



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2023. Т. 23, вып. 4. С. 284–292

Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences, 2023, vol. 23, iss. 4, pp. 284–292

<https://geo.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1819-7663-2023-23-4-284-292>, EDN: YRTTFO

Научная статья

УДК 563.45(116.3:470.4)



Ирригационная система позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida)

Е. М. Первушов

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Первушов Евгений Михайлович, доктор геолого-минералогических наук, профессор, профессор кафедры исторической геологии и палеонтологии, pervushovem@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7962-0274>

Аннотация. В структуре скелета средне- и толстостенных гексактинеллид элементы ирригационной системы приумножали площадь активной фильтрационной поверхности. Строение остий и поперечных каналов, плотность их расположения соотносятся со значениями толщины стенки, габитусом скелета, уровнем модульной организации и во многом обусловлены параметрами среды обитания губок.

Ключевые слова: каналы продольные и поперечные, элементы дермальной и парагастральной скульптуры

Для цитирования: Первушов Е. М. Ирригационная система позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2023. Т. 23, вып. 4. С. 284–292. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2023-23-4-284-292>, EDN: YRTTFO

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Irrigation system in the Late Cretaceous Hexactinellids (Porifera, Hexactinellida)

Е. М. Pervushov

Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

Evgeny M. Pervushov, pervushovem@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7962-0274>

Abstract. Within the skeletal structure of the medium- and the thick-walled Hexactinellids, the active filtration surface area was increased at expense of the elements of the irrigation system. The ostia and the transversal canal structures, the densities of their occurrences correlate with the values of the wall thickness, the skeleton habitus, the level of modular organization; they are in many ways determined by the parameters of the sponge habitats.

Keywords: transversal and longitudinal canals, elements of dermal and paragastral sculpture

For citation: Pervushov E. M. Irrigation system in the Late Cretaceous Hexactinellids (Porifera, Hexactinellida). *Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences*, 2023, vol. 23, iss. 4, pp. 284–292 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2023-23-4-284-292>, EDN: YRTTFO

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Спикульный или каркасных скелет морфологически многообразных губок образован на основе карбонатных, кремниевых и органогенных соединений. Успешное развитие этих эпибентосных сессильных фильтраторов [1] обусловлено, с учетом вариаций термического режима и солености, адаптацией к биотопам с определенным гидродинамическим режимом и субстратом, без учета предполагаемых проявлений среди современных представителей группы пассивного хищничества и стоицизма.

Строение скелетов многих демоспонгий свидетельствует о том, что фильтрация водной взвеси осуществлялась по всей поверхности тела.

В центральной и апикальной частях массивных форм демоспонгий прослеживаются выводящие гладкие продольные каналы (Jerea, Siphonia, Actinosiphonia [= Phyllodermia]). Скелеты позднемеловых демоспонгий и в настоящее время отличаются повышенной пористостью и пронизанностью, большим объемом влагопоглощения. В строении спикульных известковых губок (Porosphaera) обособленная система каналов не установлена, а фильтрат выводился в апикальной части организма.

Средне- и толстостенные гексактинеллиды выделяются наличием в скелетообразующей стенке ирригационной системы, сопряженной с дермальной и/или парагастральной скульптурой.



рой. Ирригационная система отчетливо проявлена в структуре толстостенных гексактинеллид париформного строения – позднеюрских *Hexactinosa*: *Sphenaulax*, *Pachyteichisma*, *Pleurorhyllum* [2, 3] и поздне меловых *Lychniscosa*: *Cephalites*, *Orthodiscus*, *Ventriculites* [4, 5]. Скелет гексактинеллид транзитной и колониальной организации образован более тонкой стенкой, в которой система каналов обычно отсутствует. На основе изучения фоссилий разработаны представления об элементах и типах построения дермальной и парагастральной скульптуры, о вариантах их соотношения. Рассмотрение скульптур дополняет данные по морфогенезу гексактинеллид, результаты этих исследований реализованы при разработке критериев рода [4–6].

Материал и методы исследования

Изначально анализ системы каналов и элементов скульптуры был предпринят при изучении представителей *Ventriculitidae* [4]. Многочисленные и разнообразные губки этого семейства установлены в породах всех верхнемеловых ярусов и палеоцена юго-востока Русской плиты. В структуре скелетообразующей стенки и стержня рассмотренных венстрикулитид в количестве более одной тысячи экземпляров в том или ином виде присутствуют элементы ирригационной скульптуры. Это позволило провести системный анализ данной группы и выработать критерии рода и вида, представить систему указанного семейства [5]. Редкие, очень большой толщины плоские фрагменты скелетов *Ventriculitidae*, с минимальной плотностью расположения остий, рассматриваются как «*Magniporites*» [= *Flabellispongia*] [4, 7]. Строение ирригационной системы исследовалось в строении скелета меловых представителей семейства *Craticulariidae* и рода *Porospongia*.

Аналогичные исследования предприняты на основе более сложно построенных и морфологически разнообразных гексактинеллид – *Coeloptychiidae* и *Leptophragmidae* [6]. В разрабатываемых интегрированных системах этих семейств не удалось согласовать таксономический ранг двух признаков – наличия/отсутствия элементов дермальной скульптуры и наличия/отсутствия субоскулумов. В системах этих губок сейчас наиболее значимым и достоверным таксономическим критерием является уровень низко- (одиночные и автономные формы) и высокомодульной (транзитории, колонии) организации.

К исследованиям по модульной организации поздне меловых гексактинеллид [8] было привлечено большое количество скелетов лабиринтового, кустистого и ветвистого строения, в скелетообразующей стенке которых каналы не выявлены (*Camerospongiidae*, *Euretidae*, *Labyrintholites*, *Zittelispongiidae*).

Строение системы каналов хорошо прослеживается в продольных и поперечных по отношению к оси скелета шлифах и аншлифах. Взаиморасположение продольных и поперечных каналов внутри стенки выявляется при пропитке аншлифов глицерином. Этому способствует обстоятельство, что полости каналов заполнены плотным фосфатно-карбонатным цементом и не поглощают глицерин, а участки спикульной решетки, составлявшей ранее скелетообразующую стенку, пористые и легко его впитывают. Продольно ориентированные аншлифы изготавливались по всей высоте париформного скелета, с одной стороны бокала – вдоль ребра, а с противоположной – вдоль борозды. В поперечно ориентированных аншлифах, благодаря сочетанию апо- и прозохет, стенка приобретает «складчатый» облик [9, 10]. В поперечных срезах стержня (*Rhizopoterion*) и в стенке листообразных скелетов (*Schizorabdus*) прослеживаются очертания и взаиморасположение продольных каналов. Многие скелеты в той или иной степени фосфатизированы и реже прокремнены, что способствовало изготовлению палеонтологических шлифов.

Система каналов

Элементы ирригационной системы пронизывают скелетообразующую стенку, стержень и ризоиды гексактинеллид (рис. 1). В структуре стенки доминируют поперечные «слепые» – несквозные каналы: вводящие, прозохеты, и выводящие, апохеты, расположенные субпараллельно. В строении стенки толщиной 1–5 мм (*Guettardiscyphia*, *Leptophragma*) и до 5–10 мм (*Naræana*, *Coscinopora*) поперечные каналы тонкие цилиндрические с ровной поверхностью. В структуре более толстостенных *Cephalites* и *Orthodiscus* поперечные каналы более крупные субконические с волнистой поверхностью, из-за двух-трех рядов пил, иногда дихотомирующие. Более сложная морфология и больший объем апо- и прозохет способствовали увеличению площади активного водообмена у губок с толщиной стенки 15–20 мм и более. В поперечном сечении стенки конических и цилиндрических скелетов (*Ventriculitidae*, *Laocoetis*) или модулей (*Leptophragmidae*, *Paracraticularia*) заметно чередование радиально расположенных апо- и прозохет (см. рис. 1, фиг. 1б). Стенка апо- и прозохет сложена плотной канальярной спикульной решеткой.

Сквозные продольные каналы протягиваются субпараллельно от маргинальных окончаний ризоид по всей их длине и по высоте стержня. В поперечном сечении они круглые (*Rhizopoterion*) и серповидные (*Vanistirps*). Протяженными червеобразными бороздами (устьями) продольные каналы раскрываются на поверхности стержня (*Rhizopoterion*) и ложного стержня (*Sororistirps*) или подходят к основанию

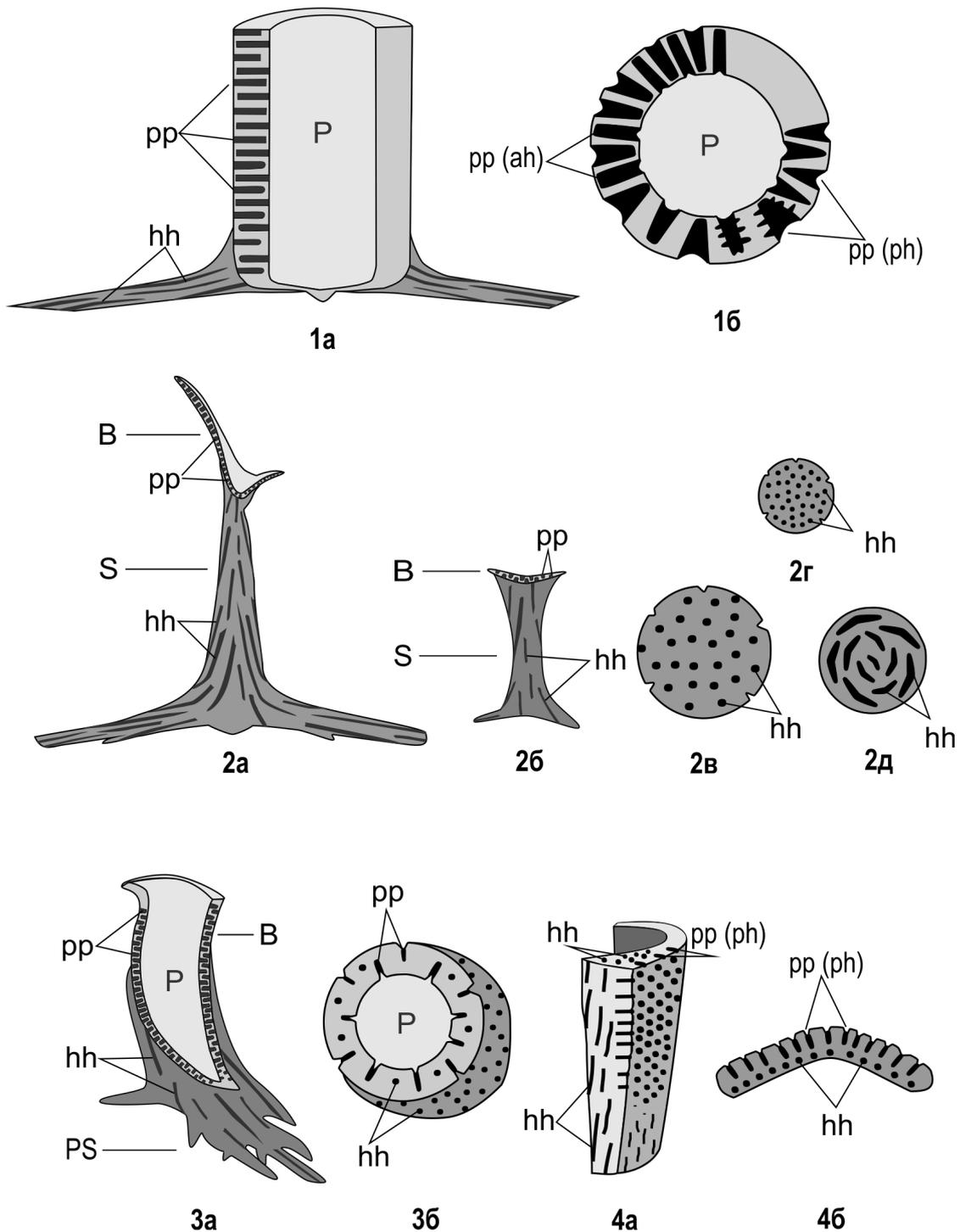


Рис. 1. Ирригационная система в структуре скелета гексактинеллид. Фиг. 1. *Cephalites* (*Orthodiscus*) *stabilis* Perv., 1998: 1а – продольное сечение скелета; 1б – поперечное сечение бокала. Фиг. 2. *Rhizopoterion* (*Rhizopoterion*) (Goldfuss, 1833): 2а – продольное сечение скелета с обособленным бокалом; 2б – продольное сечение скелета, в строении которого бокал едва прослеживается; 2в – поперечное сечение стержня *Rhizopoterion cervicorne* (Goldfuss, 1833); 2г – поперечное сечение стержня *Rhizopoterion (Ramefossa)* Perv., 1998; 2д – поперечное сечение стержня *Rhizopoterion (Vanistirps)* Perv., 1998. Фиг. 3. *Sororistirps radiatum* (Mantell, 1822): 3а – продольное сечение скелета; 3б – поперечное сечение бокала. Фиг. 4. *Schizorabdus* Zittel, 1877: 4а – продольное сечение листообразного скелета; 4б – поперечное сечение стенки. Условные обозначения: В – бокал, Р – парагастральная полость, PS – ложный стержень, S – стержень, hh – продольный канал, pp – поперечный канал: апохета (ah) и прозохета (ph)



бокала, дермальной поверхности стенки. В строении скелета Rhizopoterionae, за исключением Sororistirps, доминируют стержень и ризоиды, в которых плотно расположены только продольные каналы. Тонкостенный бокал с мелкими поперечными каналами занимает в скелете этих губок подчиненное значение (см. рис. 1, фиг. 2).

Не имеющие стенок продольные каналы известны в структуре ризоидов и стержня многих гексактинеллид (*Lepidospongia*, *Naræana*, *Orthodiscus*, *Rhizopoterionae*, *Guettardiscyphia*), при этом они отличаются значениями диаметра и плотностью расположения. Данное обстоятельство способствует ошибочному определению таксономической принадлежности фоссилий, представленных фрагментами стержня и ризоид (*Ventriculitidae*, *Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae*, *Siphonia*).

В стенке некоторых вентрикулитид присутствуют поперечные и продольные каналы. У конусовидных Sororistirps часть продольных каналов продолжается от ложного стержня под дермальной поверхностью стенки бокала, а у листообразных *Schizorabdus* они приурочены к парагастральной поверхности, перемежаясь с поперечными каналами, которые раскрываются на дермальной поверхности (см. рис. 1, фиг. 3, 4).

Если функциональное предназначение апо- и прозохет, вариации соотношений их размеров и очертаний воспринимаются как регулирование фильтрационных потенциалов губок, то роль продольных каналов интерпретируется не столь однозначно. Продольные каналы в скелете гексактинеллид развиты преимущественно в ризоидах и стержне. Ризоиды выполняли функцию закрепления губки на подвижном субстрате, а стержень способствовал возвышению бокала над интервалом взмучивания придонной воды. Предполагается, что продольные каналы как своеобразные капилляры выполняли разные функции поддержания осмотического давления в теле губки. Некоторые продольные каналы способствовали транспортировке водной среды от поверхности стержня к основанию ризоид. По продольным каналам, расположенным в центре стержня и внутри стенки, питательная взвесь достигала основания бокала, дермальной поверхности стенки и включалась в фильтрационный процесс организма.

Скульптура

Скульптура (рис. 2) украшает поверхности скелетообразующей стенки лишь некоторых позднемеловых гексактинеллид. Элементы скульптуры, отражающие наличие и строение системы каналов, прослеживаются на дермальной и парагастральной поверхностях стенки, наружной поверхности стержня и ризоид. Дермальная скульптура наиболее разнообразна и сложно построена, ее узор определяется очертаниями

и взаиморасположением остий, формой, размерами и расположением ребер и узлов ребер. Парагастральная скульптура менее доступна для изучения, так как эта часть скелета обычно закрыта вмещающей породой.

Элементы скульптуры стенки, как и ситовидная мембрана над оскулюмом (*Guettardiscyphia*, *Coeloptychium*), представляли собой каркасные элементы скелета и регулировали поступление питательной взвеси в организм губки. Вариации взаиморасположения разнообразных по очертаниям и размерам элементов скульптуры интерпретируются как адаптация гексактинеллид к определенным батиметрическим интервалам и динамическим условиям водной среды. Всего 2–4 прозопоры на 1 см² поверхности и крупные грубые продольные ребра свойственны губкам, обитавшим в условиях верхней сублиторали (*Lychniscosa*: *Cephalites*, *Orthodiscus*; *Hexactinosa*: *Sphenaulax*). Толстостенные скелеты гексактинеллид предстают морфологически однообразными, париформными, что отчасти способствовало разнообразию архитектурники дермальной и парагастральной скульптур. Значительная плотность расположения прозопор, 250–300 на 1 см², характерна для тонкостенных форм, которые были распространены в средней и нижней сублиторали (*Aphrocallistes*, *Leptophragmidae*) (рис. 3).

Скульптуру стенки составляют позитивные, высокие элементы – ребра и узлы ребер – и негативные – борозды и расположенные в них остия. В строении дермальной скульптуры многих гексактинеллид борозды отсутствуют, в этом случае прозопоры образуют вертикальные, горизонтальные или диагональные ряды или расположены хаотично.

Протяженные высокие и широкие параллельные ребра прослеживаются при продольно-линейном и равномерном строении дермальной скульптуры. При увеличении диаметра бокала (модуля) ребра дихотомируют, а при отвороте стенки дихотомия ребер повторяется неоднократно, что обусловлено резким возрастанием площади стенки в горизонтальной плоскости (*Ventriculites*, *Orthodiscus*). Прижизненные искажения скелета и задержка в развитии губки проявляются в дихотомии ребер выше уровней пережимов или в изменении их ориентации.

При продольно-линейной ориентации ребер и борозд низкие короткие прямоугольные узлы ребер разделяют в бороздах остия. Круглые или овальные прозопоры расположены в соседних бороздах поочередно – остия, расположенные в одной борозде, находятся на одном уровне с двумя узлами ребер соседних борозд, что создает видимость диагональных рядов остий. Продольно-линейная ориентация дермальной скульптуры характерна для средне- и толстостенных гексактинеллид.

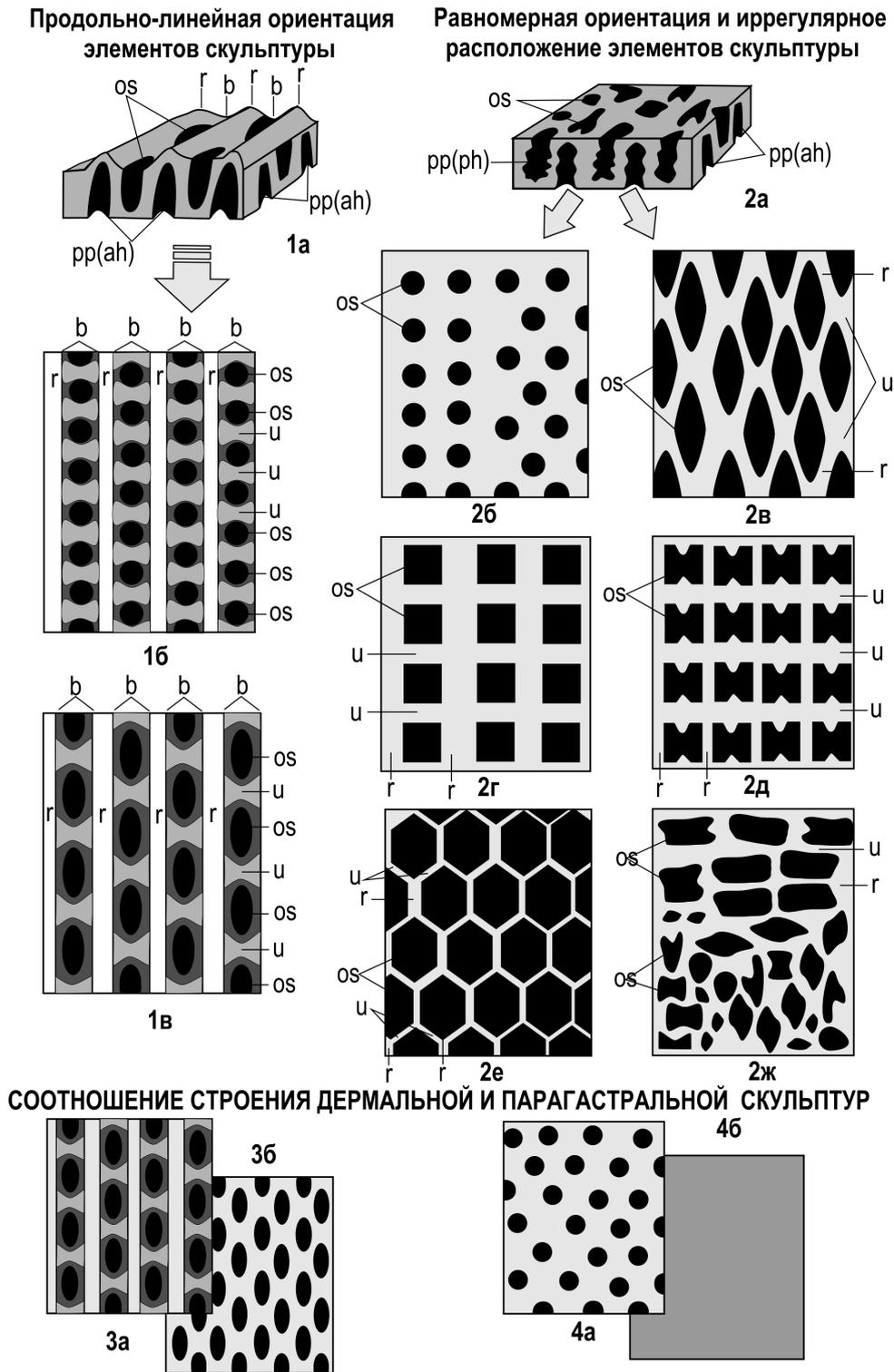


Рис. 2. Строение дермальной скульптуры скелетообразующей стенки гексактинеллид. Фиг. 1. Продольно-линейная ориентация элементов скульптуры: 1а – объемное отображение сегмента стенки; 1б, 1в – дермальная скульптура с округлыми и овальными прозопорами. Фиг. 2. Равномерная ориентация и иррегулярное расположение элементов скульптуры: 2а – объемное отображение сегмента стенки; 2б – 2е – регулярно-сетчатое расположение прозопор однообразных очертаний: 2б – *Guettardiscyphia*, *Coscinopora*, 2в – *Lepidospongia*, 2г – *Actinocyclus*, 2д – *Porocyclus*, 2е – *Aphrocallistes*; 2ж – иррегулярное расположение прозопор разных очертаний и размеров: *Microblastium*, *Sporadoscinia*. Фиг. 3. Реактивное соотношение скульптур: 3а – дермальная поверхность, 3б – поверхность парагастра. Фиг. 4. Обращенное соотношение скульптур: 4а – дермальная поверхность; 4б – поверхность парагастра. Условные обозначения: черным цветом показаны негативные элементы скульптуры, **os** – прозопора (остия), **pp** – поперечный канал: апохета (**ah**) и прозохета (**ph**); позитивные элементы: **г** – ребро, **u** – узел ребер; негативные элементы: **б** – борозда

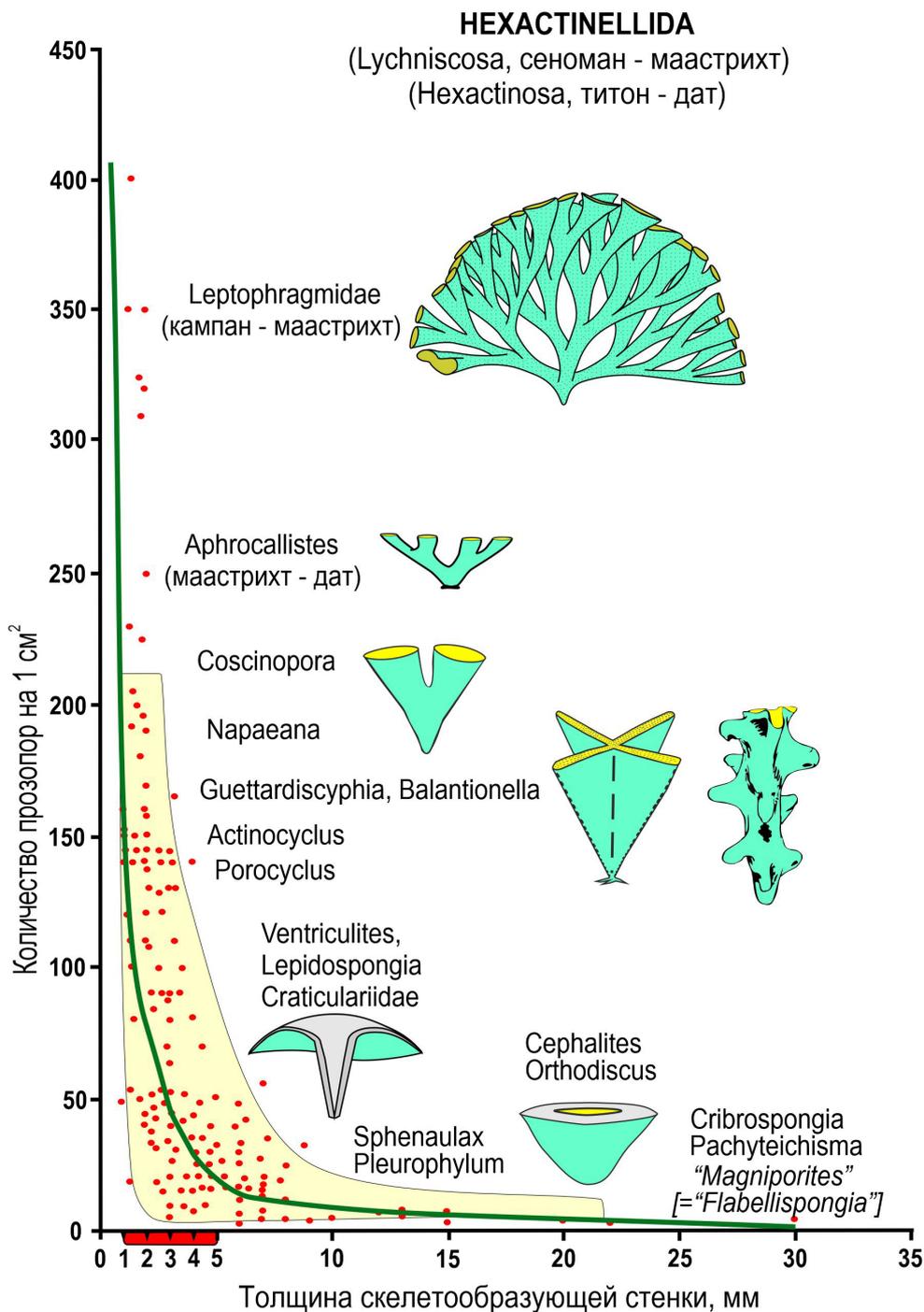


Рис. 3. Обратное соотношение значений толщины скелетообразующей стенки (T) и плотность расположения прозопор (S), по: [4, с дополнениями]. Условные обозначения: – область максимального распространения значений соотношения S/T ; • – значение соотношения S/T в строении скелета изученных родов/подродов; — – линия усредненных значений соотношения S/T ; – значение толщины скелетообразующей стенки губок, в строении которых скульптура отсутствует (Lychniscosa: Camerospongiidae, Coeloptychiidae; Hexactinosa: Zittelispongia, Euretidae); Magniporites – толстостенные губки, известные по фрагментам скелетообразующей стенки



Равновысокие ребра и их узлы, разной ширины и протяженности, составляют общую субплоскую поверхность, на фоне которой равномерно или рассеяно расположены остия разных очертаний (см. рис. 2, фиг. 2). В этом варианте построения скульптуры ребра и их узлы приобретают разнообразные контуры и ориентацию. Равномерное строение скульптуры характеризует положение одинакового размера и контуров прозопор в горизонтальных и вертикальных рядах (см. рис. 2, фиг. 2б, г). Регулярный сетчатый, «шахматный» рисунок скульптуры образуют прозопоры квадратных, круглых и более сложных очертаний (*Actinocyclus*, *Guettardiscyphia*, *Porocyclus*, некоторые *Porospongia* и *Craticulariidae*). Среди средне- и тонкостенных форм распространено регулярное поочередно смежное, очень плотное расположение остий ромбических, круглых и полигональных очертаний (*Aphrocallistes*, *Lepidospongia*, *Naraeana*). Наиболее плотное положение элементов скульптуры образуют диагональные ряды остий, а узлы ребер, разделяющие их в смежных рядах, приобретают форму литер «V» и «X» (см. рис. 2, фиг. 2в, е). Иррегулярное расположение элементов скульптуры определяется разнообразием конфигураций, размеров и ориентации прозопор (*Microblastium*, *Sporadoscinia*; см. рис. 2, фиг. 2ж).

На противоположных поверхностях париформных и плициформных скелетов прослеживается диссимметрия при рассмотрении размеров и очертаний остий. На фронтальной поверхности стенки, ориентированной на течение придонных водных масс, размеры прозопор более крупные. Предполагается, что по тонким поперечным каналам, на участках изгибов стенки, формировались субоскулюмы (*Guettardiscyphia*, *Plocoscyphia*).

Рассмотрение элементов парагастральной скульптуры доступно в строении одиночных, автономных и транзиторных по организации губок, характеризующихся париформным и плициформным габитусом скелета (*Guettardiscyphia*, *Leptophragma*, *Ventriculitidae*). На парагастральной поверхности известны варианты равномерного расположения округлых остий на ровной поверхности позитивных элементов (*Ventriculites*, *Sporadoscinia*; см. рис. 2, фиг. 3б) и продольно-линейной ориентации параллельных ребер и борозд (*Divicalys*, *Microblastium*) [5]. На парагастральной поверхности стенки, при ее ортогональном отвороте, очертания элементов скульптуры теряются, здесь формируются обособленные субполости (*Contubernium*) [5].

Выделено два основных типа соотношения дермальной и парагастральной скульптур – реактивное (прямое) и обращенное (обратное). Реактивное соотношение описывает сходное строение дермальной и парагастральной скульптур (*Cephalites*, *Ventriculites*, *Aphrocallistes*, *Guettardiscyphia*, *Laocoetis* [= *Craticularia*]). Чаще стро-

ение скульптур дермальной и парагастральной поверхностей стенки отличается, подобное соотношение скульптур определено как обращенное. Вариантов обращенного соотношения скульптур несколько. В одном из них элементы скульптуры не прослеживаются, отсутствуют или перекрыты кортикальным слоем спикульной решетки, на дермальной (*Sestrocladia*, *Porospongia*) или на парагастральной (*Lepidospongia*, *Naraeana*) поверхности. У некоторых форм взаиморасположение элементов дермальной и парагастральной скульптур существенно различается (*Microblastium*, *Sporadoscinia*).

При определении плотности расположения элементов дермальной скульптуры внимание уделяется количеству остий на 1 см² [5, 11]. Это объясняется однозначностью их морфологической идентификации по сравнению с позитивными элементами и функциональным предзнаменованием в организме губки. Соотношение площади дермальной поверхности стенки, занятой остиями, изменяется в широких пределах. Максимальная плотность расположения остий, до 250–350 на 1 см², отмечена у кампанских – маастрихтских *Aphrocallistes* и *Leptophragmidae* (см. рис. 3).

Скульптура стержня, ложного стержня и ризоид. Скульптура наружной выпуклой поверхности стержня и ризоид однообразна. Она представляет собой равномерно расположенные продольно-вытянутые изогнутые устья продольных каналов. На маргинальных участках ризоид и на их поверхности расположены вводящие, углубляющиеся остия, а на поверхности стержня раскрываются выводящие. Морфология поверхности стержня и ризоид гексактинеллид сходна со строением нижней части скелета демоспонгий *Jerea* и *Siphonia*. Стержень как обособленный от скелетообразующей стенки (бокала, ветвей) элемент характерен для скелета губок, которые обитали в относительно глубоководных условиях с низким темпом ламинарных течений. Высокий и узкий стержень увеличивал высоту губки, возвышая основную часть ее тела над зоной взмучивания осадка. В строении скелета родственных представителей (*Camerospongia*, *Ventriculitidae*), обитавших в условиях верхней сублиторали, стержень отсутствует, опорно-якорные функции губки выполняли радиально расположенные шиповидные ризоиды или площадка прикрепления.

Скелетообразующая стенка без скульптуры («финишная» поверхность). В структуре стенки большинства гексактинеллид (*Lychniscosa*: *Botryosella*, *Camerospongiidae*, *Coeloptychiidae*; *Hexactinosa*: *Euretidae*, *Polyscyphiidae*, *Zittelispongiidae*) нет элементов ирригационной системы и скульптуры. Это тонко- и реже средне-стенные губки транзиторной и колониальной организации, кустистого, ветвистого и лабиринтового морфотипов. Дермальная поверхность стенки сложена петлями спикульной решетки,



иногда напоминающими тонкие поры, узлы которой придают поверхности шероховатый и даже неровный (Euretidae) вид. В строении высоко-модульных губок разветвление и пересечение многих тонких трубок парагастральной полости малого диаметра канализируют водообмен и увеличивают площадь активной фильтрации. Трубнообразные модули колониальных губок, без прозо- и апохет, рассматриваются как своеобразная ирригационная система губок иного уровня, способствовавшая равномерному обеспечению питательной взвесью всех элементов организма при изменении направления перемещения водных масс.

Верхняя часть скелета некоторых *Lychniscosa*, выше маргинальной линии, прикрыта тонкой гладкой кортикальной мембраной. В строении *Coeloptychium* она изолирует сегменты первичного оскулюма, а в строении *Camerospongia* и *Tremabolites* перекрывает зияния межскелетного пространства. Предполагается, что мембрана покрывала дермальную и парагастральную скульптуры (*Sestrocladia*) и поперечные каналы верхнего края толстостенных губок (*Cephalites*).

Ситовидная пластина (перфорированная оскулярная мембрана). Первичная и вторичная парагастральная полость многих гексактинеллид венчается открытым оскулюмом, что явным образом прослеживается в строении скелетов париформного строения (*Ventriculites*, *Laocoetis*, *Leptophragma*, *Etheridgia*). Сектора оскулюма первично (*Guettardiscyphia*) и вторично плициформных губок (*Coeloptychium*) перекрыты тонкой пористой ситовидной мембраной, которая редко сохраняется в структуре фоссилий [6, 12]. Вероятно, ситовидная мембрана способствовала регулированию осмотического давления между парагастральной полостью и внешней водной средой, ограничивая попадание в парагастр пелитовых частиц.

Обсуждение

Определение плотности расположения прозопор на единицу площади дермальной поверхности (1 см^2), наряду с описанием взаиморасположения элементов скульптуры и очертаний остий, рассматривается как одна из характеристик рода/подрода (*Ventriculitidae*) [5]. Более достоверно значения поверхности активного водообмена и осмотического давления в теле губки может отражать соотношение суммарной площади остий и поверхности, которую слагают ребра и их узлы. Но эти расчеты трудоемки и затруднительны.

Варианты построения дермальной скульптуры и ее соотношение с парагастральной скульптурой, объем прозопор, толщина стенки и габитус скелета соотносятся с гидродинамическими условиями среды обитания губок и их трофическими отношениями. Показательно строе-

ние скелетов высоко модульных *Aphrocallistes*, известных с кампана поныне. Стенка этих губок образована плотно расположенными гексагональными прозопорами, которые занимают наибольшую площадь дермальной поверхности, поскольку они ограничены тонкими и короткими позитивными элементами. Эта особенность строения ирригационной системы позволила *Aphrocallistes* на рубеже поздне мелового – палеоценового времени расселиться в интервалах низкой сублиторали («псевдоабиссали» [11]) по Западноевропейской провинции.

Комплексное рассмотрение строения дермальной скульптуры и морфотипов скелетов юрских и меловых гексактинеллид позволило наметить в морфогенезе этих губок несколько архетипов: первичный – архаичный, мезотипный и совершенный – перфектный. За пределами подобной градации форм остаются гексактинеллиды без скульптуры.

В скульптуре архаичных гексактинеллид доминируют иррегулярно расположенные грубые позитивные элементы – узлы ребер и иногда ребра. Эти толстостенные формы характеризуют средне-, позднеюрский и раннемеловой этапы развития гексактинеллид (*Trochobolus*, *Pachyteichisma* [3]). Скульптура мезотипных форм преимущественно линейная и равномерная, с резко выраженными и обособленными элементами. Видовое разнообразие губок с мезотипной скульптурой сокращалось на протяжении поздне меловой эпохи, но, видоизменяя габитус скелета (*Orthodiscus*), они сохранились и в начале палеоцена. Тонкостенные *Aphrocallistes*, *Laocoetis* и некоторые *Leptophragmidae* могут рассматриваться как формы с перфектной, совершенной скульптурой, которая характеризуется плотным расположением однообразных остий и минимальной площадью позитивных элементов.

Выводы

Строение ирригационной системы, дермальной и парагастральной скульптур, их соотношение в структуре скелетообразующей стенки *Ventriculitidae* соотнесены с таксономическими уровнями подрод – род – подтриба – триба – подсемейство [4, 5]. Аналогичные подходы апробируются при разработке классификаций унитарных губок *Hexactinosa*, в частности *Craticulariidae*. Среди гексактинеллид таксономическая значимость характеристик ирригационной системы и скульптуры мозаична. Многие средне- и тонкостенные формы транзиторной и колониальной организации (*Craticulariidae*, *Leptophragmidae*) характеризуются единым для семейства построением элементов скульптуры.

Установленные закономерности в развитии скульптуры рассматриваются как одно из составляющих направлений в морфогенезе поздне меловых гексактинеллид. Сокращение площади



дермальной поверхности, занимаемой позитивными элементами скульптуры, было сопряжено с увеличением плотности расположения круглых и гексагональных остий (*Aphrocallistes*, *Leptophragmidae*). Возрастание плотности расположения прозохет сопровождалось уменьшением толщины стенки. Появление тонкостенных форм, в частности, без ирригационной системы и скульптуры способствовало конструкционной подвижности скелетообразующей стенки и формированию сложно организованных и морфологически разнообразных губок.

В строении высокомодульных, транзиторных и колониальных форм сопряженные между собой ветви (модули) небольшого диаметра выполняли функции ирригационной системы, до некоторой степени распределяя продвижение растворенной питательной взвеси по всему объему тела губки.

Таксономическая принадлежность фосцилий, представленных фрагментами стенки, скульптура которых растворена или скрыта фосфатной пленкой, не может быть достоверно определена. Это обусловлено невозможностью распознать дермальную/парагастральную поверхности фрагмента стенки.

Прослеживание изменения строения дермальной скульптуры от основания скелета (бокала, модуля) до верхнего его края (*Microblastium*, *Sporadoscinia*) позволяет наметить тенденции в филогенезе представителей семейства *Ventriculitidae*.

Библиографический список

1. Рауп Д., Стенли С. Основы палеонтологии. Москва : Мир, 1974. 390 с.
2. Герасимов П. А. Губки подмосковной юры и нижнего мела // Материалы по геологии и полезным ископаемым центральных районов европейской части СССР. Москва, 1960. Вып. 3. С. 5–29.
3. Pisera A. Upper Jurassic siliceous sponges from the Swabian Alb: Taxonomy and Paleocology // *Palaentologia Polonica*. 1997. № 57. 216 p.
4. Первушов Е. М. Позднемеловые вентрикулитидные губки Поволжья // Труды / НИИ геологии Саратовского университета. 1998. Т. 2. 168 с.
5. Первушов Е. М. Состав и структура семейства *Ventriculitidae* (Porifera, Hexactinellida) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2019. Т. 19, вып. 1. С. 49–62. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2019-19-1-49-62>
6. Первушов Е. М. Позднемеловые скелетные гексактинеллиды России. Саратов : Научная книга, 2002. 274 с.
7. Трестьян Г. Н. Новые стеклянные губки из верхнего мела Приднестровья // Палеонтологический журнал. 1972. № 2. С. 32–41.
8. Первушов Е. М. Морфотипы и модульная организация позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida). Саратов : Издательство Саратовского университета, 2018. 208 с.
9. Основы палеонтологии : справочник палеонтологов и геологов СССР : в 15 томах / главный редактор Ю. А. Орлов ; ответственный редактор тома Б. С. Соколов. Москва : Госгеолтехиздат, 1962. Т. 2: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. 485 с.
10. Цуммель К. А. Основы палеонтологии (палеозоологии). Ч. 1. Беспозвоночные. Ленинград ; Москва ; Грозный ; Новосибирск : Государственное научно-техническое горно-геолого-нефтяное издательство, 1934. 1056 с.
11. Ulbrich H. Die Spongien der Usenburg-Entwicklung (obers unter-Campan) der Subherzynen Kreidemulde – Paleontologi. Leipzig : Deutscher Verlag fur Grundstoffindustrie, 1974. Bd. 291. 173 S.
12. Первушов Е. М. Морфогенезы позднемеловых *Guettardiscyphia* (Porifera, Hexactinellida) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2016. Т. 16, вып. 2. С. 109–116. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2016-16-2-109-116>

Поступила в редакцию 15.08.2023; одобрена после рецензирования 07.09.2023; принята к публикации 18.10.2023
The article was submitted 15.08.2023; approved after reviewing 07.09.2023; accepted for publication 18.10.2023