В ПОЗДНЕЙ ЮРЕ И РАННЕМ МЕЛУ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Е. В. Попов, В. М. Ефимов¹

Саратовский государственный университет

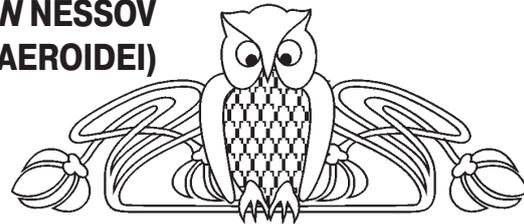
E-mail: popov@bmail.ru

¹Ундоровский палеонтологический музей,

с. Ундоры, Ульяновская обл.

E-mail: upm2002@mail.ru

На основе новых находок мандибулярных зубных пластин химеры *Stoilodon aenigma* Nessov et Averianov, 1996 (Holocephali, Chimaeroidei) из нижнего мела Центральной России уточнен диагноз рода и подтверждена валидность таксона. Находка пластины из рязанских отложений (зона rjasanensis, =бореальный берриас) Подмосковья позволяет расширить стратиграфическое распространение вида на весь нижнемеловой отдел. Вычислено, что размер тела стойлодона не превышал 1,5 м. К роду *Stoilodon* отнесена также мандибулярная пластина из верхов юры (средне-волжский подъярус, зона nikitini) разреза Городищи Ульяновской области. Это указывает на более широкое географическое распространение рода и его появление до начала мелового периода.
Ключевые слова: мандибулярные зубные пластины, Chimaeroidei, *Stoilodon*, верхняя юра, нижний мел, Центральная Россия, Поволжье.



New Records of the Chimaeroid Genus *Stoilodon* Nessov & Averianov, 1996 (Holocephali, Chimaeroidei) Remains from the Late Jurassic and Early Cretaceous of European Russia

E. V. Popov, V. M. Efimov

Based on new finds of mandibular tooth plates of the chimaeroid *Stoilodon aenigma* Nessov & Averianov, 1996 (Holocephali, Chimaeroidei) from the Lower Cretaceous of central Russia, the diagnosis of the genus is modified and validity of the taxon is confirmed. New record of mandibular plate of the species from the Ryzanian regional stage (boreal Berriasian stage) of the Moscow Region has allowed us to expand stratigraphical distribution of the species within the whole early Cretaceous. It is estimated that *Stoilodon* did not exceed 1.5 m in body length. An additional mandibular tooth plate from the latest Jurassic (middle Volgian substage, nikitini zone) of Gorodischi section, Ul'yanovsk Region is referred to the genus *Stoilodon*. It indicates a broader geographic distribution of the genus and its pre-Cretaceous origin.

Key words: mandibular tooth plates, Chimaeroidei, *Stoilodon*, upper Jurassic, lower Cretaceous, central Russia, Volga River Basin.