



Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках государственного задания в сфере научной деятельности (задание № 1757).

Библиографический список

1. Гладышева М. А. Магнитная восприимчивость урбанизированных почв : на примере г. Москвы : автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 2007. 26 с.
2. Иванова Ю. С., Горбачев В. Н. Загрязнение почв тяжелыми металлами под влиянием несанкционированных свалок (медико-экологический аспект) // Ульяновский мед.-биол. журн. 2012. № 1. С. 119–124.
3. Каздым А. А. Геохимические особенности свалок несанкционированных бытовых отходов города Ульяновска // Прикладная токсикология. 2012. Т. 3, № 7. С. 18–26.
4. Павлов П. Д., Решетников М. В., Еремин В. Н. Состоя-

ние почвенного покрова в зоне влияния полигона твёрдых бытовых отходов (на примере Александровского полигона города Саратова) // Агр. науч. журн. 2014. Вып. 11. С. 34–38.

5. Павлов П. Д., Решетников М. В., Еремин В. Н. Состояние почвенных покровов в пределах влияния на них полигонов твердых бытовых отходов (на примере Гусельского, Александровского и Балаковского полигонов) // Геологические науки-2014 : материалы всерос. науч.-практ. конф. Саратов, 2014. С. 190–193.

6. Павлов П. Д., Еремин В. Н., Решетников М. В. Полигоны захоронения твёрдых бытовых отходов г. Саратова, как объекты комплексных геоэкологических исследований // Экологическая геология : теория, практика и региональные проблемы : материалы Третьей науч.-практ. конф. Воронеж, 2013. 172 с.

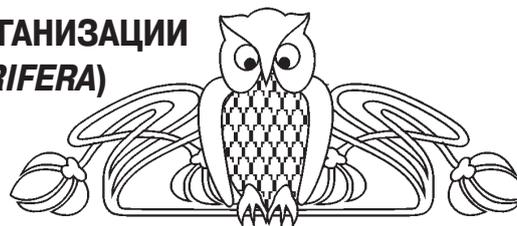
7. ГОСТ 17.4.4.02–84. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. М., 1984.

УДК 563.45 (116.3)

ТРАНСИТОРНЫЙ УРОВЕНЬ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (*PORIFERA*)

Е. М. Первушов

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



Наличие в строении скелета многих гексактинеллид регулярно расположенных отверстий, выполнявших функции дополнительных оскулумов – субоскулумов, – послужило основанием для выделения переходного между унитарными и колониальными формами транситорного уровня организации этих губок. В структуре транситорий установлены унитарный, автономный и колониальный подуровни. Морфологическое разнообразие позднемеловых транситорий обусловлено проявлением элементов мозаичного морфогенеза среди представителей отрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa*.

Ключевые слова: губки, гексактинеллиды, модульная организация, субоскулум, транситорные унитарные формы, транситорные автономии, транситорные колонии.

Transitory Level of Modular Organization in the Late Cretaceous Hexactinellids (*Porifera*)

Е. М. Pervushov

The regularly arranged openings acting as additional oscula – suboscula – in the skeletal structures of numerous hexactinellids made the basis for recognizing a transient level in those sponge organization: a transition between the unitary and the colonial forms. Unitary, autonomous and colonial sublevels have been recognized in the transition structures. The morphological diversity of the Late Cretaceous transitions was called forth by manifestations of mosaic morphogenesis in the representatives of the *Lychniscosa* and *Hexactinosa* orders.

Key words: sponges, hexactinellids, module organization, subosculum, transitory unitary forms, transitory autonomies, transitory colonies.

Среди позднемеловых гексактинеллид, представителей отрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa*, известно много форм, в строении скелета которых

присутствуют многочисленные и закономерно расположенные округлые отверстия. По размерам и очертаниям они занимают промежуточное положение между остиями (апо- и прозопорами) и оскулумом. При описании губок с дополнительными отверстиями практически не обращается внимание на морфологическое обозначение и функциональное предназначение этих элементов, указывается лишь их наличие именно как «отверстий», «отверстий на трубах» и т. п. Они наиболее наглядно представлены в строении первичных (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*, *Pleurostoma*) и вторичных (*Coeloptychium*, *Myrmecioptychium*, *Troegerella*) плициформных губок [1], где приурочены к перегибам стенки, образующей лопасти или ветви.

Для того чтобы дать этим отверстиям с «промежуточным» положением в строении скелета более конкретное определение при рассмотрении морфологии и описании губок, нами использован термин «субоскулум» [2–4]. А. Шраммен (Shrammen) [5] при описании лептофрагмид отмечал, что отверстия на перегибах стенки служат дополнением к основному оскулуму, способствуя, вероятно, улучшению процессов выноса продуктов метаболизма из организма сложных очертаний. Вслед за А. Шрамменом предполагаем, что помимо роли дополнительных оскулумов, субоскулумы выполняли и иные функции, в зависимости от положение несущих лопастей или ветвей. В строении первичных плициформных



губок лопасти ориентированы субвертикально, и в данном случае субоскулюмы способствовали выведению отфильтрованной воды из относительно изолированных участков полости. У вторично плициформных, геммиформных и лабиринтовых губок лопасти, ветви или выросты (*Balantionella*) расположены горизонтально, а субоскулюмы ориентированы вниз. В этом случае субоскулюмы могли способствовать выведению терригенных частиц и формированию циркуляции питательной взвеси внутри организма.

Регулярное развитие многочисленных субоскулюмов характерно для губок с тонкой стенкой (1–2 мм, реже до 3) и плотным расположением мелких элементов скульптуры. Количество прозопор у *Guettardiscyphia* изменяется в пределах 140–160 на 1 см², а для сенонских представителей семейства Leptophragmatidae вариация плотности прозопор больше – от 100 до 400 на 1 см² [1]. Для сравнения, в строении дермальной скульптуры средне- и толстостенных *Ventriculites* и *Cephalites* плотность остий составляет соответственно 5–7 и 2–4 на 1 см². Скелет многих транзиторий образован стенкой без скульптуры и часто без явно выраженной ирригационной системы (*Coeloptychium*, *Plocoscyphia*, *Tremabolites*, *Eurete*).

Закономерное положение и представления о функциональном предназначении субоскулюмов в строении скелета, многочисленность форм с субоскулюмами в составе *Lychniscosa* (*Coeloptychium*, *Myrmecioptychium*, *Spiroplectum*, *Cameroptychium*, *Tremabolites*, *Plocoscyphia*) и *Hexactinosa* (*Guettardiscyphia*, *Balantionella*, *Pleurostoma*, *Botryosella*, *Eurete*, *Labiryntolites*) послужили основанием для выделения губок с субоскулюмами в качестве транзиторий (лат. *transitorius* – переходный) форм. Появление и последующее формообразование губок с субоскулюмами рассматриваются как обособленное направление в морфогенезе этих организмов, соответствующее транзиторию уровню организации гексактинеллид, переходному между унитарными и колониальными формами.

Предполагается, что транзиторий уровень организации характерен только для скелетных гексактинеллид и не свойствен другим сессильным многоклеточным. В отношении губок не корректно использование представлений о колониальности, что объясняется, в частности, отсутствием у них зооидов [6]. При разработке концепции модульной организации скелетных меловых гексактинеллид применены наиболее используемые при описании одиночных и колониальных ископаемых беспозвоночных термины с целью доступности восприятия представленного материала и сохранения однообразия существующего понятийного аппарата.

В строении скелета некоторых гексактинеллид (*Ventriculites*, *Sporadoscinia*, *Lepidospongia* и др.) присутствует еще одно, помимо оскулюма, отверстие. Это округлое отверстие значительно

меньше оскулюма и приурочено к основанию бокала или участку сопряжения бокала со стержнем. Контуры нижнего отверстия порой подчеркнуты оторочкой из спикульной решетки, и от него вниз по стержню прослеживается неглубокий желоб. Функциональное предназначение этого элемента – вывод из парагастральной полости терригенных частиц.

Происхождение транзиторийных форм является результатом проявления нескольких тенденций в морфогенезе гексактинеллид. Первое, наиболее достоверное направление – преобразование поперечных каналов в сквозные отверстия – субоскулюмы. Эта трансформация во многом предопределена изменением очертаний парагастральной полости при формировании билатерально симметричных, сжатых в одной плоскости, а в последующем и полилопастных (плициформных) скелетов. В этом случае парагастральная полость принимала в горизонтальном поперечном сечении вместо округлых очертаний кресто- и звездообразные, а узкие щелевидные участки полости оказывались удаленными от ее центра. На ангулатных (узких) участках перегиба стенки, составляющей лопасти, значения параметров поперечных каналов несколько увеличивались, что способствовало, помимо прочего, образованию субоскулюмов на их месте. Среди *Guettardiscyphia* (*Hexactinosa*) и *Coscinopora*, *Sestrocladia* (*Lychniscosa*), характеризующихся частичным изоморфизмом по строению дермальной скульптуры и плотным расположением мелких ее элементов, отмечены единичные короткие выросты с субоскулюмами на относительно широких плоских участках стенки, даже вне ее перегибов [7].

В качестве версий рассматриваются возможности образования субоскулюмов среди губок, в строении которых неизвестны элементы ирригационной системы и скульптуры соответственно. В одном случае сокращение количества, диаметра и длины каналов, вплоть до их исчезновения, сопровождалось формированием немногочисленных субоскулюмов на внешних узких участках перегибов и флексурных изгибов стенки. В другом случае у губок, в строении которых система каналов не была развита исходно или предстает в сильно редуцированном виде, формирование субоскулюмов связывается с трансформацией кубических и призматических клеток интеркалярной спикульной решетки. Наблюдения по морфологии представителей *Leptophragmatidae*, среди которых описаны примеры регенерации [8] и почкообразования [9], позволяют высказать предположение о возможности формирования субоскулюмов за счет преобразования выростов при незавершенном почковании.

Различия в направлениях морфогенеза, способствовавших появлению транзиторийных форм, нашли отражение в строении исходных морфотипов губок с субоскулюмами. Возникновение



первично плициформных транситорий отчетливо связывается с трансформацией тонкостенного конического или цилиндрического бокала за счет развития продольных пологих желобов и складок (*Naracana*, *Leptophragma*). В дальнейшем складки преобразовывались в протяженные лопасти, парагастральная полость принимала сложные очертания с удаленными от ее центра участками и на перегибах лопастей формировались субоскулюмы.

Происхождение некоторых первичных геммиформных транситорий может быть связано с обособлением отдельных апо- или прозохет и последующим развитием на их основе поперечных выростов. Об этом свидетельствует строение скелета некоторых сеноманских губок – в виде тонкой трубки, без поперечных выростов, с единичными субоскулюмами, диаметр которых сопоставим с диаметром оскулюма. К таким же выводам можно прийти и при анализе строения более поздних первичных геммиформных губок – *Balantionella*, *Plocoscyphia* и *Hapalopegma* (рис. 1, фиг. 1, 2, рис. 2).

Морфология и подуровни модульной организации транситорных губок. Наличие в строении скелета субоскулюмов послужило основой для выделения губок переходного – транситорного – уровня организации. Морфология скелета, наличие одного или нескольких оскулюмов и степень интегрированности исходных модулей в структуре единого скелета позволили выделить подуровни транситорий: унитарный, автономный и колониальный, аналогичные таким же уровням организации губок без субоскулюмов [1, 10]. Наличие субоскулюмов способствовало увеличению разнообразию скелетных форм губок, а для первичных транситорий, благодаря субоскулюмам, характерны уплощенность и флексурные изгибы.

Участки вокруг субоскулюма, как и возле оскулюма, потенциально являлись зонами активного роста. При изменении положения организма под воздействием изменяющихся условий водной среды возле субоскулюма могли формироваться основания ризоидных пучков, выросты почки и даже крупные отверстия в виде щелевидных оскулюмов [8]. Закономерное положение субоскулюмов приурочено к ангулатной поверхности лопастей или модулей, поэтому эти отверстия слегка вытянуты по их оси. Обычно субоскулюмы приурочены к внешней поверхности модулей, но при существенном их обособлении (*Koleostoma*) они проявляются с внешней и внутренней ангулатной поверхности (рис. 3, фиг. 6, 7).

Диаметр субоскулюмов заметно увеличивается от основания скелета, ранних стадий онтогенеза губки, по направлению до верхнего края. Значения диаметра субоскулюмов варьируют в разных частях скелета в зависимости от его ориентации к направлению течения. При возрастании динамики придонных вод диаметр субоскулюмов увеличивался, что фиксируется на примере форм с искаженным скелетом. В строении некоторых

губок (*Tremabolites*) несколько выростов, от четырех до шести – восьми, образуют небольшую субплоскую площадку вокруг оскулюма. При разрастании эти выросты соприкасаются с выростами субоскулюмов соседних модулей и в виде сетки перекрывают сопряженные зияния.

Среди транситорных губок установлены формы с кортикальной мембраной (*Lychniscosa*: *Coeloptychium*, *Tremabolites*) и без неё (*Lychniscosa*: *Cameroptychium*, *Plocoscyphia*, *Paraplocia*; *Hexactinosa*: *Guettardiscyphia*, *Botryosella*, *Euerete*, *Labyrintholites*). Кортикальная мембрана выполняла роль своеобразного верхнего края, отделяя вторичный оскулюм от нижней или внешней (дермальной) поверхности, где и расположены субоскулюмы. У *Tremabolites* кортикальная мембрана четко очерчивает контуры более крупных и круглых оскулюмов, отделяя их от расположенных в нижней части скелета более мелких субоскулюмов.

Отличия в очертаниях и в расположении субоскулюмов и оскулюма прослеживаются и при отсутствии кортекса. Тонкая, в толщину стенки, маргинальная линия делит скелет на две части – верхнюю и нижнюю – и подчеркивает морфологическое обособление оскулюма и субоскулюма, даже расположенных на одном модуле, на расстоянии до 8 – 10 мм друг от друга.

В строении многих лабиринтовых губок без кортикальной мембраны (*Plocoscyphia*, *Euerete*, *Polyscyphia*) круглые субоскулюмы, мелкие и небольшого диаметра, до 1–2 мм, прослеживаются лишь в основании скелета. В верхней части скелета размеры субоскулюмов значительно возрастают и на апикальных окончаниях трубообразных выростов они принимают разнообразные очертания, в том числе и с бахромой из тонко плицирующей стенки (*Botryosella*, *Polyblastidiidae*). На фоне многочисленных и разнообразных по очертаниям субоскулюмов бывает трудно установить положение оскулюма. В структуре скелета размеры и очертания субоскулюмов, местоположение оскулюма во многом predeterminedены режимом водной среды – постоянством направления и динамики придонного течения. Часто скелеты транситорий сильно искажены, смещены относительно естественного вертикального положения [8]. Искажение габитуса скелета сопровождается искажением очертаний субоскулюмов: на стороне, обращенной к течению, субоскулюмы значительно более крупные и могут быть сопоставимы по значениям параметров с оскулюмом, который может находиться на боковой поверхности губки.

Усложнение структуры скелета, появление первичных и вторичных плициформных и геммиформных губок, формирование автономного и колониального подуровней организации составляли основу морфогенеза позднемеловых транситорий. Субоскулюмы оказались наиболее морфо- и функционально активными элементами трансформации скелетных форм.

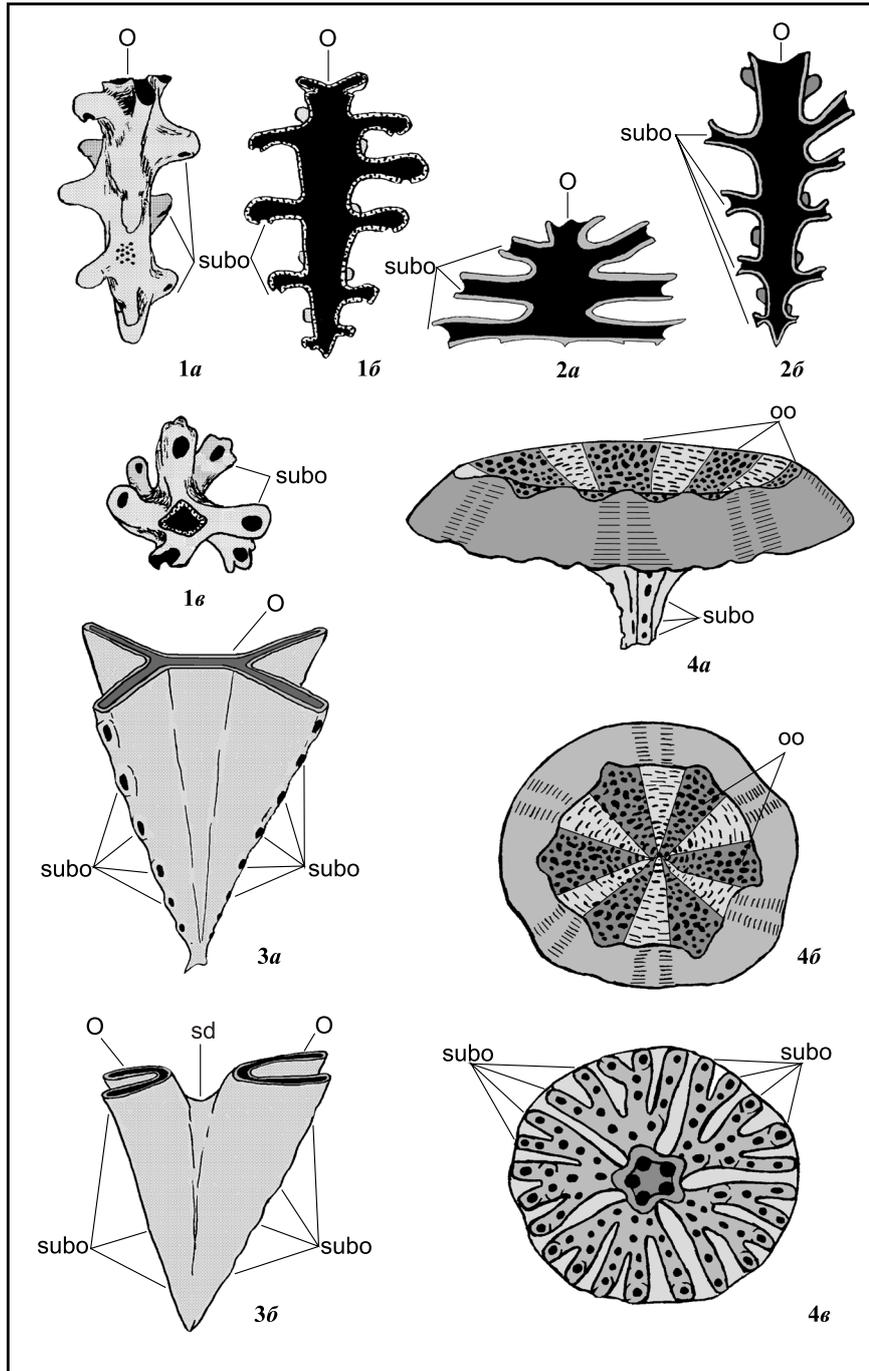


Рис. 1. Морфотипы унитарных транзитных губок – гексактинеллид: фиг. 1–2 – геммиформные скелеты, выросты с субоскулами расположены попарно или поочередно по высоте скелета; фиг. 1 – *Balantionella* Schrammen, 1902, субоскулы расположены на нижней поверхности выростов: 1а – общий вид, 1б – вертикальное сечение, 1в – вид снизу, на субоскулы; фиг. 2 – *Plocoscyphia* (Reuss, 1846) – вертикальное сечение, субоскулы венчают апикальные участки выростов; 2а – скелет с широким основанием, 2б – колюминарный скелет; фиг. 3 – первично плициформные скелеты (*Guettardiscyphia* Mantelli, 1822), оскулом без оскулярной мембраны: 3а – *G. distarilobata* Perv., 1998 – общий вид, 3б – *G. bisalata* (Schrammen, 1912) – общий вид, обособление участков парагастральной полости с формированием двух оскулюмов; фиг. 4 – вторично плициформные скелеты (*Coeloptychium* Goldfuss, 1833): 4а – общий вид, щелевидные оскулюмы с оскулярной мембраной, 4б – вид сверху, 4в – вид снизу, на дихотомизирующие, при отвороте, лопасти и на расположенные на их поверхности субоскулы. Условные обозначения: О – оскулом, sd – седловина, subo – субоскулом. Монохромное отображение: темно-серое – парагастральная полость; серое – оскулом, светло-серое – дермальная поверхность

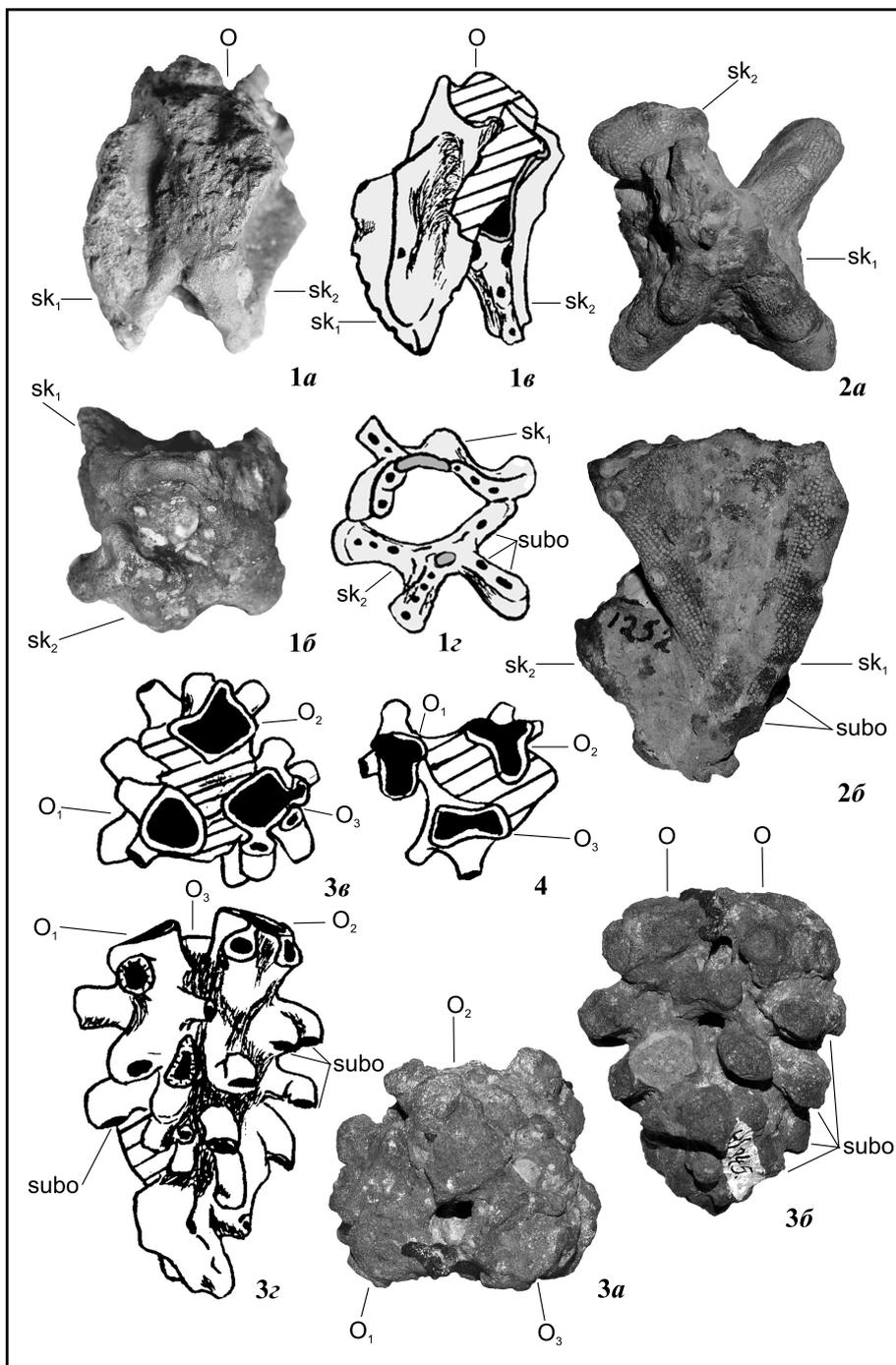


Рис. 2. Автономные формы транслирующих губок – гексактинеллид: фиг. 1 – *Ceniplaniscyphia duale* Perv., 2002; экз. СГУ № 121/1237 (x 1): 1a – сбоку, 1б – снизу, 1в – прорисовка скелета сбоку, 1г – прорисовка скелета снизу; г. Саратов, нижний сантон; фиг. 2 – *Guettardiscyphia roemeri* (Pomel, 1872); экз. СГУ № 122/666 (x 1,5): 2a – снизу, вид на основание; 2б – вид с боку; фиг. 3 – *Balantionella trioscula* Perv., 1999; экз. СГУ № 122/945 (x1): 3a – сверху, 3б – сбоку, 3в – прорисовка скелета сверху, 3г – прорисовка скелета сбоку; г. Саратов, нижний сантон; фиг. 4 – *Balantionella trioscula* Perv., 1999; экз. СГУ № 122/1443 (x1): прорисовка скелета сверху; г. Саратов, нижний сантон. Условные обозначения: O – оскулюм, sk_{1,2} – скелеты отдельных особей; subo – субоскулюм

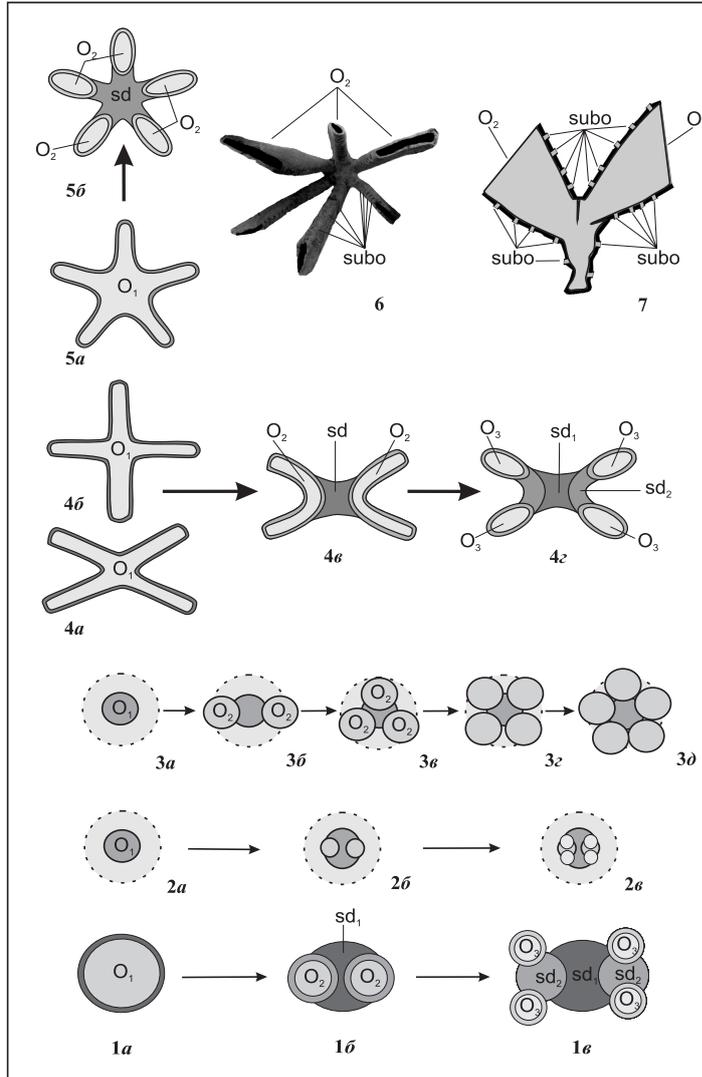


Рис. 3. Первичные колонии транзитных гексактинеллид (*Leptophragmidae*). Фиг. 1 – модель формирования модулей при двукратном попарном обособлении участков оскулюма: 1а – исходная унитарная париформная губка с оскулюмом, 1б – 1е – стадийное попарное обособление модулей с оскулюмами; фиг. 2–3 – модель изменения соотношений площади «жизненного пространства» унитарной формы и площади производных транзитных колоний (фиг. 2) и простейших колоний (фиг. 3), вид сверху: 2а, 3а – унитарные формы, 2б, 2е – попарное обособление участков оскулюма, 3б, 3в, 3з, 3д – варианты первичного синхронного деления простейших колоний; фиг. 4 – стадийное попарное обособление маргинальных участков оскулюма у представителей рода *Guettardiscyphia*, вид сверху, на оскулюм без оскулярной мембраны: 4а – *G. roemeri* (Pomel, 1872), 4б – *G. stellata* (Michelin, 1847), 4в – *G. bisalata* (Schrammen, 1912), 4з – форма с обособленными четырьмя оскулюмами; фиг. 5 – синхронное обособление маргинальных участков оскулюма по шести лопастям на примере *Guettardiscyphia (Koleostoma) godeti* Regnard, 1926; вид сверху, на оскулюм без оскулярной мембраны; фиг. 6 – синхронное обособление лопастей *Koleostoma godeti* Regnard, 1926; вид сверху; фиг. 7 – схема соотношения субоскулюмов и оскулюмов в вертикальном сечении скелета (лопастей) *Guettardiscyphia (Koleostoma) godeti* Regnard, 1926. Условные обозначения: O₁₋₃ – оскулюмы модулей разного уровня, sd, sd₁₋₂ – седловины, в том числе первого и второго уровня, subo – субоскулюм. Монохромное отображение: темно-серое – участки скелета первого, исходного уровня; серое – участки скелета второго уровня, светло-серое и белое – оскулюм и участки скелета третьего уровня; пунктиром обозначена условная площадь «жизненного пространства» унитарной формы



Морфотипы унитарных транситорий. Как и обычные одиночные губки, унитарные транситории характеризуются единой парагастральной полостью, повторяющей облик скелета, и одним оскулюмом, обычно щелевидного и полилопастного очертания. Округлые или овальные субоскулюмы расположены на перегибе лопасти, иногда слегка обособлены, и их размеры увеличиваются в верхней части губки. В результате предшествующих исследований [1] определены исходные морфотипы транситорий: плициформные – первичные и вторичные и геммиформные – также первичные и вторичные (см. рис. 1).

Губки *Guettardiscyphia*: *G. (Guettardiscyphia)*, *G. (Kolestoma)*, *G. (Ceniplaniscyphia)*, *G. (Turbiplana)* – характерные представители первичных плициформных форм [11] (см. рис. 1, фиг. 3), скелет которых состоит из лопастей, количество которых достигает пяти-шести. Лопастей обычно расположены радиально, хотя известны и иные их сочетания. Они диагонально и с флексурными перегибами поднимаются от узкого конического основания, где могут быть развиты короткие ризоиды или небольшая площадка прикрепления. При идеальной сохранности, что случается крайне редко, оскулюмом перекрыт оскулярной мембраной с оскулярными отверстиями, расположенными в один, два-три ряда. В онтогенезе, да и в филогенезе *Guettardiscyphia* прослеживается обособление маргинальных участков лопастей с формированием седловин между ними. Из маастрихта Крыма известна первичная транситория (*Spirospongia*), состоящая из 3–4 лопастей спирально ориентированных вдоль вертикально вытянутого скелета [1, 12]. В данном случае спиральность тонкостенных лопастей обеспечивала устойчивость высокого и узкого скелета в водной среде и распределение питательной взвеси в организме.

Строение вторичных плициформных губок хорошо иллюстрируется на примере рода *Coeloptychium*: *C. (Coeloptychium)*, *C. (Troegerella)*, *C. (Foliscyphia)*, *C. (Umbrelliserus)* [11], а также *Murmecioptychium* (см. рис. 1, фиг. 4). Лопастей у этих губок образуют отворот в горизонтальной или диагональной плоскости и при этом лопасти дихотомируют. При увеличении диаметра горизонтальной части грибообразного скелета, расположенного выше отворота, дихотомия лопастей отмечается неоднократно. На внешней поверхности лопастей расположены многочисленные субоскулюмы. Узкое конусообразное основание скелета сантонских губок образовано четырьмя-пятью лопастями, а в случае кампанских-маастрихтских губок их число доходит до десяти и более. Первичный полилопастный оскулюмом задрапирован оскулярной мембраной с оскулярными отверстиями различных очертаний. Маргинальные участки лопастей и желобов между ними закрыты ровной кортикальной мембраной с фильтрационными щелями. Внутренний край кортикальной мембраны очерчивает контур вто-

ричного оскулюма – понижения в центре скелета, к которому открывается первичный оскулюм.

В строении первичных геммиформных скелетов (см. рис. 1, фиг. 1, 2) еще выделяется вертикально ориентированный высокий конический несущий элемент скелета, от которого регулярно отходят короткие поперечные выросты с субоскулюмами. Оскулюмом отчетливо выделяется в апикальной центральной части скелета и обычно подчеркивается приподнятыми участками стенки. У представителей *Balantionella (Balantionella)* субоскулюмы расположены на нижней поверхности выростов, очертания последних видоизменялись на протяжении позднего мела [3]. Для *Plocoscyphia*, *Hapalopegma*, *Cameroptychium*, *Polyblastidiidae*, *Eurete* и других геммиформных транситорий характерно расположение субоскулюмов в апикальной части выростов.

Скелеты вторичных геммиформных губок отличаются сложным, часто лабиринтовым строением, что соответствующим образом характеризует и очертания парагастральной полости. Усложнение строения скелета обусловлено неоднократным развитием перемычек между выростами с субоскулюмами в горизонтальной и вертикальной плоскости [1]. Взвешенные в воде питательные и механические частицы попали и выводились из внутреннего интерлабиринтового пространства, заключенного между выростами и перемычками, через округлые зияния. Сочетание множества субоскулюмов и зияний зачастую маскирует положение оскулюма (некоторые *Plocoscyphia*, *Botryosellidae*, *Eurete* и *Labyrintholites*), что особенно свойственно для губок с искаженными очертаниями.

Автономии транситорных губок. Происхождение автономий среди транситорий, как и обычных автономий, от унитарных форм [10] связывается с проявлениями незавершенного продольного и апикального деления и, возможно, незавершенными формами почкования (см. рис. 2) и представляет собой пример простейшей полимеризации исходного модуля. Транситорные автономии немногочисленны и известны только среди *Leptophragmidae* – представители родов *Balantionella*, *Ceniplaniscyphia* и *Guettardiscyphia*. Это первичные автономии, в строении которых с разной степенью достоверности выделяется два-три подобных модуля, без построения каких-либо новых скелетных элементов.

Благодаря тому, что скелет первичных плициформных транситорий в норме отличается правильным геометрическим построением лопастей, выделение элементов, составляющих автономии, происходит достаточно уверенно. Лопастные формы иллюстрируют примеры незавершенного продольного (см. рис. 2, фиг. 1) и базального (см. рис. 2, фиг. 2) деления. Первичным геммиформным транситориям свойственно геометрически правильное – ростральное – построение губки. Но при незавершенном продольном делении два-три



подобные формы образуют единый скелет, в составе которого выделить эти исходные элементы автономии можно лишь по количеству оскулюмов и их обособлению в верхней части скелета (см. рис. 2, фиг. 3).

Колонии транзиторных губок. Особенности строения скелета и установленные закономерности морфогенеза колониальных транзиторий позволили выделить два типа колоний – простейшие и сложные. Появление первичных транзиторных колоний связывается с двумя основными тенденциями в морфогенезе: с обособлением лопастей (ветвей), участков парагастральной полости и оскулюмов плициформных губок и с проявлением незавершенного деления. Колониальные транзитории характеризуются наличием нескольких оскулюмов, подобными по очертаниям и значениям параметров, и многочисленными округлыми субоскулюмами, отличающимися меньшими размерами. Субоскулюмы обычно закономерно расположены по узким поверхностям лопастей или уплощенных ветвей.

В строении скелета *первичных транзиторных колоний* (см. рис. 3, 4, фиг. 1) участки парагастральной полости приурочены к нескольким обособленным лопастям или уплощенным ветвям, которые венчаются оскулюмами. На поверхности междоузлий, участков обособления лопастей, формируется седловина. Обычно в строении первичных транзиторных колоний выделяется одна седловина (междоузлие), в редких случаях при повторном обособлении, в структуре скелета выделяются седловины второго порядка (см. рис. 3, фиг. 1, 4). Выше седловины обособленные, в виде лопастей или ветвей, участки парагастральной полости между собой не сообщаются. Количество оскулюмов, образующихся за счет обособления маргинальных участков полости, изменяется от двух до пяти, реже шести. При выделении лопастей очертания оскулюмов последовательно изменяются: от полилопастных до дугообразных уплощенно-щелевидных и овальных и заметно сокращаются их размеры (см. рис. 3, фиг. 4, 5).

Скелеты первичных транзиторных колоний, обязанных своему появлению процессам незавершенного деления, характеризуются несколько большим морфологическим разнообразием. Основные морфотипы – «дихотомные», «Y»- и «V»-образного габитуса, кустистые и ветвистые формы, представляющие собой результат разных стратегий по освоению окружающего водного пространства. «Дихотомные» скелеты мало известны среди транзиторий (*Plocoscyphia*, *Eurete*). Кустистые формы (см. рис. 4, фиг. 1), были приспособлены к обитанию в нижних, приповерхностных интервалах водной среды. Это способствовало увеличению поверхности невысокого тела при неоднократной дихотомии и плотном расположении коротких модулей. Ветвистые губки (см. рис. 4, фиг. 2), не отличавшиеся большой плотностью расположения ветвей и занимавшие большой объем водного пространства, характе-

ризовались большей площадью поверхностью тела и извлекали питательную взвесь из верхних интервалов придонной водной среды с меньшей гидродинамикой.

Значения параметров скелетов транзиторных первичных колоний обычно не превышают значений аналогичных параметров унитарных транзиторий. Это относится к транзиторным колониям сформированным как при делении (см. рис. 1, фиг. 1–3), так и при обособлении маргинальных участков полости (см. рис. 1, фиг. 4, 5). Иными словами, у транзиторий объем жизненного пространства первичных колоний практически не отличается от объема водной среды, занимаемой унитарными формами. Это объясняется сокращением значений диаметра и высоты последующих формирующихся модулей, при увеличении общей площади поверхности тела, способной к фильтрации воды (см. рис. 3, фиг. 1, 2). В строении простейших колоний, не транзиторных, модули во многом сохраняют очертания и значения параметров исходного модуля (см. рис. 3, фиг. 3), и в зависимости от угла отклонения модулей от оси скелета объем пространства, занимаемый колониальной губкой, значительно возрастает. Конкретные размеры многих губок, определяются в основном температурным режимом и гидродинамическими условиями придонных вод, постоянством этих параметров водной среды во времени.

Скелет *вторичных транзиторных колоний* отличается наличием перемишек между модулями, развитых в горизонтальной и вертикальной плоскости, многочисленными оскулюмами и относительно крупными размерами (см. рис. 4, фиг. 3–5). Определено три основных морфотипа вторичных транзиторных колоний: рамосиформные (кустистые и ветвистые), фавосиформные и лабиринтовые формы [1]. Происхождение вторичных транзиторных колоний преимущественно связывается с формированием перемишек между модулями за счет ассимиляции образующей скелет стенки на различных ее участках.

Своеобразный анастомоз дихотомизирующих в вертикальной плоскости модулей и многих перемишек придавал некоторым губкам лабиринтовый облик (см. рис. 4, фиг. 4, 5), пронизанный сложным интерлабиринтовым пространством (*Tremabolites*, *Petrosifavosum*, *Euretidae*, *Polyscyphia*). Эти губки отличаются наиболее сложным строением и значительными размерами: при высоте до 5–10 см протяженность скелета в горизонтальной плоскости достигала до 25–35 см. Происхождение лабиринтовых форм может связываться с дальнейшим морфогенезом первичных кустистых транзиторий (*Tremabolites*) и формированием у транзиторных губок отворота модулей в горизонтальной плоскости (*Petrosifavosum*), что также сопровождалось формированием перемишек. На наружной (кустистые и ветвистые формы) или нижней (лабиринтовые формы) поверхности внешних модулей регулярно расположены субоскулюмы.

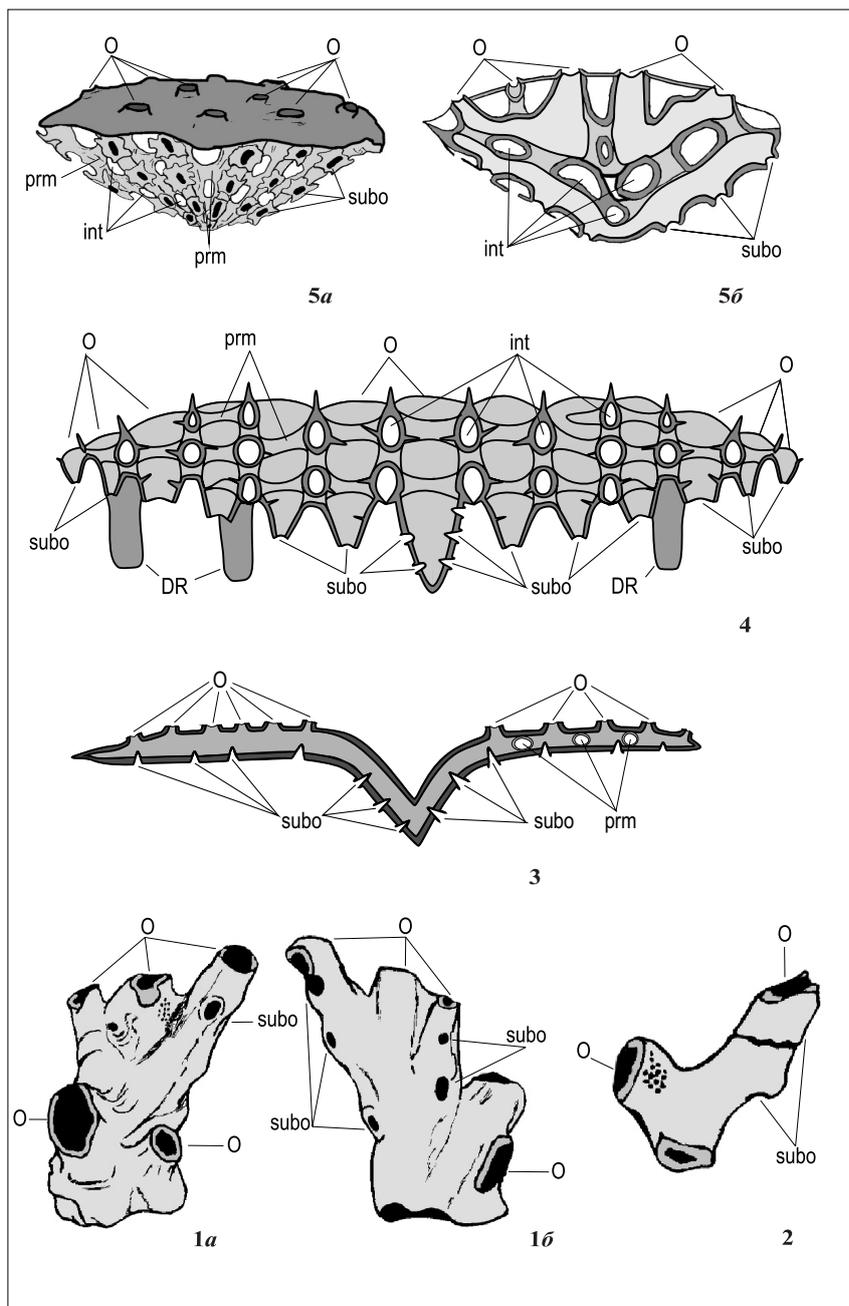


Рис. 4. Простейшие и настоящие колонии транзитных губок – гексактинеллид: фиг. 1. Простейшая кустистая транзитная колония *Pleurostoma fruticulosa* Perv., 2002, 1a–б – вид с противоположных сторон; фиг. 2. Простейшая ветвистая транзитная колония *Ramosiscyphia flexuroscula* Pervushov, 1997; общий вид; фиг. 3. Модель простейшей транзитной колонии (*Petrosifavosum*) ячеисто-сотовидного строения, вертикальное сечение; фиг. 4. Модель строения сложной транзитной колонии (*Petrosifavosum*) ячеисто-сотовидного строения, вертикальное сечение изометричного скелета; фиг. 5. Сложная транзитная колония лабиринтового типа *Tremabolites megastoma* (Roemer, 1841): 5a – общий вид, 5б – соотношение оскулюмов и субоскулюмов в вертикальном сечении. Условные обозначения. О – оскулюм, DR – дополнительный, опорный ризоид, int – интерлабиринтовое пространство, mem – мембрана верхней поверхности, prm – перемычка, subo – субоскулюм



Кустистые (*Pleurostoma*, *Leptophragmidae*, *Eurete*) и ветвистые (*Leptophragmidae*) вторичные транзиторные колонии представлены лишь фрагментированными скелетами или фрагментами. Подобная особенность сохранности объясняется морфологией скелета, сложенного очень тонкой стенкой и большим диаметром зияний между модулями, который часто превышает диаметр модулей, а также различиями в условиях захоронения остатков в сравнении с условиями обитания организма. Скелеты вторичных транзиторных колоний уверенно опознаются даже по фрагментам благодаря наличию зияний и субоскулюмов.

Среди лабиринтовых губок выделены формы с кортикальным слоем (*Tremabolites*), перекрывающим интерлабиринтовое пространство и модули сверху, благодаря этому над ним отчетливо выделяются многочисленные небольшие оскулюмы (см. рис. 4, фиг. 5). В строении этих губок строение и положение оскулюмов и субоскулюмов устанавливается очень четко.

Скелет колониальных лабиринтовых губок без кортикального слоя при рассмотрении сверху представляет собой сложную сотовидную – ячеистую – поверхность, благодаря «хаотичному» сочетанию оскулюмов и зияний разнообразных очертаний и сходных размеров (*Cavifavosa*, *Petrosifavosum*, *?Discopyha*). Скелеты полной сохранности редки из-за крупных их размеров и очень тонких стенок, особенно вблизи оскулюмов. Наряду с относительно изометричными зонтикообразными формами (см. рис. 4, фиг. 3, 4), известны скелеты резко асимметричного, секторального типа, когда основание губки и начало ее роста приурочены к узкой периферийной части скелета дефинитивного организма. Расположение субоскулюмов на нижней, «дермальной», поверхности и оскулюмов на верхней, «парагастральной», поверхности разделено узкой маргинальной линией, выполняющей роль верхнего края. В строении этих лабиринтовых транзиторий при увеличении высоты модулей (см. рис. 4, фиг. 4) образуется много выростов без парагастральной полости, соединяющих стенки соседних модулей. Выросты выполняли роль элементов конструктивной жесткости скелета. При значительных значениях диаметра рассматриваемых лабиринтовых губок между модулями образовывались дополнительные ризоидные выросты – опоры, поддерживающие губку на поверхности осадка (см. рис. 4, фиг. 4). Наличие ризоидных выростов – опор – свойственно для зонтикообразных форм с широким отверстием стенки (*Contubernium*) или лопастей (ветвей).

При рассмотрении морфологии транзиторных колоний и настоящих колоний отмечается широко распространенное явление изоморфизма, в частности, на примере вторичных колоний ветвистого и лабиринтового строения с отверстием ветвей. Отличие между ними не только в наличии или отсутствии субоскулюмов в нижней повер-

ности модулей, но и в расположении оскулюмов. В структуре скелета настоящих колоний оскулюмы расположены по окружности субгоризонтального отверстия ветвей, и поверхность оскулюма ориентирована вертикально. В строении транзиторных колоний оскулюмы расположены в горизонтальной плоскости, в апикальной части вертикально ориентированных модулей. Изоморфизм проявляется среди транзиторных колоний и настоящих колоний, представителей *Lychniscosa* и *Hexactinosa*.

Транзиторные губки, унитарные (*Guettardiscyphia*, *Coeloptychium*, *Plocoscyphia*) и колониальные (*Tremabolites*) отличаются высокими регенерационными способностями [8]. Именно среди ископаемых транзиторных форм установлены достоверные проявления почкования [9].

Вероятно, губки транзиторного уровня организации могут рассматриваться в составе отдельного подсемейства, в структуре единого семейства вместе с подсемействами унитарных форм и настоящих колоний.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках базовой части по теме «Геология» (номер госрегистрации 1140304447).

Библиографический список

1. Первушов Е. М. Позднемеловые скелетные гексактинелиды России : в 2 ч. Ч. 2. Морфология и уровни организации. Семейство *Ventriculitidae* (Phillips, 1875), partim; семейство *Coeloptychiidae* Goldfuss, 1833 – (*Lychniscosa*); семейство *Leptophragmidae* (Goldfuss, 1833 – (*Hexactinosa*)) // Тр. / НИИ геология СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Новая серия. 2002. Т. XII. 274 с.
2. Первушов Е. М. Классификация семейства *Leptophragmidae* Goldfuss, 1833 (Porifera, Hexactinellida) // Учен. зап. геологического факультета Саратовского госуниверситета. Новая серия. 1997. Вып. 1. С. 32–44.
3. Первушов Е. М., Яночкин С. В. Представления о морфогенезе позднемеловых *Balantionella* Schrammen, 1902 (Porifera, Hexactinellida, Leptophragmidae) // Тр. / НИИ геология СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Новая серия. 2001а. Т. VIII. С. 15 – 20.
4. Первушов Е. М. Филогенез представителей семейств *Coeloptychiidae* и *Leptophragmidae* (Hexactinellida) // Тр. / НИИ геология СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Новая серия. 2001б. Т. VIII. С. 5–14.
5. Schrammen A. Neue Hexactinelliden aus der oberen Kreide. Hannover, 1902. № 15. 26 s.
6. Ересковский А. В. Проблема колониальности, модулярности и индивидуальности губок и особенности их морфогенезов при росте и бесполом размножении // Биология моря. 2003. Т. 29, № 1. С. 3–12.
7. Malecki J. Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // Roczn. Pol. tow. geol. 1980. № 3–4. P. 409–430.
8. Первушов Е. М. Прижизненные изменения морфологии скелетных форм позднемеловых гексактинелид (Porifera) // Результаты общегеологических и палеонто-



лого-стратиграфических исследований НИИ геологии и геологического факультета СГУ : Тр. НИИ геологии СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Новая серия. 2000. Т. VI. С. 45–54.

9. Первушов Е. М. Проявления почкования среди поздне-меловых скелетных губок – гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2010. Т. 10, вып. 1. С. 51–64.

10. Первушов Е. М. Автономный уровень модульных форм позднемеловых гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2013. Т. 12, вып. 1. С. 87–96.

11. Первушов Е. М. Новые представители позднемеловых гексактинеллид (Porifera) России и Украины // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2008. Т. 8, вып. 1. С. 57–64.

12. Кравцов А. Г. Винтообразные губки из маастрихта Горного Крыма // Палеонтол. журн. 1968. № 3. С. 124–127.

УДК 563.45 (116.3:470.4)

ПОГРАНИЧНЫЙ ИНТЕРВАЛ САНТОНСКИХ – КАМПАНСКИХ ПОРОД В ПРЕДЕЛАХ ЖИРНОВСКОГО ПОДНЯТИЯ (Волгоградская область)

Е. М. Первушов, В. Б. Сельцер,
Е. А. Калякин, А. А. Гужикова



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

Прослежен литологически непрерывный разрез пород сантона и кампана и установлен характер их взаимоотношений, свойственный для территории сочленения северной части Доно-Медведицкого и южного окончания Ртищевско-Баландинского валов и Карамышской впадины. Полученные материалы позволяют представить сводный разрез сантонских – кампанских образований в пределах рассматриваемой структурной зоны и соотнести стратиграфическое положение границ нижнекампанских свит – Пудовкинской и Рыбушкинской.

Ключевые слова: верхний мел, стратиграфия, сантон, кампан, Мезиолапшиновская свита, Пудовкинская свита, Рыбушкинская свита.

The Santonian – Campanian Rock Boundary Interval within the Zhirnovsk Uplift (Volgograd Region)

Е. М. Pervushov, V. B. Seltser,
Е. А. Kalyakin, A. A. Guzhikova

A lithologically continuous Santonian and Campanian rock section has been examined; the character of rock interrelations has been determined as the one common to the junction area of the northern part of the Don-Medveditsa and the southern termination of the Rtishchevo-Balanda swells and the Karamysh depression. The acquired data makes it possible to present a composite Santonian-Campanian section within the structural zone under consideration and to correlate stratigraphic positions of the boundaries of the Lower Campanian suites – the Pudovkino and the Rybushka ones.

Key words: Upper Cretaceous, stratigraphy, Santonian, Campanian, Mezinolapshinovka suite, Pudovkino suite, Rybushka suite.

В правобережном Поволжье верхнемеловые образования характеризуются пестрым литологическим составом синхронных комплексов пород и широким площадным распространением поверхностей перерывов, которые установлены в интервалах пород всех ярусов и часто подъярусов. Во многом это было предопределено относительно высоким положением и дифференцированным

структурным планом территории в позднемеловое время, что обусловило существование в разные моменты времени мелководных участков и проливов между ними. Существенное влияние на процессы осадконакопления оказывало и периферийное положение региона в составе позднемеловой Европейской палеобиогеографической области, который время от времени оказывался под влиянием бореальных и субтропических водных масс. Разнообразии литологического состава пород верхнего мела региона и наличие многочисленных поверхностей стратиграфических перерывов при крайне редкой встречаемости ортостратиграфической фауны и обычном положении в разрезах «немых» толщ до настоящего времени оставляют много вопросов в стратиграфии этого интервала.

Современный этап изучения верхнего мела Поволжья определяется разработкой, совершенствованием свитных представлений о строении этого интервала пород и комплексным обоснованием границ как литологических тел, так и стратон в ранге яруса и подъяруса. Это предполагает поиск локальных структурно-фациальных зон, существовавших в отдельные моменты времени, где возможно выделение непрерывных пограничных интервалов тех или иных стратон.

В частности, одним из актуальных вопросов стратиграфии верхнего мела Русской плиты и Поволжья в последней четверти XX века являлось обоснование положения границы сантона – кампана в аспекте геохронологического распространения, предложенного А. Д. Архангельским в качестве зонального вида *Oxytoma (Pteria, Avicula) tenuicostata* Roemer. Рассмотрению этого вопроса было посвящено несколько полевых симпозиумов: в 1974 г. по территории Предмугоджарья, в 1976 г. по территории Северного Донбасса, в 1977 г. в Мангышлаке, в 1979 г. по территории правобережного Среднего Поволжья. По итогам некоторых из них были выпущены сборники и отдельные публикации [1–3]. Одним из результатов