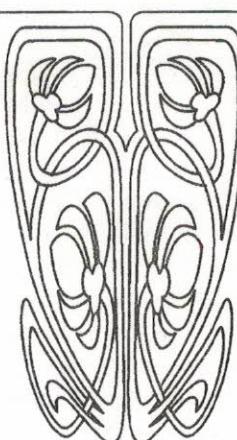


Научный
отдел



ГЕОЛОГИЯ

УДК 563.45(116.3:470.4)

ЗАМЕТКИ О ПРИЧИНАХ ПОЯВЛЕНИЯ И ТЕНДЕНЦИЯХ ОБРАЗОВАНИЯ МОДУЛЬНЫХ ФОРМ МЕЛОВЫХ ГУБОК

Е.М. Первушов

Саратовский государственный университет,
кафедра исторической геологии и палеонтологии

E-mail: pervusch@san.ru

Проинтерпретированы некоторые проявления почкования и деления, отдельных случайно-закономерных изменений в морфологии скелетных губок, которые, по-видимому, приводили к формированию модульных форм, могли быть унаследованы и проявлялись в филогенезе кремниевых губок (гексактинеллид).

The notes of the appearances causes and the tendencies of the formation of Cretaceous sponges modular forms

E. M. Pervushov

Some manifestations of the budding and division of the separate casual-appropriate changes in the skeletal sponge morphology were interpreted, and they obviously resulted in the formation of the modular forms. These changes might have been inherited and appeared in phylogeny of the siliceous sponges (hexactinellids).

К настоящему времени в проводимых исследованиях мезозойских губок выделилось самостоятельное направление, которое определяется изучением морфологии скелетных форм губок и, в частности, установлением их модульной организации. Первоначальные исследования привели к определению вариантов соотношения исходных одиночных форм в морфологически более сложных скелетных образованиях, и была предложена классификация выделенных «колониальных» губок [5]. С накоплением ископаемого материала по известковым, кремниевым (демоспонгиям и гексактинеллидам) губкам мезозоя и с расширением представлений о модульной (модальной) организации некоторых современных и ископаемых беспозвоночных [3, 4] классификация модульных форм была несколько усовершенствована [7]. Тем не менее, при обработке ископаемого материала далеко не всегда однозначно прослеживаются морфологические признаки причин, способствовавших появлению модульных форм, свидетельствующих о тенденциях в формообразовании губок.

Предварительные результаты изучения явления «колониальности» среди ископаемых скелетных форм губок во многом соотносятся с результатами исследований современных спонгий [2, 1]. Но в случае с гексактинеллидами выявляется несколько необычное соотношение данных по ископаемым и современным представителям группы. Гексактинеллиды – по-видимому, наименее изученная группа среди существующих губок. Представители гексактинеллид обитают преимущественно на значительных глубинах или в пределах действия субарктических течений. Предполагаем, что среда обитания и морфология современных гексактинеллид отражают климаксный или консервативный этап в развитии группы. Массовое их развитие, появление новых видов и распространение отмечается в среднеюрское – позднемеловое время. Стечание ряда обстоятельств способствовало активному формообразованию скелетных гексактинеллид в позднем мезозое, а завершение этого этапа в истории группы отмечено выделением разнообразных модульных форм [5, 7]. Поэтому, возможно,

исследования модульности ископаемых губок, в том числе и гексактинеллид, будут способствовать расширению представлений о закономерностях в формообразовании спонгий и могут подчеркнуть наличие тождественных явлений среди ископаемых и реентных организмов.

Выявлена закономерность, свидетельствующая о том, что с уменьшением толщины стенки и с сокращением размеров элементов ирригационной системы (апо- и прозохет), вплоть до их исчезновения, возрастают подвижность стенки в разных плоскостях. Выделение форм с плицирующей стенкой или с отворотами, где участки парагастральной полости удалены от ее центра, почти обособлены, сопровождалось образованием на лопастях (складках) дополнительных оскулюмов (субоскулюмов). Преимущественно среди тонкостенных скелетов обнаружены достоверные проявления почкообразования. Большинство известных ископаемых модульных губок образованы на основе тонкостенных скелетов, что было характерно и для их предковых форм.

Внешние особенности строения выявленных модальных губок и особенности регенерации гексактинеллид [6] позволяют высказать предположение о том, что ряд закономерностей в их создании сходен с тенденциями в формообразовании высших грибов и высших растений. Столь же гипотетично выглядят и наблюдения по фиксации в морфогенезе групп закономерно-случайных изменений в строении скелета, приводящих к появлению модальных форм, часть из которых наследованы последующими поколениями. К сожалению, неразработанность терминологического аппарата по отношению к ископаемым модульным губкам порой приводит к вольному использованию и широкому толкованию известных терминов и понятий.

Явление, которое может быть определено как почкование, достоверно отмечено лишь среди тонкостенных губок (*Guettardiscyphia*, *Leptophragma*, *Napaeania*, *Lepidospongia*). Имеется в виду, что на остатках представителей этих групп неоднократно выделены закономерно расположенные и морфологически выраженные образования, которые практически однозначно можно определить как неотделившиеся от материнской основы почки (рис. 1, фиг. 1, 2). Иногда вместе с почками обнаруживаются и кратеры от уже отделившихся почек (рис. 1, фиг. 5). Реже на остатках скелетов многих гексактинеллид встречаются единичные почкообразные выросты и наросты, морффункциональное предназначение которых трудно однозначно определить. Наиболее достоверные почковидные новообра-

зования определены среди представителей рода *Guettardiscyphia*, которые в силу особенностей строения скелета представлены большим количеством фрагментов лопастей [7].

Рассмотрение доступного материала позволило подойти к следующим предположениям. В строении скелетных форм гексактинеллид почкообразование происходит при достижении некоторого возраста особи (соответствующих параметрических характеристик скелета) и приурочено к определенным участкам скелета, которые называем участками преимущественного почкообразования. У представителей семейства *Leptophragmidae* формирование почек и выростов происходило весьма активно, даже в пределах не дифференцированных элементов скелета, например, на плоской поверхности лопасти. Предполагаем, что участки преимущественного почкообразования корреспондируют с точками активного роста скелета губок, которые у сложно построенных скелетных форм (плициформных, рамосиформных) как-либо обособлены. Так, у первично плициформных губок почки формировались в апикальной и маргинальной (наиболее высокой и удаленной от центра парагастральной полости) части лопасти, где первичный оскулум иногда был перекрыт дермальной или интерканальянной спикульной решеткой (рис. 1, фиг. 6).

Среди губок париформного строения (конический или цилиндрический бокал) явные проявления почкообразования малочисленны. У изометричных париформных губок (рис. 1, фиг. 3), в строении которых нет дополнительных скелетообразующих элементов (отворот, изгиб и т.п.), почки, вероятно, формировались в пределах наиболее приподнятых участков верхнего края, соотносясь с его микрорельефом и направлением течения. У билатерально-симметричных париформных губок, в строении которых возможно определить две плоскости симметрии через вертикальную ось скелета (рис. 1, фиг. 4), обычно участки образования почек отчетливо приурочены к апикальным участкам верхнего края в пределах только ангустатного (узкого) сектора стенки. Вероятно, изменение изначально изометричного облика губок до овального и плоскоэжатого, асимметричного и даже курватного, как одно из проявлений реотропизма, способствовало дифференциации участков скелета более приспособленных для образования почек. В ряде случаев отмечено, что почки приурочены к наиболее высоким участкам верхнего края, при этом они несколько изменяют очертания стенки и оскулюма (*Sporadoscinia*, *Lepidospongia*). Известны экземпляры (рис. 1, фиг. 5), у которых в апикальной

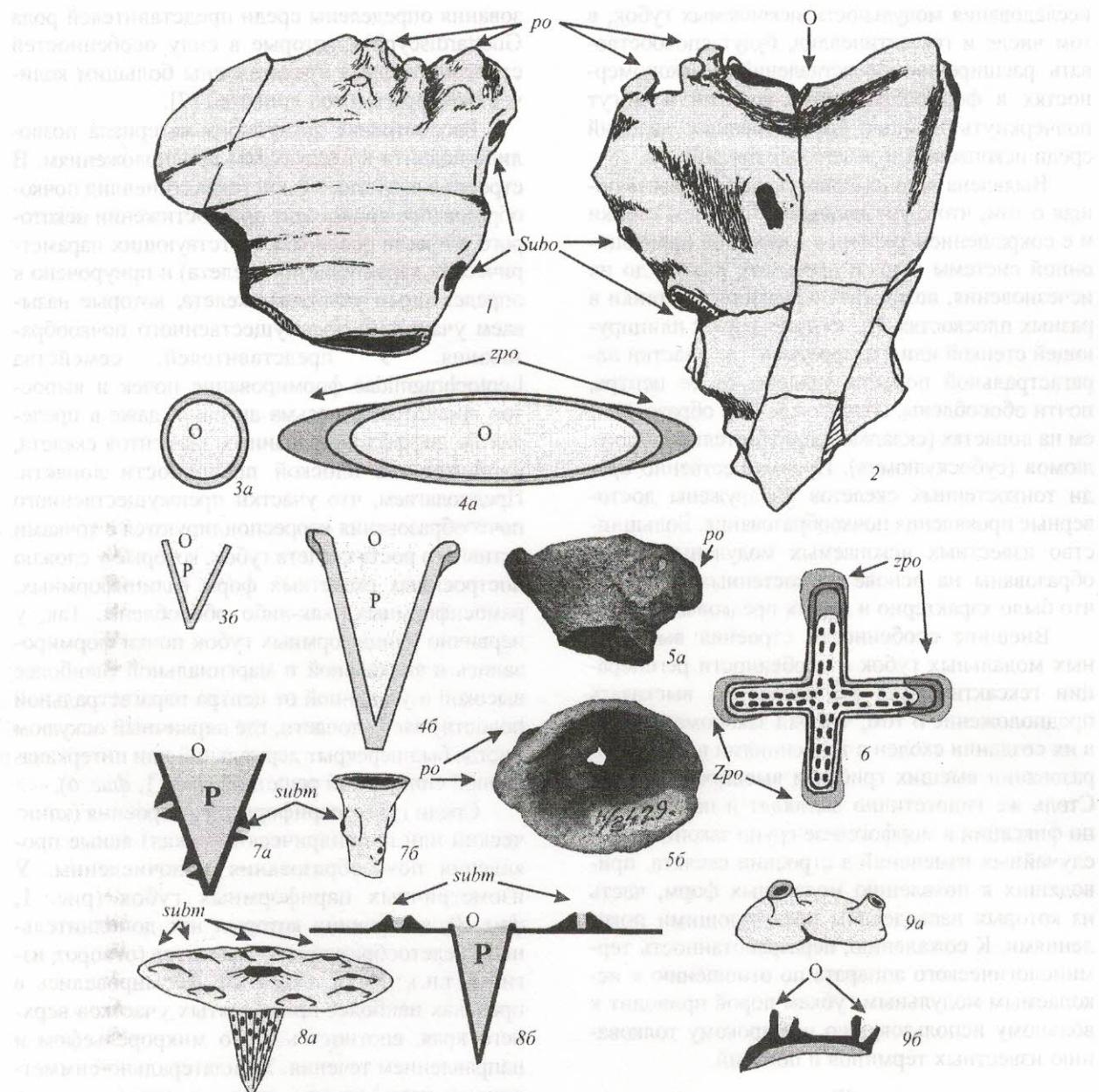


Рис. 1. Закономерности расположения участков преимущественного почкообразования

в строении скелета позднемеловых гексактинеллид (Porifera):

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. ind.; экз. СГУ, № 122/1698 (х0,5): на одной из сторон фрагмента лопасти почкообразные выросты близ верхнего края; г. Саратов, нижний сanton.

Фиг. 2. *Guettardiscyphia* sp. ind.; экз. СГУ, № 122/1697 (х0,5): почки обособлены в верхней части "закрытого" оскулума; фрагментированные выросты и на перегибе лопасти, сбоку от субоскулюмов, в центре стенки – крупный обособленный субоскульум; г. Саратов, нижний сanton.

Фиг. 3. Схема строения изометричного конического скелета, характерного для многих представителей гексактинеллид; в данном случае не выделяются как-либо обособленные участки стенки – ни за счет изменения ее толщины, ни ее морфологии; а – вид сверху, б – продольное сечение.

Фиг. 4. Схема строения билатерально симметричного конического скелета, ангулятные участки стенки которого могут отличаться увеличением толщины, и к ним (узким участкам) приурочены зоны преимущественного появления почкообразования; а – вид сверху, б – продольное сечение.

Фиг. 5. *Lepidospongia* sp.; экз. СГУ, № 122/3429 (х0,5): проявление почкообразования на ангулятной части стенки, в верхней ее части. Предполагается, что две почки уже отделились (остались кратерные воронки) и одна сохранилась близ верхнего края; а – вид сбоку, на латусную стенку, б – вид сверху; с. Багаевка, нижний сanton.

Фиг. 6. *Guettardiscyphia stellata* (Mich.): вид сверху – щелевидный крестообразный оскулум перекрыт мемброй с оскулярными отверстиями. Участки развития почек обычно приурочены к маргинальным участкам лопастей, наиболее узким в строении скелета, а иногда – и к закрытым здесь зонам парагастральной полости.

Фиг. 7. *Columelloculus triuterus* Perv.: почкообразные образования (субмодули) на поверхности стержня, где развиты продольные каналы; а – продольное сечение, принципиальное соотношение парагастральной полости и полостей сателлитов; б – общий вид.

части ангулятной стенки сохранились почковидное образование и два кратера, по-видимому, следы от отделившихся почек.

Подобная особенность в распределении участков преимущественного почкообразования среди париформных и плициформных гексактинеллид позволяет предположить, что появление простейших модульных форм (полимерных автономий) могло быть связано с незавершенным почкованием. В составе многих родов (*Ventriculites*, *Napaeana*, *Sporadoscinia*, *Sestocladia*, *Ceniplaniscyphia* и т.д.) известны губки, скелеты которых представляют собой пример простейшей полимеризации исходной формы – ее дублет. В этих случаях скелеты губок чаще всего билатерально симметричны и соединяются именно в апикальной части стенки (лопастей) ее верхнего края (рис. 2, фиг. 1, 4). Вероятно, в последующем морфогенезе этих губок произошло сокращение высоты общей стенки, которая в этом случае подчеркивала обособленность оснований бокалов – скелетов (рис. 2, фиг. 3). Появление некоторых диоскулюмных скелетов (*Paracraticularia*, *Euretidae*), представляющих собой в продольном сечении вид литеры «Х» (рис. 2, фиг. 2), трактуется неоднозначно. Возможно, это пример незаконченного деления или незавершенного дермального или апикального почкования, с последующим наращиванием стенок бокалов.

Если для образования некоторых ди- и триоскулюмных губок апикальное – маргинальное почкование может быть признано реально существовавшим, то для объяснения формирования сложно построенных (диоскулюмных) форм подобного подхода недостаточно. Казалось бы, автономные семилиатные формы представляют собой, условно, продукт все той же полимеризации исходного скелета, с развитием дополнительных элементов скелета (общей стенки, соединительных выростов и т.п.), где модули расположены не только линейно (катенулярный тип – *Pleurogurge*), но и в виде широких площадок (текториальный тип – *Communitectum*, *Marinifavosus*). Линейное расположение модулей единого скелета можно истолковать, в частности, проявлением продольного деления. Формирование текториального типа модульных скелетов трудно объяснить прояв-

Фиг. 8. Contubernium ochevi Perv.: предполагаемое развитие почковидных образований (субмодулей) на парагастральной поверхности стенки при ее широком ортогональном отвороте; *а* – общий вид; *б* – продольное сечение; принципиальное соотношение парагастральной полости и полостей-сателлитов.

Фиг. 9. Rhizopoterionopsis pruvosti Defretin-Lefranc: столо-нальная форма как вероятный пример базального почкова-

лением апикального почкования, так как асимметричные конические модули в структуре скелета расположены в равномерном, шахматном порядке. Представляется, что создание подобных модульных скелетов происходило на протяжении длительного времени и при проявлении ряда факторов. Текториальные формы характерны для поздних этапов развития семейств губок в мезозое (кампан – маастрихт).

С долей условности можно проследить формирование ди- и триоскулюмных (*Aphrocallistes*) модульных губок при апикальном – маргинальном почковании. Развитие в последующем сложно построенных модульных скелетов требует детального изучения тенденций и в морфогенезе диоскулюмных губок, что ограничено доступным материалом. Гипотетически можно предположить, что в последующих поколениях диоскулюмных губок имело место проявление разных вариантов деления или почкования (метагенез) при формировании дополнительных элементов модульного скелета. Среди демоспонгий примеры подобных дублетных форм достоверно не известны.

Предварительные исследования позволяют предположить, что варианты базального почкования более характерны для представителей демоспонгий и известковых спикульных форм. На примере изучения ископаемых форм допускаем, что почкование среди демоспонгий было более обыденным явлением, чем среди гексактинеллид. Это объясняется относительно однородным строением спикульной решетки демоспонгий. Узнаваемый облик большинства гексактинеллид во многом определяется наличием функционально дифференцированной спикульной решетки. В частности, дермальный и парагастральный кортекс подчеркивают очертания скелета и составляющих его элементов (оскулюма, остий и т.д.). У массивных (шаро- и сферовидных) демоспонгий выделение почек проходило на любом участке тела, но обычно выше средней линии высоты скелета и в наиболее приподнятых его зонах. В данном случае представляют интерес формы, где предполагаемое незавершенное почкование приводило к созданию форм переходного, субмодульного уровня.

ния – модули расположены на общем основании; *а* – внешний вид, *б* – продольное сечение.

Условные обозначения. О – оскулюм; Р – парагастральная полость; *subm* – субмодули; *subo* – субоскулюмы; *ро* – предполагаемые почки; *зо* – зоны преимущественного почкообразования. Цвет: светло-серый – парагастральная полость (оскулом); серый – стенка скелета; темно-серый – зоны преимущественного проявления почкообразования

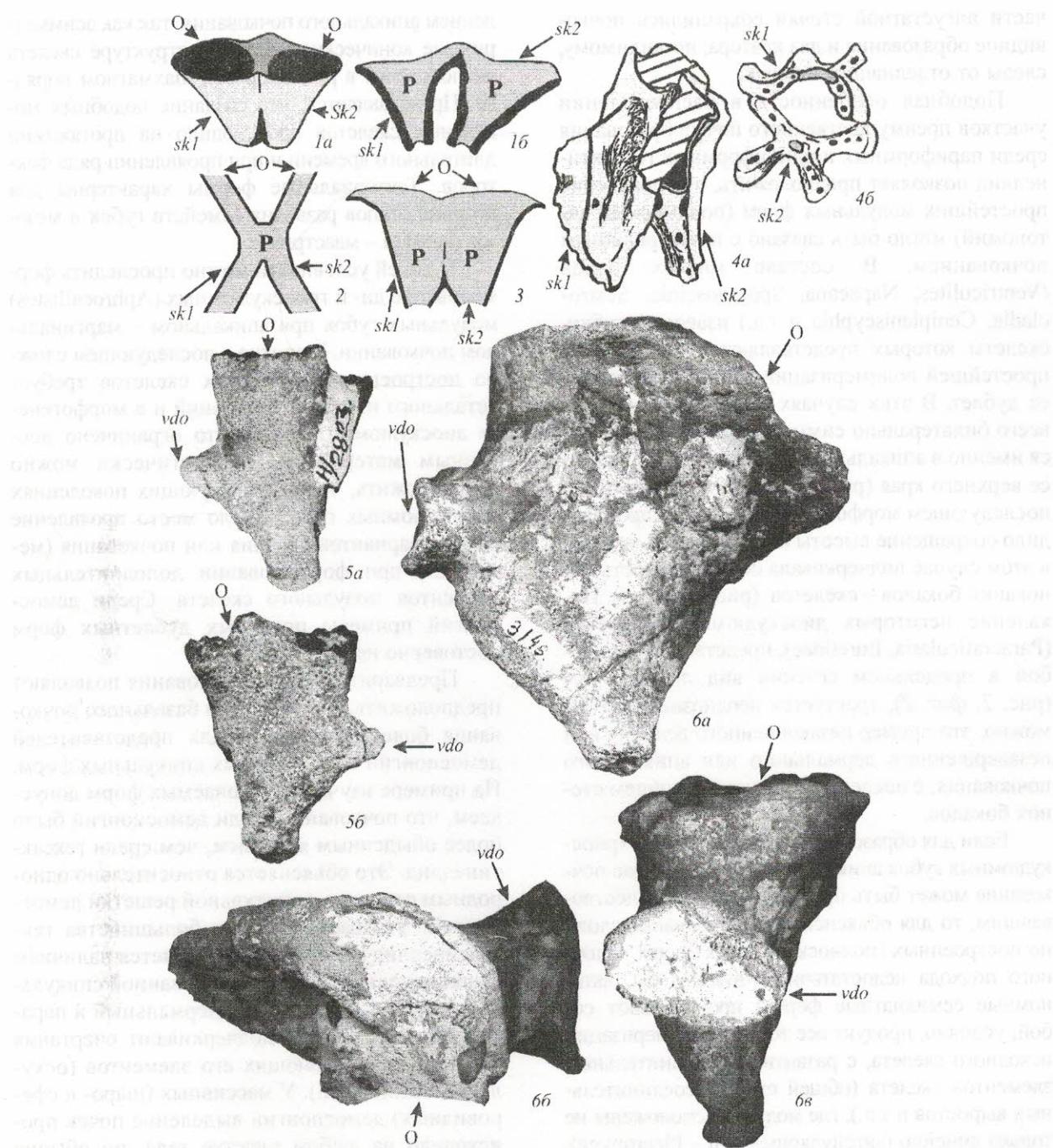


Рис. 2. Примеры формирования простейших автономных скелетных форм (диоскулюмных) среди позднемеловых губок гексактинеллид:

Фиг. 1. Napaeania (Napaeania) binidulus Perv.; наиболее распространенные диоскульмные автономные формы, парагастровые полости почти полностью изолированы и стена двух скелетов соединяется именно в верхней части, где обычно и формируются почкообразные выросты; а — внешний вид, б — продольное сечение.

Фиг. 2. Craticularia biaxiale (nomen nudum); диоскульмные автономные формы исходных цилиндрических бокалов, сообщающихся или соединяющихся в средней части; продольное сечение скелета.

Фиг. 3. *Sestrocladia gemina* Perv.; диоскулюмные автономные формы с почти единой парагастральной полостью; вероятно, общий участок стенки редуцирован или не развивался; продольное сечение.

Фиг. 4. *Ceniplaniscyphia duale* Perv. (семейство Leptophragmidae); два плициформных четырехлопастных бокала, обособленные в основании, составляют скелет губки, соединены верхними участками лопастей; а — вид сбоку, б — вид снизу.

Фиг. 5. *Napaeana* sp.; экз. СГУ, № 122/2823 (x0,5); билатерально симметричный скелет, на одной из анатомических стекок отчетливо развит короткий почковидный вырост; а, б – вид сбоку, с противоположных латусных участков стенки; г. Саратов, п. Рейнек, нижний сантон.

Фиг. 6. (?) Sestrocladia sp.; экз. СГУ, № 122/3146 (х0,5): билатерально симметричный скелет с кильвидными латусными участками стенки, на одной из которых отчетливо проявлен крупный субгоризонтальный вырост с дополнитель-



Среди распространенных представителей позднемеловых демоспонгий – *Jerea* (сеноман) и *Phyllodermia* (сантон) обычны унитарные (одиночные) формы (рис. 3, *фиг. 3, а-б, 4, а-б*). Массовые сборы фоссилий позволили проследить общие тенденции в формировании модульных (рис. 3, *фиг. 1, 2*) и субмодульных (рис. 3, *фиг. 3, 4*) скелетов. Строение скелета представителей *Jerea* и *Phyllodermia* отличается наличием крупного сферического тела на удлиненном стержне. В апикальной части тела, обычно в его центре, расположен оскулюм – небольшое углубление с устьями продольных каналов. В некоторых случаях устья каналов приурочены к морфологически слабо обособленным паппилам цилиндрических или конических очертаний. Возникновение новых паппил (вторых, третьих и т.д.) сопровождается некоторым изменением габитуса скелета и часто – увеличением его размеров. Иногда прослеживается как бы разделение паппил (рис. 3, *фиг. 3, 2*). Изменение взаиморасположения паппил (субмодулей, модулей) при увеличении их количества происходит закономерно и аналогично среди представителей разных групп губок (рис. 3), при этом, вероятно, способ размножения не играет роли. Большее значение приобретает соответствие размера паппил (модулей) и сопряженных участков тела (каналов и т.д.) в структуре единого организма.

Возможно, что описанные формы не являются собственно модульными, так как паппилы, рассматриваемые в качестве субмодулей, изначально являлись лишь частью первичного скелета и посему не повторяли полностью его облик, к тому же они и расположены в структуре единого скелета как «надстройка», а не как равнозначные составляющие элементы. Морфологически ди- и триоскулюмные модульные формы демоспонгий, образование которых обусловлено проявлением незавершенного (продольного и апикального) деления, сходны с модульными скелетами гексактинеллид (рис. 3, *фиг. 1, 2*).

Среди гексактинеллид примеры базального почкования редки. Одним из примеров модульных форм, представляющих собой результат проявления базального почкования, можно рассматривать представителей рода *Rhizopoterionopsis* (рис. 1, *фиг. 9*). Разобщенные субцилиндрические модули расположены на общем основании (матриксе), поверхность которого повторяет микрорельеф субстрата. Немногочисленность экземпляров этих скелетных форм не позволяет про-

ным оскулюмом; *a* – вид сбоку на латунную стенку, *b* – вид сверху, на оскулюм; *c* – вид сбоку, на ангулястную стенку, на которой развит вырост; *c*. Багаевка, нижний сантон. Условные обозначения. О – оскулюм; Р – парагастровая

вести подробный анализ расположения и приуроченности модулей по отношению к габитусу и рельефу основания скелета. Как разновидность базального почкования, способствовавшего появлению модульных гексактинеллид, можно рассматривать образование от общего основания нескольких слабо разобщенных конусовидных скелетов (*Napaeana*). Эти модульные скелеты морфологически очень сходны с некоторыми высшими грибами, образующими плотные скопления с точечным основанием в грибнице.

Образования, внешне напоминающие почки, все же редко встречаются на скелетах губок, хотя они известны как на парагастровой, так и на дермальной поверхностях скелетообразующей стенки. Выделены формы, в строении скелета которых заметное участие принимают почкообразные выросты. Эти выросты, субмодули, обладают субоскулюмом и полостью, которая не сообщается с центральным (основным) парагастром (рис. 1, *фиг. 7, 8*). Появление субмодулей может быть истолковано как следствием неотделения почек, так и преобразованием элементов ирригационной системы в полости, с сопутствующими скелетными построениями. Более вероятна версия незавершенного почкообразования, существенно преобразившего строение скелета исходных (предковых) форм (*Ventriculites* > *Contubernium*; *Rhizopoterion* > *Columelloculus*).

Любопытно и еще одно косвенное наблюдение над скелетными губками с проявлениями почек. Подобные находки могут свидетельствовать о довольно быстрой гибели и, скорее всего, захоронении губок. На примере ископаемого материала известны случаи высокой регенерационной способности спонгий, когда из небольшого фрагмента лопасти (*Guettardiscyphia*) возрождался облик прежней особи [6]. Видимо, механическое разрушение скелета не было абсолютно критичным для начавшегося процесса почкования, почки могли бы успеть отделиться и от фрагментов материнской особи. Но изменение режима седimentации, а именно – привнос фосфатных соединений придонными водами, способствовало очень быстрой гибели и губок, и почек.

В морфогенезе многих групп позднемезозойских гексактинеллид прослеживается одно из направлений в изменении габитуса скелета: от изометричного бокала к билатерально-симметричному, асимметричному, кувратному и т.д. Подобные трансформации привели к выделению зон

полость; *sk1, sk2* – модули (бокалы), составляющие скелет губки; *vdo* – вырост с дополнительным оскулюмом или почкообразный вырост без субоскулюма. Цвет: серый – парагастровая полость; черный – оскулюм; в сечении – стенка

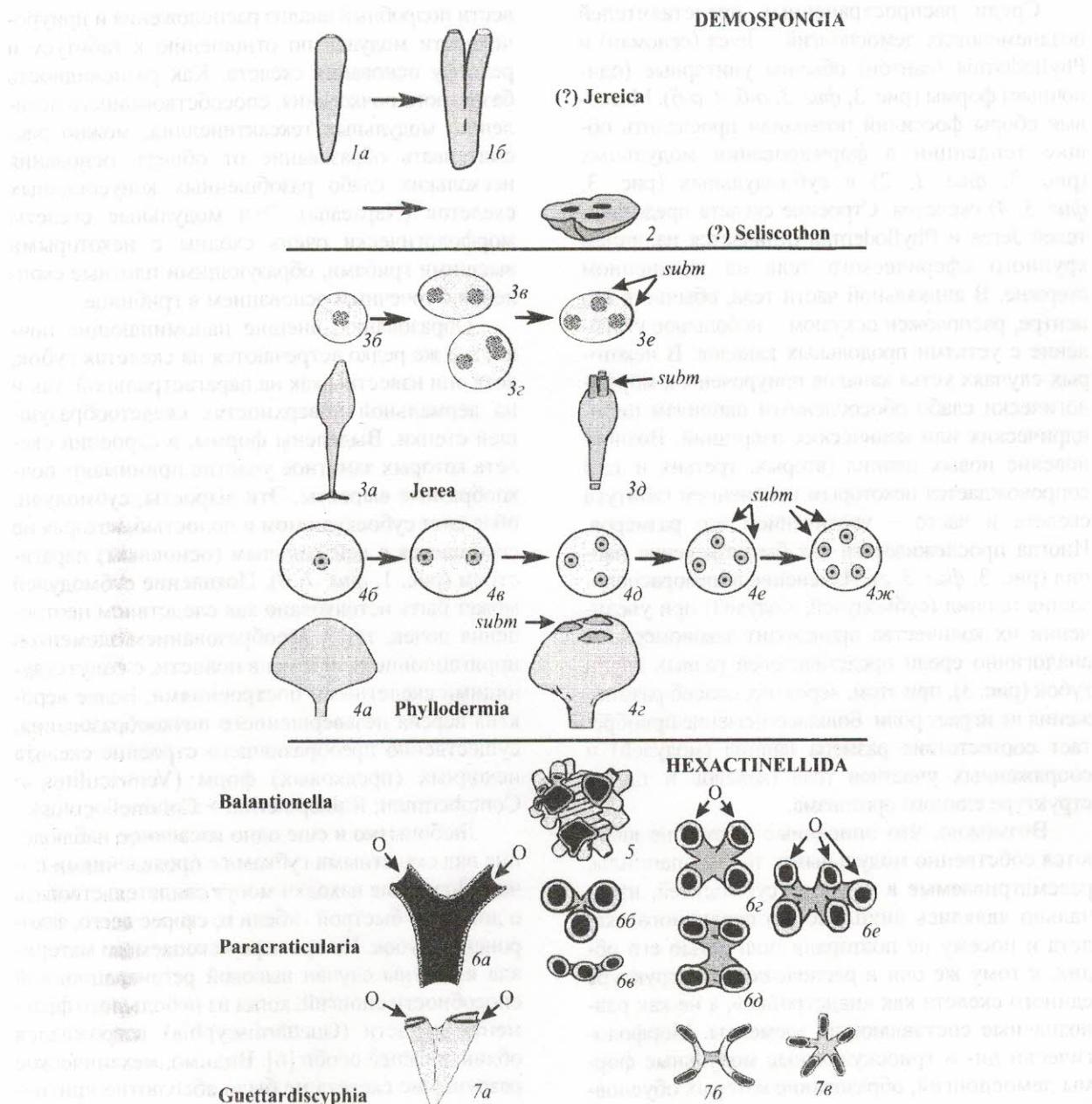


Рис. 3. Проявление сходных тенденций в формировании позднемеловых

модальных скелетных губок – демоспонгий и гексактинеллид:

Фиг. 1. Формирование модальных форм среди представителей рода (?) *Jereica* за счет деления, модули морфологически различимы и соединены лишь в основании: *a* – скелет унитарной губки; *b* – скелет простейшей димодальной формы.

Фиг. 2. Формирование модальной формы среди представителей рода (?) *Seliscothon*, за счет деления, модули морфологически различимы благодаря разобщенности условных парагастральных полостей.

Фиг. 3. Формирование своеобразных модальных форм среди представителей рода *Jereca* за счет выделения (обособления) в апикальной части скелета выростов или почкообразных образований; скелет унитарной губки: *a* – вид сбоку; *b* – вид сверху; *c* – димодальная форма, характерно изменение размеров и габитуса верхней части скелета; *d* – последующее разделение одного из элементов скелета; тримодальная форма: *e* – вид сбоку, *f* – вид сверху.

Фиг. 4. Формирование своеобразных модальных форм сре-

ди представителей рода *Phyllodermia* за счет выделения (обособления) в апикальной части скелета почкообразных образований; скелет унитарной губки: *a* – вид сбоку; *b* – вид сверху; *c* – димодальная форма, вид сверху; тримодальная форма: *d* – вид сбоку, *e* – вид сверху; *f* – квадромодальная форма, вид сверху; *g* – пентамодальная форма, вид сверху.

Фиг. 5. *Balanionella trioscula* Perv.; три геммиформных бокала, отчетливо обособленных в верхней части, составляют единый скелет, соединяются выростами и в основании скелетов (скелета), вид сверху.

Фиг. 6. Формирование полиоскулюмных скелетов среди представителей рода *Paracraticularia*: *a* – *Paracraticularia cylindrica* (Michelin), продольное сечение, наиболее распространенная исходная форма скелета с дихотомирующими парагастральными полостями; *b* – *Paracraticularia trioscula* (nomen nudum), вид сверху, характерно равномерное расположение ветвей, изолированных практически от основы

скелета, более других приспособленных не только к почкообразованию, но и к выделению скелетных новообразований. В частности, среди остатков гексактинеллид (*Lepidospóngia*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Leptophragmidae*) определены формы с плоскосжатым бокалом, симметричным или курватным, на одной из ангулятных поверхностей которых отчетливо выделяются почкообразные выросты (рис. 2, фиг. 5, б). Выше отмечалось, что подобные новообразования более свойственны тонкостенным губкам, с плотным расположением остий (поперечных каналов). Иногда подобные выросты достигают весьма значительных размеров, когда значения параметров и очертания субоскулюма сопоставимы с таковыми оскулюма (см. рис. 2, фиг. б). Можно предположить, что таким образом намечается одно из направлений в выделении очень важной группы скелетных губок – колониальных диоскулюмных (рис. 3, фиг. 6, 7), которые дали начало «кустистым» и «ветвистым» колониальным формам [7].

Морфологические вариации колониальных диоскулюмных губок известны среди представителей подотряда гексактинос: *Paracraticularia*, *Aphrocallystes*, *Leptophragmidae*. Понимание тенденций в морфогенезе губок, способствовавших появлению этих форм, важно при реконструкции направлений становления модульных и собственно колониальных форм губок. По результатам изучения ископаемого материала, помимо явления формирования на ангулятной части стенки выроста с субоскулюмом, который мог бы быть преобразован во второй оскулюм единого парагастра, намечены следующие тенденции в построении диоскулюмных колониальных форм.

Среди тонкостенных, конических очертаний, губок с подвижным положением стенки (*Lepidospóngia*, *Paracraticularia*) отмечается явление формирования ложных оскулюмов при смыкании противоположных участков верхнего края. При этом скелет приобретает трубообразный облик с двумя оскулюмами. О том, что они ложные, представляющие собой лишь краевые участки былого оскулюма, можно судить только при явно

ния; в – *Paracraticularia trioscula* (nomen nudum); вид сверху, катенулярное расположение ветвей; г – *Paracraticularia quadrioscula* (nomen nudum), вид сверху, формы, появление которых связывается с последующей дихотомией несущих ветвей, пример равномерного разделения ветвей; д – *Paracraticularia bina* (nomen nudum), вид сверху, пример форм с сохранившейся попарной дихотомией несущих ветвей; е – *Paracraticularia quinquistila* (nomen nudum), вид сверху, пример форм с дополнительным пятым элементом – ветвью (оскулюмом).

Фиг. 7. Формирование полиоскулюмных скелетов в филогенезе представителей рода *Guettardiscyphia* за счет обособления маргинальных участков щелевидной первичной парагастральной полости (лопастей); а – *Guettardiscyphia*

выраженном гребнеобразном шве, образующемся при перекрытии стенок. В некоторых случаях смыкание стенок морфологически не столь ярко выражено, оно может быть установлено по взаимоотношению элементов скульптуры и по расположению ризоида или стержня.

На примере представителей семейства *Leptophragmidae* (*Leptophragma*, *Guettardiscyphia*) установлено [7], что в морфогенезе (как изменения онтогенетического и филогенетического уровня) представителей группы прослеживается локализация участков парагастральной полости и, соответственно, оскулюма (рис. 3, фиг. 7). Распространено образование седловины в центральной части скелета и разделение одного оскулюма на два (рис. 3, фиг. 7 а). В дальнейшем возможно последующее разделение двух оскулюмов и образование четырех попарных оскулюмов (рис. 3, фиг. 7, б). У полилопастных форм седловина перекрывает центральную часть скелета, и при этом в маргинальных участках лопастей сохраняются уже обособленные оскулюмы (рис. 3, фиг. 7, в).

Предварительные исследования по тенденциям формирования модульных форм среди ископаемых губок позволяют наметить проявления некоторых общих закономерностей, морфологически выражавшихся в сходном расположении и в построении модульных (субмодульных) скелетов (см. рис. 3). Представляется очевидным полифилитическое содержание процессов, приводивших к появлению модульных, и в частности колониальных, форм губок.

Изучение явления модульности губок и структурирование выделенных модульных (субмодульных) форм имеет значение и для систематики представителей группы. Среди ископаемых гексактинеллид модульные формы разной организации [7] могут рассматриваться как представители отдельной филогенетической ветви на уровне вида, рода или подрода.

Автор благодарен Н.Н. Марфенину, обратившему внимание на значимость изучения явления модульности (модальности) на примере ископаемых губок, за доброжелательные наставления и помощь.

bisalata (Schram.), вид сбоку, два дугообразных оскулюма в строении одного скелета как результат обособления единой парагастральной полости в верхней части; б – *Guettardiscyphia bisalata* (Schram.), вид сверху, последующее попарное разделение дугообразных оскулюмов и формирование дополнительной седловины между более мелкими овально-щелевидными оскулюмами; в – *Guettardiscyphia alata* (Pomel), вид сверху, вероятно, в онтогенезе у форм с радиальным расположением лопастей участки оскулюма обособливаются на апикальных участках лопастей с образованием седловины между ними. Условные обозначения. О – оскулюм; subt – субмодули. Цвет: черный – оскулюм и парагастральная полость, серый – стена

**Библиографический список**

1. Колтун В.М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и кнеларии: Современное состояние и перспективы исследований. Л., 1988. С. 24–34.
2. Короткова Г.П., Анакина Р.П., Ефремова С.П. и др. Морфогенезы у губок // Тр. НИИ Биологии ЛГУ. Л., 1981. Вып. 33.
3. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М., 1993. 237 с.
4. Марфенин Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб., 1993.
5. Первушов Е.М. Позднемеловые вентрикулитидные губки Поволжья // Тр. НИИ Геологии СГУ. Саратов, 1998. Т. 2.
6. Первушов Е.М. Прижизненные изменения морфологии скелетных форм позднемеловых гексактинеллид (Porifera) // Тр. НИИ Геологии СГУ. Новая серия. Т. VI. Результаты обще-геол. и палеонтол. стратиграфических исслед. НИИ Геологии и геологического факультета СГУ. Саратов, 2000. С. 45–54.
7. Первушов Е.М. Позднемеловые скелетные гексактинеллиды России. Ч. II. Морфология и уровни организации. Семейство *Ventriculitidae* (Phillips, 1875), partim; семейство *Coelptychiidae* (Goldfuss, 1833) – (*Lychniscosa*); семейство *Leptophragmidae* (Goldfuss, 1833) – (*Hexactinosa*) // Тр. НИИ Геологии СГУ. Новая серия. Саратов, 2002. Т. XII.

УДК 56.116.3.074.6

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ МОРСКИХ И СУБКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ БИОТ ПОЗДНЕГО МЕЗОЗОЯ – КАЙНОЗОЯ ЮГО-ВОСТОКА СРЕДНЕРУССКОЙ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ПРОВИНЦИИ

Е.М. Первушов, А.В. Иванов*, В.Б. Сельцер*Саратовский государственный университет,
кафедра исторической геологии и палеонтологии

E-mail: pervusch@sgu.ru

*Саратовский государственный университет,
НИИ Геологии

E-mail: niig@sgu.ssu.runnet.ru

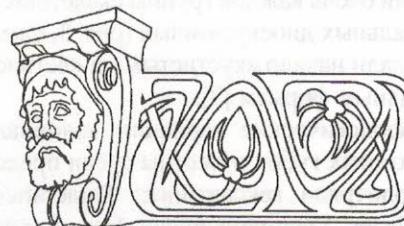
Одним из результатов исследований последних десятилетий, проводимых палеонтологами в Поволжье, является расширение представлений о таксономическом составе морских и субконтинентальных биот, существовавших в юрское, меловое и палеогеновое время в пределах рассматриваемого региона. Помимо установления былого биологического разнообразия, полученные данные позволяют уточнить тенденции эволюции сообществ на протяжении юрского – палеогенного времени и наметить закономерности в динамике наиболее распространенных и изученных групп организмов.

New data on the representatives of late Mesozoic – Cenozoic marine and subcontinental biotas from the south-east of the Middle-Russian palaeobiogeographic province

Е.М. Первушов, А.В. Иванов, В.Б. Сельцер

Among other results of the research carried out by palaeontologists in the Volga region during several latest decades, is the broadened idea of taxonomic compositions of marine and subcontinental biotas that used to exist within the region considered in the Jurassic, Cretaceous and Palaeogene. Alongside with the past biological diversity revealed by the studies, new data has been obtained allowing to make more precise estimates of the community evolution trends in the Jurassic – Palaeogene, and to outline the regularities in the dynamics of the most widely occurring and best-studied groups of organisms.

Изучение естественных геологических объектов юго-востока Русской плиты позволяет полно проследить перипетии позднемезозойской истории, в целом соответствую-



щие известным представлениям о ходе событий этого времени в пределах Европейской палеобиогеографической области (ЕПО). В конце XIX – начале XX вв. данная территория, которая более известна под весьма обобщенным определением «Поволжье», привлекала большой интерес геологов, изучавших юрские, меловые и палеогеновые отложения. В значительной степени эти исследования были предопределены проведением первых геолого-съемочных работ, необходимостью разработки стратиграфических построений и описанием палеонтологических находок, разновидностей пород и минералов.

Выявление и изучение представителей позднемезозойской морской биоты юго-востока европейской России изначально связано с результатами полевых исследований известных российских геологов XIX в.: Р.И. Мурчинсона, П.М. Языкова, Э.И. Эйхвальда (40-е гг.), И.Ф. Синцова, С.Н. Никитина, Г.А. Траутшольда, А.П. Павлова (70–80-е гг.). В начале XX века выходят в свет работы А.Д. Архангельского, С.Н. Доброда, А.Г. Ржонсицкого, Е.В. Милановского, П.К. Мурашкина и ряда других.