

Многоуважаемому
Евгению Первушину

в работе книгу На правах рукописи

не об этом же
Евгений Саратовского,
Книжка, изучая зубки - то аммониты,

но зубки тоже ничего,
крученное.

ПЕРВУШОВ Евгений Михайлович

~~без подписи~~

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ СКЕЛЕТНЫЕ ГЕКСАКТИНЕЛЛИДЫ РОССИИ
(ИСХОДНЫЕ МОРФОТИПЫ И МОДУЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ, 17.01.2000
КЛАССИФИКАЦИЯ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ)

Специальность 04.00.09. – палеонтология и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Работа выполнена в отделе палеонтологии и биостратиграфии
Научно-исследовательского института геологии Саратовского государственного университета имени Н.Г. Чернышевского

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
А.Ю. Журавлев (ПИН РАН)

доктор геолого-минералогических наук,
профессор Д.А. Кухтинов (СГУ)

доктор биологических наук, профессор
Н.Н. Марфенин (МГУ)

Ведущая организация: Центральный региональный геологический
центр, г. Москва.

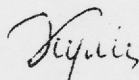
Защита состоится **24 февраля 2000 года** в **14⁰⁰** часов на заседании диссертационного Совета Д 063.74.07 в Саратовском государственном университете имени Н.Г. Чернышевского по адресу: 410026, г. Саратов, ул. Астраханская, 83; СГУ, геологический факультет, 1^{-ый} корпус, ауд. № 53.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной Научной библиотеке Саратовского государственного университета имени Н.Г. Чернышевского.

Факс: (8-452) 240-446
(8-452) 511-438

Автореферат разослан 19 января 2000 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета Д 063.74.07,
доктор геолого-минералогических наук



Г.В. Кулёва

Актуальность проблемы. В верхнемеловых отложениях Русской плиты и сопряженных эпигерцинских плит часты находки скелетных остатков кремниевых губок, чаще всего – гексактинеллид. На протяжении средне- и позднемелового времени губки являлись заметным, а иногда и основным элементом поселений эпибентосных организмов. Но, несмотря на значительное стратиграфическое и практически повсеместное, по площади развития вмещающих отложений, распространение скелетные губки остаются одной из наименее изученных групп ископаемых организмов в России. До настоящего времени практически не определены валидные таксономические признаки “вида - рода – семейства”, недостаточны и неоднозначны сведения об особенностях эволюции представителей этой группы на протяжении позднего мела, без чего не возможна разработка обоснованной классификации гексактинеллид. Столь же проблематичны материалы по особенностям распространения спонгиофауны в составе позднемеловой морской биоты, месте и роли губок в структуре эпибентосных поселений, по стратиграфическому диапазону распространения спонгий. Между тем, определение значимых таксономических критериев и разработка обоснованных классификаций ископаемых губок – гексактинеллид открывает широкие возможности приложения результатов их изучения в стратиграфии верхнемеловых отложений, при реконструкции структурного плана территории и существовавшей палеогеографической зональности. Изучение особенностей изменения ареалов губок во времени и в пространстве позволяет наметить основные тенденции в эволюции средне- позднемеловой морской биоты, предположить направления глобальных перемещений водных масс. Материалы исследований по ископаемым губкам, в том числе и концентрированным скоплениям их скелетов, используются как дополнительные данные при рассмотрении особенностей распространения геологических тел, потенциально перспективных на те или иные виды полезных ископаемых.

Цель и задачи работы. Целью работы являлось:

- определение закономерностей в формообразовании и разработка принципов классификации ископаемых скелетных гексактинеллид;

- установление роли этих организмов в составе меловой морской биоты и причин инверсии ареалов губок на протяжении позднего мезозоя и кайнозоя;

- выявление стадийности развития меловых спонгиосообществ в приложении к стратиграфическим исследованиям вмещающих образований.

Для достижения этой цели потребовалось:

- детально изучить типичные формы, с определением функциональной роли и таксономической значимости скелетообразующих элементов;

- определить соотношения всех известных скелетных форм гексактинеллид с некоторыми уровнями организации;

- разработать принципы классификации скелетных гексактинеллид на уровне семейства;

- проследить особенности развития и закономерности в расчленении губок на протяжении мелового периода;

- изучить вертикальное распространение гексактинеллид в меловых отложениях России.

Основные защищаемые положения.

1. Установлены исходные морфотипы (париформные, плицформные, геммиформные, интерлабиринтовые, фавосиформные и рамосиформные) ископаемых скелетных гексактинеллид, которые лежат в основе известного конечного разнообразия форм представителей этой группы губок (отряд *Duccionina*).

2. На основе установленных уровней модульной организации разработана классификация полиоскулумных скелетных губок – гексактинеллид, включающая: фамилиатные и автономные (полимерные и семилиатные), транзиторные (исходные, полимерные и семилиатные) формы и колонии; прослежены направления в морфогенезе скелетных гексактинеллид, с которыми может быть связано появление полиоскулумных форм.

3. Разработанные общие принципы систематизации скелетных гексактинеллид (отряд *Duccionina*) позволяют предложить новые схемы классификаций семейств *Ventriculitidae* (Phillips, 1875) и *Coeloptychiidae* Goldfuss, 1833 - подотряд *Lychniscosa*, а так же *Leptophragmidae* (Goldfuss, 1833) - подотряд *Hexactinosa*.

4. В истории мезозойских гексактинеллид установлены три основных этапа (среднеюрский - раннемеловой, среднемеловой и позднемеловой), в течение которых прослеживаются последовательные тенденции в появлении губок в пределах эпиконтинентальных участков бассейнов Европейской палеогеографической области, их расселении, последующей миграции и стадийного вымирания представителей этой группы, что позволяет обособить Средиземноморскую и Европейскую палеобиогеографические области и охарактеризовать в пределах последней палеобиохории в ранге провинции и подпровинции.

5. В разрезах верхнего мела выделены спонгиокомплексы, прослеживаемые в пределах Европы и Северной Африки, характеризующие интервалы соответствующие подъярусу или ярусу; а для разработанной местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений предлагается использование "слоев с губками".

Научная новизна заключается в следующем.

1. Детализирован морфологический анализ скелетных форм гексактинеллид, выделены новые элементы и проведена унификация терминологического аппарата их описания, и впервые установлены основные особенности их морфогенеза на протяжении позднего мезозоя и кайнозоя. Впервые выделены исходные морфотипы и предложены методика изучения и схема описания скелетных форм гексактинеллид.

2. Впервые предложена классификация уровней модульной организации для ископаемых скелетных губок – гексактинеллид.

3. Впервые монографически описаны представители трех семейств гексактинеллид (*Ventriculitidae*, *Coeloptychiidae* - подотряд *Lychniscosa* и *Leptophragmidae* – подотряд *Hexactinosa*), в составе 50 родов (из них - 18 новых), 19 подродов (9 новых) и 253 видов (182 – впервые описаны). Разработаны принципы систематики семейств и скелетных гексактинеллид (отряд *Duccionina*) в целом.

4. Установлены этапы и прослежены тенденции в морфогенезе позднемеловых скелетных гексактинеллид и выявлены особенности географического распространения губок, прослежена инверсия ареалов гексактинеллид, демоспонгий и известковых губок на протяжении позднемелового – кайнозойского времени.

5. Детально изучены стратиграфические возможности верхнемеловых губок: на территории Европы и Северной Африки прослежены спонгиокомплексы, позволяющие сопоставлять вмещающие их образования в пределах яруса и подъяруса, а для юго-востока европейской части России предложены стратонемы в ранге "слоев с губками".

Теоретическое и практическое значение. Результаты проведенных исследований позволяют проследить основные закономерности в формообразовании скелетных гексактинеллид, определить наличие нескольких уровней организации этих организмов и соотнести положение гексактинеллид в составе губок. Прослежены тенденции в эволюции средне- позднемеловой морской биоты юго-востока Европейской палеобиогеографической области, характерным элементом которой были губки. Практическое значение работы заключается в использовании результатов изучения спонгий при биостратиграфических исследованиях верхнемеловых отложений Русской плиты и сопряженных территорий.

Реализация работы. Результаты исследований реализованы при проведении геолого-съемочных и тематических работ в НИИГеологии СГУ, Нижневолжском НИИГеологии и геофизики, ПО "Нижневолжскгеология" и Оренбурггеология" и других организациях. Разработан рабочий вариант местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений Саратовского Поволжья, стратиграфические подразделения этой схемы представлены в легенде геологических карт Средневолжской серии.

Фактический материал. Сборы остатков ископаемых губок автором проводились во время геолого-съемочных и тематических исследований в пределах Среднего и Нижнего Поволжья, Предуралья и Западного Казахстана. Губки из центральных районов России (верхняя юра – верхний мел) любезно переданы А.Г. Олферьевым и П.А. Герасимовым; из Крыма (нижний мел – палеоген) – Б.Т. Яниным и Е.Ю. Барабошкиным (МГУ), из Восточного Прикаспия и Закаспия (верхняя юра – верхний мел) – И.Ю. Бугровой (ЛГУ) и Д.П. Найдиным (МГУ). Несколько сеноманских губок из северной Франции переданы Е.Ю. Барабошкиным (МГУ). Верхнемеловые известковые губки из Копетдага получены от Калугина В.П. Скелеты верхнеюрских гексактинеллид найдены в Северном Прикаспии В.А. Ефремовым. Остатки губок из южных районов Поволжья были переданы А.А. Ярковым и Л.А. Невсовым. Большое количество губок собрано во время совместных полевых работ с А.В. Ивановым, М.С. Архангельским и Е.В. Поповым, которые предоставили губки из сеномана Белгородской области. Автору оказали доброжелательное содействие сотрудники музеев МГУ, МГГА, ПИНа и ЗИНа РАН, ЦГМ им. Ф.Н. Чернышева, хранители частных коллекций.

В основе коллекции, состоящей из более чем 7000 экземпляров, преобладают позднемеловые гексактинеллиды (около 5000 экз.), меньше представлены демоспонгии и еще меньше – известковые губки. Значительная выборка ископаемого материала, представленного в систематическом отношении, достаточно полно характеризующая стратиграфический интервал верхнемеловых отложений при современном их площадном распространении в пределах европейской части России, позволила изучить особенности строения скелетных форм и установить таксономическую значимость элементов скелета.

Проводимые исследования были поддержаны грантами Международной Соросовской Программы (1994, 1998гг) и грантом фонда "Российские университеты" (№ 94-05-30/8).

Апробация. Основные положения работы и полученные результаты исследований докладывались на ежегодных конференциях НИИГеологии и геологического факультета Саратовского госуниверситета, заседаниях сессий Палеонтологического общества, на международных и всероссийских симпозиумах "Эволюция экосистем" (Москва, 1995), "Загадочные организмы в филогении и эволюции" (Москва, 1996); на международных и всероссийских конференциях "Проблемы изучения биосферы" (Саратов, 1996), "Эволюция жизни на Земле" (Томск, 1997), "Геология и минеральные ресурсы юго-востока Русской платформы" (Саратов, 1997), "Дихотомия и гомология в естественных науках" (Тюмень, 1996, 1998), "Проблемы осадочной геологии" (Санкт-Петербург, 1998); на всесоюзном семинаре по методам тафономических исследова-

ний (Саратов, 1989); Annual Assembly "Tethian and Boreal Cretaceous" (Netherlands, 1995) and Fifth International Cretaceous Symposium (Freiberg, 1996).

Публикации. Всего автором опубликовано 78 научных работ, по теме диссертации - 65, из них две монографии – одна в соавторстве, а так же 20 научно-популярных публикаций.

Объем работы. Диссертация представлена в двух частях. Первая часть состоит из десяти глав с 52 иллюстрациями, введения и заключения, списка литературы. Вторая часть – монографическое описание трех семейств скелетных гексактинеллид: *Ventriculitidae* и *Coeloptychiidae* (подотряд *Lychniscosa*) и *Leptophragmidae* (подотряд *Hexactinosa*), и 59 фототаблиц с пояснительным текстом. Структура автореферата соответствует структуре диссертации.

Благодарности. Признательность и уважение автор выражает профессорам Московского университета Д.П. Найдину, И.С. Барскову, Б.Т. Янину и И.А. Михайловой, доцентам О.Б. Бондаренко и Е.И. Кузмичевой, Е.Ю. Барабошкину, а так же кандидату наук А.Г. Олферьеву, доктору наук А.Ю. Журавлеву за высказанные замечания и консультации по теме исследований. Автор благодарен сотрудникам ПИНа РАН, профессорам Л.А. Невесской и А.А. Шевыреву, способствовавших заметному улучшению содержания монографии автора. Проведение исследований по ископаемым губкам было бы не возможно без поддержки В.Г. Очева, Г.В. Кулевой, В.А. Ефремова, А.В. Иванова, М.С. Архангельского и Е.В. Попова. Автор благодарен времени и судьбе, многим коллегам-геологам России и СНГ за теплоту воспоминаний о совместных полевых работах и оживленных дискуссиях.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Часть 1.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МЕЛОВЫХ ГУБОК

В истории изучения мезозойских губок выделено пять этапов (Первушов, 1998). *Первый этап (до 1860 года)* - время первых и разрозненных сообщений об отдельных находках ископаемых спонгий, а также описания массовых сборов фоссилий из Центральной России, Германии и Англии. Положение губок в системе органического мира еще недостаточно определено, авторы ранних публикаций рассматривали их в качестве "зверообразных растений", а позже в составе "полипов" или "бесформенных".

Второй этап (1861 - 1900 годы). Возросший интерес к спонгиям выразился, главным образом, в накоплении фактологического материала по площадному и стратиграфическому распространению, морфологии и возможной систематике изучаемых существ. Большинство публикаций - это монографические описания коллекций беспозвоночных, среди которых рассматриваются и остат-

ки губок. Исследователи переходили от внешней описательной характеристики к изучению каналов и спиккулярной решетки. Работы многих исследователей, в том числе отечественных: Г.А. Траутшольда (1861-1877), Э. Эйхвальда (1861-1871), И.Ф. Синцова (1872-1878) послужили толчком для расширения исследований по ископаемым губкам. Утвердилось мнение о том, что губок следует рассматривать в составе отдельной группы - классе Porifera.

Третий этап, (1901-1934 годы). Количество работ по мезозойским пориферам сокращается, большее значение приобретают монографии, где обобщены результаты работ предшествующих поколений спонгиологов. Предложена новая иерархия, теперь уже в составе типа, при этом учитывалась морфология макро- и микросклер; принято во внимание важное таксономическое значение фонарных спикул. Основы систематики губок и монографические описания спонгий даны в работах А. Шраммена (Schrammen, 1903-1924), Л. Морэ (Moret, 1921-1928) и др. Характерно одностороннее увлечение изучением структуры спиккулярной. В отечественной литературе преобладали учебные издания, по которым можно проследить трансформацию представлений о систематике губок.

Четвертый этап, (1935 - 1954 годы). Некоторый спад интенсивности исследований, многие публикации посвящены обобщению материалов по отдельным группам губок и сборов из отдельных местонахождений или районов. К основным работам этапа относим публикации А. Шраммена (Schrammen, 1936), К. Окли (Oakley, 1937, 1938), Л. Эранже (Herenger, 1942-1945), в последствии - Л. Ланьо-Эранже (Lagneau-Herenger, 1950, 1951), А. Морэ (Moret, 1952, 1953), М. Лаубенфелса (Laubenfels, 1955). Проведены первые реконструкции меловых бассейнов по территории Западной Европы на основе площадного распространения разных групп губок.

Пятый этап, (1955 год - настоящее время). Почти одновременно выходят в свет крупные монографии и многочисленные публикации, где наряду с описаниями многих таксономических групп порифер предлагаются новые схемы систематики губок. С этим временем связано максимальное количество публикаций по различным аспектам палеоспонгиологии. Опубликованы работы В.М. Колтуна (1955-1989), П.А. Герасимова (1960-1972), Ж. и А. Термье (Termier, 1950-1985), С. Дефретин -Лефранка (Defretin-Lefranc, 1958), Л. Ланьо-Эранже (Lagneau-Herenger, 1955, 1962), Р. Рида (Reid, 1957-1968), М. Лаубенфелса (Laubenfels, 1958), Х. Гурцевич (Hurcewicz, 1966-1975), Ф. Вайденамайера (Weidenmayer, 1994). Многочисленные публикации Дж. К. Рижби (Rigby, 1971-1999) посвящены, в основном, палеозойским губкам. Особое место занимают исследования разрозненных спикул губок (спиккулярный анализ), которые в настоящее время представляются самостоятельным направлением в палеоспонгиологии. С конца 50-х годов

микрорепалеонтологические исследования губок развивались стремительнее, чем изучение целостных скелетов. Этому не в малой степени способствовали работы В. Покорного (Pocornu, 1955), В.М. Колтуна, Д. Шваба (Schwab, 1971), В. Райфа и Д. Робинсона (Reif, Robinson, 1976), М.М. Иванника (1980-1994) и др. Разработка принципов парасистематики губок с несвязанным спиккулярным скелетом способствовала привлечению губкового материала в целях стратиграфии.

В России, кроме работ П.А. Герасимова и В.М. Колтуна, опубликованы результаты исследований П.Н. Шемякина (1965, 1969), З.И. Хмилевского (1969-1979) и Г.Н. Третьяка (1970-1973). Систематика порифер рассматривалась в "Основах палеонтологии" (1962) и содержится в ряде учебников. Представляет интерес работа И.Т. Журавлевой и Е.М. Мягковой (1987), где, в частности, повышен ранг губок до подцарства и рассмотрены критерии выделения высших таксонов.

С середины 80-х годов пересматривается систематика губок и их положение в составе органического мира, что определяется, отчасти, возвращением к губковой модели организации Parazoa, а так же изучением экосистем венда и кембрия (Журавлева, Мягкова, 1987; Журавлев, 1989-1999; Wood, 1989, 1990). Расширение исследований по различным аспектам изучения современных спонгий оказывает катализирующее воздействие на положение дел с изученностью ископаемых губок.

Не разработанность морфологического описания скелетных форм и отсутствие определенности по таксономическому значению его элементов обусловило отсутствие интереса к изучению этой группы губок. В этих условиях большое количество публикаций, где так или иначе рассматриваются губки, создало видимость бесконечного многообразия и отсутствия каких либо закономерностей в формообразовании гексактинеллид, как бы обусловило отсутствие основ для создания каких либо классификаций. Это, в частности, привело к значительному увеличению синонимии многих видов и родов. Отчасти «многообразие» ископаемых гексактинеллид обусловлено тем, что известные особенности формообразования представителей более изученной группы губок – демоспонгий, были использованы при изучении гексактинеллид, что оказалось неверно. Среди ископаемых губок гексактинеллиды наименее всего изучены. До настоящего времени не определены критерии "вида", "рода", "семейства" и практически не разработаны классификации групп в составе семейств. Одной из причин подобного положения явилось выделение голотипов монотипных родов, реже – семейств, по единственным, порой фрагментированным, экземплярам (*Murgesioptychium*, *Balantionella* и др.). Вследствие инверсии ареалов губок в поздне меловое – кайнозойское время, сопоставление материалов по ископаемым и

современным представителям порифер оказалось не всегда возможным. В России и странах СНГ систематичных исследований ископаемых скелетных гексактинеллид не проводилось.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Каменный материал, (свыше 7000 экземпляров), собран из более чем 120 естественных и искусственных геологических объектов на территории России, Казахстана, Туркменистана, Украины, Германии и Франции. Большое количество скелетов собрано из концентрированных образований, в составе которых остатки губок порой преобладают. Скелеты губок хорошо узнаваемы во вмещающей породе при их селективной фоссиллизации, например – фосфатные скелеты в карбонатной породе. Скелеты из верхнемеловых отложений обычно отличаются наилучшей сохранностью, особенно их дермальная скульптура. В некоторых случаях скелеты губок едва определимы и мало пригодны для последующего изучения: по их остаткам развиваются кремниевые, железистые или фосфатные псевдоморфозы. Мелкие и редкие скелеты губок в сеноманских отложениях Поволжья были найдены лишь при применении методики изучения конденсированных и концентрированных образований (Первушов и др., 1999).

Методика обработки скелетных форм губок заключается в проведении двух основных этапов: препарирования скелетов и селективного изготовления шлифов и аншлифов. При обработке каменного материала желательно избегать применения разного рода растворителей, а следует положиться на терпеливую ручную работу. Это, в частности, связано с необходимостью выявления скульптуры, поскольку при отсутствии этой характеристики выводы о строении и таксономической принадлежности губки могут быть только условными. Общие принципы сбора и методы обработки ископаемых спонгий изложены в работе Р. Финкса (1973).

Эффективность использования шлифов при изучении скелетных форм, особенно при закрытой фосфатом или кремнеземом дермальной поверхности, очень низка. Париформные скелеты наиболее детально изучены на основе выполненных палеонтологических шлифов (100 экз.), строение же остальных выделенных морфотипов рассматривалось в аншлифах (около 500 экз.) по экземплярам полной сохранности. Шлифы изготовлены при содействии сотрудников Московского и Саратовского университетов, Палеонтологического института РАН. Комплект шлифов по раннемеловым губкам передан автору И.Ю. Бугровой (Санкт-Петербургский университет). Выполнение серии продольных, поперечных и диагональных шлифов показало, что для рассмотрения внутреннего строения губок достаточно одного полного продольного препарата, но при изготовлении крупных шлифов по

всей высоте (диаметру) скелета желательна парагастральная полость оставлять заполненной вмещающей породой. Вследствие того, что даже правильно построенная спикульная решетка состоит из разно ориентированных лучей, на плоскости шлифа они часто выражены лишь в виде фрагментов.

Наиболее продуктивным при изучении морфологии скелета, строения ирригационной системы и спикульной решетки оказалось изготовление и изучение аншлифов. Целесообразно, чтобы линия сечения одновременно проходила через разные элементы скелета, расположенные на противоположных его участках: для париформных губок - по борозде и дермальному ребру, для плициформных - по желобу и по лопасти. Это обеспечивает возможность одновременного изучения строения спикульной решетки и ирригационной системы.

Представление ископаемого материала. В настоящее время нет общепринятых приемов в представлении изображений скелетов. Часто фотографии объектов не являются информативными. Узнаваемыми оказались скелеты губок, приведенные в работах исследователей девятнадцатого века, где они представлены в виде литографий. Скорее всего, наилучшим вариантом иллюстративного представления скелетных форм является совместное использование фотографий объектов (с пояснениями) и схематических изображений. Так, например, морфология первичных плициформных скелетов наглядно и однозначно передается при их изображении в поперечном сечении, а строение вторичных плициформных скелетов более достоверно предстает при их рассмотрении в вертикальном (продольном) сечении.

Параметрическая характеристика. Значительный по количеству ископаемый материал позволил провести разностороннее изучение скелетных форм губок и скелетообразующих элементов. Для выделенных морфотипов разработан терминологический аппарат и стандартный набор параметров, необходимых при описании морфологии скелета, а так же элементов скульптуры, ирригационной системы и спикульной решетки гексактинеллид. Для удобства рассмотрения морфологии скелетных форм в качестве исходных понятий и определений скелетообразующих элементов принято строение и термины, уже использованные при изучении париформных губок (Первушов, 1998). Использованные определения элементов скелета и их соотношения представлены в виде индексов, которые приведены в тексте, схемах и фотографиях.

Глава 3. МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТНЫХ ФОРМ

3.1. Основные элементы скелетных форм. В ископаемом состоянии среди Hexactinellida только представители отряда Ductiopina известны в виде скелетных форм. Описание скелетов

губок предусматривает несколько основных уровней их изучения. На макроуровне характеризуются отдельные морфологические элементы скелетных форм: бокал, стержень и ризоиды; особые подходы требуются при рассмотрении скульптуры и ирригационной системы. На микроуровне определяется структура разновидностей спиккулярной решетки, параметры отдельной спиккулярной клетки и особенности строения каналов. Необходимость изучения скелетных губок на макро- и микроуровне обусловлена, в частности, широко распространенным явлением изоморфизма.

В строении ископаемых скелетных гексактинеллид выделены три основных скелетообразующих элемента: стенка (бокал), стержень и система ризоидов. В строении скелета могут принимать участие все три элемента или только один – скелетообразующая стенка. Иногда стенка неявно выражена в морфологии скелета, но она всегда присутствует, даже в сильно "редуцированном" виде. Скелетообразующая стенка обычно составляет большую часть тонкостенных форм. В строении париформных губок замкнутая стенка образует конический или цилиндрический бокал. Стержень – один из основных элементов скелета, но присутствует далеко не у всех форм. Не столь заметным элементом скелета является система ризоидов (площадка прикрепления). Возможно, относительно "архаичные" гексактинеллиды отличаются не только толщиной париформных скелетов, но и значительным развитием ризоидов и стержня.

3.2. Скелетообразующая стенка является главным элементом ископаемых скелетных гексактинеллид. У подавляющего большинства гексактинеллид именно стенка, очертания которой подчеркнуты дифференцированными участками спиккулярной решетки, составляет несущий скелет организма, создавая известное многообразие форм этих губок. У скелетообразующей стенки три естественных поверхности: две боковых - парагастральная и дермальная, и между ними, в апикальной части, расположена поверхность верхнего края.

Важным параметром скелетообразующей стенки является ее толщина; определены три группы губок: тонко- (до 6 мм), средне- (6-15 мм) и толстостенные (более 15 мм). По результатам измерений нескольких тысяч экземпляров целых скелетов и фрагментов стенки выявлена однозначная зависимость между толщиной стенки и плотностью расположения элементов дермальной скульптуры, прозопор, и прозохет (см. рис. 1). В общем виде, чем больше толщина стенки, тем больше диаметр каналов (остий) и меньше плотность их расположения, и наоборот – чем меньше ее толщина, тем меньше диаметр прозопор и они более плотно расположены (*Naræana*, *Coscinopora* – *Lychniscosa*; *Guettardiscyphia* – *Hexactinosa*). При определении этой зависимости (см. рис. 1) не учитывались многочисленные тонкостенные форм, в строении

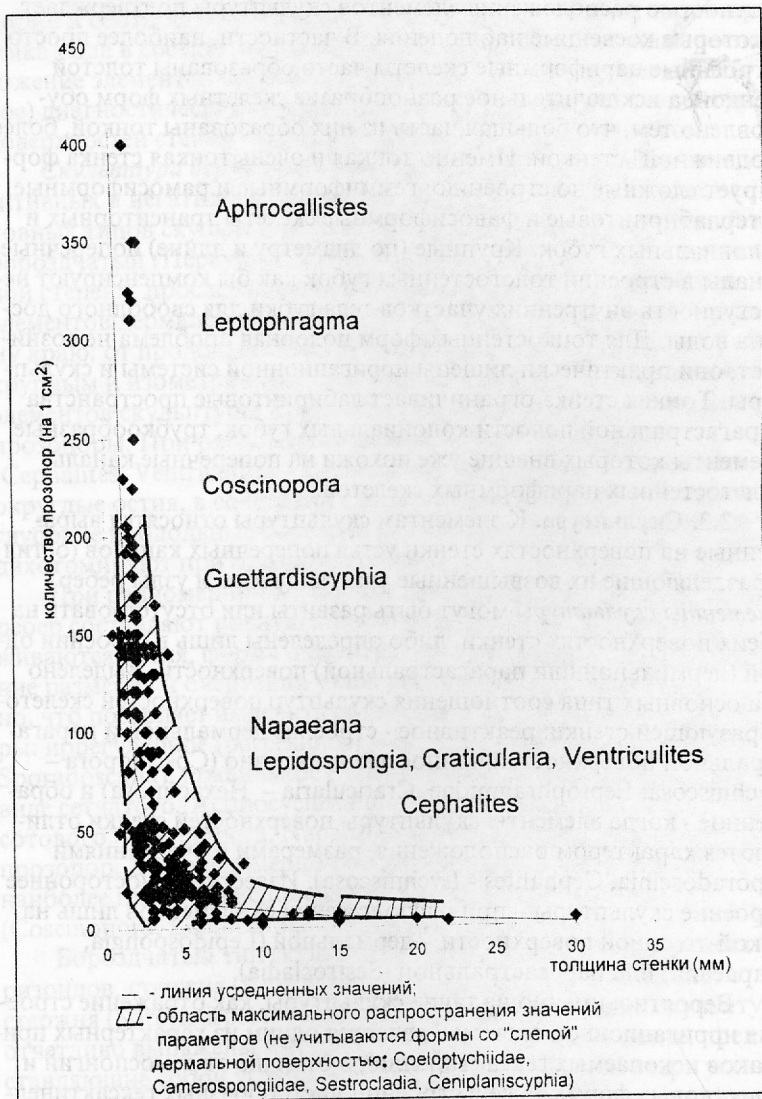


Рис. 1. Соотношение толщины скелетообразующей стенки и количества прозопор (на 1 см²) среди позднемерловых скелетных гексактинеллид (отряд Ductionina).

которых не обнаружены элементы скульптуры (*Camerospongia*, *Plocoscyphia* – *Lychniscosa*).

Анализ выявленной зависимости между толщиной стенки и плотностью расположения элементов скульптуры подтверждает некоторые косвенные наблюдения. В частности, наиболее просто устроенные париформные скелеты часто образованы толстой стенкой, а исключительное разнообразие скелетных форм обусловлено тем, что большая часть из них образованы тонкой, более "подвижной" стенкой. Именно тонкая и очень тонкая стенка формирует сложные по строению: геммиформные и рамосиформные, интерлабиринтовые и фавосиформные скелеты транзиторных и колониальных губок. Крупные (по диаметру и длине) поперечные каналы в строении толстостенных губок как бы компенсируют недоступность внутренних участков тела губки для свободного доступа воды. Для тонкостенных форм подобная проблема не возникает, они практически лишены ирригационной системы и скульптуры. Тонкая стенка ограничивает лабиринтовые пространства парагастральной полости колониальных губок, трубкообразные элементы которых внешне уже похожи на поперечные каналы толстостенных париформных скелетов.

3.3. Скульптура. К элементам скульптуры относятся выраженные на поверхностях стенки устья поперечных каналов (остия) и разделяющие их возвышенные участки (ребра и узлы ребер). *Элементы скульптуры* могут быть развиты или отсутствовать на обеих поверхностях стенки, либо определены лишь в строении одной (дермальной или парагастральной) поверхности. Выделено два основных типа соотношения скульптур поверхностей скелетообразующей стенки: реактивное - строение дермальной и парагастральной поверхностей полностью идентично (*Coscinopora* – *Lychniscosa*; *Leptophragmidae*, *Craticularia* – *Hexactinosa*) и обращенное - когда элементы скульптуры поверхностей стенки отличаются характером расположения, размерами и очертаниями (*Sporadoscinia*, *Sephalites* - *Lychniscosa*). Известно одностороннее строение скульптуры – при расположении ее элементов лишь на какой-то одной поверхности – дермальной (*Lepidospongia*, *Naraneaana*) или парагастральной (*Sestrocladia*).

Вероятно, именно наличие скульптуры, как отражение строения ирригационной системы, является одним из характерных признаков ископаемых гексактинеллид в отличие от демоспонгий и известковых форм. Даже в строении листообразных гексактинеллид (*Schizorabdus*, *Scapholites*) выражены элементы скульптуры. Позитивные элементы скульптуры - выступающие, наиболее высокие в ее строении: ребра и узлы ребер. В случае, когда ребра и узлы ребер равной высоты и образуют общую поверхность, они отдельно не рассматриваются. Негативные элементы в строении скульптуры - остия (апо- и прозопоры) и борозды. При линейном

расположении элементов скульптуры прозопоры погружены в продольные борозды.

Строение скульптуры, плотность расположения прозопор, форма и соотношение элементов скульптуры – главная характеристика рода в составе гексактинеллид. Ориентация и взаиморасположение элементов скульптуры (равномерно-рассеянное, линейное) диагностический признак трибы, а соотношение скульптур поверхностей стенки - подтрибы среди париформных губок.

Скульптура дермальной поверхности. Взаимоотношение позитивных и негативных элементов определяет строение трех основных типов скульптуры: линейный, равномерно-рассеянный и бороздчатый (Первушов, 1998). Во всех случаях, хотя и в различной степени, прослеживается изменение очертаний и размеров элементов дермальной скульптуры от основания стенки к верхнему краю: от продольно-вытянутых мелких очертаний ко всё более крупным и изометричным, при упорядочивании в расположении элементов скульптуры, среди которых все больше доминируют прозопоры. При равномерно-линейном типе скульптуры (*Cephalites*, *Ventriculites* – *Lychniscosa*; *Sphenaulax* – *Hexactinosa*), округлые остия, в сочетании с низкими узлами ребер, образуют глубокие продольные борозды, параллельные ребрам, которые дихотомизируют при отвороте стенки.

При равномерно-рассеянном типе скульптуры ребра и узлы ребер составляют ровную поверхность, на фоне которой прослеживаются остия, форма и размеры которых различны. Соотношение размеров и очертаний узлов ребер и ребер очень разнообразно, что позволяет выделить разновидности этого типа скульптуры: иррегулярное (рассеянное) – (*Microblastium*, *Lepidospongia*, *Sporadoscinia*); правильное ("шахматное") строение скульптуры: в виде сетчатого (*Actinocyclus*, *Porocyclus*, *Homobrachaticyathus*) и сотового (*Coscinopora*, *Naræana*, *Leptophragmidae*) расположения прозопор. Для равномерно-рассеянной скульптуры характерно наиболее плотное расположение остий, до 200 - 350 на 1 см² (*Coscinopora*, *Leptophragmidae*).

Бороздчатый тип скульптуры свойственен для поверхности ризоидов, стержня (*Rhizopoterion*, *Schizorabdus*) или ложного стержня (*Sororistirps*) и основания бокала. В строении скульптуры отчетливо выражены многочисленные удлиненные остия, представляющие собой углубляющиеся по направлению вверх устьевые участки продольных каналов. Ближе к бокаловидной части скелета длина остий уменьшается, очертания их более изометричные, а их взаиморасположение - упорядоченное. Позитивные элементы составляют общую выпуклую поверхность.

Скульптура парагастральной поверхности менее разнообразна: на фоне ровной поверхности в "шахматном" порядке расположены апопоры (*Ventriculites*, *Cephalites*), а во многих случаях па-

парагастральная поверхность гладкая, часто диафрагмирована кортикальной спиккулярной решеткой (*Lepidospongia*, *Naranea*). Редко проявлены продольные ребра и борозды (*Microblastium*), порой они ориентированы диагонально или спирально (*Sestrocladia*). Строение парагастральной скульптуры одних губок во многом сходно со строением дермальной скульптуры других.

3.4. Ирригационная система (система каналов). Фильтрация направленного потока водных масс пассивно осуществлялась по всей поверхности тела и была слабо ориентирована системой каналов и собственно строением скелета. Особенности строения ирригационной системы гексактинеллид невозможно описать в соответствии с традиционной схемой: аскон – сикон – лейкон (Габачник, 1990), лишь иногда характер расположения каналов сопоставляется с последним типом – «лейкон». Для многих тонкостенных губок каналы не характерны, а поступление воды во внутренние участки крупных форм обеспечивалось за счет интерлабиринтовых отверстий и полостей (*Camerospongia*, *Euretidae*).

В продольном сечении стенки выделяются поперечные и продольные каналы. В поперечном сечении стенки первые расположены диагонально, их очертания - цилиндрические, а вторые, округлые или серповидные, образуют концентрические неправильные ряды. Поперечные каналы слепые, их длина всегда меньше толщины стенки. Вводящие (прозохеты) и выводящие (апохеты) каналы обычно одинаковы по длине и диаметру, но в ряде случаев каналы апофитической системы более крупные и даже при отсутствии прозохет слабо проявлены (*Sestrocladia*, *Vanistirps*). Иногда очертания каналов осложнены дополнительными камерами – пилами. Продольные, гладкие каналы развиты в области ризоидов, стержня и реже в стенке бокала. Они распространяются от основания скелета вверх, отходят от наружной поверхности и плавно приближаются к паренхимальному стволу или парагастральной полости. Иногда в стенке одновременно развиты поперечные и продольные каналы, но обычно преобладают либо продольные (*Schizorabdus*, *Vanistirps*), либо поперечные (*Ventriculites*).

В области паренхимального ствола наблюдаются паренхимальные каналы, обычно не имеющие стенок. Они вертикально ориентированы, плавно меандрируя, подходят к основанию парагастральной полости. Иногда представлены лишь отдельные элементы ирригационной системы: очень редкие и мелкие выводящие каналы, а прозохеты отсутствуют (*Sestrocladia*, *Vanistirps*). У некоторых тонкостенных форм ирригационная система явно не проявлена (*Coeloptychiidae*, *Camerospongiidae*): считается, что вода фильтровалась непосредственно всей поверхностью губок, интерканальная решетка которых обычно отличается правильным расположением крупных кубических клеток.

3.5. Исходные морфотипы скелетных форм – это некоторые изначальные скелетные формы гексактинеллид, позволяющие представить и описать все известное многообразие этих губок, формирующееся на их основе за счет вариаций скелетообразующих элементов и их параметров. Выделение исходных морфотипов позволяет определить положение и роль всех скелетообразующих элементов, унифицировать терминологический аппарат и разработать схему описания скелетов, представить возможный спектр формообразования в составе таксономических групп, сопоставить уровни организации представителей гексактинеллид.

Выделить исходные морфотипы оказалось возможным только при изучении всех скелетных форм гексактинеллид. Все установленные морфотипы определены в составе обоих подотрядов скелетных гексактинеллид (*Luchniscosa* и *Hexactinosa*). Определение морфотипов рассматривается как одна из основных характеристик трибы и подсемейства. Во многом неоднозначность и многообразие существующих классификаций обусловлены не разработанностью описательного аппарата по морфологии губок и отсутствием определенности в понимании их организации.

Выделено шесть основных исходных морфотипов скелетных губок – гексактинеллид. Выделенные морфотипы отражают, до некоторой степени, направленность в морфогенезе скелетных гексактинеллид. Отдельные направления в изменении строения скелетов устанавливаются достаточно уверенно (париформные \Rightarrow плициформные \Rightarrow геммиформные). Формирование некоторых морфотипов происходило при независимом развитии нескольких тенденций в морфогенезе этих губок. Установленные морфотипы неоднозначно соотносятся с определенными уровнями организации гексактинеллид. В частности, париформные губки чаще одиночные, а плициформные – обычно транзиторные формы.

Вероятно, в последовательном изменении структуры морфотипов проявилась тенденция к максимальному увеличению поверхности тела для пассивной фильтрации, при соответствующей вариации объема парагастральной полости. Изменения характеристик и параметров всех скелетообразующих элементов, скульптуры и ирригационной системы в строении скелета губки обычно взаимообусловлены.

3.5.1. Париформные скелеты (*paris lat.* – равный, одинаковый; *forma lat.* – форма, как таксономическая и экологическая единица). Париформный скелет наиболее просто устроен и состоит из системы ризоидов, стержня и бокала, образованного скелетообразующей стенкой. Очертания парагастральной полости соответствуют габитусу исходно конического или цилиндрического бокала (*Ventriculitidae*, *Craticularia*, *Leptophragma*, *Callodictyon*, *Sphenaulaxidae*). Параметры ирригационной системы и скульпту-

ры изменяются в широких пределах. В основании часто развиты элементы прикрепления к субстрату.

Морфология основного элемента париформного скелета - бокала, определяется характером формирующей его стенки. В широких пределах изменяются соотношения высоты и диаметра бокала, что позволяет определять его как узкоконический, ширококонический, плоскоконический и субплоский. В поперечном сечении очертания бокала, оскулюма или парагастра, разнообразны. Габитус париформных губок во многом определяется отсутствием (наличием) отворота или изгиба стенки. Известны скелеты листообразной формы (*Schizorabdus*, *Scapholites*), при изучении которых важно определить какая поверхность является парагастральной, а какая - дермальной.

Парагастральная полость либо неглубокая и широкая, либо узкая и глубокая. При описании листообразных форм используется термин "парагастральная щель", для определения узкой, внутренней части скелета. Иногда парагастральная полость прорывает сплошность стенки в ее основании в виде оскулярного отверстия (*Schizorabdus*, *Vanistirps*, *Sporadoscinia*, *Sororistirps*), ниже которого продолжается парагастральной желоб. При плотном соприкосновении противоположных участков верхнего края на месте оскулюма образуются два меньших по размеру "ложных" оскулюма (*Flexurispongia*, *Craticularia*).

В строении многих париформных скелетов заметную часть составляет стержень, который структурно и функционально занимает промежуточное положение между скелетообразующей стенкой и системой ризоидов (*Ventriculitidae*). В структуре некоторых скелетов стержень занимает главенствующее положение, а скелетообразующая стенка едва прослеживается (*Rhizopotерion*). Иногда ризоидная спиккулярная решетка образует "ложный" стержень в основании бокала (*Sororistirps*).

Выявлены следующие способы прикрепления к субстрату. 1. Система удлинненных ризоидов, количество которых достигает 10-12, радиально расходящихся от основания бокала или стержня (*Ortodiscus*, *Rhizopotерion*). 2. Многочисленные, до 15-25, короткие шиповидные выросты, развитые часто по всей высоте стенки, к которым, вероятно, крепились пучки ризоидных спикул (*Divicalys*, *Microblastium*). 3. Одиночный короткий стержень-ризоид или ризоидообразный вырост часто присутствует в основании тонко- и среднестенных губок (*Lepidospongia*, *Naracana*, *Sporadoscinia*). 4. Площадка прирастания редко образуется в основании париформных губок (*Ventriculites*, *Naracana*, *Leptophragma*); этот способ прикрепления к жестким элементам субстрата свойственен для геммиформных и интерлабиринтовых губок, демоспонгий. 5. Иногда в строении скелета появляются дополнительные боковые выросты, играющие роль вспомога-

ных упоров при искажении его габитуса или вследствие прислонения к окружающим объектам (*Ventriculites*, *Sororistirps*). 6. В строении высоких тонкостенных скелетов элементы прикрепления не выражены (*Sestrocladia*, *Leptophragma*).

3.5.2. Плициформные скелеты (*pliciformis* лат. – складкообразный, *forma* лат. – форма). В настоящее время известно одно направление в морфогенезе гексактинеллид, с которым может быть связано появление плициформных скелетов. Среди тонкостенных париформных губок известны формы с заметно плицирующей стенкой, которая образует три или четыре складки. Вероятно, одними из первых плициформных скелетов являются плоскосжатые формы, которые известны в составе многих родов париформных губок. Появление форм с очень подвижной стенкой наиболее характерно для поздних этапов в морфогенезе скелетных гексактинеллид (*Ventriculites*, *Naracana* - *Lychniscosa*, *Leptophragma* - *Hexactinosa*). Предковые для плициформных губок формы отличаются недостаточно обособленными складками и отсутствием на поверхности их перегиба дополнительных выводящих отверстий – субоскулюмов. Плициформные губки сохранили исходно конические очертания скелета и они известны в составе подотрядов *Lychniscosa* (*Coeloptychiidae*) и *Hexactinosa* (*Guettardiscyphiinae*).

Выделены первичные и вторичные геммиформные скелеты, что отражает роль первичной или вторичной парагастральной полости в структуре губки. В строении вторичных геммиформных скелетов морфологически отчетливо выражена условная полость, образованная при отвороте лопастей (первичной полости) и очень напоминающая строение парагастральной полости париформных скелетов. Эта полость названа вторичной парагастральной и она расположена между первичным шелевидным оскулюмом (он образует ее основание) и верхним краем скелета. Иногда выделяется ложная вторичная полость (*Derivatiscyphia*, *Lobatiscyphia*), которая образована отворотами лопастей и морфологически описывается как полость, но ее поверхность сложена дермальной поверхностью стенки и первичная полость (оскулюм) с ней не связаны.

Первичная парагастральная полость всегда узкая шелевидная, расположена внутри стенок, составляющих лопасть, и повторяет очертания скелета по верхнему краю. Характерно радиальное многолопастное (от трех до пяти) строение скелетов; однолопастные формы редки. В строении некоторых скелетов выделяется центральная протяженная дистальная лопасть, от которой короткие лопасти отходят поочередно (*Guettardiscyphia scalilobata*) или попарно от противоположных ее участков (*G. distarilobata*). Для зрелой стадии развития особи характерно превращение дистальной лопасти в седловину, которая разделяет периферийные участки лопастей (*G. bisalata*); выделяется первичная и вторичная седловины. Формирование этих элементов связывается с проявлени-

ем в онтогенезе и филогенезе губок тенденции к обособлению лопастей - участков оскулюма. При этом на основе единого оскулюма в последствие появляются два овально-щелевидных, а затем - четыре (*G. bisalata*) или пять (*G. alata*) меньших по размеру оскулюмов. Щелевидный оскулюм закрыт перфорированной оскулярной мембраной (?ситовидной пластинкой, Колтун, 1967); оскулярные отверстия расположены в один - три ряда (*Coeloptychiidae* и *Leptophragma*). На перегибе лопастей, где находятся наиболее удаленные участки полости, расположены дополнительные сквозные отверстия - субоскулюмы, которые способствовали выводу из полости продуктов метаболизма.

Вторичная парагастральная полость образуется при перегибе лопастей и формировании грибообразного скелета. При этом радиальные сегменты щелевидного первичного оскулюма и разделяющие их валики составляют поверхность вторичной полости. В строении скелетов известно не менее пяти основных лопастей (*Coeloptychiidae*), прослеживающихся от стержнеобразной части и дихотомирующих при их отвороте. Возможно установить два-три уровня дихотомии лопастей. По перегибу лопастей так же распространены субовальные субоскулюмы, а первичная парагастральная полость перекрыта оскулярной мембраной. У многих форм верхний край стенок, образующих лопасти, закрыт кортикальной мембраной. Она характерна для представителей *Coeloptychiidae* и ее наличие рассматривается как валидный таксономический признак трибы и подтрибы.

Плициформные губки без оскулюмов рассматриваются как одиночные, по уровню модульной организации, и как транзиторные - с субоскулюмами на перегибах лопастей. Ирригационная система плициформных губок развита в виде тонких поперечных каналов (*Leptophragma*) или отсутствует (*Coeloptychiidae*). У большинства рассматриваемых губок стержень отсутствует, узкоконическое основание скелета переходит в короткие ризоиды. Лишь у западноевропейских форм из кампанских и маастрихтских отложений известен стержень, от которого распространялись ризоиды (*Coeloptychium*; Кнаппе, Трогер, 1988; Улбрих, 1974). У многих форм обычно развит короткий ризоидообразный вырост, ризоид - стержень, расположенный в основании скелета (*Murgescioptychium*). Для этих губок свойственно формирование площадки прикрепления (*Leptophragma*, *Guettardiscyphia*), которая порой занимает значительное место в строении скелета (*Derivatisyphia*). Тонкостенные и высокие губки удерживались над поверхностью осадка, вероятно, с помощью пучков ризоидных спикул (Smith, 1848).

3.5.3. Геммиформные скелеты (*гемма лат.* - почка, *форма лат.* - форма). Формирование геммиформных скелетов, в морфогенезе плициформных губок, связывается с обособлением сателлитов с

субоскулюмами. Оно прослежено на примере представителей семейства Leptophragmidae (Hexactinosa): Leptophragma \Rightarrow Guettardiscyphia \Rightarrow Balantionella \Rightarrow Lobatiscyphia. Увеличение объема сателлитов, длины и диаметра, сопровождалось заметным сокращением объема первичной парагастральной полости, которая становилась все менее заметной в строении скелета. В качестве гипотетического направления в морфогенезе гексактинеллид, с которым можно рассматривать появление геммиформных скелетов, не доведенное до конца дермальное почкование среди париформных губок или гипертрофированное развитие элементов иригационной системы (Coscinopora \Rightarrow Fericoscinopora). У большинства геммиформных губок субоскулюмы расположены в центре сателлита (Plocoscyphia – Lychniscosa; Polyscyphia – Hexactinosa), а у Balantionella – на нижней его поверхности. Иригационная система состоит из тонких апо- и прозохет. Выделены первичные и вторичные плициформные скелеты, которые отличаются появлением в строении последних перемычек и, соответственно, участков интерлабиринтового пространства.

Для *первичного геммиформного скелета* характерны следующие особенности. 1. Отчетливо выражена центральная вертикальная ось. 2. Оскулюм морфологически обособлен и обычно уверенно выделяется в наиболее высокой центральной части скелета. 3. Первичная парагастральная полость занимает, по мимо центрального, еще значительное место в строении скелета, 4. Сателлиты между собой не соединены (Plocoscyphia, Balantionella, Polyscyphia), обособлены и обычно не дихотомируют. В общем виде первичный геммиформный скелет представляет собой вертикально вытянутый конический бокал с радиально поочередно развитыми сателлитами.

Для поздних представителей Balantionella и Lobatiscyphia характерно спиралевидное расположение сателлитов и вторичных лопастей, что свидетельствует об общей тенденции в морфогенезе гексактинеллид в кампанское - маастрихтское время, которая выражается в формировании спиралеобразно ориентированных элементов скелета – лопастей, элементов скульптуры, скручивании париформных бокалов.

Вторичный геммиформный скелет сформирован за счет последующего обособления сателлитов, их дихотомии и появления новых элементов в строении скелета – перемычек, соединяющих сателлиты. Перемычки, с одной стороны, обеспечивали конструкционную устойчивость удлиняющихся сателлитов и скелета в целом, а с другой – увеличивали площадь активной фильтрационной поверхности тела губки. При идеальном строении вторичного геммиформного скелета возможно проследить регулярное распространение перемычек, что, в частности, выражено в относительно закономерном распределении между перемычками и сателлитами

участков интерлабиринтового пространства (интерлабиринтовых отверстий). Часто сателлиты и перемычки, достигающие значительных размеров и при возрастающем их количестве, маскируют наличие парагастральной полости и оскулюма. Очертания вторичных геммиформных скелетов дополняются элементами, отражающими, вероятно, процесс его непрерывного роста. Дополнительные выросты стенки придают скелету округлый облик с выровненной внешней поверхностью, и при этом диаметр интерлабиринтовых отверстий и субоскулюмов сходен (*Labyrintholites*).

Геммиформные губки рассматриваются как кормиальные по уровню организации и они известны в составе обоих подотрядов скелетных гексактинеллид (*Plocoscyphia* – *Lychniscosa*; *Polyscyphia*, *Labyrintholites* – *Hexactinosa*). Среди геммиформных губок известны разные способы прикрепления, но стержень практически отсутствует. Для геммиформных скелетов с широким основанием характерно радиально-концентрическое расположение мелких сучковидных ризоидов (*Plocoscyphia*). Геммиформные губки обладали способностью к прикреплению и обрастанию жестких элементов субстрата.

3.5.4. Интерлабиринтовые скелеты (*inter lat.* – *между*, *labyrintheus lat.* – *лабиринтовидный*, *forma lat.* – *форма*). Скелеты полусферических очертаний и пронизаны на нескольких горизонтальных уровнях сквозными, сообщающимися участками интерлабиринтового пространства, наличием центрального вторичного оскулюма и сложными, лабиринтовыми очертаниями парагастральной полости (*Camerospongia*, *Etheridgea*). Скелетообразующая стенка тонкая, элементы скульптуры неизвестны. Предполагается, что по организации эти губки могут рассматриваться как колониальные, в строении которых отчетливо выделяется единая парагастральная полость ветвисто – спиральных очертаний, а округло-щелевидные оскулюмы открываются во вторичную полость. Для вторичного оскулюма характерны неправильные контуры, часто его форма изменяется от круглой до крестообразной.

Предполагается два направления в морфогенезе губок, с которыми возможно связывать формирование интерлабиринтовых скелетов. Первое направление прослеживается в связи с усложнением морфологии тонкостенных вторичных геммиформных губок, при существовании тенденции к постепенному замыканию субоскулюмов на отдельных сателлитах и с образованием сложно устроенной парагастральной полости, участки которой раскрываются во вторичную полость. Второе направление связывается с проявлением тенденции к замыканию стенок ветвей рамосиформных скелетов и с соприкосновением соседних ветвей, с образованием интерлабиринтового пространства и интерлабиринтовых отверстий. В строении крупных скелетов выделяется до трех уровней интерлабиринтового пространства, которые выражены на по-

верхности верхнего края в виде горизонтальных рядов интерлабиринтовых отверстий. Интерлабиринтовые отверстия обеспечивали переток воды сквозь скелет губки по интерлабиринтовому пространству и, вероятно, этот переток слабо регулировался архитектурой скелета, а объем поступления воды контролировался размерами и количеством отверстий, наличием мембраны.

Часто очертания вторичного оскулюма не соответствуют морфологии скелета, но при этом контуры вторичного оскулюма очень сходны с первичными оскулюмами париформных и плициформных губок. Строение вторичной парагастральной полости, как и у большинства гексактинеллид, изменяется в широких пределах - от очень узкой и глубокой (*Etheridgea goldfussi*) до широкой и почти плоской (*Etheridgea munsteri*). Вероятно, в строении отдельных представителей *Becksiiidae* можно выделить ложную вторичную полость, поскольку оскулюмы первичной полости этого скелета не имеют к ней ни какого отношения, не раскрываются в ее основании.

Участок поверхности скелета между его основанием и вторичным оскулюмом определен как верхний край. Положение поверхности верхнего края, как и его площадь, изменяются в зависимости от диаметра основания и диаметра вторичного оскулюма. На этой поверхности отчетливо выражены интерлабиринтовые отверстия, которые иногда подчеркнуты бровкой. Среди интерлабиринтовых форм преобладают скелеты с радиально-концентрическим расположением сучковидных ризоидов на базальной стороне самых нижних и наиболее длинных ветвей. Стержень развит лишь у форм существовавших в условиях "псевдоабиссали". В составе позднемеловых гексактинеллид интерлабиринтовые губки отличаются наиболее эврифациальным характером распространения. Размеры губок изменяются в значительных пределах, диаметр до 70-100 мм, а высота - 35-50 мм.

3.5.5. Фавосиформные скелеты (*favosus* лат. - *сотовидно-ячеистый*, *forma* лат. - *форма*). Скелет образован крупными, часто высокими складками или ветвями, при отвороте которых в верхней части каждой из них открывается несколько (до трех - пяти и более) оскулюмов. Многочисленные округло-полигональные оскулюмы слагают верхнюю поверхность скелета или основание вторичной полости. Скелетообразующая стенка очень тонкая - 1-3 мм. Обычно количество первичных лопастей более пяти. Диаметр скелетов с преобладающим отворотом лопастей до 0,5 м. Скульптура отсутствует (*Cavifavosa*, *Becksiiidae*) или круглые прозопоры плотно расположены (*Euretidae*).

Формирование фавосиформных скелетов связывается с двумя, вероятно, независимыми направлениями в морфогенезе гексактинеллид, что способствовало появлению среди этих губок колониальных (*Becksiiidae*, *Cavifavosa*) и транситорных (*Euretidae*,

Petrosifavosum) форм. Одно из направлений прослеживается как последовательное развитие одной из тенденций в морфогенезе плициформных губок, которая выражена в увеличении количества первичных лопастей и в возрастании площади их отворота (Coeloptychiidae – Lychniscosa; Euretidae - Hexactinosa). При поперечном сечении сектора лопастей, выше их отворота, отмечается лопастное строение скелета, но участки стенки, слагающие валики, обычно разобщены. При рассмотрении строения отдельной лопасти в продольном сечении прослеживается единая первичная парагастральная полость, в нижней части - с субоскулюмами, а в верхней – с оскулюмами.

Второе направление, с которым может быть связано появление рассматриваемых форм, прослеживается по изменению строения геммиформных и интерлабиринтовых губок и определяется увеличением высоты ветвей и их обособлением (Becksiidae и Euretidae). При дихотомии первичных ветвей формируются новые оскулюмы, которые иногда очерчиваются единой скелетообразующей стенкой и отличаются разнообразными очертаниями и размерами. При отвороте ветвей, в верхней части каждой из них, выделяются участки парагастральной полости с округло-полигональными оскулюмами.

Формы с первичной парагастральной полостью отличаются небольшими размерами. Между первичными ветвями распространены многочисленные перемычки, которые у транзиторных губок (Tremabolites) прикрыты удлиненными шипообразными выростами сателлитов. У колониальных фавосиформных губок с первичной полостью (Becksia) интерлабиринтовые отверстия хорошо заметны. Строение скелета усложняется в течение индивидуального развития губки и эта тенденция, вероятно, проявлялась в морфогенезе бексид. У форм со вторичной парагастральной полостью нижняя, стержнеобразная часть скелета слабо развита. Обычно эти скелеты представлены лишь крупными фрагментами отворота ветвей (Coeloptychiidae, Becksiidae, Euretidae). Выделены колониальные (Cavifavosa, Becksiidae) и транзиторные (Petrosifavosum, Euretidae) формы.

Фавосиформных губки крепились к субстрату с помощью ризоидных спикул (Cavifavosa) или радиально-концентрических шиповидных выростов (Becksiidae), а некоторые Lychniscosa (Tremabolites) и Hexactinosa (Euretidae) выработали способность прирастания к жестким элементам подвижного субстрата.

3.5.6. Рамосиформные скелеты (...ramosus lam. - ...ветвистый, forma lam. – форма). Скелеты ветвистого и кустистого облика, форма и размеры единой парагастральной полости тождественны очертаниям скелета. Характерно наличие нескольких равнозначных оскулюмов, которые расположены на одной высоте кустистых или разных участках высоких ветвистых форм.

Скелетообразующая стенка обычно тонкая, элементы скульптуры не характерны (*Aphrocallistes*) или плотно расположены (*Adramosiscyphia*, *Paracraticularia*). Многие губки с рамосиформным скелетом рассматриваются как колониальные формы.

Формирование рассматриваемых скелетов связывается с проявлением нескольких тенденций в морфогенезе гексактинеллид, но достоверно возможно проследить два из них. Среди многих париформных губок отмечена тенденция к смыканию участков верхнего края скелетообразующей стенки (*Flexurispongia*, *Straticularia*), в результате чего оскулюм оказывался почти полностью закрытым и лишь по его периферийным участкам сохранялись незакрытые участки - "ложные оскулюмы". Среди рамосиформных губок известны формы, у которых седловина между дихотомирующими ветвями характеризуется асимметричным строением: с четко выраженным остроугольным килем, который смещен в сторону одной из ангустиатных поверхностей первичной ветви. Морфологически киль очень схож с верхним краем стенки, перекрывающей оскулюм у париформных губок. Второе предполагаемое направление в появлении рассматриваемых форм связывается с явлением разделения оскулюмов в онтогенезе и, вероятно, филогенезе париформных (*Leptophragma*) и плициформных (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*) губок. В онтогенезе спонгий (*Guettardiscyphia bisalata*, *G. alata*) удалось проследить постепенную изоляцию удаленных от центра скелета участков оскулюма. В результате выделяются обособленные, от двух до пяти, оскулюмы сходных очертаний и размеров. Формирование обособленных участков скелета с равнозначными оскулюмами, расположенными на одной высоте, придает скелету кустообразный облик, что подчеркивается центральным положением конусообразного основания. В любом случае первоначальными формами, давшими начало рамосиформным скелетам, следует считать субцилиндрические губки с двумя равнозначными и противоположно ориентированными оскулюмами (*Paracraticularia cylindrica*), которые известны в составе многих родов *Duccionina*.

Ветвистые формы характеризуются многопорядковой неравномерной дихотомией по всей высоте несущих ветвей. Дихотомия ветвей происходит обычно в одной плоскости или в общем направлении. Нижняя стержнеобразная часть обычно высокая и обычно с первым уровнем дихотомии связано появление только двух ветвей. Скелет отличается значительной высотой при небольшом диаметре ветвей (*Aphrocallistes*, *Ramosiscyphia*, *Paracraticularia*). Оскулюмы расположены поочередно и обычно ориентированы в разные стороны. Поверхность верхнего края чаще наклонная.

Кустистые формы характеризуются "синхронной" дихотомией несущей ветви на нескольких участках, с последующей дихото-

мией нескольких вторичных ветвей на одном уровне. Обычно известно не более двух – трех уровней, а появляющиеся ветви преимущественно направлены вверх. Первое разделение полости происходит на некоторой высоте от субстрата, чуть выше стержнеобразной части скелета. Скелеты невысокие, высота скелета часто сопоставима с диаметром по его верхнему краю. Поверхность верхнего края равновысокая. Формирование вторичных ветвей подчеркивается флексуобразными изгибами в строении несущего скелета (*Diplopleura* – *Lychniscosa*; *Ramosiscyphia*, *Paracraticularia* – *Hexactinosa*).

Скелеты полной сохранности редки, оценить максимально возможный уровень дихотомии ветвей и общее количество оскулюмов невозможно. При развитии скелета могут формироваться перемычки между ветвями, которые известны лишь по фрагментам. Редко от основной ветви развиты короткие и не дихотомизирующие выросты.

3.6. Явление изоморфизма. Ряды гомологического сходства.

На примере ископаемых спонгий установлено, что проявления изоморфизма широко распространены как среди гексактинеллид и губок в целом, так и среди известных скелетных эпибентосных фильтраторов. Многие представители гексактинеллид - *Lychniscosa* и *Hexactinosa*, внешне очень похожи, но принципиально отличаются строением не спикульной решетки, а собственно спикул. Известен пример описания одних и тех же губок в составе разных подотрядов: почти сто лет в качестве *Ventriculitidae* (*Lychniscosa*) рассматривались губки *Sphenaulax* (*Hexactinosa*), скелеты которых сходны по габитусу и по характеру скульптуры (Герасимов, 1960).

Выделено два проявления сходства неродственных форм: полное и частное. Полный изоморфизм, определяемый значительным совпадением габитуса, строения и расположения многих скелетообразующих элементов и скульптуры и представляет собой явление редкое. Примерами могут служить скелеты париформных *Flexurispongia* (*Lychniscosa*) – *Craticularia* (*Hexactinosa*) и геммиформных *Plocoscyphia* (*Lychniscosa*) – *Polyscyphia* (*Hexactinosa*) губок.

Как проявления частного изоморфизма рассматривается сходное построение габитуса скелета, строение и расположение отдельных скелетообразующих элементов или ирригационной системы и скульптуры не родственных губок. Распространены скелеты париформного - *Ventriculites*, *Coscinopora* (*Lychniscosa*) и *Tremaduction*, *Sphenaulax* (*Hexactinosa*) и геммиформного - *Plocoscyphia* (*Lychniscosa*) и *Polyscyphia*, *Labyrinolithes* (*Hexactinosa*) облика. Как проявление частного изоморфизма рассматривается сходное строение дермальной скульптуры *Coscinopora* (*Lychniscosa*) – *Leptophragma* (*Hexactinosa*),

Actinocyclus (Lychniscosa) – Craticularia (Hexactinosa). Примером сходного построения ирригационной системы являются губки с поперечными: Ventriculites (Lychniscosa) – Tremadyction, Craticularia (Hexactinosa) и продольными каналами: Jerea (Demospongia) – Rhizopoterion (Hexactinellida).

В отношении скелетных гексактинеллид предлагается рассмотреть явление гомеоморфизма в строении скелета губок одного подотряда, Lychniscosa или Hexactinosa. Спиккулярная решетка губок у представителей подряда построена из одних и тех же спикул: с лихнисками или без них. Условно рассматривается явление частного гомеоморфизма - сходное строение и/или расположение отдельных элементов скелета родственных форм (входящих в состав одного подотряда). Среди представителей Lychniscosa часто встречаются губки со сходным строением элементов прикрепления к субстрату (Ortodiscus - Actinocyclus) или скульптуры (Coscinopora - Nareaana). Возможно, наличие кортикальной мембраны верхнего края у некоторых Lychniscosa: Cephalites, Coeloptuchium, Camerospongia и Tremabolites является, к тому же, одной из характерных черт строения скелета этих губок.

Появление конвергентно сходных по строению скелетных форм, одиночных и полиоскулумных, характерно для поздних моментов морфогенеза мезозойских гексактинеллид, начиная с сантонского – кампанского времени.

Ряды гомологического сходства. Собственно габитус бокала представляется устойчивой характеристикой вида для гексактинеллид. Закономерности видового разнообразия париформных губок были рассмотрены на примере семейства Ventriculitidae (Первушов, 1998). Установлено, что для представителей трибы (рода) характерна определенная часть известного набора скелетных форм, и на примере представителей этих групп прослежены элементы параллельного развития: появление листообразных скелетов (Scapholites - Schizorabdus) и форм со "слепой" дермальной поверхностью (Sestrocladia - Vanistirps). В настоящее время разрабатывается гипотетическая таблица гомологического сходства всех скелетных гексактинеллид, но из-за крупных размеров в полном виде анализировать ее удобнее на примере некоторых составляющих элементов, разработанных на основе изучения отдельных семейств. При предварительном анализе этой таблицы подтверждается предположение о том, что в строении скелета представителей каждой таксономической группы (род и семейство, подотряд) реализуется лишь некоторая часть известного спектра форм. Среди париформных губок часть такого спектра (конические и цилиндрические бокалы с прямой стенкой) "реализуют" преимущественно толстостенные, а другую (с извилистой стенкой) – относительно тонкостенные формы.

Таким образом, в формообразовании губок *Lychniscosa* и *Hexastinosa* отчетливо прослеживаются явления независимого сходства.

3.7. Нарушения структуры и проявления регенерации скелета.

Безусловна приуроченность большинства поздне меловых гексактинеллид к зонам бассейна с активным гидродинамическим режимом. По этому в строении изначально изометричных губок проявились тенденции к формированию асимметричных и листообразных форм, а так же выявлены случаи повреждения скелетов губок, после которых организм продолжать существовать, порой буквально возрождаясь. В строении скелета гексактинеллид нет отчетливо обособленных или как либо дифференцированных элементов, весь скелет губки сложен одним преобладающим типом спикульной решетки. По этому нарушения в строении скелета и регенерация организма проявлены лишь в изменении очертаний и параметров внешне выраженных скелетных элементов или в их повторении в структуре единого скелета особи.

Вероятно, формирование линий пережимов и смещений в строении скелета, порой сильно изменяющих облик губки, могут рассматриваться как проявления эпиморфоза. Элемент скелета не утрачивался, а на протяжении короткого момента времени не формировался (пережимы) или происходило восстановление утраченного естественного положения скелета (смещения).

Пережимы стенки париформных и геммиформных губок могут быть развиты по всей высоте скелета в количестве до трех – пяти (*Ventriculites*, *Cephalites*, *Microblastium*, *Napaeania*). Часто проявлен один пережим, который иногда подчеркивается односторонним смещением стенки или ее сужением. Для некоторых видов и родов губок пережимы оказываются одним из характерных признаков (*Ortodiscus roculum*, *Sporadoscinia*, *Craticularia*). Пережимы выражены в виде узкого концентрического или секторального сокращения диаметра скелета, толщины стенки и в нарушении расположения элементов скульптуры. Смещения известны среди париформных, плициформных и геммиформных губок (*Sororistirps*, *Plocoscyphia*, *Guettardiscyphia*, *Eurete*). Формирование смещений происходило в случае, когда губка, начавшая развиваться в нормальных условиях, продолжала существовать и при воздействии усилившегося водного потока, и при этом существенно изменялся ее облик.

Среди ископаемых гексактинеллид установлено три варианта регенерации тела: от участка верхнего края, от базальной части при переворачивании губки и полная регенерация скелета от фрагмента исходной формы. Все случаи регенерации рассматриваются как следствие штормовых процессов, в разной степени оказавших воздействие на скелеты живых губок.

Известны особи губок, сформировавшиеся в несколько этапов. Их остатки представляют собой надстроенные друг над другом в два - три яруса полные скелеты одной и той же особи: *Naræana striata*, *Sororistirps radiata*, *Tremabolites polymorphum*, *Ventriculites*, *Cephalites*. Рост организма кратковременно прекращался и начинал вновь развиваться лишь с участка верхнего края (от парагастральной поверхности), противоположного направлению течения. Уникальные экземпляры скелетов, условно определенные как “ваньки-встаньки”. Губка образована двумя полными скелетами (*Cephalites capitatus*, *Tremabolites megastoma*), которые соединены основаниями. Вероятно, турбулентным потоком особь была оторвана от субстрата, перемещена и перевернута вниз оскулюмом, а от оказавшегося вверху основания вновь сформировался скелет, повторивший черты исходного, уже выполнявшего роль субстрата.

Известен пример полной регенерации плициформной губки *Guettardiscyphia multilobata* из фрагмента первоначального скелета. На “верхней” поверхности небольшого фрагмента лопасти, близ верхнего края сформировалась ювенильная форма, а на “нижней” поверхности и в противоположной стороне от последнего развит ризоидообразный вырост. Отметим, что регенерация губки происходила от бывшего верхнего края, ближе к парагастральной поверхности. Вероятно, этот участок скелета является наиболее “молодым” в строении губки, с этим участком у взрослых *Guettardiscyphia* связано формирование наибольшего количества обособленных связок.

3.8. Структура спиккулярной решетки. Одной из основных особенностей современных гексактинеллид является их синцитиальное строение: в поперечном сечении тела (стенки) прослеживается зональное “тканевое” строение (Журавлева, Мягкова, 1987; Табачник, 1990; Bergquist, 1978; Reiswig, Macki, 1983а, б). В строении ископаемых скелетных гексактинеллид дифференциация в структуре спиккулярной решетки, образующей скелет губки, впервые была прослежена на примере *Ventriculitidae* (Первушов, 1988, 1998).

Изучение целостных остатков ископаемых скелетов позволило определить в составе спиккулярной решетки ряд морфофункциональных разновидностей. С долей условности разновидности спиккулярной решетки соотнесены с определенными клеточными образованиями, известными среди современных губок. В практических исследованиях спиккулярной решетки скелетов удобнее рассматривать не отдельную спиккулу, а спиккулярную клетку, которая образуется при слиянии лучей восьми соседних спиккул. Выделены разновидности спиккулярной решетки: интерканальная, канальная, кортикальная, ризоидная и паренхимальная. Интерканальная решетка формирует собственно скелетообразующую стенку и часто обладает в составе спиккулярной решетки; она представлена

наиболее крупными кубическими и призматическими клетями. Остальные разновидности спикульной решетки отличаются значительно меньшими размерами клеток и представлены локально в строении скелета, а некоторые из них могут отсутствовать.

Изучение спикул скелетных форм значимо при определении таксономической принадлежности губок к одному или другому подотряду. Рассмотрение особенностей развития и соотношения разновидностей спикульной решетки в строении скелетов является дополнительной характеристикой форм на уровне семейства. Определение родовой и видовой принадлежности по отдельным остаткам спикульной решетки практически невозможно. Выявленные примеры регенерации скелетных губок, образования дополнительных ризоидных выростов на любой поверхности скелета косвенно подтверждают возможность изменения «специализации» спикулообразующих клеток в случаях формирования необходимых или утраченных элементов скелета.

3.9. Терминологический словарь приводится во избежание разночтений в понимании используемых понятий и для определения впервые используемых терминов.

Глава 4. УРОВНИ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ИСКОПАЕМЫХ СКЕЛЕТНЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД

4.1. Представления об исходных модулях и уровнях организации скелетных губок. В настоящее время происхождение губок и их положение в системе органического мира уже достаточно определено (Кулаев, 1998). Порифер рассматривают в составе крупной, древнего заложения филогенетической ветви, таксономический ранг которой определяется как подцарство *Inferibionta* (Журавлева, Мягкова, 1987) или надраздел *Parazoa* (Бондаренко, Михайлова, 1986). Однако представления о колониальности спонгий разнообразны и разноречивы. Понимание индивидуальности и колониальности является предметом обсуждения исследователей ископаемых и современных губок (Беклемишев, 1964; Журавлева, Мягкова, 1985; Журавлев, 1999; Колтун, 1988; Короткова, 1981; Старобогатов, 1985).

Вполне однозначно определено переходное строение губок (между простейшими и настоящими многоклеточными организмами), уровень их «организации», как «кормиальных» или «дивидуальных» организмов (Старобогатов, 1985; Журавлева, Мягкова, 1987). Можно констатировать, что понятия «индивидуальности – колониальности» лишь относительно могут быть применимы по отношению к губкам. Изучение ископаемых порифер позволяет предположить, что представители известковых форм, гексактинеллид и демоспонгий следует рассматривать как находящиеся на несколько разных ступенях развития. Исследователи со-

временных стеклянных губок (Колтун, 1988; Табачник, 1990) отмечают, что среди порифер гексактинеллиды наиболее индивидуализированы и это подтверждается проведенными исследованиями по ископаемым губкам.

На данный момент представляется возможным подойти к вопросу о выделении уровней организации гексактинеллид с точки зрения модульного строения скелетов. В качестве наиболее низкого уровня строения скелета приняты наиболее просто устроенные париформные и геммиформные губки. Предполагается, что модуль - это скелетообразующая стенка с парагастральной полостью и с соответствующим оскулюмом. В этом смысле практически повторяется понимание индивидуума ("особи") среди гексактинеллид, за который обычно принимается тело губки, составляющее одну парагастральную полость, с одним оскулюмом и сопряженной системой каналов (Резвой, 1937; Колтун, 1988; Журавлёв, 1991). В строении колониальных губок исходные модули выделить сложно, так как парагастральная полость едина и многочисленны оскулюмы равнозначны. Модули всегда равнозначны в составе единого полиоскулюмного скелета. Соотношение уровней организации полиоскулюмных гексактинеллид определяется степенью интеграции модулей в составе единого скелета, соответствием строения парагастра количеству оскулюмов и наличием субоскулюмов или субмодулей.

На основе изучения ископаемых губок представлен вариант классификации уровней модульной организации скелетных гексактинеллид (см. рис. 2). Некоторые из выделенных уровней организации (транзиторные формы), по-видимому, характерны только для губок. При описаниях ископаемых скелетов понятие о колониальности губок практически не рассматривается. Лишь в ряде случаев (*Craticularia* и *Paracraticularia*; *Pleurostoma* и *Guettardiscyphia*) значимость явных признаков монооскулюмных и полиоскулюмных скелетов трактовалось исследователями как важный признак рода - вида. Для скелетных гексактинеллид (отряд *Ductiopina*), уровень организации губок является основной характеристикой подсемейства или трибы.

4.2. Представление об одиночных формах. Скелет одиночных гексактинеллид образован скелетообразующей стенкой, с единой парагастральной полостью и с одним соответствующим оскулюмом. Ирригационная система развита или отсутствует, так же как и элементы скульптуры. Одиночные формы характерны, главным образом, для париформных губок. Предполагается, что одиночные формы предшествуют развитию крупных филогенетических ветвей, и что они наиболее распространены среди ископаемых гексактинеллид - известны в составе практически всех семейств.

Фамилиатные формы известны только среди париформных губок, в строении которых выделен несущий скелет и на одной из

уровни модульно-модульные формы	АВТОНОМНЫЕ ФОРМЫ			ТРАНСИТОРНЫЕ ФОРМЫ			КОЛОНИИ
	количество модулей	полимерные формы	семилиатные формы	исходные группы	полимерные формы	семилиатные формы	
дермальный <i>Colymbellodus</i> , <i>? Fertiloscopora</i>	ди-оскулумные	<i>Sestrocladia</i> , <i>Naraiana</i> , <i>Ventriculites</i> , <i>Craicularia</i> , <i>Aphrocallystes</i>	катенулярный <i>Pleurogyge</i>	плещформные: <i>Guettardiscyphia</i> <i>Pleurostoma</i> , <i>Koleostoma</i> , <i>Coeloptychiinae</i>	<i>Ceniplaniscyphia</i>	<i>? Guettardiscyphia</i> , <i>Diploptera</i>	<i>? Aphrocallystes</i> , <i>Paracraicularia</i> , <i>? Adramosiscyphia</i>
	три-оскулумные	<i>Sporadoschia</i>	текториальный <i>Complanites</i> , <i>Marinifavosus</i>		<i>Balantionella</i> , <i>? Eurete</i>	<i>? Myrmecioptychium</i> , <i>Pleurostoma</i> , <i>Ramosiscyphia</i> , <i>Muriculatisyphia</i>	<i>Aphrocallystes</i> , <i>Paracraicularia</i>
парагастральный <i>Conituberrium</i>	квадро-оскулумные		столональный <i>Rhizopoterionopsis</i>	геммиформные: <i>Coeloscyphia</i> , <i>Balantionella</i> , <i>Naralopogma</i> , <i>Euretidae</i> , <i>(Polyscyphia</i> , <i>Labyrintholites)</i> , <i>Plocoscyphia</i>		<i>Petrosifavosum</i> , <i>? Becksiidae</i> , <i>Tremabolites</i> , <i>? Guettardiscyphia</i> , <i>Koleostoma</i> , <i>Euretidae</i>	<i>Becksiidae</i> , <i>Cavifavosa</i> , <i>? Discoptycha</i> , <i>Euretidae</i> , <i>Aphrocallystes</i>
	пента-оскулумные						
	поли-оскулумные						

Рис. 2. Предлагаемая классификация уровней модульной организации ископаемых скелетных губок - гексактинеллид (Hexactinellida, Porifera).

поверхностей стенки или стержня расположены небольшие конусовидные почкообразные образования с неглубокими центральными полостями субсателлитов (субмодулей), которые не сообщаются с парагастральной полостью. В одном случае субмодули относительно регулярно расположены на парагастральной поверхности широкого отворота стенки (Contubernium). Параметры полостей субмодулей значительно меньше центральной парагастральной полости и так же вертикально ориентированы. Известны примеры хаотичного расположения субмодулей на дермальной поверхности несущего скелета или стержня (Columelloculus), при этом мелкие полости субмодулей расположены перпендикулярно к центральной. Предположительно, образование фамилиатных форм представляет пример не доведенного до конца почкования (Короткова, 1981; Колтун, 1988).

4.3. Автономный уровень организации. Наиболее низкий уровень организации полиоскулумных губок: формирование скелета определяется полимеризацией исходного модуля. Парагастр каждого модуля всегда обособлен и морфологически выражен, контуры каждого оскулума отчетливы. Выделены полимерный и семилиатный подуровни автономных губок. Полимерный скелет образован на основе нескольких париформных модулей конического или цилиндрического облика, без каких либо дополнительных скелетообразующих элементов. Модули соприкасаются или образуют общую стенку на отдельных участках или по всей высоте скелета (*Ventriculites duplus*, *Sestrocladia gemina*, *Narapeana binidulus*). Распространены диоскулумные формы, реже – триоскулумные. Подобное строение скелетов известно и среди плициформных и геммиформных губок.

Скелеты семилиатных форм отличаются формированием дополнительных элементов между модулями: в виде общей стенки выше отворота (*Communitectum*; *Marinifavosus*) или общего основания (*Rhizopoterionopsis*), на котором расположены модули. Модули единого скелета равнозначны и их количество изменяется от двух-трех и до семи-восьми. При описании взаиморасположения модулей использованы известные понятия: текториальный, катенулярный, столональный скелет и т.д. Автономные губки сходны по строению с некоторыми палеозойскими кораллами и хететидами, у которых полости каждого организма (модуля) в составе единых скелетов разобщены стенками (Журавлев, 1999).

4.4. Транситорный уровень организации (*transitorius lam. - переходный*) определен на примере скелетных гексактинеллид, в строении которых, помимо основного оскулума, выделяются субоскулумы, расположенные на перегибе лопастей или на апикальных участках сателлитов, удаленных от центральной части парагастральной полости. Функционально субоскулумы выполняли роль дополнительных оскулумов, обеспечивая вывод от-

фильтрованной воды из относительно изолированных участков полости. Оскулюм всегда расположен в самой верхней части скелета и несколько обособлен стенкой, его размеры больше диаметра субоскулюмов. Транситорные формы выделены среди плициформных (*Coeloptychiidae* – *Lychniscosa*; *Guettardiscyphiini* – *Hexactinosa*), геммиформных (*Plocoscyphia* – *Lychniscosa*; *Eurete* – *Hexactinosa*) и фавосиформных (*Tremabolites* – *Lychniscosa*) губок. Сложно построены скелеты траниторных губок, в строении которых появляются перемычки, участки интерлабиринтового пространства и кортикальная мембрана верхнего края (*Tremabolites* – *Lychniscosa*; *Euretidae* – *Hexactinosa*).

Среди траниторных форм условно определено три подуровня (см. рис. 2) в соответствии со сложностью строения скелетов. Первый подуровень – плициформные и геммиформные формы с одним центральным оскулюмом (*Coeloscyphia* – *Lychniscosa*; *Guettardiscyphia*, *Balantionella*, *Eurete* – *Hexactinosa*) и со слабо обособленными субоскулюмами. Скелеты губок второго подуровня – полимерные формы, отличаются большей сложностью за счет полимеризации исходных плициформных (*Ceniplaniscyphia*) или геммиформных (*Balantionella*) форм, при этом морфология двух – трех скелетообразующих модулей еще прослеживается. В строении полиоскулюмных скелетов третьего подуровня трудно определить очертания исходных модулей, в частности, из-за развития перемычек и участков интерлабиринтового пространства и выростов спикульной решетки. Вследствие того, что оскулюмы (участки парагастральной полости) равнозначны в строении скелетов, хотя и расположены порой хаотично, эти формы определены как семилиатные. Образование некоторых траниторных форм прослеживается в филогенезе плициформных губок (*Koleostoma*, *Guettardiscyphia*).

4.5. Колониальный уровень организации определяется для скелетов ископаемых гексактинеллид с единой, часто сложно построенной парагастральной полостью, которая раскрывается наружу посредством нескольких равнозначных по размерам и по очертаниям оскулюмов. Оскулюмы расположены на одном высотном уровне – фавосиформные скелеты и кустистые формы: *Becksia* – *Lychniscosa*; *Polyscyphia*, *Paracratularia* – *Hexactinosa*, или на разных уровнях – ветвистые формы: *Cavifavosa* – *Lychniscosa*; *Aphrocallistes* – *Hexactinosa*. В строении скелета колониальных губок трудно выделить самостоятельные или значительно обособленные элементы. Эволюция строения скелета колониальных губок выражена в его усложнении за счет неоднократной дихотомии ветвей и в появлении перемычек между ними. Дифференциации в характере скульптуры или структуре спикульной решетки в строении колоний не обнаружено.

Формирование колониальных форм в составе многих филогенетических ветвей гексактинеллид рассматривается как “полифилетическое” явление, которое связывается с поздними этапами позднемезозойской эвстазии. Постепенно они доминировали в составе губковых поселений и мигрировали в глубоководные зоны морей. Некоторые из них известны сейчас как обитатели океанов (Aphrocallistidae, Craticulariidae; Табачник, 1990).

Глава 5. ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ СКЕЛЕТНЫХ ГУБОК – ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (ОТРЯД DUSTIONINA)

Массовый каменный материал послужил основой для установления морфологических признаков, значимых при описании таксонов на уровне “вид - род” и группы семейства. В отечественной литературе наиболее полно представления о классификации гексактинеллид приведены в “Основах палеонтологии” (1962), где семейства представлены почти искусственным собранием родов. Для немногочисленных монографических исследований по меловым гексактинеллидам западноевропейских палеоспонгиологов характерно неустойчивое представление о таксономическом содержании и морфологической характеристике “родов” и “семейств”.

Автором излагается эволюция представлений по классификации ископаемых гексактинеллид и предложены принципы классификации семейств этих губок, основанные на реконструкции морфогенеза некоторых наиболее полно изученных групп: *Ventriculitidae*, *Coeloptychiidae* – *Lychniscosa* и *Leptophragmidae* – *Hexactinosa* (см. рис. 3, 4, 5). При разработке классификации представителей подотрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa* (Первушов, 1997, 1998, 1999а, б) установлены критерии выделения вида, подрода, рода, подтрибы, трибы, подсемейства и семейства.

Основной характеристикой вида является габитус скелета. Главной характеристикой рода является строение скульптуры: прозопор и позитивных ее элементов, плотность их расположения. Критерии подродового уровня связываются с изменениями в строении скелетообразующей стенки (отсутствие отворота, смыкание верхнего края или размыкание бокала) и ее толщины, а так же, возможно, с изменениями очертаний субоскулома.

На примере изучения представителей отряда *Dustionina* можно видеть, что разные трибы и подтрибы характеризуются своеобразной комбинацией признаков, многие из которых повторяются у различных таксономических групп упомянутого ранга. Для подтрибы значимым считается соотношение строения дермальной и парагастральной скульптур – для париформных губок, а среди транзиторных и колониальных – характеристика морфотипа. Важной характеристикой триб среди одиночных форм является

ОТРЯД ДУСТИОНИНА ZITTEL, 1878
ПОДОТРЯД LYCHNISCOSA SCHRAMMEN, 1936
СЕМЕЙСТВО VENTRICULITIDAE (PHILLIPS, 1875)
ПОДСЕМЕЙСТВО VENTRICULITINAE (PHILLIPS, 1875)

триба *Ventriculitini* (Phillips, 1875)

Ventriculites (Phillips, 1875)
 Cephalites (Cephalites Smith, 1848)
 Cephalites (Orthodiscus Schrammen, 1924)
 Pleuropogye Schrammen, 1912
 Rhizopoteronopsis Lachasse, 1943
 Contubermium Pervushov, 1998
 Divicalys Pervushov, 1998
 Magniporites Pervushov, 1998

триба *Microblastini* Pervushov, 1998

подтриба *Microblastina* Pervushov, 1998

Microblastium (Sinzov, 1872)
 Sporadoscimia (Sporadoscimia Goldfuss, 1833)
 Sporadoscimia (Tenuireticulata, subgen. nov.)
 Coscinopora (Coscinopora Goldfuss, 1883)
 Coscinopora (Fericoscinopora subgen. nov.)
 Sestrocladia Hinde, 1883
 Actinoeyclus Schrammen, 1912
 Communitectum Pervushov, 1998
 Homobrachiathyathus gen. nov.

подтриба *Lepidospongina* Pervushov, 1998

Lepidospongia (Lepidospongia Schluter, 1870)
 Lepidospongia (Flexurispongia Pervushov, 1998)
 Lepidospongia (Scapholithes Pervushov, 1998)
 Napaeana (Napaeana Schrammen, 1902)
 Napaeana (Pachycana Pervushov, 1998)
 Porocyclus Defretin-Lefranc, 1958

ПОДСЕМЕЙСТВО RHIZOPOTERIONINAE PERVUSHOV, 1998

Rhizopoterion (Goldfuss, 1833)
 Schizorabdus Zittel, 1877
 Columelloculus Pervushov, 1998
 Ramefossa Pervushov, 1998
 Sororisttirps Pervushov, 1998
 Vanistirps Pervushov, 1998

Рис. 3. Классификация семейства венстрикулитид (Первушов, 1998, с изменениями и дополнениями).

ОТРЯД ДУСТИОНИНА ZITTEL, 1878
ПОДОТРЯД ЛУЧНИКОСА, SCHRAMMEN, 1936

СЕМЕЙСТВО СОЕЛОРТУЧИИДАЕ GOLDFUSS, 1833
ПОДСЕМЕЙСТВО СОЕЛОРТУЧИИНАЕ GOLDFUSS, 1833

Триба Coelortyuchiini Goldfuss, 1833

Подтрибы: *Coelortyuchiina* Goldfuss, 1833

Coelortyuchium Goldfuss, 1833

Troegella (Troegella) Ulbrich, 1974

Troegella (Conoidea) subgen. nov.

Foliscyphia gen. nov.

Мурмециортучиина subtrib. nov.

Мурмециортучиум (Leonard, 1897)

Marshallia (Roemer, 1841) (part.)

Petrosifavosina subtrib. nov.

Petrosifavosum gen. nov.

Триба Spirospongini trib. nov.

Подтриба *Spirospongina* trib. nov.

Spirospongia Kravtsov, 1968

Diplopleura Regnard, 1926

(?) *Pleurope* (Roemer, 1841)

(?) *Diplodictyon* (Reuss, 1846)

Подтриба *Coeloscyphiina* trib. nov.

Coeloscyphia Tate, 1865

ПОДСЕМЕЙСТВО САВИФАВОСИНАЕ SUBFAM. NOV.

Триба *Savifavosini* trib. nov.

Savifavosa gen. nov.

(?) *Discortyucha* Defretin-Lefranc, 1958

Триба *Callodictyonini* trib. nov.

Callodictyon Zittel, 1877

Porochoxia Hinde, 1883

Рис. 4. Предлагаемая схема классификации семейства Coelortyuchiidae Goldfuss, 1833.

ОТРЯД ДУСТОНИНА ZITTEL, 1878
ПОДОТРЯД НЕХАСТИНОСА SCHRAMMEN, 1936
СЕМЕЙСТВО ЛЕПТОФРАГМИДАЕ (GOLDFUSS, 1833)
ПОДСЕМЕЙСТВО ЛЕПТОФРАГМИНАЕ (GOLDFUSS, 1833)

Триба Leptorhagmini (Goldfuss, 1833) Триба Derivatosecyphiini Pervushov, 1977

Leptorhagma (Leptorhagma) (Goldfuss, 1833)
Leptorhagma (Reticuliplumula) Pervushov, 1997
Adramosiscyphia Pervushov, 1997
Marimifavosus Pervushov, 1997

Derivatosecyphia Pervushov, 1997

ПОДСЕМЕЙСТВО GUETTARDISCYPHIINAE PERVUSHOV, 1997

Триба Guettardiscyphiini Pervushov, 1997

Триба Balantionellini trib. nov.

подтрибы: *Guettardiscyphiina Perv., 1997* *Crassiscyphiina Perv., 1997* *Balantionellina Perv., 1997.*

Guettardiscyphia (Mantell, 1822) Crassiscyphia Perv., 1997 Balantionella (Balantionella) Schrammen, 1912
Pleurostoma Roemer, 1864
Koleostoma Regnard, 1926
Ceniplaniscyphia Pervushov, 1997
Balantionella (Lobaticyphia) Pervushov, 1997
Hapalopregma (Hapalopregma) Schrammen, 1912)
Hapalopregma (Muricaticyphia) Moret, 1926)

Триба Ramosiscyphiini Pervushov, 1997

Ramosiscyphia Pervushov, 1997

Рис. 5. Классификация семейства лептофрагмид (Первушов, 1997, с изменениями).

строение дермальной скульптуры и ирригационной системы. В частности, среди транскторных форм, трибы определены на основании наличия в строении скелета вторичного парагастра и по типу исходного морфотипа (плициформные или геммиформные). В составе одиночных гексактинеллид подсемейства выделены по преобладанию в строении скелета определенного типа спиккулярной решетки и соответствующей системы каналов. Среди колониальных и транскторных губок значимые признаки подсемейства - уровень организации и исходный морфотип. Для представителей каждого семейства характерен определенный набор исходных морфотипов и возможных уровней организации, а так же особенности строения спиккулярной решетки.

В состав описанных автором семейств вошли представители двух - трех, иногда монотипных, указанных в "Основах..." (1962). Рассмотрение других известных семейств отряда *Duccionina* показывает, что в составе подотрядов наиболее достоверно присутствуют четыре - пять групп семейственного уровня, вместо, примерно, двадцати ("Основы...", 1962), без учета представителей ранне-мезозойских гексактинеллид.

В составе *Lychniscosa* и *Hexactinosa* выделен тождественный набор исходных морфотипов и аналогичные уровни организации губок, и, таким образом, две основные филогенетические ветви гексактинеллид являют собой пример параллельно развивавшихся групп, представители которых в различной степени "реализовали" возможное разнообразие форм.

Глава 6. ЭТАПЫ МОРФОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА *DUCCIONINA*

Изучение спиккулярной решетки и выделенных морфотипов, стратиграфической приуроченности и географического распространения представителей гексактинеллид позволило определить общие тенденции в морфогенезе и некоторые филогенетические связи в составе этой группы губок. К началу среднеюрского времени две основные филогенетические ветви гексактинеллид (*Lychniscosa* и *Hexactinosa*) уже существовали и до настоящего времени они развиваются практически параллельно.

Средне-позднеюрский - раннемеловой этап. События этого времени слабо изучены: поселения спонгий в основном были распространены в пределах Средиземноморской и западной части Европейской областей. Со *средне-позднеюрским подэтапом* следует связывать, вероятно, формирование признаков и становление филогенетических ветвей на уровне семейства. В келловейский и волжский века *Hexactinosa* проникли в пределы Среднерусской провинции, где известны представители нескольких родов. *Ранне-меловой подэтап (берриас - ант)* наиболее полно изучен на при-

мере париформных губок (Первушов, 1998), когда в составе семейства *Ventriculitidae* происходило выделение групп с различным расположением элементов скульптуры. В сравнении с предыдущим этапом таксономическое представительство губок слабо сократилось, развитие тенденций в изменении скелетообразующих элементов слабо проявлено.

Среднемеловой этап. Основные тенденции развития гексактинеллид, как предполагается, обусловлены расширением Атлантики и продвижением водных масс по Средиземноморской, а затем и в пределы Европейской области, в восточном и северном направлениях. Количество родов в составе семейств – до 8-13, видов – до 11-14. **Альбский – сеноманский подэтап.** Расширение площади шельфовых бассейнов в альбское и сеноманское время способствовало продвижению губок в пределы затапливаемых территорий, которое сопровождалось активным формообразованием на уровне подсемейств, триб и подтриб. В составе всех изученных семейств происходит гетерохронная дивергенция на уровне родов, большая часть которых представлена одним- двумя видами. Новые, преимущественно монотипичные группы губок появляются в западных районах Европейской области. **Туронский – коньякский подэтап.** Таксономический состав, а особенно количественное разнообразие гексактинеллид несколько сокращается. Формообразование (на уровне родов) известно в составе некоторых семейств главным образом в коньякское время, так же на западе Европейской области. Достаточно специализированные группы обособливались по типу построения скульптуры (*Rogocyclus*), уровню организации (*Discopycha*, *Petrosifavosum*) или по построению вторичного плициформного скелета (*Troegella*), которые в последствии не дали начало новым таксонам.

Позднемеловой этап. Максимальное таксономическое разнообразие гексактинеллид, как и демоспонгий, и широкое площадное распространение губковых сообществ, особенно в восточной части Европейской области. В последующем основные тенденции в морфогенезе гексактинеллид определяются их миграцией в западном и юго-западном направлении, в относительно более глубоководные зоны бассейнов Европейской и Средиземноморской областей. **Сантонский подэтап.** Наиболее ярко проявилась радиация признаков низкого таксономического ранга – подрода и вида. В составе изученных семейств количество родов (подродов) изменяется от 10 до 25, а видов- от 35 до 60. С началом позднего сантона связывается проявление признаков регрессивного развития гексактинеллид – формирование полиоскулумных губок и вымирание наиболее толстостенных форм.

Кампанский – маастрихтский подэтап. Миграция губок сопровождалась нарастающим стадийным вымиранием гексактинеллид. В составе близкородственных групп преобладают полио-

скулюмные губки, уверенно прослеживаются тенденции независимого конвергентного развития существующих представителей гексактинеллид, что, в частности, выражается в преимущественном формировании тонкостенных и высоких скелетов. Наиболее ярко тенденция в образовании спирально ориентированных элементов скелета прослеживается на примере первичных плещиформных (верхний маастрихт – *Spirospongia*; Кравцов, 1968, 1983), париформных (*Sestrocladia*) и геммиформных губок (*Balantionella*, *Lobatiscyphia*). Спиралеподобная ориентация скелетообразующих элементов известна у современных гексактинеллид (*Euplectella*), (Вилли, Детье, 1974; Догель, 1981). В морфогенезе вторичных плещиформных губок с кортикальной мембраной прослежена тенденция к постепенному обособлению лопастей (*Coeloptychium* ⇒ *Foliscyphia* ⇒ *Troegella*), а для большинства геммиформных губок характерно усложнение строения скелета за счет развития перемычек между сателлитами. Если в кампане в составе семейств известно от 9 до 20 подродов и 13-20 видов в составе семейств, то в маастрихте их количество сокращается еще более заметно: 4-9 подродов и 5-10 видов. В палеогене в составе семейств известны один – два рода, а представители некоторых семейств, вероятно, вымерли ранее (*Coeloptychiidae*).

Современные гексактинеллиды представляют собой лишь отдельные сохранившиеся филогенетические ветви бывшего таксономического разнообразия их мезозойских предшественников, это преимущественно тонкостенные "океанические" формы.

Глава 7. ТАФОНОМИЯ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК

Находки остатков спонгий на территории европейской части России известны из всех ярусов верхнего мела, но количество, таксономический состав и характер их сохранности из местонахождений каждого стратиграфического уровня различны. Большая часть скелетов собрана из разного рода "фосфоритовых" горизонтов. Разработана методика комплексного изучения концентрированных и конденсированных образований (Первушов и др., 1999). В верхнемеловых отложениях региона выделено несколько основных типов захоронений губок: аллохтонные (концентрированные): синхронные и гетерохронные, субавтохтонные: параавтохтонные (конденсированные) и концентрированно-конденсированные, а так же автохтонные. Условия обитания большинства позднемеловых гексактинеллид предопределили редкую встречаемость их остатков в автохтонном положении. Лучшей сохранностью отличаются толстостенные и низкорослые гексактинеллиды и шарообразные демоспонгии.

Наиболее сложно построен известный нижнесантонский "губковый" горизонт Поволжья. Начало его формирования, ве-

роятно, относительно изохронно; но длительность формирования, структура и таксономический состав этого комплекса существенно различны на отдельных участках его распространения. На большей части рассматриваемой территории он таксономически беден, малой мощности и залегает на меловых породах турона – коньяка; время его формирования – ранние временные интервалы *Sphencocerasmus cardissoides* – *Gavelinella infrasantonica*. В пределах былых отмелей и прибрежных полос формирование скопления скелетов происходило на протяжении всего раннего сантона, при этом возможно проследить закономерную смену нескольких типов захоронений губок. В этом случае “губковый” горизонт залегает на среднесеноманских песках.

Многие скелеты гексактинеллид, а тем более – демоспонгий, известны только фосфатизированными; хорошая сохранность форм, дермальной скульптуры и кортикальной мембраны, вероятно, обусловлены фосфатизацией остатков и последующим быстрым захоронением. Проведенные исследования показывают, что стадии максимального фосфатонакопления и фосфоритообразования совпадали с моментами широкого развития эпибентосных поселений. Вероятно, в некоторых случаях формирование фосфатонасыщенной среды в придонных условиях могло послужить причиной гибели губок и своеобразному консервированию их скелета (межспикульного пространства) в идеальном виде. Дальнейшая история фосфатизированных остатков различна: относительно быстрое захоронение, постепенное растворение или биоэрозия фосфатных элементов субстрата, превращение их в гальку. Если остатки губок не фосфатизированы, то с ними часто связано образование кремнистых или железистых псевдоморфоз.

Глава 8. ЭКОЛОГИЯ СОВРЕМЕННЫХ И ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК

Условия жизнеобитания известковых форм губок, демоспонгий и гексактинеллид следует рассматривать обособленно. Определено явление инверсии ареалов гексактинеллид, известковых губок и, вероятно, демоспонгий на протяжении мелового и кайнозойского времени. Рассмотрение соотношения инозой, гексактинеллид и демоспонгий в составе синхронных сообществ, по таксономическому составу и количественному представительству может предоставить дополнительную информацию для экологической характеристики конкретной зоны палеобассейна.

Термический режим. Климатическая зональность в распределении спонгий проявилась в средне-позднемеловое время (Termier, 1981). Распространение известковых губок (инозой) в основном связано с районами Средиземноморской области, а также с условиями субтропической “карбонатной платформы”.

Большая часть позднемеловых демоспонгий теплолюбивые формы и их массовые поселения были приурочены к окраинам Средиземноморской области и прогретым участкам бассейнов Европейской области. Широкое вселение гексактинеллид в западных и южных районах Европейской палеобиогеографической области (ЕПО) в альбское и, в большей степени, в сеноманское время коррелируется с выдержанным понижением температур. Широкое распространение гексактинеллид в раннем сантоне на юго-востоке ЕПО, которое связывается с общим похолоданием, отчасти подтверждается данными, выявленными на основе изучения континентальной биоты (Вахрамеев, 1978). Таксономическое разнообразие гексактинеллид в раннем сантоне совпадает с сокращением видового состава кораллов, мшанок и двустворчатых моллюсков.

Предполагается два возможных объяснения продвижения вод умеренных температур в эпиконтинентальных бассейнах, при чем в обоих случаях изменение термического режима связывается с кратковременной инверсией условий в региональном масштабе. В первом случае проникновение прохладных вод обуславливается трансгрессивным продвижением водных масс из Средиземноморской области (альб - сеноман) и вероятным образованием "изотермического канала" (Хэсслер, Уилсон, 1988), что способствовало созданию на некоторое время равных температур в глубоких слоях бассейна и в пределах подтапливаемых мелководий. Во втором случае возникновение температурных "пессимумов" связывается с одновременным возникновением специфичных циркуляций в атмосфере и гидросфере в условиях контрастного соотношения глубоководных и мелководных зон бассейна (Несов, 1990, 1992).

Батиметрическая зональность в распространении губок. Известная в настоящее время батиметрическая зональность в расселении спонгий сложилась, по-видимому, с конца позднего мела до олигоцена. Позднемеловые инозои преимущественно распространены в районах псевдоабиссали и тяготеют к удаленным от берега участкам бассейна. Демоспонгии вместе с инозоями не встречены и, вероятно, были приурочены к верхней части псевдоабиссали и к условиям сублиторали, которые отличались спокойным гидродинамическим режимом. Массовые поселения гексактинеллид приурочены к участкам верхней сублиторали, особенно в сеноманское и раннесантонское время. Вероятно, проникновение гексактинеллид в открывающиеся мелководные акватории, в связи с развитием эвстазии, обусловлено, в частности, продвижением умеренно прохладных вод, обогащенных микроорганизмами, при практическом отсутствии конкурентноспособных эпибентосных фильтраторов. В кампанское и маастрихтское время поселения губок формировались уже в более глубоководных обстановках. Миграция гексактинеллид на протяжении палеогена в глубокие зоны шельфовых бассейнов и океана, откуда они появились в альбе -

сеномане, на сей раз сопровождалось значительным вымиранием среди этих губок. Современные представители гексактинеллид - исключительно океанические формы (Колтун, 1967).

Гидродинамический режим придонных водных масс. Губки, как "сессильные эпибентосные сестонофаги" (Рауп, Стенли, 1974; с. 216), в большинстве своем приурочены к участкам бассейна, где проявлена подвижность водной среды. Это определяется не только пассивным типом питания, но и необходимостью выноса продуктов метаболизма. Позднемеловые инозои предпочтительнее обитали в пределах псевдоабиссали, где слабо и эпизодически выражена подвижность придонных вод. Демоспонгии отличались приспособленностью к существованию в различных гидродинамических обстановках. Большая часть из них занимала как бы "промежуточное" положение между инозоями и гексактинеллидами, предпочитая условия умеренных течений и образуя поселения в зоне действия продолжительных ламинарных потоков.

Поселения позднемеловых гексактинеллид более однозначно приурочены к зонам развития разного рода течений. Даже у изометричных форм гексактинеллид определяется слабая асимметрия скелета, обусловленная направленным током воды, а с ней и питательной взвеси. В течение позднемелового времени гексактинеллиды приспособились к существованию спокойных устойчивых течений, с минимумом привносимой питательной взвеси, значительно изменяя первоначальный изометричный облик. Определено несколько направлений реотропизма: формирование асимметричных форм, появление листообразных скелетов и преимущественное поселение спонгий на элементах вторичного субстрата. Приспособленность гексактинеллид к определенным гидродинамическим условиям предопределила появление прижизненных нарушений в строении скелета при изменениях параметров среды.

Кремнезасыщенность водной среды. Взаимосвязь массового распространения кремневых губок с содержанием растворенного кремнезема в океанических водах оценивается неоднозначно. Заметное увеличение видового и количественного состава организмов отмечается позже проявления фаз подводных гидротерм, и районы расселения беспозвоночных не совпадают с местоположением источников поступления кремнезема. Вероятно, степень обогащенности вод соединениями кремнезема не лимитирует и не провоцирует развитие организмов, поскольку при прочих равных условиях они могут извлекать необходимые для скелетообразования соединения из недонасыщенных растворов, а наличие обилия растворенного кремнезема может рассматриваться как благоприятный фактор для развития кремнепродуцирующих форм (Фролов, 1992). Наиболее убедительные примеры сопоставления массовых поселений кремнепродуцирующих организмов и появления

силицитов с фазами вулканической деятельности известны на региональном уровне.

Рельеф дна и характер субстрата. Пориферы приспособились к существованию на различном по степени подвижности субстрате и при различной степени расчлененности рельефа дна. Но таксономическое разнообразие губок связывается с участками полого наклонного положением дна и порой определяется структурой рифовых сообществ. Позднемеловые известковые губки были распространены преимущественно на тонких илистых карбонатных илах, а демоспонгии преобладали на участках развития песчано-глинистых и илистых осадков. Сенманские – сантонские гексактинеллиды обитали в условиях подвижных, преимущественно песчаных осадков, позже они были распространены в районах с илистым грунтом. Поселения меловых губок часто приурочены к выраженным в рельефе дна положительным структурам.

Симбиотические и трофические отношения губок. Симбиотические отношения позднемеловых гексактинеллид гипотетичны. Возможно, что они были разнообразнее, чем в настоящее время. Существование подобных отношений связывается с существованием гексактинеллид в биологически продуктивной фотической зоне сублиторали, где успешному развитию этих губок могли способствовать симбиотические отношения с некоторыми группами микроорганизмов.

Губковые ассоциации. В позднемеловых акваториях Среднерусской провинции выделено два основных типа спонгиосообществ: ассоциации "прибрежных полос" губок и "губково-моллюсковых лугов".

Глава 9. ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК

Анализ географического распространения губок в юрское и меловое время позволяет обособить Средиземноморскую и Европейскую палеобиогеографические области и охарактеризовать в пределах последней палеобиохории в ранге провинции и подпровинции. Тенденции в динамике ареалов губок во многом связаны с глобальными перемещениями водных масс в средне- и позднемеловое время (Несов, 1992; Волков, Найдин, 1994; Волков, 1996), которые в пределах ЕПО обусловлены этапностью позднемезозойского эвстатического процесса.

Выделение раннемезозойского этапа носит предварительный характер, история развития губок в это время наиболее полно проявилась в пределах Средиземноморской области и лишь в моменты максимального развития эвстатических процессов кремниевые губки проникали в отдаленные участки эпиплатформенных морей. В *триасовый подэтап* распространение губок с извест-

ковым массивным и сегментированным скелетом ограничено районами Средиземноморской области, где они участвовали в составе рифовых сообществ; кремниевые губки малоизвестны. *Рэт-лейассовый подэтап* характеризуется сокращением таксономического состава перифер в пределах той же палеобиохории.

События **среднеюрского – раннемелового этапа** недостаточно изучены из-за ограниченного фактического материала. В Средиземноморской области известковые формы губок приурочены к районам рифов, что особенно характерно для *средне-позднеюрского подэтапа*. Примерно к этому же времени приурочено значительное таксономическое разнообразие губок, которые при развитии трансгрессивных тенденций проникли в акватории ЕПО. На юге и юго-востоке этой области спонгии появились, начиная с келловейского века, и порой преобладали формы с несвязанным спиккулярным скелетом. Относительного разнообразия и расселения губковые поселения достигли в конце позднеюрского времени, когда среди губок все больше заметны кремниевые формы. *Раннемеловой (берриас - ант) подэтап* характеризуется сокращением видового состава и ареалов губковых поселений. Наиболее распространены инозои - по окраинам Средиземноморской области и в Польско - Азовской провинции.

Среднемеловой этап. Особенности расселения кремниевых губок связаны, как предполагается, с расширением Атлантического океана, продвижением водных масс по Средиземноморской области и в направлении северного и южного шельфа, площадь которых заметно расширялась. В *альбский – сеноманский подэтап* наиболее ранние поселения кремневых губок отмечены по северной периферии Средиземноморской области и в западной части Европейской области, позже менее разнообразные, в таксономическом отношении, поселения мелкорослых губок появляются на юге Польско-Азовской провинции и на юго-востоке ЕПО (поздний сеноман - турон). Прослеживается продвижение губок в восточном направлении с образованием новых форм на уровне вида – подрода. В *туронский – коньякский подэтап* таксономический состав и количество кремневых губок сократились. Вероятно, ареалы губок постепенно и относительно равномерно расширялись. В пределах Польско-Азовской и Среднерусской провинций сокращение таксономического разнообразия более ощутимо: в основном известны камероспонгииды и бексииды.

Позднемеловой этап, с этим временем связывается изменение направлений внутриводных течений – в общем направлении на запад и юго-запад, массовое расселение губок в пределах мелководных участков Европейской области. Таксономический состав и количество скелетных форм достигло максимума. Начиная с позднего сантона – раннего кампана, происходит миграция гексактинеллид в более глубоководные участки шельфовых бассей-

нов, которое сопровождалось нарастающим стадийным вымиранием представителей этой группы губок. События *сантонского подэтапа* наиболее ярко проявились на востоке ЕПО. Миграция гексактинеллид в акватории Польско-Азовской и Среднерусской провинций сопровождалась появлением новых родов и широким видообразованием. Губки доминировали в составе эпибентосных сообществ: известны представители более 50 родов и до 200 видов. Поселения губок почти повсеместны по акватории Среднерусской и большей части Польско-Азовской провинций, за исключением наиболее приглубых участков дна, обусловленных развитием унаследованных прогибов. Демоспонгии в составе нескольких родов иммигрировали из Центрально-европейской провинции в восточные районы ЕПО вслед за гексактинеллидами.

Для первой половины *кампанского – маастрихтского подэтапа* характерно максимальное площадное распространение спонгий по акваториям ЕПО при снижении таксономического разнообразия. Вероятно, происходил обмен элементами спонгиофаун провинций и выравнивание состава губковых поселений в пределах ЕПО, что выражено и в появлении сходных элементов на уровне видов: *Ortodiscus poculum*, *Rhizopoterion cervicorne* и *Sorostirps tubiformis*. В Центрально-европейской провинции губковые сообщества отличаются разнообразием и многочисленностью, преобладали демоспонгии. В Среднерусской провинции многообразие кремневых губок резко снизилось, но, как и прежде, доминировали гексактинеллиды. Демоспонгии достигли самых восточных участков ЕПО. В последующем прослеживается тенденция к миграции гексактинеллид, сначала в районы Польско-Азовской провинции и окраины Средиземноморской области, которая сопровождалась постепенным вымиранием этих губок, которые "уступали" сублиторальные участки другим фильтраторам (устрицам). Скелетные пориферы уже не образуют массовых, как прежде, поселений, вновь широко распространились кремневые губки с несвязанным спикульным скелетом. К концу маастрихта и в течение палеогена гексактинеллиды почти полностью мигрировали из районов ЕПО в сохраняющиеся бассейны.

Этапность в истории появления, продвижения и последующей миграции и вымирания гексактинеллид совпадает с установленными стадиями развития морской биоты в пределах Среднерусской провинции (Собецкий, 1978; Бионимия..., 1985; Первушов и др., 1997). Формирование морской биоты в пределах рассматриваемого региона является биологическим отражением позднемезозойской эвстазии; состав и сукцессия биоты несут черты провинциальности и особенностей тектонического режима, структурного плана территории.

Глава 10. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК

Ископаемые губки, несмотря на большую частоту встречаемости в верхнемеловых отложениях Восточно-Европейской платформы и смежных территорий, практически не применяются при стратиграфических исследованиях. Они рассматриваются как типично "парастратиграфическая" группа ископаемых организмов, которая может быть использована при региональной корреляции вмещающих их пород.

Сеноманский ярус. На территории центральной и южной Европы известны губковые горизонты и спонголиты. В Западной Европе спонгиокомплекс в основном раннесеноманский, в направлении на восток его возраст изменяется, предположительно, до средне- и позднесеноманского. Для спонгиокомплекса характерны рода: *Craticularia*, *Plocoscyphia*, *Guettardiscyphia*, *Sestrocladia* (гексактинеллиды) и *Jerea* (демоспонгии).

Спонгиокомплекс **туронского яруса** наиболее представлен на западе Европы. Формы, характеризующие именно этот интервал разреза верхнемеловых отложений, редки. В средне- и верхнетуронских отложениях Англии по гексактинеллидам выделено пять спонгиевых зон (Reid, 1968).

Спонгиокомплекс **коньякского яруса** слабо изучен и представлен транзитными формами, которые больше известны на территории Западной Европы. На востоке региона губки редки.

Сантонский ярус. Спонгиокомплекс отличается провинциальностью: наиболее представлен в восточных районах Европы, где доминируют гексактинеллиды, а на западе - комплекс составляют в основном демоспонгии. Характерные рода: *Etheridgea*, *Tremabolites*, *Coeloptychium*, *Sororistirps*, *Ortodiscus*, *Becksia*, *Sporadoscinia*, *Plocoscyphia*, *Polyscyphia*, *Aphrocallistes* и *Guettardiscyphia*. Сеноманские образования Англии по фауне кремневых губок подразделены на пять зон и слоев (Reid, 1968).

Кампанский ярус. Спонгиокомплекс, несмотря на признаки провинциальности, в разных районах Европы, имеет сходные элементы. На территории западной Европы губковые горизонты приурочены к верхней части нижнего подъяруса или к основанию верхнего кампана; в составе этого комплекса преобладают демоспонгии. В Восточной Европе остатки губок, преимущественно - гексактинеллид, часто приурочены к переходным интервалам нижнего и верхнего кампана. Спонгиокомплексы Европы и северной Африки сопоставимы в объеме яруса по *Ortodiscus*, *Sororistirps*, *Rhizopoterion* и *Actinocyclus*.

Маастрихтский ярус. Малочисленные остатки губок известны в основном в породах нижнего маастрихта Европы и Северной Африки, реже - в верхней части маастрихта. Характерны рода

Aphrocallistes, Leptophragma, Porocyclus и Schizorabdus, в составе комплекса заметны инозои (Porosphaera, Eudea).

В составе разрабатываемой местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений Правобережного Поволжья для отдельных интервалов верхнемелового разреза предложены стратиграфические подразделения в ранге "слоев".

К₂ с₁. Остатки губок неизвестны, в южных районах, в пределах прогибов, распространены прослой спонголитов.

К₂ с₂. *Слоу с Jerea pyriformis* ("демоспонгиевые слоу") предварительно сопоставляются с пограничными интервалами зон *Turrilites costatus* – *Turrilites acutus*, средней частью региональной зоны *Inoceramus crispus*. Для вышележащих отложений подъяруса характерно обилие остатков моллюсков и брахиопод.

К₂ с₃. *Слоу с Hexactinellida: Balantionella melovatkiensis, Plocoscyphia u Guettardiscyphia*. В региональной схеме предположительно соответствует верхней части зоны *Inoceramus pictus* и нижней части зоны *Sciponoceras gracile* и, вероятно, соответствуют подразделениям международной шкалы *Calycoceras guetangeri* – *Metoicoceras geslinianum*. Известны остатки двустворчатых и брюхоногих моллюсков, брахиопод плохой сохранности.

К₂ т₂₋₃. Зона *Inoceramus lamarcki*. В южной части региона встречены редкие остатки гексактинеллид (*Camerospingiidae*).

К₂ (?)к₂₋₃. Спонгиокомплекс не изучен.

К₂ ст₁. *Слоу с Ortodiscus pedester - Rhizopoterion interruptum - Microblastium spinosum - Cephalites compressus*. Диахронный комплекс даже в пределах региона: на большей его части соответствует, вероятно, средней части зоны *Sphenoceramus cardisoides*, а на отдельных участках – всему нижнему сантону. В Среднем Поволжье залегает в основании шиловской толщи, на Воронежской антеклизе - кирсановской толщи.

К₂ ст₂. Спонгиокомплекс слабо изучен, остатки губок редки и часто приурочены к основанию интервала, может быть охарактеризован как переходный между нижнесантонским и кампанским.

К₂ ср₁³-ср₂¹. Самые нижние интервалы яруса неизвестны, а в терригенных фациях их выделение не обосновано. *Слоу с Ortodiscus poculum - Rhizopoterion cervicorne - Sororistirps tubiformis* прослеживаются почти повсеместно в мергелях и песчаниках. В настоящее время слою можно соотнести, вероятно, с пограничными интервалами нижнего (зоны региональной схемы *Belemnitella mucronata alpha* – *Belemnellocamax mammilatus*) и верхнего (низы зоны *Belemnitella mucronata mucronata*) кампана. На Воронежской антеклизе "слои" залегают в основании соколовской толщи. К интервалу распространения губок приурочены частые находки моллюсков, marinaкулат, рыб и морских ящеров.

К₂ ср₂. Спонгиокомплекс слабо изучен.

K₂ m₁¹ (Зона *Belemnitella lanceolata*, подзона *Belemnitella licharewi*). Спонгиокомплекс не изучен, фрагментированные остатки скелетов и рассеянные спикулы кремниевых губок.

K₂ m₁². Слои с *Schizorabdus lybicus* - *Rhizopoterion supralicharewi* - *Communitectum plurifossatum* соотносятся с нижними интервалами региональных зон *Belemnitella lanceolata* и, по фораминиферам, *Brotzenella complanata*. Вероятно, "слои" отвечают переходным интервалам зон *Belemnella pseudobtusa* - *Belemnella obtusa* стандартной шкалы. Совместно с губками, а обычно несколько выше, распространены скопления устриц. "Слой" уверенно прослеживаются в Поволжье, в пределах наложенных впадин Южного Урала, на Украине и в Молдавии.

K₂ m₂ Спонгиокомплекс не изучен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования ископаемых скелетных гексактинеллид выявили возможность применения результатов изучения этих губок при разработке стратиграфических схем верхнемеловых отложений Русской плиты. Определены этапы морфогенеза скелетных гексактинеллид и общие тенденции в продвижении ареалов губок в пределах Европейской палеобиогеографической области. Особенности формирования спонгиосообществ и их таксономического состава позволяют обособить палеобиохории на уровне областей и провинций. Массовое развитие и широкое площадное распространение кремниевых губок в меловых эпиконтинентальных бассейнах рассматривается как одно из проявлений позднемезозойской эвстазии. Определены закономерности в формообразовании и прослежены направления в морфогенезе скелетных гексактинеллид, с которыми может быть связано появление полиоскулюмных форм. Установлено таксономическое значение скелетообразующих элементов гексактинеллид и на этой основе предложены классификации семейств *Ventriculitidae* (Phillips, 1875), *Coeloptychiidae* Goldfuss, 1833 и *Leptophragmidae* (Goldfuss, 1833).

Часть 2

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Приведено монографическое описание представителей семейства *Ventriculitidae*, не вошедшее в опубликованную ранее монографию (Первушов, 1998), семейств *Leptophragmidae* и *Coeloptychiidae* в составе 30 родов (10 из них - новых), 12 подродов (6 - новых), 133 видов - из которых 86 описаны впервые.

СПИСОК РАБОТ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Первушов Е.М. К палеоэкологии поздне меловых губок Поволжья // Геол. нар. хоз-ву. - Саратов, 1984. С. 111-119. (Деп. ВИНТИ № 462-85).
2. Первушов Е.М. Дифференциация спикульного скелета кремневых губок семейства вентрикулитид // Тезисы докл. 34 сессии ВПО, г. Баку-Элм, 1988. С. 50-51.
3. Первушов Е.М. Роль данных тафономии в изучении процессов формирования губковых слоев верхнего мела Поволжья // Теория и опыт тафономии. - Саратов, 1989. С. 121-126.
4. Первушов Е.М. Поздне меловые гексактинеллиды - этап освоения эпиконтинентальных бассейнов // Экосистемные перестройки и эволюция. Тезисы докл. ВПО, Л., 1991. С. 54-56.
5. Первушов Е.М. Принципы систематики гексактинеллид на примере семейства Вентрикулитид // Вопросы стратиграфии мезозоя и кайнозоя. Вып. 7. Саратов. Изд-во СГУ, 1993. С. 66-84.
6. Первушов Е.М. Поздне меловые губковые поселения юго-востока Русской плиты // Тез. докл. 39 сессии ВПО, Спб., 1993. С. 62-63.
7. Первушов Е.М. Сообщества кремневых губок - одно из следствий поздне меловой эвстазии // Тез. докл. 40 сессии ВПО, Спб., 1994. С. 40-42.
8. Первушов Е.М. Поздне меловая биота юго-востока Среднерусской провинции: появление, расселение и своеобразие // Палеогеография, центры происхождения и миграция организмов. Тез. докл. 41 сессии ВПО. Спб., 1995. С. 49-50.
9. Первушов Е.М., Иванов А.В. Средне- и поздне меловая биота эпиконтинентальных бассейнов юго-востока Европейской палеобиогеографической области (биологическая сущность эвстазии) // Тез. докл. международного симпозиума "Эволюция экосистем", Палеонт. ин-т РАН, М., 1995. С. 92-93.
10. Pervushov E.M., Ivanov A.V. Middle-Late Cretaceous Biota in the Epicontinental basins of the South-Eastern European Palaeobiogeographical Region (Biological essence of Eustasy) // International Symposium "ECOSYSTEM EVOLUTION", Abstracts, Paleontological Institute RAS, 1995, Moscow, P. 69.
11. Pervushov E.M., Ivanov A.V. The South-Eastern periphery of the European Paleogeographic region and its inhabitants in the Middle and Late Cretaceous // Annual Assembly of IGCP Project No. 362, Maastricht, (the Netherlands), 1995. P. 48-49.
12. Pervushov E.M. The Middle-Upper Cretaceous events on the South-Eastern Margin of the European Paleobiogeographical domain (bionomy and the stratigraphic aspects) - PERI-TETHYS programs. Milan. Workshop. 8-11 June 1995.

13. Первушов Е.М. Hexactinellida (Porifera) - проблемы и итоги исследований // Палеонтология на рубеже столетий. Тез. докл. XLII сессии Палеонтологического общества. Спб., 1996. С. 63-65.
14. Первушов Е.М., Дергачев П.В., Никитин Р.С., Федотов Н.В., Яночкин С.В. Таксономические критерии вида-рода на примере позднемеловых представителей гексактинелид (Porifera) // "Геологические науки - 96": Сборник материалов. Саратов: Изд-во УНЦ "Колледж", 1996. С. 39 - 42.
15. Первушов Е.М., Иванов А.В. Геологические памятники Поволжья: аспекты исследований и практического приложения // Проблемы геологии Саратова и области. Вып. 1. - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1996. С. 86 - 91.
16. Pervushov E.M. Middle-late Cretaceous eustacy: biological essence // Fifth International Cretaceous Symposium and Second Workshop on Inoceramids. (Session on "Sea level changes and sequence stratigraphy". Freiberg/Saxony, Germany, 1996. S. 57.
17. Pervushov E.M. Systematic of the Late Cretaceous *Ventriculitidae* Mantell, 1822 (Porifera, Hexactinellida) // Fifth International Cretaceous Symposium and Second Workshop on Inoceramids. (Poster presentations; P 49). Freiberg/Saxony, Germany, 1996. S. 144.
18. Pervushov E.M., Ivanov A.V. Condensate and concentrate accumulations: aspects biostratigraphy of the Middle-Upper Cretaceous and a paleostructure analyze // 30th Intern. Geol. Congr., Beijing, 1996.
19. Pervushov E.M. Siliceous sponges (Hexactinellida) of the Upper Cretaceous - systematic and paleobiogeography // 30th Intern. Geol. Congr., Beijing, 1996. S. 130.
20. Первушов Е.М. Гомологичные ряды ископаемых гексактинелид (Porifera) // Бинальность и гомология в геологии: Тез. докл. международного симпозиума. - Тюмень, 1996. С. 37 - 40.
21. Первушов Е. М., Иванов А.В., Попов Е.В. Альб - турон Поволжья: итоги исследований "рубежей" и "событий" // Проблемы изучения биосферы: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции. - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1996. С. 36 - 37.
22. Первушов Е.М. Причины и последствия инверсии ареалов меловой спонгиофауны // Проблемы изучения биосферы: Тез. докл. Всероссийской конференции. - Саратов.: Изд-во СГУ, 1996. С. 37 - 39.
23. Первушов Е.М. Бионмия меловых - палеогеновых морских бассейнов юго-востока Русской плиты // Проблемы изучения биосферы: Тез. докл. Всероссийской конференции. - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1996. С. 45 - 46.
24. Первушов Е.М. Колониальность губок // Всероссийский симпозиум "Загадочные организмы в филогении и эволюции", Тез. докл., М.; ПИН РАН, 1996. С. 69 - 71.

25.Первушов Е.М. "Объективные" таксоны в системе гексактинеллид // Тез. докл. 43 сессии ВПО. Проблемы систематики и эволюция органического мира. Спб., 1997, С. 54 - 55.

26.Первушов Е.М. Морфотипы скелетных гексактинеллид // Геологические науки - 97. Тез. Докл. конференции геолог. ф-та и НИИ Геологии СГУ - Саратов, Изд-во "Колледж", 1997. С. 14.

27.Первушов Е.М., Зоотов А.Н., Седов А.Е. Организация и морфология целооптихий (Hexactinellida, Porifera) // Геологические науки - 97. Тез. докл. конференции геолог. ф-та и НИИ Геологии СГУ - Саратов, Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1997. С. 15.

28.Первушов Е.М., Иванов А.В. Сенюман Правобережного Поволжья // Геологические науки - 97. Тез. докл. научной конф. геолог. ф-та и НИИ Геологии Саратовского университета - Саратов, Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1997. С. 20-21.

29.Иванов А.В., Первушов Е.М. Некоторые результаты изучения прикрепления представителей поздне меловой морской фауны // Ученые записки геологического факультета Саратовского государственного университета. Новая серия. Вып. 1. 1997. С. 19 - 28.

30.Первушов Е.М. Классификация семейства Leptophragmidae Goldfuss, 1833 (Porifera, Hexactinellida) // Уч. зап. геологического фак-та СГУ. Новая серия. Вып. 1. 1997. С. 32 - 44.

31.Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В. Средне- и поздне- меловая биота юго-востока Европейской палеобиогеографической области // Палеонтол. журн., 1997 г. № 3 С. 1-7.

32.Первушов Е.М. Геологические объекты Прихоперья // Очерки истории Балашовского края. Вып.1. Балашов. - Изд-во "Российского исторического журнала". 1997. С. 6-7.

33.Первушов Е.М. Морфотипы скелетных гексактинеллид (Porifera) // Эволюция жизни на Земле: Материалы I-го Международного симпозиума. - Томск: Изд-во НТЛ, 1997. С. 47-48.

34.Первушов Е.М. Гомологические ряды ископаемых гексактинеллид (Porifera) // Бинальность и гомология - новое направление в геологии: межвузовский сборник научных трудов. - Тюмень: ТюмГНГУ, 1997. С. 103-110.

35.Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В., Гужиков А.Ю., Гришанов А.Н., Фомин В.Н. Комплексное изучение опорных разрезов - основа разработки местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений // Геология и минеральные ресурсы юго-востока Русской платформы. Тез. докл. международной научной конференции. - Саратов. изд-во НВНИИГГ, 1998. С. 53-54.

36.Первушов Е.М. Уровни организации ископаемых скелетных форм гексактинеллид (Porifera) // Там же. С. 56-57.

37.Первушов Е.М., Гудошников В.В. "Макропалеонтологические" факторы фосфатонакопления в поздне меловых бассейнах юго-востока Русской плиты // Там же. С. 55.

38. Первушов Е.М., Гудошников В.В. Фациальный профиль событийных образований (верхний мел, Правобережное Поволжье) // Геология и минеральные ресурсы юго-востока Русской платформы. Тезисы докладов международной научной конференции. - Саратов, изд-во НВНИИГГ, 1998. С. 54-55.

39. Первушов Е.М. "Стратиграфические аспекты" из истории расселения поздне меловых губок // Биостратиграфия и эколого-биосферные аспекты палеонтологии. Тез. докл. 44 сессии ВПО. Спб., 1998. С. 73-75.

40. Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В. Проект местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений Поволжья // Геологические науки - 98. Тез. докл. - Саратов, Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1998. С. 43.

41. Первушов Е.М., Зозырев Н.Ю., Крылов В.В. "Инфравидовые" группы в составе *Rhizopoterion cervicorne* (Goldfuss, 1833) // Геологические науки - 98. Тез. докл. научная конф. геолог. ф-та и НИИГеологии СГУ - Саратов, Изд-во "Колледж", 1998. С. 25.

42. Первушов Е.М., Брюшков И.В. Структура ориктоценозов саратовского нижнесантонского "губкового" горизонта // Геологические науки - 98. Тез. докл. научная конф. геолог. ф-та и НИИГеологии СГУ - Саратов, Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1998. С. 23.

43. Первушов Е.М. Репродуктивные способности и регенерационные возможности меловых гексактинеллид // Геологические науки - 98. Тез. докл. научная конф. геолог. ф-та и НИИ геологии Саратовского университета - Саратов, Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1998. С. 24.

44. Первушов Е.М. Род *Guettardiscyphia* Mantell, 1822 // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Новая серия. - Саратов: ГосУНЦ "Колледж", 1998. Вып. 1. С. 4-19.

45. Первушов Е.М. Инверсия ареалов меловых гексактинеллид // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Новая серия. - Саратов: ГосУНЦ "Колледж", 1998. Вып. 1. С. 20-25.

46. Первушов Е.М. Поздне меловые вентрикулитидные губки Поволжья // Тр. НИИГеологии Саратовского госуниверситета. Т. 2. Саратов: изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1998. 168с. 29 фототабл.

47. Первушов Е.М., Зайонц В.Н., Ефремов В.А., Болдырев В.Б. "Геологические изюминки" Южного Приуралья // Геология и геоэкология Урала и Поволжья. Тез. докл. научной конференции. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1998. С. 49.

48. Первушов Е.М., Иванов А.В. "Губковые горизонты" сантона - кампана и "птериевые слои" Саратовского Поволжья // Недра Поволжья и Прикаспия. Вып. 17. 1998, С. 24-30.

49. Первушов Е.М., Гудошников В.В. Иванов А.В., Попов Е.В. Фациальный профиль событийных образований // Проблемы осадочной геологии. - Санкт-Петербург, 1998. С. 76-78.

50.Первушов Е.М. Гомология и морфотипы меловых скелетных гексактинеллид // Дихотомия и гомология в естественных науках. - Тюмень: ТюмГНГУ, 1998. С. 99-102.

51.Первушов Е.М., Иванов А.В. Позднемеловые устрицы и гексактинеллиды: "гомологичные ряды" и "колеблющиеся тенденции" // Дихотомия и гомология в естественных науках: Тез. докл. - Тюмень: ТюмГНГУ, 1998. С. 103-105.

52.Первушов Е.М., Иванов А.В., Гужиков А.Ю., Гришанов А.Н. Результаты комплексного изучения альбских-сеноманских отложений в разрезах Меловатка-6 и Красный Яр-1 (Волгоградская область) // Труды НИИГеологии СГУ. Нов. сер. - Т. 1. Саратов. Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999. С. 65-78.

53.Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В. Местная стратиграфическая схема верхнемеловых отложений правобережного Поволжья // Труды НИИГеологии СГУ. Нов. сер. - Т. 1. Саратов. Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999. С. 85-94.

54.Первушов Е.М. Род *Balantionella* Schrammen, 1902: состав и филогенез // Труды НИИГеологии СГУ. Нов. сер. - Т. 1. Саратов. Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999. С. 107-111.

55.Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В. Этапы формирования средне- позднемеловой биоты юго-востока Среднерусской провинции // Проблемы изучения биосферы. Избранные труды Всероссийской научной конференции. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999. С. 59-62.

56.Первушов Е.М., Очев В.Г., Иванов А.В., Янин Б.Т. Палеоэколого-биостратиграфическая характеристика туронского фосфоритового горизонта в районе г. Жирновска (Волгоградская область) // Проблемы изучения биосферы. Тр. Всероссийской конференции. - Саратов: Изд-во "Колледж", 1999. С. 82-103.

57.Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В. Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999. 230с.: ил.

58.Первушов Е.М., Брюшков И.В. Анализ таксономического состава раннесантонских губковых сообществ Правобережного Поволжья // Геологические науки-99. Тез. докл. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999, С. 54.

59.Первушов Е.М., Тузлуков А.Ю., Истомин О.В. О семействе *Aphrocallistidae* Gray, 1867 (Porifera, Hexactinellida) // Геологические науки-99. Тез. докл. межведомственной научной конференции. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999, С. 54-55.

60.Первушов Е.М. Схема классификации семейств скелетных губок - гексактинеллид // Геологические науки-99. Тез. докл. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж". 1999. С. 55.

61. Первушов Е.М. Род *Coscinopora* Goldfuss, 1833 (Porifera, Hexactinellida) // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Нов. сер. – Саратов: ГосУНЦ "Колледж", 1999. Вып. 2. С. 4-19.

62. Первушов Е.М. О схемах классификаций семейств скелетных губок – гексактинеллид // Геологические науки – 99: Избранные труды межведом. научной конференции. - Саратов: Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1999. С 26 – 30.

63. Первушов Е.М. Прижизненные изменения морфологии скелетных форм позднемеловых гексактинеллид (Porifera) // Тр. НИИГеологии СГУ. Нов. сер. - Саратов. Изд-во "Колледж". (В печати).

64. Ахлестина Е. Ф., Иванов А.В., Первушов Е.М. Роль кремниевых организмов в осадконакоплении в позднемеловых и палеогеновых бассейнах Нижнего Поволжья // Труды НИИГеологии СГУ. Нов. сер. - Саратов. Изд-во ГосУНЦ "Колледж". (В печати).

65. Первушов Е.М. Род *Sporadoscinia* (Goldfuss, 1833) и род *Notobrachaticyathus* gen. nov. – представители вентрикулитид (Porifera, Hexactinellida) // Труды НИИГеологии СГУ. Нов. сер. - Саратов. Изд-во ГосУНЦ "Колледж". (В печати).

Е.М. Первушов

Ответственный за выпуск:

доктор геолого-минералогических наук Г.В. Кулева

Подписано к печати 22.12. 99г. Тираж 150 экз.

Заказ 88-С

Формат 60x84/16

Отпечатано в типографии издательства Саратовского госуниверситета им. Н.Г. Чернышевского
410026, г. Саратов, ул. Астраханская, 83.